

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение  
высшего образования «Российский университет дружбы народов  
имени Патриса Лумумбы»

*На правах рукописи*

**ФЭН ЦЗИН**

**ДЕЙСТВИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА ФИЗИОЛОГО-  
БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И УРОЖАЙНОСТЬ ЗЕРНОВОГО  
АМАРАНТА В ОПТИМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ И ПРИ СТРЕССЕ**

4.1.3. Агрохимия, агропочвоведение, защита и карантин растений

Диссертация

на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

**Гинс Мурат Сабирович,**

доктор биологических наук,

профессор, член-корреспондент РАН

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ</b> .....	<b>3</b>
<b>ВВЕДЕНИЕ</b> .....	<b>4</b>
<b>ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ</b> .....	<b>10</b>
1.1 Особенности, происхождение, история возделывания и народнохозяйственное значение зернового амаранта.....	10
1.1.1 Происхождение и выращивание зернового амаранта.....	10
1.1.2 Хозяйственное значение и области применения зернового амаранта .....	11
1.1.3 Морфология и генетическая стабильность зернового амаранта .....	16
1.2 Современные инновационные подходы к оптимизации урожайности и скороспелости злаковых и псевдозлаковых культур.....	19
1.2.1 Воздействие абиотических стрессов на рост, развитие и продуктивность злаковых и псевдозлаковых растительных организмов .....	19
1.2.2 Роль регуляторов роста растений в модуляции морфофункциональных и физиологических процессов у злаковых и псевдозерновых культур .....	26
1.2.3 Применение химических мутагенов для изменения морфогенеза и генетической структуры растений .....	35
<b>ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ</b> .....	<b>39</b>
2.1 Объекты исследования .....	39
2.2 Условия и место проведения исследований .....	39
2.3 Методика лабораторных исследований в 2021-2024 гг.....	43
2.4 Методика полевых исследований в 2021-2024 гг. ....	48
<b>ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ</b> .....	<b>51</b>
3.1 Влияние регуляторов роста растений на рост и развитие амаранта зернового в различных условиях внешней среды .....	51
3.1.1 Определение концентраций регулятора роста семян зернового амаранта.....	51
3.1.2 Оценка влияния регуляторов роста растений на рост и развитие амаранта зернового в полевых условиях .....	53
3.1.3 Влияние предпосевной обработки на рост и развитие зернового амаранта в условиях низкотемпературного стресса .....	66
3.1.4 Влияние предпосевной обработки на рост и развитие зернового амаранта в условиях водного дефицита.....	83
3.2 Влияние химических мутагенов на рост, развитие и генетическую форму зернового амаранта .....	93
3.2.1 Влияние химических мутагенов на морфологию зернового амаранта.....	95

3.2.2 Влияние химических мутагенов на содержание антиоксидантов и фотосинтетических пигментов зернового амаранта .....	102
3.2.3 Влияние химических мутагенов на урожайность зернового амаранта.....	105
3.2.4 Перспективы использования зернового амаранта под действием химических мутагенов .....	110
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....</b>	<b>113</b>
<b>РЕКОМЕНДАЦИИ ПРОИЗВОДСТВУ.....</b>	<b>114</b>
<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....</b>	<b>115</b>
<b>ПРИЛОЖЕНИЯ.....</b>	<b>144</b>

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АФК – активные формы кислорода

РРР – регуляторы роста растений

АК – аскорбиновая кислота

СК – салициловая кислота

ГК – Гиббереллиновая кислота

ЯК – янтарная кислота

ЭМС – этилметансульфонат

ДМС – диметилсульфат

ДЭС – диэтилсульфат

ДГ – Длина гипокотилия

ДК – Длина корешка

СРМП – Сырая масса проростка

СХМП – Сухая масса проростка

ПП – Потенциал прорастания

СП – Скорость прорастания

ВП – Время прорастания

ИВ – Индекс всхожести

ИЖ – Индекс жизнеспособности

ИЭС – Индекс энергии семян

АБТД АТИ – Агробиотехнологический департамент Аграрно-технологического института

ФГБНУ ФНЦО – Федеральное государственное бюджетное учреждение «Федеральный научный центр овощеводства» с 2017 года

РУДН - Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Российский университет дружбы народов»

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы исследования.** В условиях обострения ресурсных и экологических ограничений, а также увеличения амплитуды климатических колебаний развитие устойчивых моделей производства продовольствия на основе инноваций в биологических науках и сельскохозяйственных технологиях, а также интродукция нетрадиционных культур, сочетающих высокую питательную ценность и экологическую адаптивность, имеют важное значение для обеспечения продовольственной безопасности и сохранения здоровья населения (Manyelo et al., 2022; Gomez et al., 2023). Перспективным направлением исследования является внедрение и использование новых зерновых и овощных культур, не получивших широкого распространения для оптимизации разнообразия продуктов питания и обеспечения населения необходимыми питательными веществами в настоящем и в долгосрочной перспективе (Manyelo et al., 2022).

В данном контексте питательные псевдозерновые культуры рода амарант (*Amaranthus* spp.), относящиеся к семейству амарантовых (Amaranthaceae), могут рассматриваться в качестве объекта пристального научного внимания. (Engelhardt et al., 2023). Этот род примечателен высокими питательными качествами и способностью выдерживать суровые климатические условия, а также устойчивостью к болезням растений. Некоторые виды амаранта считаются сорными растениями из-за своей высокой адаптивности и выживаемости (Jing et al., 2023; Kouame et al., 2023). В числе зерновых видов выделяют *A. hypochondriacus* L., *A. cruentus* L. и *A. caudatus* L. Они ценятся за значительное содержание белка и незаменимых аминокислот, полифенолов, минералов, ненасыщенных жирных кислот и пищевых волокон (Журавель и др., 2012; Fairbanks, 2021). Семена амаранта отличаются низким содержанием глютена, что делает их перспективным сырьем для разработки безглютеновых продуктов и пищевых добавок для людей с непереносимостью глютена (Урубков и др., 2019).

Кроме того, семена амаранта богаты растительным белком высокого качества, скваленом и другими биологически активными компонентами, что обеспечивает его ценность для пищевой и фармацевтической промышленности (Сидорова и др., 2022; He et al., 2002). Листья амаранта используются в качестве источников натуральных

пищевых красителей, травяных чаев и соков благодаря содержанию фитопигментов, флавоноидов, антиоксидантов, фенолов и аскорбиновой кислоты (Motyleva et al., 2022). Одомашнивание амаранта составляет около 4000 лет (Engelhardt et al., 2023), а главными регионами выращивания являются Южная Америка. Растения *A. tricolor* L. и *A. hybridus* L. широко употребляются как овощные культуры в Юго-Восточной Азии, Южной Америке и Африке, тогда как *A. hypochondriacus* L., *A. cruentus* L. и *A. caudatus* L. используются преимущественно как зерновые (Engelhardt et al., 2023; Ponnampalnam et al., 2023).

Нехватка воды, вызывающая засуху, является одним из главных факторов, ограничивающих развитие сельскохозяйственных культур и формирующих стрессовые условия для растений в условиях глобального изменения климата. Воздействие засухи вызывает глубокие изменения в биохимических процессах растений (Hasanuzzaman and Tanveer, 2020). Одним из молекулярных индикаторов водного стресса является ускоренное накопление активных форм кислорода (АФК), что приводит к изменению структуры хлорофилла, уменьшению количества фотосинтетических пигментов, нарушению метаболизма и повреждению клеток (Hernandez et al., 2001; Reddy et al., 2004; Agati and Tattini, 2010; Munne-Bosch et al., 2013; Getko et al., 2019).

В климатических условиях Московского региона экстремально низкие температуры, возникающие после прорастания и появления всходов таких культур, как пшеница, в виде инверсий и поздних весенних заморозков, становятся одной из основных климатических угроз, ограничивающих производство зерновых (Лазарев, 2014; Aslam et al., 2022; Feng et al., 2022). Подавление фотосинтетической эффективности проростков под действием холодового стресса обуславливает замедление их ростовых процессов и развития, что, в свою очередь, приводит к сокращению оптимальных сроков созревания и снижению урожайности культур. Кроме того, воздействие низких температур инициирует увеличение содержания активных форм кислорода и интенсификацию перекисного окисления липидов, что негативно модифицирует течение дыхательных процессов в растительных клетках (Zhou J. et al., 2009; Huang et al., 2013; Mara et al., 2016).

Широко распространенные в растениях первичные и вторичные метаболиты способны активировать и укреплять ферментативные антиоксидантные системы

защиты организма, эффективно снижать повреждающее действие абиотических стрессов на структуру и функции клеток, играя тем самым ключевую роль в поддержании нормальной физиологической деятельности клеток. Растительные регуляторы роста, выступая в качестве важных физиологических регуляторных веществ, могут посредством сигнальных путей и механизмов метаболической регуляции направленно индуцировать и стимулировать биосинтез и накопление указанных функциональных метаболитов (Agati and Tattini, 2010; Sami et al., 2019; Gaba et al., 2018). Результаты многочисленных исследований свидетельствуют о том, что обработка семян с использованием регуляторов роста растений способствует повышению всхожести семян, а также улучшению морфологических и биохимических показателей проростков. Помимо этого, химические мутагены находят применение в селекции зернового амаранта с целью улучшения его хозяйственно ценных признаков и повышения устойчивости к абиотическим стрессам (Cao et al., 2020; Mewar et al., 2020; Ahmad et al., 2020; Vdovenko et al., 2021; Bird, 1983).

**Степень разработанности темы.** В России на современном этапе получены существенные результаты в области изучения предпосевной обработки семян сельскохозяйственных культур с использованием регуляторов роста и химических мутагенов, при этом важное место занимает комплексная оценка их воздействия с экологических, экономических и агрономических позиций. Методы замачивания семян и их инкрустации продемонстрировали высокую эффективность в повышении всхожести и жизнеспособности посевного материала, особенно при выращивании растений в стрессовых экологических условиях (Иванова, 1987; Астарханова, 2008). Однако в настоящее время системные исследования, посвященные влиянию регуляторов роста, химических мутагенов и агротехнических приемов на формирование урожая, устойчивость к стрессовым факторам и адаптационные возможности зернового амаранта, остаются недостаточно разработанными.

**Цель и задачи исследований.** Цель работы заключается в изучении особенности адаптации зернового амаранта к холодному и водному стрессам (засухе) при применении регуляторов роста и химических мутагенов, а также в оценке продуктивности культуры в условиях Московской области.

Для достижения обозначенной цели решали следующие **задачи**:

1. изучить влияние регуляторов роста на посевные качества семян амаранта и жизнеспособность проростков, выращенных из обработанных семян;

2. оценить влияние регуляторов роста на морфометрические показатели, содержание антиоксидантов и фотосинтетических пигментов, продуктивность в процессе вегетации растений в условиях открытого грунта;

3. изучить влияние предпосевной обработки семян амаранта на ростовые процессы и содержание фотосинтетических пигментов в условиях засухи и низких положительных температур;

4. оценить действие химических мутагенов на рост и продуктивность мутантных форм амаранта первого, второго и третьего поколения.

**Объекты исследования** — зерновой амарант (*Amaranthus hypochondriacus* L.) сорта Кизлярец.

**Предмет исследования** — адаптация амаранта к холодовому и засушливому стрессу под действием регуляторов роста и мутагенов.

**Материалы исследования.** Материалом исследований служили регуляторы роста: гиббереллиновая кислота (ГК); янтарная кислота (ЯК); салициловая кислота (СК); аскорбиновая кислота (АК); пероксид водорода ( $H_2O_2$ ); хлорид кальция ( $CaCl_2$ ); Альбит; и химические мутагены: этилметансульфонат (ЭМС); диметилсульфат (ДМС); диэтилсульфат (ДЭС).

**Методология и методы исследований.** Исследование включало лабораторные и полевые эксперименты, проведённые с использованием современных научно-технических подходов к планированию и организации опытов. Все наблюдения и учёты выполнялись в соответствии с общепринятыми агрономическими и физиологическими методиками.

**Научная новизна работы** заключается в том, что впервые проведена комплексная оценка действия регуляторов роста и химических мутагенов на рост, физиолого-биохимические показатели и продуктивность зернового амаранта в условиях Московской области. Впервые выявлены регуляторы (аскорбиновая и янтарная кислоты, гибберелловая кислота, хлорид кальция, Альбит), обеспечивающие адаптацию проростков к холодовому и засушливому стрессам и прослежено их влияние на фотосинтетические пигменты и антиоксиданты в динамике вегетации. Впервые показана эффективность химического мутагенеза (этилме-

тансульфонат, диметилсульфат, диэтилсульфат) для получения мутантных форм с повышенной биомассой, урожайностью и содержанием каротиноидов, что создаёт основу для селекции новых сортов амаранта.

**Теоретическая и практическая ценность работы.** Теоретическая значимость исследования заключается в расширении научных знаний о физиолого-биохимических механизмах адаптации зернового амаранта (*A. hypochondriacus* L.) к абиотическим стрессам (холодовому и засухе) при применении предпосевной обработки семян регуляторами роста и химическими мутагенами. Полученные данные вносят вклад в понимание роли экзогенных регуляторов и мутагенеза в формировании стрессоустойчивости нетрадиционных культур в условиях умеренного климата.

Практическая ценность работы состоит в разработке и обосновании оптимальных режимов предпосевной обработки семян, включая подбор эффективных концентраций регуляторов роста, способствующих повышению продуктивности и устойчивости амаранта в условиях Московской области. Результаты исследования могут быть использованы при совершенствовании агротехнологий выращивания зернового амаранта, а также в селекционных программах, направленных на создание высокоурожайных и стрессоустойчивых форм на основе химического мутагенеза зародышевой плазмы тропических генотипов. Это открывает перспективы для интродукции и эффективного использования генетического потенциала амаранта в российском растениеводстве, особенно в контексте адаптации к изменяющимся климатическим условиям.

**Основные положения, выносимые на защиту:**

- Эффективность применения регуляторов роста при выращивании семенного амаранта в Московской области.
- Влияние предпосевной обработки семян на биомассу, содержание антиоксидантов, фотосинтетических пигментов и урожайность семян амаранта.
- Эффективность применения регуляторов роста при предпосевной обработке семян амаранта в условиях низкой температуры и засухи.
- Влияние предпосевной обработки семян химическими мутагенами на генетическую стабильность и морфометрические показатели мутантов амаранта первого-третьего поколения.

**Степень достоверности результатов** исследований подтверждается экспериментальными данными, полученными в результате лабораторных и полевых опытов с использованием методов дисперсионного анализа результатов лабораторных и полевых опытов и положительными результатами внедрения в производственных условиях.

**Личный вклад автора** заключается в постановке целей и задач исследований, выборе методик проведения полевых опытов, разработке схем, подготовке программы проведения исследований и выполнения агрохимических исследований, проведении лабораторных и полевых испытаний, обработке и анализе результатов исследований, подготовке публикаций, диссертационной рукописи и автореферата.

**Апробация и публикации результаты исследований.** Основные положения диссертационной работы доложены и опубликованы в материалах XIV Международной научно-практической конференции «Инновационные процессы в сельском хозяйстве» (Москва, 2022); Республиканской научно-практической конференции (с международным участием) «Биоразнообразие экосистем Бассейна Днестра» (Тирасполь, 2022); Научных трудов международной научно-практической конференции «Приоритетные научные исследования в области производства и переработки плодоовощного сырья и винограда» (Махачкала, 2023); Международной научно-практической конференции «Ароматические, лекарственные и овощные растения: интродукция, селекция, агротехника, биологически активные вещества, влияние на человека» (Ялта, 2023).

По теме диссертации опубликовано 12 работ, в том числе, 5 работ в изданиях, индексируемых в базах данных Scopus и Web of Science.

**Объем и структура диссертации.** Диссертационная работа состоит из введения, трёх глав, заключения, списка литературы из 287 отечественных и зарубежных источников, приложений. Объем работы составляет 154 страницы, включает 8 таблиц, 39 рисунков и 2 приложения.

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 1.1 Особенности, происхождение, история возделывания и народнохозяйственное значение зернового амаранта

#### 1.1.1 Происхождение и выращивание зернового амаранта

Зерновой амарант представляет собой культуру с длительной историей возделывания и высоким агрономическим потенциалом. Он относится к роду *Amaranthus* L., включающему более 70 видов (Suresh et al., 2014), которые классифицируются на три подрода (Schmid and Stetter, 2017). Название рода происходит от греческого *amarantos*, что означает «неувядающий» (Anjali et al., 2013). Возникновение культуры амаранта связано с Мезоамерикой (территория современной Мексики и Центральной Америки), где его начали культивировать около 8 000 лет назад. В древности амарант служил одной из ключевых пищевых культур у ацтеков и других доиспанских цивилизаций и играл важную роль в ритуальных практиках. После установления испанского колониального господства возделывание амаранта было официально запрещено в связи с его религиозной символикой, однако культура сохранилась в изолированных регионах (Sauer, 1967; He and Park, 2013). В последние десятилетия отмечается устойчивый рост интереса к амаранту как к источнику полноценного белка, незаменимых аминокислот, микроэлементов и биологически активных веществ. Его возделывание расширяется в странах Северной Америки, Азии и Африки (Thara and Blair, 2018). В СССР и последовательно в Российской Федерации зерновой амарант начал внедряться с 1980-х годов, за это время был проведён значительный объём фундаментальных и прикладных исследований, подтвердивших его ценность как пищевой и кормовой культуры (Магомедов, 2022).

Род *Amaranthus* включает как культивируемые, так и дикорастущие виды. К основным зерновым культурам относятся *Amaranthus caudatus* L., *Amaranthus cruentus* L. и *Amaranthus hypochondriacus* L.; их предками считаются дикорастущие виды *Amaranthus hybridus* L., *Amaranthus quitensis* Willd. ex Spreng. и *Amaranthus powellii* S. Wats. (Costea et al., 2004). Некоторые другие виды амаранта, в частности *Amaranthus dubius* L., *Amaranthus hybridus* L. и *Amaranthus tricolor* L., используются в пищу преимущественно в виде листовых овощей (Omondi et al., 2016). В то же время такие виды, как *Amaranthus viridis* L., *Amaranthus retroflexus* L., *Amaranthus spinosus* L., *Amaranthus tuberculatus* (Moq.) Sauer, *Amaranthus albus* L., *Amaranthus*

*palmeri* S. Wats. и ряд других, классифицируются как сорные растения, обладающие высокой конкурентоспособностью и способностью снижать урожайность сельскохозяйственных культур (Jing et al., 2023; Erum et al., 2012).

Зерновой амарант характеризуется высокой экологической пластичностью и способностью к полноценному росту и развитию в разнообразных климатических и почвенных условиях, в том числе в засушливых и жарких районах. Данная культура обладает повышенной устойчивостью к недостатку влаги и способна формировать урожай даже на почвах с низким уровнем плодородия. Посев семян осуществляют в открытый грунт после завершения весенних заморозков; оптимальным температурным режимом для прорастания является температура почвы не ниже 12 °С (Bressani et al., 1987). Растения амаранта отличаются интенсивным ростом и неприхотливостью к агротехническому уходу. На начальных стадиях онтогенеза особое значение имеет своевременная борьба с сорной растительностью, включающая систематическую прополку. Уборку зернового амаранта проводят при полном созревании семян, когда они легко отделяются от соцветий, что наблюдается обычно через 3–4 месяца после посева. Как культура с открытым опылением, амарант позволяет использовать семена, полученные в текущем году, для посева в последующие сезоны (Shukla et al., 2010). Помимо этого, зерновой амарант относится к псевдозерновым культурам и обладает высокой пищевой ценностью: он богат полноценным белком, пищевыми волокнами, а также важнейшими минеральными элементами, такими как железо и магний (Fatinah et al., 2013; Саломатов and Быкова, 2021).

Таким образом, зерновой амарант сочетает в себе историческую значимость, высокую адаптивность к неблагоприятным условиям и выдающуюся питательную ценность. Расширение возделывания амаранта в мировом и отечественном растениеводстве отражает его роль в укреплении продовольственной безопасности и формировании экологически и экономически устойчивых агропродовольственных систем.

### **1.1.2 Хозяйственное значение и области применения зернового амаранта**

Зерновой амарант вновь приобрёл статус ценной культуры благодаря широкому применению в различных областях. Он характеризуется высоким содержанием белка и качеством, превосходящим многие традиционные зерновые культуры. Белок амаранта обладает сбалансированным аминокислотным составом, включая

лизин, незаменимую аминокислоту, часто дефицитную в зернах других культур, что делает амарант полноценным источником белка (De Ron et al., 2017; Malik et al., 2023).

По данным доклада Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН (FAO, 2018), зерновой амарант богат железом, кальцием, магнием, антиоксидантами и другими жизненно важными микроэлементами, поддерживающими здоровье костей, кровеносной системы и обмен веществ. Это обуславливает его значимость в качестве диетического компонента для борьбы с дефицитом питательных веществ и укрепления здоровья в целом.

Кроме того, растёт интерес к безглютеновым зерновым культурам, и амарант рассматривается как перспективная альтернатива для людей с целиакией, чувствительностью или непереносимостью глютена (Taylor and Awika, 2017; Sierpien et al., 2023).

Для объективной оценки пищевой ценности амаранта проведён сравнительный анализ состава его семян с зёрнами традиционных злаков (FoodNutrients.Ru; USDA FoodData Central; Boraiah et al., 2023) (Таблица 1). Результаты показали, что содержание белка и липидов в семенах амаранта существенно превышает аналогичные показатели у основных зерновых культур. Так, уровень жира в амаранте в 2 раза выше, чем в гречихе и просе, и в 4 раза по сравнению с пшеницей. При этом содержание клетчатки в семенах амаранта ниже, чем у большинства злаков, что может быть преимуществом при разработке легкоусвояемых диетических продуктов.

Таблица 1 – Питательная ценность зернового амаранта в сравнении с зерновыми культурами (Boraiah et al., 2023)

Показатели	Амарант*	Гречиха	Кукуруз	Просо**	Пшеница	Рис	Рожь
Вода (%)	11,30	9,75	10,37	13,50	9,57	12,89	10,60
Энергия (ккал/100г)	371	343	365	298	342	360	338
Белки (%)	13,60	13,25	9,42	11,20	11,31	6,61	10,34
Жиры (%)	7,00	3,40	4,74	3,90	1,71	0,58	1,63
Углеводы (%)	65,30	71,50	74,26	54,60	75,90	79,34	75,86
Клетчатка (%)	6,70	10,00	7,30	13,90	12,20	2,80	15,10
Сахар (%)	1,70	0,10	0,64	1,90	0,40	0,12	0,98

Таким образом, включение зерна амаранта в смеси с кукурузой, пшеницей и другими злаками позволяет значительно повысить общую питательную ценность таких композиций за счёт более сбалансированного содержания белков и липидов, соответствующего физиологическим потребностям человека. Зерно, мука и листья амаранта могут успешно использоваться как в традиционных кулинарных изделиях, так и в разработке безглютеновых и функциональных пищевых продуктов.

Помимо пищевого, зерновой амарант обладает значительным кормовым потенциалом. Его листья и стебли содержат высокий уровень белка и лизина, сопоставимый с качественной кормовой люцерной, что делает культуру перспективным компонентом рационов сельскохозяйственных животных (Бочкарева and Багдалова, 2018).

Особую экономическую ценность представляет высокая эффективность размножения амаранта: норма высева составляет всего 0,75 кг/га, а коэффициент воспроизводства достигает 3000 (Yue and Kong, 1987). Такая продуктивность способствует снижению затрат на семенной материал и повышает устойчивость продовольственных систем, особенно в условиях ограниченных ресурсов.

Таблица 2 – Ориентировочный состав зерна, содержание амилозы, энергетическая ценность и физические характеристики трех зерновых видов амаранта

Физико-химические свойства	<i>A. hypochondriacus</i> L.	<i>A. caudatus</i> L.	<i>A. cruentus</i> L.
Влага (%)	10,4±0,0	11,2±0,0	11,3±0,0
Зола (%)	2.1±0.0	2.4±0.0	3.4±0.0
Белок (%)	15,1±0,1	14,8±0,1	13,0±0,1
Клетчатка (%)	4,8±0,0	5,0±0,0	5,8±0,0
Углеводы (%)	58,5±0,1	57,4±0,2	57,3±0,2
Жиры (%)	7,0±0,0	7,1±0,2	7,5±0,1
Амилоза (%)	24,0 ± 7,6	13,5± 2,2	35,4±1,6
Энергия (ккал/100г)	357,3±0,2	352,6±0,1	348,8±0,0
Масса тысячи зерен (г)	0,4±0,1	0,5±0,1	0,4±0,0
Вес гектолитра (кг/гЛ)	90,8±0,1	91,1±0,2	91,3±0,4
Размер ядра (мм)	1,0±0,0	1,1±0,0	0,9±0,0

примечание: По данным Temesgen и Bultosa (2017), содержание амилозы в кукурузном крахмале контрольного (нормального) образца составляет 30,0 ± 8,3 %.

В целях оценки потенциала использования семян зернового амаранта было проведено исследование их физико-химических свойств и содержания ключевых питательных веществ, включая долю амилозы (прямоцепочечного крахмала), у трёх видов амаранта: *A. caudatus* L. (семена красные), *A. hypochondriacus* L. (семена белые) и *A. cruentus* L. (семена чёрные) (Temesgen and Bultosa, 2017) (Таблица 2).

Установлено, что между изученными видами наблюдаются достоверные различия по содержанию золы, сырого протеина, сырой клетчатки и амилозы. Семена всех трёх видов характеризовались повышенным уровнем сырого протеина и сырого жира по сравнению с традиционными злаками. Наибольшее содержание белка выявлено у *A. hypochondriacus* L., что подтверждается данными, представленными на Рисунке 1.

Полученные результаты свидетельствуют о высокой пищевой ценности семян указанных видов амаранта, которые содержат сбалансированный комплекс нутриентов, пригодных для удовлетворения потребностей человека. Особое значение имеют высококачественные функциональные белки с оптимальным аминокислотным профилем, масла, богатые биоактивным скваленом, а также значительное количество пищевых волокон (Снегирева and Мелёшкина, 2018). Совокупность этих компонентов делает амарант перспективным ингредиентом для формирования здорового и сбалансированного рациона.



Рисунок 1. Морфология *Amaranthus hypochondriacus* L.

(Снято в августе 2023 года, экспериментальная площадка института ФНЦО)

Помимо пищевого и кормового использования, зерновой амарант обладает значительным потенциалом в качестве сырья для производства биотоплива и биоматериалов. Его семена и надземная биомасса, богатые липидами, рассматриваются как устойчивые и экологически безопасные альтернативы традиционным источникам в различных отраслях промышленности (Ефремова и др., 2018; Garcia-Camproy et al., 2024; Sokolova and Solovyeva, 2025).

Особый интерес представляет сквален — терпеноидное соединение, впервые выделенное из печёночного жира акул, но в настоящее время активно исследуемое как растительный аналог. Сквален широко применяется в косметической и фармацевтической промышленности благодаря высокой биологической активности, в том числе в качестве иммуномодулирующего адъюванта при производстве вакцин против вирусных инфекций (Verma, 2022). Зерновой амарант предложен в качестве устойчивого растительного источника сквалена, что позволяет снизить зависимость от вылова морских животных (Музалевская и др., 2015).

В ходе исследований Не и соавт. (2002) была разработана методика выделения и очистки сквалена из масла амаранта, а также определены содержание масла, концентрация сквалена и профиль жирных кислот у 11 генотипов, относящихся к четырём зерновым видам амаранта. Основными жирными кислотами амарантового масла являются пальмитиновая (19,1–23,4 %), олеиновая (18,7–38,9 %) и линолевая (36,7–55,9 %). Несмотря на относительно низкое общее содержание масла в семенах (5,1 % у *A. tricolor* и 7,7 % у *A. hypochondriacus*), доля сквалена в составе общих липидов оказывается высокой. Структура выделенного соединения была подтверждена с помощью УФ-спектроскопии и ЯМР-спектроскопии, при этом выход очищенного сквалена достигал 90 %.

Технологии переработки семян зернового амаранта разнообразны и зависят от целевого назначения конечного продукта будь то пищевой ингредиент, безглютеновая мука, функциональная добавка или кормовой компонент (Рисунок 2). Эффективность переработки напрямую влияет на биодоступность белка *in vitro*, уровень антипитательных веществ, минеральный состав и антиоксидантную активность. Выбор метода (проращивание, ферментация, термообработка, экструзия и др.) определяется как технологическими целями, так и потребительскими предпочтениями (Nikonovich et al., 2021).



Рисунок 2. Технологические способы переработки зерна амаранта

Изложенное выше подтверждает целесообразность расширения возделывания зернового амаранта, а также проведения целенаправленных исследований и разработок, направленных на создание на его основе продуктов питания и напитков, пригодных для интеграции в традиционные системы питания.

Дальнейшее освоение биологического потенциала зернового амаранта предполагает развитие по двум взаимодополняющим направлениям:

**Селекционно-генетическое улучшение** — создание новых сортов и генотипов с повышенной урожайностью, улучшенным содержанием белка, незаменимых аминокислот, минералов и антиоксидантов, а также повышенной устойчивостью к биотическим (фитопатогены, вредители) и абиотическим (засуха, низкие температуры, засоление) стрессам.

**Глубокая переработка сырья и разработка функциональных пищевых ингредиентов** — получение из семян амаранта белковых концентратов и изолятов, безглютеновых муко-крупяных смесей, обогащённых напитков, масел, богатых скваленом, а также биоактивных веществ для применения в диетологии, клиническом питании, фармацевтике и косметологии.

Эти направления не только повышают хозяйственную ценность культуры, но и способствуют формированию устойчивых, питательных и технологически адаптированных решений в условиях трансформации глобальных систем питания и растущего спроса на функциональные продукты.

### 1.1.3 Морфология и генетическая стабильность зернового амаранта

Зерновой амарант (*Amaranthus spp.*) относится к C<sub>4</sub>-растениям и характеризуется высокой фотосинтетической эффективностью. В благоприятных условиях высота растения может достигать 2–3 м. Стебли прямостоячие, прочные, слабо- или

сильно разветвлённые, окрашены в зелёный, красный или красно-зелёный цвет. Листья очередные, на длинных черешках, обратнойцевидной или яйцевидно-эллиптической формы.

Соцветие — крупное, верхушечное, однодомное, опыляется преимущественно ветром, хотя возможно участие насекомых-полифагов. Главный соцветный початок достигает длины 50–96 см, с плотно расположенными колосками длиной 18–37 см. Семена мелкие, разнообразны по окраске: от желтовато-белых (*A. hypochondriacus* L.) до коричнево-красных (*A. caudatus* L.) и чёрных (*A. cruentus* L.) (Рисунок 3).

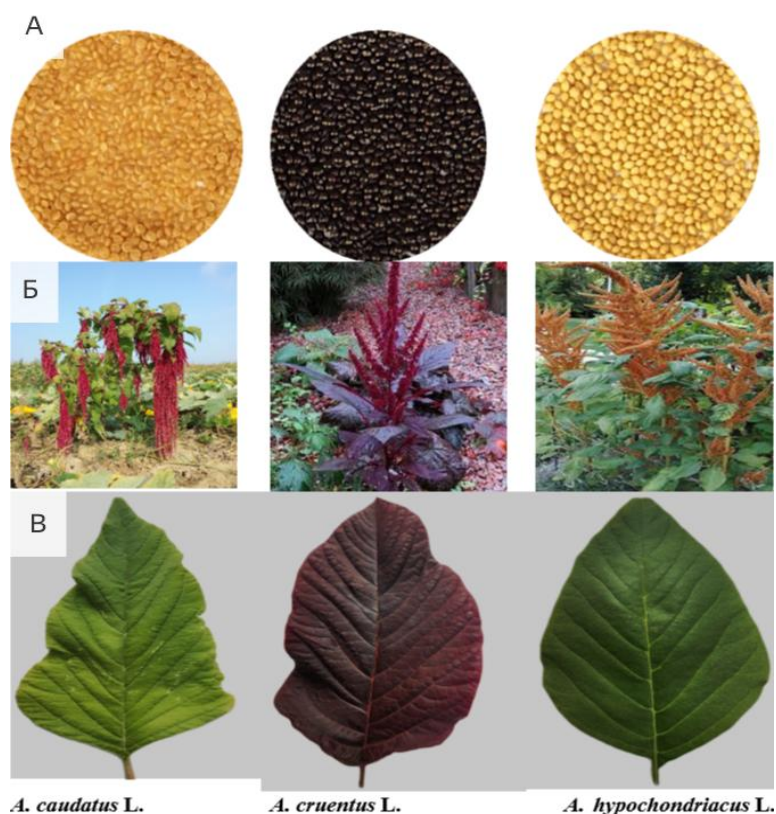


Рисунок 3. Морфологические признаки зернового амаранта (*Amaranthus* spp.) (Sedeek et al., 2025).

Корневая система третичного типа развита умеренно и преимущественно сосредоточена в почвенном слое до 30 см. У зернового амаранта наблюдается два пика интенсивного роста вегетативной массы: первый на 60-е сутки после всходов (фаза бутонизации), второй на 80-е сутки (фаза налива зерна) (Sauer, 1967). Морфологические признаки культуры высота, форма листьев, размер и окраска семян (Рисунок 3) в значительной степени определяются генотипом, а также условиями вы-

рацивания: плодородием почвы, освещённостью, влажностью и агротехникой (Caselato-Sousa and Anelli, 2009; Sedeek et al., 2025).

Фотосинтетический аппарат амаранта имеет типичное для  $C_4$ -растений анатомическое строение: клетки оболочки сосудистых пучков содержат крупные хлоропласты с хорошо развитыми гранами и окружены многочисленными митохондриями (Cerritos et al., 2022). В отличие от злаковых  $C_4$ -культур (например, кукурузы), у которых грани в хлоропластах клеток оболочки утрачивают, у амаранта они функциональны и способны осуществлять полный цикл фотосинтеза. Флуоресценция хлоропластов как в клетках мезофилла, так и в клетках оболочки пучков при возбуждении светом 460 нм регистрируется в диапазоне 660–695 нм и не демонстрирует признаков фотосистемы II в изолированном виде, что подтверждает кооперативный характер  $C_4$ -фотосинтеза. Такая организация способствует высокой эффективности фиксации  $CO_2$  и транспорта фотосинтатов, что обуславливает превосходство амаранта над представителями семейства Poaceae (Gramineae) по фотосинтетической продуктивности (Sibret et al., 2021).

Зерновой амарант относится к теплолюбивым короткодневным культурам с высокой экологической пластичностью и успешно возделывается в тропических, субтропических, умеренных и даже прохладных климатических зонах. Он отличается устойчивостью к засухе, малоплодородию и засолению, способен произрастать на засоленных и щелочных почвах. Благодаря накоплению органического вещества и снижению солёности почвы амарант широко используется как пионерная культура при рекультивации деградированных, засоленных и каменистых земель (Madhu et al., 2024; Gomes et al., 2023; Zhu and Du, 1988). Несмотря на широкое распространение зернового амаранта, его генетическая стабильность подвержена влиянию множества негативных факторов. Поскольку данная культура относится к преимущественно перекрёстноопыляемым видам, это неизбежно приводит к повышению уровня генетической гетерогенности и изменчивости популяций. Наличие механизмов генетической несовместимости между отдельными генотипами существенно осложняет процесс получения инбредных линий и поддержание постоянства селекционно ценных признаков в течение поколений. Помимо этого, абиотические стрессовые факторы, такие как засуха, экстремально высокие температуры и засоление почвы, способны индуцировать развитие соматических и генеративных мутаций,

что в конечном итоге приводит к дополнительному снижению уровня генетической стабильности растений (Pandey et al., 2009; Shcherban, 2021; Anuradha et al., 2023).

С другой стороны, несмотря на ограничения, обусловленные вышеперечисленными факторами, высокая генетическая изменчивость зернового амаранта представляет значительную селекционную ценность и служит основой для создания генотипов с комплексом ценных признаков, включая урожайность, стрессоустойчивость и повышенную пищевую ценность. В связи с этим систематическая оценка генетической стабильности амаранта в различных агрохимических местообитаниях является неотъемлемым этапом при селекции стабильных высокоурожайных сортов и разработке эффективных селекционных технологических систем. Учитывая необходимость использования амаранта для укрепления продовольственной безопасности, адаптации сельскохозяйственного производства к климатическим изменениям и формирования устойчивых систем дохода в аграрной экономике, данное исследование имеет важное теоретическое и практическое значение.

## **1.2 Современные инновационные подходы к оптимизации урожайности и скорости созревания злаковых и псевдозлаковых культур**

### **1.2.1 Воздействие абиотических стрессов на рост, развитие и продуктивность злаковых и псевдозлаковых растительных организмов**

Зерновые и псевдозерновые культуры являются основным компонентом глобальной системы продовольственного обеспечения, однако их продуктивность и качество продукции существенно ограничены действием абиотических стрессов. Различные факторы экологического стресса вызывают у культур значительные нарушения физиолого-биохимических процессов метаболизма, что приводит к снижению урожайности, а также ухудшению питательных качеств и практической ценности сельскохозяйственной продукции. В последние десятилетия мировое сельское хозяйство постоянно сталкивается с двойным вызовом – неблагоприятными изменениями климата и ухудшением состояния экологической среды, при этом особенно остро стоят проблемы абиотических стрессов: засуха, засоление почв, экстремально высокие и низкие температуры, загрязнение тяжелыми металлами и металлоидами. В глобальном масштабе указанные стрессовые факторы являются ключевыми лимитирующими факторами, сдерживающими рост, развитие и повышение

устойчивости сельскохозяйственных культур (Mickelbart et al., 2015; Zhu, 2016; Starodvorov and Kadyrov, 2021; Shah et al., 2021, 2022).

Абиотические стрессы нарушают метаболическую активность растений и окислительно-восстановительный гомеостаз, особенно у зерновых и псевдозерновых культур. Это проявляется в изменениях фенотипических признаков, а также в нарушении ключевых физиологических и биохимических процессов от прорастания семян до налива и созревания зерна. В результате замедляются рост и развитие растений, что может привести к снижению урожайности.

На различных этапах онтогенеза стрессовые условия оказывают специфическое влияние. Они могут нарушать прорастание и формирование всходов, подавлять кущение, сдвигать фазы колошения и цветения, укорачивать или удлинять период вегетации, а также снижать интенсивность налива зерна. Это, в свою очередь, отражается на морфометрических параметрах растений и массе 1000 семян, что напрямую влияет на содержание и качество основных питательных компонентов белка, крахмала и липидов (Wang et al., 2003).

В ответ на абиотический стресс растения активируют сложные защитные механизмы, включающие накопление реактивных форм кислорода, синтез осмопротекторов (например, пролина, сахаров, глицина бетаина) и усиление активности антиоксидантных ферментов — супероксиддисмутазы, каталазы, аскорбатпероксидазы и других (Flowers et al., 2010; Zandalinas et al., 2018). Эти адаптационные реакции направлены на поддержание клеточного гомеостаза и повышение устойчивости к неблагоприятным условиям.

Экстремальные температуры относятся к числу ключевых абиотических стрессоров, оказывающих влияние на морфологию, физиологию, биохимию и экспрессию генов сельскохозяйственных растений (Raja et al., 2020). Особенно значимо воздействие низких температур, которые ограничивают сроки посева и подавляют рост теплолюбивых культур, тем самым снижая агроклиматический потенциал сельскохозяйственного производства. В последние годы наблюдается увеличение площадей, подверженных возвратным похолоданиям в период ранних всходов (Imran et al., 2021).

Прорастание семян представляет собой критическую фазу онтогенеза, имеющую важное экономическое и экологическое значение, поскольку именно на этом

этапе зародыш впервые воспринимает условия внешней среды (Raja et al., 2020). На прорастание семян, особенно на ранних стадиях, сильное влияние оказывают абиотические факторы, включая низкие положительные температуры (Imran et al., 2021). К основным показателям качества семян относятся всхожесть, энергия прорастания и дружность прорастания. Всхожесть отражает потенциальную способность семян формировать нормальные проростки и напрямую влияет на последующий рост и продуктивность сеянцев амаранта. Энергия прорастания характеризует скорость и интенсивность начала прорастания, а дружность степень синхронности прорастания в партии. В англоязычной литературе этот параметр обозначается термином *uniformity* (выравненность), отражающим однородность семенного материала по способности к прорастанию. Показатель «скорость прорастания» часто используется как количественная мера дружности (Raja et al., 2020).

Несмотря на значительный прогресс в изучении устойчивости амаранта к высокотемпературному стрессу и засухе, исследования в области его адаптации к низким температурам остаются недостаточными. Так Canduce et al., 2022 систематически оценивали биохимические, фотосинтетические и морфологические признаки у *A. dubius* L. в условиях теплового стресса. Однако на сегодняшний день отсутствуют систематические сравнительные данные по адаптационным возможностям зернового амаранта в условиях стресса, вызванного низкими положительными температурами.

Амарант — теплолюбивая однолетняя псевдозлаковая культура, широко возделываемая в тропических и субтропических регионах с жарким климатом (Hu et al., 2021; Manoj et al., 2021). При этом амарант, являясь безглютеновой культурой с высоким содержанием полноценного белка и незаменимых аминокислот и обладая высокой пищевой ценностью, характеризуется существенно ограниченным агроклиматическим ареалом вследствие стрессового воздействия низких положительных температур. В условиях умеренного климата посев амаранта проводят ранней весной, однако пониженные температуры почвы и воздуха сильно ингибируют прорастание семян и начальный рост проростков, что неблагоприятно влияет на формирование и развитие растений (Manoj et al., 2021; Novák et al., 2021). Холодовой стресс замедляет прорастание семян, задерживает появление всходов (Ashraf and Foolad, 2005), а также нарушает ключевые физиологические процессы. В частности,

он подавляет фотосинтетическую активность проростков, снижая скорость фиксации CO<sub>2</sub> и ограничивая прирост биомассы (Zhou et al., 2009). Это, в свою очередь, сокращает продолжительность эффективного периода налива зерна и приводит к снижению конечной урожайности (Huang et al., 2013).

На клеточном уровне холодовой стресс индуцирует окислительный стресс: наблюдается значительное повышение уровня активных форм кислорода (АФК) и усиление перекисного окисления липидов (Grohs et al., 2016). Одновременно снижается скорость потребления кислорода в митохондриях, что усугубляет накопление АФК. Для защиты от окислительного повреждения растение активирует как ферментные (супероксиддисмутаза, каталаза, аскорбатпероксидаза), так и неферментные антиоксидантные системы. Среди последних важную роль играют фенольные соединения, обладающие высокой свободнорадикальной поглотительной способностью и участвующие в стабилизации клеточных мембран (Sami et al., 2019). Наблюдаемые в последние десятилетия изменения климатического режима проявляются в увеличении частоты и интенсивности экстремальных температурных явлений как кратковременных весенних похолоданий, так и аномальных волн жары в период вегетации. Эти колебания температуры нарушают ключевые физиолого-биохимические и метаболические процессы у растений. Наиболее уязвимыми к температурному стрессу оказываются ранние этапы онтогенеза: прорастание семян, формирование всходов и рост проростков. Кроме того, экстремальные температуры подавляют фотосинтетическую активность, нарушают структурную целостность белков, снижают ферментативную активность и компрометируют стабильность биологических мембран; в тяжёлых случаях это приводит к гибели клеток и тканей (Mathur et al., 2014; Szymańska et al., 2017).

Наряду с температурным стрессом, водный дефицит (засуха) является одним из наиболее ограничивающих абиотических факторов, сдерживающих продуктивность сельскохозяйственных культур на глобальном уровне (Kaur et al., 2017; Seleiman et al., 2021). По частоте, продолжительности, пространственному охвату и экономическим последствиям засуха превосходит другие природные аномалии.

Оценки показывают, что потери урожайности, обусловленные засушливым стрессом, превышают потери урожайности от всех остальных абиотических стрессоров (Рисунок 4).

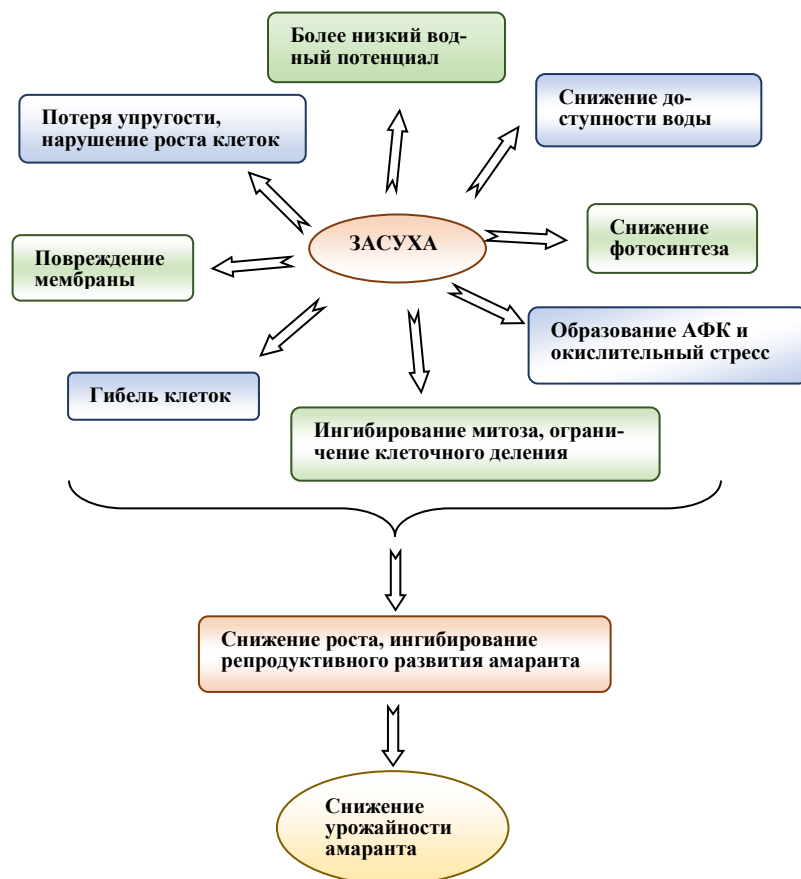


Рисунок 4. Влияние засухи на урожайность зернового амаранта

Водный стресс нарушает водный режим клеток, что приводит к замедлению роста, снижению интенсивности фотосинтеза, нарушению ионного баланса, задержке прорастания семян и накоплению реактивных форм кислорода (Wojtyła et al., 2020). В ответ развиваются вторичные нарушения: усиливается окислительный стресс, подавляются основные метаболические процессы, повреждаются клеточные мембраны и органеллы. Наиболее выраженным проявлением водного дефицита является интенсивная потеря воды через устьица, ведущая к обезвоживанию клеток, их необратимой дегидратации и гибели тканей (Srivastava and Pandey, 2024) (см. Рисунок 4).

К числу биологически активных соединений растительного происхождения относятся вторичные метаболиты полифенольной природы, синтез которых усиливается в ответ на абиотические стрессы и служит элементом защитной реакции (Romani et al., 2002; Blokhina et al., 2003; Panche et al., 2016; Sarker and Oba, 2018b).

Влияние засухи на накопление, качественный состав и биологическую активность этих соединений у большинства видов растений остаётся недостаточно изученным. Уровень и состав полифенолов определяются генетическими особенностями вида, фазой онтогенеза, типом стрессового воздействия, а также применением

экзогенных регуляторов роста и других биологически активных веществ (Sarker and Oba, 2018a; Barba de la Rosa et al., 2019).

Многочисленные исследования свидетельствуют, что водный дефицит и предпосевная обработка семян экзогенными соединениями способны стимулировать синтез флавоноидов и других фенольных соединений, что приводит к повышению антиоксидантной активности растений. Такой эффект особенно выражен у стресс-толерантных листовых овощей, включая амарант (Abass and Mohamed, 2011; Sarker et al., 2017; Al-Huqail et al., 2020).

Таким образом, комбинированное воздействие засухи и экзогенных агентов может служить инструментом направленной химической модуляции метаболического профиля растений, способствуя увеличению содержания биологически активных веществ и усилению их функциональных свойств (El-Beltagi and Mohamed, 2013; Alhaithloul et al., 2020).

Амарант относится к культурам, способным произрастать на малопродуктивных почвах и в условиях экстремального климата, в частности, при высоких температурах и недостатке влаги (Kim et al., 2021). Тем не менее, даже у этой относительно засухоустойчивой культуры водный дефицит на ранних этапах онтогенеза оказывает выраженное негативное влияние. Многочисленные исследования показывают, что стресс засухи в фазе проростков подавляет рост и развитие растений, нарушает формирование вегетативных и репродуктивных органов и снижает семенную продуктивность амаранта (Sarker and Oba, 2018b; Yu et al., 2022; Motyleva et al., 2022).

Основные физиологические проявления водного стресса включают нарушение водного баланса вследствие перераспределения влаги между органами, повреждение клеточных мембран, снижение осмотического потенциала и ослабление фотосинтетической активности. Ключевым фактором, ограничивающим урожайность при засухе, является подавление фотосинтеза, что сопровождается деградацией пигментного аппарата, снижением эффективности фотосинтетических реакций, нарушением транспорта электронов и уменьшением фиксации углекислого газа в процессе карбоксилирования.

Амарант относится к числу псевдозерновых продовольственных культур, и расширение его семенного производства может внести значительный вклад в реше-

ние глобальных проблем голода и обеспечение продовольственной безопасности (Jimoh et al., 2022). В этой связи особую актуальность приобретает научно обоснованная оценка влияния водного дефицита на продуктивность амаранта.

В последние годы проведён ряд исследований, посвящённых устойчивости амаранта к абиотическим стрессам. Так, Candyce и соавт. (Candyce et al., 2022) систематически изучали биохимические, фотосинтетические и морфологические признаки у *A. dubius* L. с целью скрининга на термотолерантность. Sarker и Oba (2018b) оценили влияние водного дефицита на рост *A. tricolor* L., а также на уровень маркеров окислительного стресса, накопление совместимых осмолитов, фенольных соединений, флавоноидов и общую антиоксидантную активность.

Несмотря на достигнутый прогресс в изучении реакции амаранта на засуху и высокотемпературный стресс, до сих пор отсутствуют систематические данные по адаптационным возможностям зернового амаранта (*A. Hypochondriacus* L.) в условиях водного дефицита. Это создаёт существенный пробел в знаниях, необходимых для разработки устойчивых агротехнологий его возделывания в условиях меняющегося климата.

Предпосевная обработка семян представляет собой важный агротехнологический приём для улучшения стрессоустойчивости и повышения продуктивности амаранта в условиях климатических аномалий, таких как засуха и весенние похолодания (Zhu et al., 2021). Традиционные методы возделывания сельскохозяйственных культур недостаточно точно отражают реакцию растений на засуху, особенно в отношении формирования урожая, динамики фотосинтетических пигментов и антиоксидантной системы. Однако данные о динамике фотосинтетических пигментов и активности антиоксидантной системы у амаранта в ответ на водный стресс остаются ограниченными. В связи с этим возникает необходимость в систематическом исследовании влияния предпосевной обработки семян на формирование устойчивости амаранта к водному стрессу.

В условиях Московской области возделывание амаранта сталкивается с двумя основными абиотическими ограничителями: весенними возвратными похолоданиями (низкими положительными температурами после всходов) и периодами засухи в летний период (Feng et al., 2022). Эти факторы непосредственно влияют на воспроизводство культуры и реализацию её продуктивного потенциала.

Таким образом, всестороннее изучение реакции зерновых и псевдозерновых культур на абиотические стрессы и разработка на этой основе эффективных агротехнологических стратегий имеют первостепенное значение для обеспечения продовольственной безопасности и устойчивого развития растениеводства в условиях меняющегося климата.

### **1.2.2 Роль регуляторов роста растений в модуляции морфофункциональных и физиологических процессов у злаковых и псевдозерновых культур**

Растения обладают многоуровневыми физико-биохимическими и молекулярными механизмами, обеспечивающими адаптацию к абиотическим стрессам, таким как пониженные температуры и засуха. К числу ключевых адаптивных реакций относятся репрограммирование генной экспрессии, синтез стресс-индуцируемых белков, поддержание ионного гомеостаза, накопление осмопротекторов и усиление антиоксидантной защиты (Sharma et al., 2022). В целях повышения устойчивости сельскохозяйственных культур к неблагоприятным условиям среды разрабатываются различные агротехнологические и физиологические подходы. Предпосевная обработка семян представляет собой перспективный метод, позволяющий прогнозировать продуктивные характеристики амаранта в условиях климатических изменений и формировать стратегии адаптации (Zhu et al., 2021).

Современные агрономические технологии недостаточно точно отражают реакцию культур на низкотемпературный стресс, особенно в аспекте формирования урожая. При этом физиологические механизмы устойчивости, включая динамику фотосинтетических пигментов и активность антиоксидантных систем у амаранта при охлаждении, остаются слабо изученными. В связи с этим возникает острая необходимость в систематическом исследовании влияния предварительной обработки семян на формирование стрессоустойчивости у псевдозерновых культур в условиях низкотемпературного стресса.

Одним из наиболее эффективных инструментов модуляции защитных реакций растений являются регуляторы роста растений (РРР). К ним относятся эндогенные фитогормоны и сигнальные молекулы, такие как ауксины, брассиностероиды, абсцизовая кислота, этилен, цитокинины, гиббереллины, жасмоновая кислота, оксид азота, полиамины, салициловая кислота и стриголактоны, которые участвуют в

тонкой регуляции физиологических и метаболических процессов при абиотическом стрессе (Sabagh et al., 2021; Islam et al., 2021). Применение PPP получило широкое распространение в растениеводстве как средство повышения продуктивности, улучшения качества продукции и смягчения последствий неблагоприятных экологических факторов (Shah et al., 2023). Несмотря на низкие концентрации, эти биологически активные соединения оказывают значительное влияние на морфогенез, физиолого-биохимические свойства и реализацию генетического потенциала растений (El Sabagh et al., 2022; Rademacher, 2015).

**Гиббереллиновая кислота.** Среди регуляторов роста растений гиббереллины представляют собой ключевую группу фитогормонов, играющих центральную роль в модуляции многочисленных процессов роста, развития и адаптации сельскохозяйственных культур. Гиббереллины представляют собой тетрациклические дитерпеноидные карбоновые кислоты, объединяющие более 130 структурно родственных соединений. Наиболее изученной и биологически активной формой является гиббереллиновая кислота (ГК), впервые выделенная в 1950-х годах учёными западных стран.

ГК участвует в реализации стресс-адаптивных механизмов у растений, способствуя поддержанию ионного гомеостаза, стабилизации мембран, усилению антиоксидантной защиты, накоплению совместимых осмолитов и активации экспрессии генов, связанных с устойчивостью к абиотическим стрессам (Emamverdian et al., 2020; Nagar et al., 2021). В частности, ГКЗ проявляет выраженный защитный эффект при воздействии неблагоприятных факторов за счёт повышения активности антиоксидантных ферментов, что способствует эффективной нейтрализации реактивных форм кислорода (АФК).

Многочисленные исследования свидетельствуют, что экзогенное применение гиббереллиновой кислоты позволяет смягчить негативные последствия абиотических стрессов и улучшить физиологическое состояние растений (Elahi et al., 2022; Namayun et al., 2010). Как показывают данные ряда исследований, обработка растений ГК приводит к значительному повышению биометрических показателей, содержания фотосинтетических пигментов, чистой скорости фотосинтеза, активности метаболических ферментов, эффективности усвоения минеральных элементов и, как следствие, к увеличению урожайности даже в условиях стресса (Рисунок 5)

(Shahzad et al., 2021; Afroz et al., 2006; Rady et al., 2021; Abdel-Hamid and Mohamed, 2014; Shah et al., 2023).

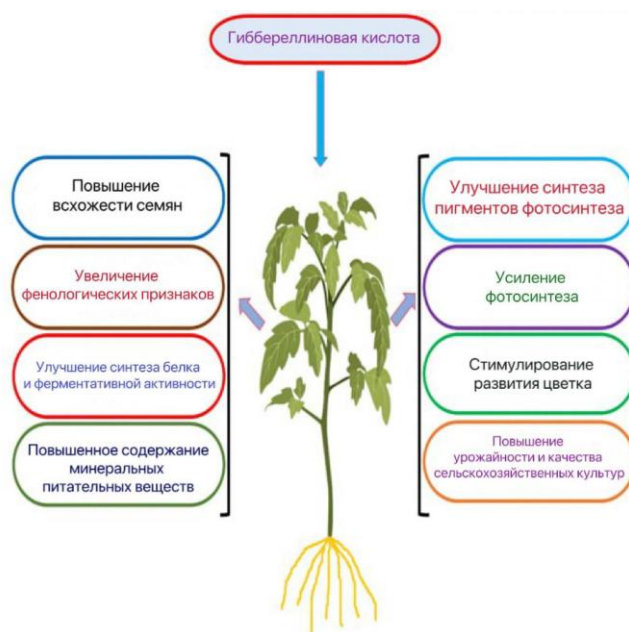


Рисунок 5. Представление роли гиббереллиновой кислоты в росте и развитии растений

Развитие растений на протяжении жизненного цикла определяется сложной координацией молекулярных и физиологических процессов, осуществляемой через интегрированные гормональные сигнальные сети. Взаимодействие различных фитогормонов является необходимым условием для динамической перестройки ростовых и защитных реакций в ответ на меняющиеся условия окружающей среды. Гиббереллиновая кислота вступает в сложные синергетические и антагонистические взаимодействия с другими регуляторами роста растений, тем самым тонко регулируя обмен веществ, рост и стрессоустойчивость (Abbas et al., 2022; Banerjee and Roychoudhury, 2019; Shaki et al., 2019; Weiss and Ori, 2007).

**Салициловая кислота.** Салициловая кислота (СК) представляет собой фенольный фитогормон, играющий центральную роль в индукции системной приобретённой устойчивости и координации защитных реакций у растений (Al-Thalag and Al-Jalal, 2023). Помимо своей функции в иммунитете, СК выступает важным регулятором роста и развития, участвуя в широком спектре физиологических процессов, включая клеточную пролиферацию, метаболизм фитогормонов и модуляцию стрессовых ответов. Благодаря способности влиять на сигнальную трансдукцию и ключевых метаболических путей, салициловая кислота занимает одно из ведущих мест в регуляторной сети растительной физиологии (Peleg and Blumwald, 2011).

Экспериментальные данные свидетельствуют, что СК оказывает многофакторное влияние на рост и развитие растений. Она способна стимулировать фотосинтетическую активность за счёт повышения содержания хлорофиллов, улучшать метаболическое состояние клеток и оптимизировать темпы роста, что в конечном итоге способствует повышению продуктивности и качества урожая (Rao and Davis, 1999). Кроме того, салициловая кислота усиливает устойчивость растений к комплексу абиотических и биотических стрессоров, включая засуху, низкие температуры и патогенные микроорганизмы, за счёт активации защитных механизмов на клеточном и молекулярном уровнях (Колупаев et al., 2021).

Механизм действия СК реализуется через сложную сеть внутриклеточных сигнальных каскадов. Одним из ключевых аспектов её функции является взаимодействие с другими фитогормонами, что позволяет согласованно регулировать процессы роста, дифференцировки и адаптации (Leonetti et al., 2017). Кроме того, СК способна модулировать экспрессию стресс- и рост-ассоциированных генов, а также влиять на синтез белков и активность ферментных систем, тем самым обеспечивая гибкую перестройку метаболизма в ответ на изменения внешней среды (Zhang et al., 2022).

**Аскорбиновая кислота.** Аскорбиновая кислота (АК), известная также как витамин С, представляет собой биологически активное соединение, играющее многофункциональную роль в физиологии растений. Помимо своей известной функции как мощного водорастворимого антиоксиданта, АК выступает в качестве сигнальной молекулы, участвующей в регуляции роста, развития и адаптивных реакций на стрессовые воздействия (Celi et al., 2023). В научной литературе подробно описаны её свойства и механизмы действия как регулятора роста растений (PPP).

АК участвует в ключевых физиологических процессах, включая фотосинтез, клеточную пролиферацию, гормональный метаболизм и стресс-ответы. Благодаря высокой антиоксидантной активности она способствует нейтрализации реактивных форм кислорода (АФК), возникающих при воздействии таких абиотических факторов, как засуха и высокая температура, а также при биотических атаках патогенов. Это, в свою очередь, способствует поддержанию клеточного гомеостаза, улучшению ростовых параметров и повышению урожайности (Viviani et al., 2021).

Механизмы регуляции роста растений с участием АК носят многокомпонентный характер. В частности, она служит кофактором для ряда ферментов, участвующих в биосинтезе компонентов клеточной стенки, метаболизме фитогормонов и функционировании антиоксидантных систем. В качестве ключевого регулятора окислительно-восстановительного статуса клетки АК поддерживает оптимальный баланс АФК, предотвращая окислительное повреждение макромолекул и создавая условия, благоприятные для роста и дифференцировки (Еникеев et al., 2013).

Кроме того, АК вовлечена в сложные сигнальные сети растений. Она взаимодействует с основными классами фитогормонов абсцизовой кислотой, этиленом и ауксинами обеспечивая интеграцию гормональных сигналов при координации ростовых и защитных процессов. Её участие в регуляции экспрессии генов и синтеза белков дополнительно подчеркивает её центральную роль в молекулярной физиологии растений (Xu et al., 2022). Экспериментальные данные подтверждают, что АК способна модулировать транскрипцию генов, связанных со стрессоустойчивостью, контролем роста и активацией защитных путей (Fu et al., 2023). Через влияние на транскрипционные и трансляционные механизмы она опосредует адаптивные реакции на внешние раздражители (Kejariwal, 2017).

Таким образом, аскорбиновая кислота оказывает комплексное влияние на рост и развитие растений. Она способствует формированию корневой и побеговой систем, индукции цветения, завязыванию плодов и усилению устойчивости к широкому спектру биотических и абиотических стрессоров, что свидетельствует о её универсальности в качестве регулятора роста растений. Многочисленные исследования подтверждают, что АК играет ключевую роль в физиологии растений и представляет значительный интерес для сельскохозяйственной практики. Её регуляторные функции охватывают разнообразные биохимические и молекулярные пути, что делает её важным элементом в стратегиях повышения продуктивности и стрессоустойчивости культур.

**Янтарная кислота.** В последние годы янтарная кислота (ЯК) привлекает повышенный интерес ученых как перспективный регулятор роста растений (РРР). В растительном организме данное соединение функционирует одновременно как ключевой метаболит цикла трикарбоновых кислот и сигнальная молекула, участвующая в регуляции основных физиологических процессов – прорастания семян,

формирования корневой системы, фотосинтетической эффективности и адаптации к абиотическим стрессам. Физиологическое действие ЯК реализуется через взаимодействие с гормональными сигнальными каскадами и модуляцию активности ферментов, что в совокупности способствует оптимизации интегрированного роста и развития растительных организмов (Jia et al., 2020).

Экспериментальные исследования подтверждают выраженное стимулирующее влияние янтарной кислоты на корнеобразование. Показано, что обработка растений ЯК способствует формированию боковых корней и усиленному ветвлению корневой системы, что обеспечивает расширение зоны поглощения воды и минеральных элементов (Zhang et al., 2018; Sun et al., 2019; Wang et al., 2020). Кроме того, ЯК повышает активность мембранных транспортёров, участвующих в усвоении основных макроэлементов азота, фосфора и калия, тем самым улучшая минеральное питание растений.

Особое значение имеет способность ЯК индуцировать развитие корневых волосков. Корневые волоски представляют собой специализированные клеточные структуры, значительно увеличивающие общую поглощающую поверхность корня. Это напрямую повышает эффективность поступления воды и питательных веществ из почвы, что особенно критично в условиях ограниченных ресурсов.

Не менее важна роль янтарной кислоты в укреплении стрессоустойчивости растений. За счёт формирования более развитой и функционально активной корневой системы ЯК способствует увеличению корневой биомассы и повышает устойчивость к таким абиотическим стрессорам, как засуха, засоление и дефицит питательных элементов. Усиление корневого аппарата позволяет растениям лучше переносить неблагоприятные условия и поддерживать продуктивность даже в стрессовых средах.

Ряд публикаций посвящён детальному анализу роли ЯК как регулятора роста растений. В них рассматриваются молекулярные и физиологические механизмы её действия, взаимодействие с эндогенными фитогормонами, а также потенциал применения в агротехнологиях для повышения продуктивности и стрессоустойчивости культур (Zacserina, 2023; Li et al., 2019; Irfan et al., 2021).

**Перекись водорода.** Перекись водорода ( $H_2O_2$ ) представляет собой биологически активную молекулу, играющую двойственную роль в физиологии растений:

при высоких концентрациях она выступает как токсичный продукт окислительного стресса, тогда как в низких дозах функционирует как важный регулятор роста растений (PPP). Экзогенное или эндогенное применение  $H_2O_2$  в умеренных количествах способствует активации ключевых процессов роста, включая релаксацию клеточной стенки, клеточное деление и удлинение, а также стимуляцию развития корневой системы, побегов и листьев (Gondim et al., 2011).

Как окислительно-восстановительная сигнальная молекула,  $H_2O_2$  участвует в многочисленных внутриклеточных сигнальных каскадах. Она способна модулировать экспрессию генов, активировать специфические сигнальные пути и взаимодействовать с другими сигнальными соединениями, обеспечивая интеграцию ростовых и защитных реакций (Lei et al., 2023). В условиях абиотических и биотических стрессов умеренные уровни  $H_2O_2$  инициируют активацию антиоксидантной системы растений, что повышает их устойчивость к таким факторам, как засуха, засоление, патогены и вредители, и способствует поддержанию гомеостаза и стабильного роста (Gondim et al., 2011; Kandola et al., 2024; Guedes et al., 2024; Park et al., 2024).

Функциональная активность  $H_2O_2$  реализуется в тесной кооперации с другими регуляторными молекулами. Она вступает в сложные взаимодействия с фитогормонами, антиоксидантными системами, а также с такими сигнальными соединениями, как оксид азота и брассиностероиды. Эти взаимосвязи лежат в основе координации клеточной сигнализации и регуляции онтогенетических процессов, включая органогенез, дифференцировку клеток и адаптацию к меняющимся условиям внешней среды (Park et al., 2024; Kandola et al., 2024; Roussos, 2023).

**Хлорид кальция.** Хотя хлорид кальция ( $CaCl_2$ ) формально не относится к классическим регуляторам роста растений (PPP), он широко применяется в растениеводстве как эффективное средство для улучшения роста, повышения продуктивности и усиления устойчивости культур к абиотическим стрессам. Ионы кальция, поступающие из  $CaCl_2$ , участвуют в ключевых физиологических процессах, включая развитие корневой системы, накопление фотосинтетических пигментов, улучшение качества плодов и поддержание интенсивности фотосинтеза. При внесении в оптимальных концентрациях  $CaCl_2$  значительно повышает жизнеспособность и общее физиологическое состояние растений (Xu et al., 2013; More et al., 2023).

Экзогенный кальций, как незаменимый макроэлемент, играет центральную роль в росте, развитии и репродуктивных функциях растений. Многочисленные исследования подтверждают его способность эффективно смягчать последствия стрессовых воздействий за счёт повышения стрессоустойчивости или толерантности растений (Feng et al., 2023). Механизмы защитного действия  $\text{CaCl}_2$  при абиотическом стрессе можно условно разделить на шесть основных направлений:

- стабилизация структуры клеточных стенок и биологических мембран;
- регуляция ионного гомеостаза, в частности соотношения  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ ;
- модуляция уровня эндогенных фитогормонов;
- поддержание фотосинтетической активности;
- регулирование дыхательного метаболизма и улучшение функциональной активности корней;
- индукция экспрессии стресс-ассоциированных генов и синтеза защитных белков (Tan et al., 2011; Xu et al., 2013; Ma et al., 2019; Sarpal, 2020; Wu et al., 2021; Gao et al., 2024).

Таким образом,  $\text{CaCl}_2$  проявляет свойства, сопоставимые с функциями регуляторов роста растений, обеспечивая кальциевое питание и опосредуя широкий спектр адаптивных реакций. Его действие реализуется через кальциевую сигнализацию, участие в формировании клеточных стенок и модуляцию активности ключевых ферментов. В условиях современного сельскохозяйственного производства рациональное применение хлорида кальция представляет собой перспективный агротехнологический приём, способствующий не только повышению урожайности и качества продукции, но и усилению устойчивости культур к неблагоприятным экологическим факторам.

**Альбит.** Альбит представляет собой комплексный биостимулятор растительного происхождения, сочетающий в своём составе функции регулятора роста растений (PPP), фунгицида и антидота. Препарат предназначен для повышения устойчивости сельскохозяйственных культур к абиотическим и химическим стрессам, включая засуху, экстремальные температуры, заморозки, загрязнение почв и фитотоксичность пестицидов и минеральных удобрений. Дополнительно Альбит способствует увеличению полевой всхожести семян, ускорению формирования урожая, росту продуктивности на 5–30% в зависимости от культуры, улучшению качества

продукции и защите растений от ряда болезней – в частности, корневых гнилей, листовых пятнистостей, мучнистой росы, ржавчин, фитофтороза и бактериозов (Злотников и др., 2008; Еряшев и др., 2016).

Действующим веществом Альбита является природный биополимер – поли- $\beta$ -гидроксимасляная кислота, синтезируемая почвенными бактериями *Bacillus megaterium*. В естественных условиях эти микроорганизмы колонизируют корневую зону растений и участвуют в стимуляции роста, защите от фитопатогенов и адаптации к неблагоприятным условиям. В состав препарата также включены компоненты, усиливающие и стабилизирующие его действие: сульфат магния, моно- и дигидрофосфат калия, нитрат калия, карбамид и экстракт хвойных растений. Важно отметить, что Альбит не содержит живых клеток микроорганизмов, а включает лишь биологически активные метаболиты, что обеспечивает высокую стабильность его эффекта и снижает зависимость от внешних условий. Препарат сочетает экономическую доступность и экологическую безопасность, характерные для биопрепаратов, и при этом демонстрирует эффективность, сопоставимую с химическими аналогами (Злотников и др., 2008).

Механизм действия Альбита основан на активации врождённых защитных систем растений. Препарат взаимодействует с рецепторами НАДФН-оксидазного комплекса, что запускает каскад сигнальных событий и стимулирует экспрессию антиоксидантных ферментов, включая супероксиддисмутазу, пероксидазу, дегидроаскорбатредуктазу и глутатионредуктазу. В результате обработанные растения приобретают повышенную устойчивость к пестицидному, температурному, засушливому и химическому стрессам. Повышенное содержание хлорофилла в листьях служит надёжным физиологическим маркером усиленной стрессоустойчивости. Кроме того, активация НАДФН-оксидазы под действием Альбита инициирует биосинтез салициловой кислоты – ключевого сигнального молекулярного медиатора, опосредующего системную приобретённую устойчивость. Это обеспечивает специфическую защиту растений от широкого спектра фитопатогенов (Сергеев и др., 2007; Злотников и др., 2008).

Таким образом, Альбит функционирует как сбалансированный, многофункциональный препарат, охватывающий ключевые аспекты жизнедеятельности растений – от роста и развития до иммунной защиты и стрессоадаптации.

Учитывая многообразие функций регуляторов роста растений в онтогенезе, целью настоящей статьи является систематизация современных данных о биосинтезе, сигнальной трансдукции и физиологической роли РРР в росте, развитии и стрессоустойчивости сельскохозяйственных культур. Особое внимание уделено соединениям, косвенно или напрямую влияющим на толерантность растений к абиотическим стрессам. Также предпринята попытка осветить современное молекулярное понимание перекрёстного взаимодействия фитогормонов и сигнальных молекул в регуляции адаптивных реакций.

Следует подчеркнуть, что эффективность и безопасность применения РРР, включая такие препараты, как Альбит, напрямую зависят от нормы применения, способа внесения, препаративной формы, фазы развития растений и условий окружающей среды. Нерациональное использование регуляторов роста может вызвать физиологические нарушения, включая деформацию органов, угнетение роста или снижение урожайности (Arteca, 1995). В то же время обоснованное применение РРР позволяет надёжно регулировать онтогенез зерновых и псевдозерновых культур, повышать как урожайность, так и качество продукции. По мере расширения знаний о молекулярных механизмах действия РРР и создания новых, более специально ориентированных формул, их значение в устойчивом сельском хозяйстве будет постоянно усиливаться, способствуя более точному и экологически безопасному регулированию роста и защиты растений.

### **1.2.3 Применение химических мутагенов для изменения морфогенеза и генетической структуры растений**

**Основные химические мутагены в селекции зернового амаранта.** Зерновой амарант представляет значительный интерес как псевдозерновая культура благодаря высокому содержанию белка, сбалансированному аминокислотному профилю (в том числе повышенному содержанию лизина), а также разнообразным минералам и биологически активным соединениям (Гудым, 2018). Эти особенности делают амарант перспективным сырьём для функциональных пищевых продуктов, кормов и биотехнологических направлений в условиях роста спроса на высокобелковые культуры и необходимости диверсификации зерновых ресурсов. Для ускоренного расширения его генетического разнообразия и целенаправленного улучше-

ния агрономически важных признаков в селекционной практике активно применяют химический мутагенез, основанный на использовании соединений, способных индуцировать стойкие наследуемые изменения в генетическом материале (Altindal and Altindal, 2024).

Наиболее распространённые химические мутагены, применяемые в растениеводстве и, в частности, в селекции амаранта, принято делить на три основные группы по механизму действия на ДНК (таблица 3) (Jain, 2012; Гудым, 2018).

Таблица 3 – Основные группы химических мутагенов и их действие на ДНК

Группа мутагенов	Примеры соединений	Механизм действия на ДНК	Основные типы мутаций
Алкилирующие агенты	EMS, MMS, NaN <sub>3</sub>	Алкилирование азотистых оснований, нарушение парности	Точечные замены, мелкие делеции
Аналоги нуклеиновых оснований	5-бromoурацил, 2-аминопурин	Встраивание вместо природных оснований при репликации, ошибки спаривания	Переходы и трансверсии
Интеркалирующие агенты	Бромид этидия, акридиновый, оранжевый	Встраивание между парами оснований, искажение спирали	Вставки/выпадения нуклеотидов

Применение перечисленных классов химических мутагенов в селекции зернового амаранта позволяет получать новые генотипы с комплексом улучшенных признаков: повышенной урожайностью, лучшим качеством зерна (содержанием и составом белка и масла), а также повышенной устойчивостью к абиотическим стрессам (низкие положительные температуры, засуха) и, потенциально, к биотическим факторам. Такие мутантные линии могут служить исходным материалом для дальнейшей гибридизации и включения в селекционные программы, тем самым расширяя адаптивный потенциал культуры в условиях изменяющегося климата и растущих требований к продовольственной безопасности (Гудым, 2018).

**Воздействие химического мутагенеза на зерновой амарант.** Химический мутагенез оказывает многостороннее влияние на зерновой амарант, затрагивая как морфологические, так и физиологические характеристики культуры. Прежде всего, он индуцирует генетическую изменчивость, проявляющуюся в модификации ряда фенотипических признаков включая высоту растений, степень ветвления, форму листовых пластин, архитектуру соцветий, размер и окраску семян, а также другие морфологические особенности.

Помимо изменений внешнего облика, химические мутагены способны влиять на онтогенетические процессы. Они могут ускорять или замедлять прорастание семян, изменять темпы вегетативного роста, сдвигать фазу цветения и, как следствие, оказывать прямое или опосредованное воздействие на урожайность.

Особый интерес представляет способность мутагенеза повышать адаптивный потенциал амаранта. Некоторые полученные мутантные линии демонстрируют усиленную устойчивость к абиотическим и биотическим стрессам — в частности, к засухе, почвенной засоленности, фитопатогенам и вредителям, что расширяет возможности возделывания культуры в неблагоприятных условиях.

Кроме того, химический мутагенез может улучшать биохимический состав зерна. Отдельные мутанты характеризуются повышенным содержанием белка, крахмала, липидов, витаминов или минеральных элементов, что повышает их питательную и функциональную ценность для использования в пищевой и кормовой промышленности.

Таким образом, направленное применение химических мутагенов открывает широкие перспективы для селекционного улучшения зернового амаранта, позволяя одновременно оптимизировать его продуктивность, устойчивость и качество продукции.

**Примеры исследований химического мутаген и меры предосторожности.** Исследования свидетельствуют о высокой эффективности химических мутагенов в селекции сельскохозяйственных культур. Так, обработка зернового амаранта этилметансульфоновой кислотой (ЭМС) приводит к индукции карликовых мутантных форм, характеризующихся повышенной устойчивостью к полеганию и увеличенной зерновой продуктивностью. В исследованиях на сое показано, что воздействие азидом натрия ( $\text{NaN}_3$ ) способствует появлению линий с улучшенным белковым составом зерна содержание белка у таких мутантов достоверно превышает аналогичный показатель у исходного (дикого) типа. Кроме того, применение 5-бromoурацила у зернового амаранта инициирует формирование засухоустойчивых генотипов, которые в условиях водного дефицита демонстрируют более высокую выживаемость и урожайность по сравнению с контрольными растениями (Abbass, 2009; Mba et al., 2010; Talebi, 2012). Согласно исследованиям Анны Широковой (Shirokova et al., 2015), у петунии сорта «Снежный шар» путем мутагенеза этилметансульфонатом

(ЭМС) получены две мутантные линии с двуцветными венчиками; методом ВЭЖХ в их венчиках выявлено разнообразие антоцианов и высокое содержание флавонолов, а химический мутагенез обусловил изменение биосинтеза флавоноидов в разных частях венчика, что привело к дифференциальной окраске его центра и долей.

Вместе с тем применение химических мутагенов требует соблюдения строгих агротехнологических и лабораторных протоколов. Ключевыми параметрами, определяющими успех эксперимента и жизнеспособность растений, являются концентрация мутагена и продолжительность экспозиции. Их неоправданное увеличение может вызвать чрезмерное повреждение клеточных структур и гибель обрабатываемого материала. Помимо этого, полученные мутанты подвергаются многоэтапному скринингу на протяжении нескольких поколений с целью подтверждения стабильной наследуемости целевых признаков и исключения соматической химерности.

Особое внимание уделяют вопросам биологической и химической безопасности. Работа с мутагенными веществами должна осуществляться исключительно в специально оборудованных лабораториях с соблюдением всех требований техники безопасности, включая использование средств индивидуальной защиты, правильную утилизацию отходов и минимизацию рисков для персонала и окружающей среды. Эти аспекты регулируются не только техническими, но и этическими нормами, предусмотренными для генетических и селекционных исследований (Khan and Goyal, 2009).

Для целей настоящего исследования химический мутагенез рассматривается как эффективный и перспективный метод, позволяющий генерировать значительный объём генетического разнообразия. Создаваемые мутационные ресурсы могут стать основой для последующего отбора и выведения новых сортов зернового амаранта с улучшенными агрономическими, стрессоустойчивыми и питательными характеристиками.

## ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1 Объекты исследования

В качестве предварительной основы диссертационного исследования были изучены зерновые сорта амаранта, характеризующиеся зелёной окраской листьев и светлой пигментацией семян. Полный перечень сортов и образцов амаранта со светлыми семенами, предоставленных Всероссийским институтом генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова (ВИР), приведён в Приложении 1. Объектом исследования являлся зерновой амарант (*Amaranthus hypochondriacus* L.) сорта Кизлярец. Семена зернового амаранта (*Amaranthus hychondriacus* L.) сорта Кизлярец (зарегистрирован в Российской Федерации в 1998) были получены в лаборатории физиологии, биохимии, интродукции и функциональных продуктов (ФГБНУ, Федеральный научный центр овощеводства, Российская Федерация).

### 2.2 Условия и место проведения исследований

Исследования были проведены в период с 2021 по 2024 год в чашках Петри, рассадных кассетах, а также на опытных участках защищённого и открытого грунта на базе лаборатории физиологии и биохимии растений, лаборатории интродукции и функциональных продуктов Федерального научного центра овощеводства (ФГБНУ ФНЦО, Одинцовский район, Московская область) и Агробиотехнологического департамента Аграрно-технологического института (АТИ) Российского университета дружбы народов Им. Патриса Лумумбы (РУДН).

**Погодные условия в годы исследования (Одинцовского района Московской области).** Климат Московской области относится к умеренно континентальному типу и характеризуется четко выраженными сезонами года, теплым летом, умеренно холодной зимой с устойчивым снежным покровом, а также продолжительными переходными периодами. Среднесуточная температура в Московской области держится ниже 0°C в течение 120-135 дней, начиная с середины ноября и заканчивая серединой-концом марта. Среднегодовая температура в регионе составляет от 2,7 до 3,8°C. Самым холодным месяцем является январь со средней температурой -10,5°C. Самый теплый месяц, июль, имеет среднюю температуру до 18,5°C на юго-востоке и 17°C на западе. Годовое потребление солнечной радиации в Московской области (общее) составляет около 87 ккал/см<sup>2</sup> в виде рассеянного излучения. Длина безморозного периода (температура более 10°C) 120 суток. Продолжи-

тельность периода с температурой более 15°C – 60-65 суток. Продолжительность дня летом составляет 15-17 часов.

Московская область относится к зоне достаточного увлажнения. Годовая сумма осадков в среднем 550–650 мм, с колебанием в отдельные годы примерно от 270 до 900 мм, наиболее увлажнены северо-западные районы, наименее — юго-восточные. В летние месяцы в среднем выпадает 75 мм осадков, однако раз в 25—30 лет в Московской области случаются сильные засухи, когда выпадает менее 5 мм осадков. Гидротермический коэффициент равен 1,3 – 1,4. Две трети осадков в году выпадает в виде дождя, одна треть – в виде снега. В теплую часть года преобладают дожди средней интенсивности, хорошо увлажняющие почву. Ливневые дожди нередко сопровождаются грозами, а иногда и градом. В среднем за теплый период бывает 21–25 суток с грозой и один-два с градом. Устойчивый снежный покров образуется обычно в конце ноября. Самая ранняя и самая поздняя даты образования устойчивого снежного покрова отмечены соответственно 23 октября и 28 января. К концу зимы высота снежного покрова достигает в среднем 30–45 см. Наибольший запас воды в снеге составляет в среднем 80–105 мм.

**Агрохимическая характеристика почвы:** почвы опытных участков дерново-подзолистые, тяжелосуглинистые с предельной полевой влагоемкостью 38-45%. Содержание гумуса в пределах 2,5–3,2%. Преобладают почвы, характеризующиеся слабокислой и близкой к нейтральной реакции среды (рН 5,1–6,0), средним и повышенным содержанием подвижного фосфора (10,1–25,0 мг. экв. /100 г почвы) и обменного калия (8,1–17,0 мг. экв. /100 г почвы). Содержание кальция – в пределах 5,6–11,8 мг. экв. /100 г почвы, обменного магния в пределах 1,4–2,9 мг. экв. /100 г почвы. Одинцовский район относится к теплой агроклиматической зоне. Тепло и влага являются основными климатическими факторами, определяющими условия для роста и развития сельскохозяйственных культур. Климат характеризуется четырьмя четко выраженными временами года, холодной зимой и жарким летом, а также достаточными запасами тепла и влаги для выращивания широкого спектра сельскохозяйственных культур. К негативным характеристикам климата относится высокая изменчивость погоды в отдельные годы, что может привести к засухе и чрезмерной влажности (Боченков и др., 1967).

**Метеорологические условия вегетационного периода.** В работе использовали данные метеостанции ФНЦ овощеводства (ВНИИССОК) (Московская область) (Рисунок 6). Метеоусловия в годы исследований несколько различались. Вегетаци-

онный период 2021 года в Московской области по температурному режиму полностью соответствовал норме: средняя температура сезона составила 17,3°C. Температура воздуха в мае месяце составила 14,5°C, что на 0,2 градуса выше среднегодовой температуры. Наибольший диапазон температур наблюдался в июне, июле и августе, что несколько выше среднегодовой температуры на 2,9°C для июня, 2,4°C для июля и 1,7°C для августа (Рисунок 5). Избыточное количество осадков выпало в мае и сентябре 2021 года в порядке н 69,4% и 82,7% выше среднегодового показателя соответственно. За исключением сентября, температура воздуха как весной, так и летом была несколько выше многолетних средних значений. В целом, в 2021 году вегетационный период оказался более благоприятным, что сказалось на урожайности зернового амаранта.

В период исследования (2022 г.), вегетации погодные условия были в целом благоприятными для роста и развития сельскохозяйственных культур. Среднемесячная температура воздуха в мае составила 10,7 °С, что оказалось несколько ниже среднемноголетнего значения. Наибольший температурный максимум зафиксирован в августе, когда среднемесячная температура превысила среднемноголетнюю норму на 3,6 °С. Минимальные температуры наблюдались в конце сентября (Рисунок 6).

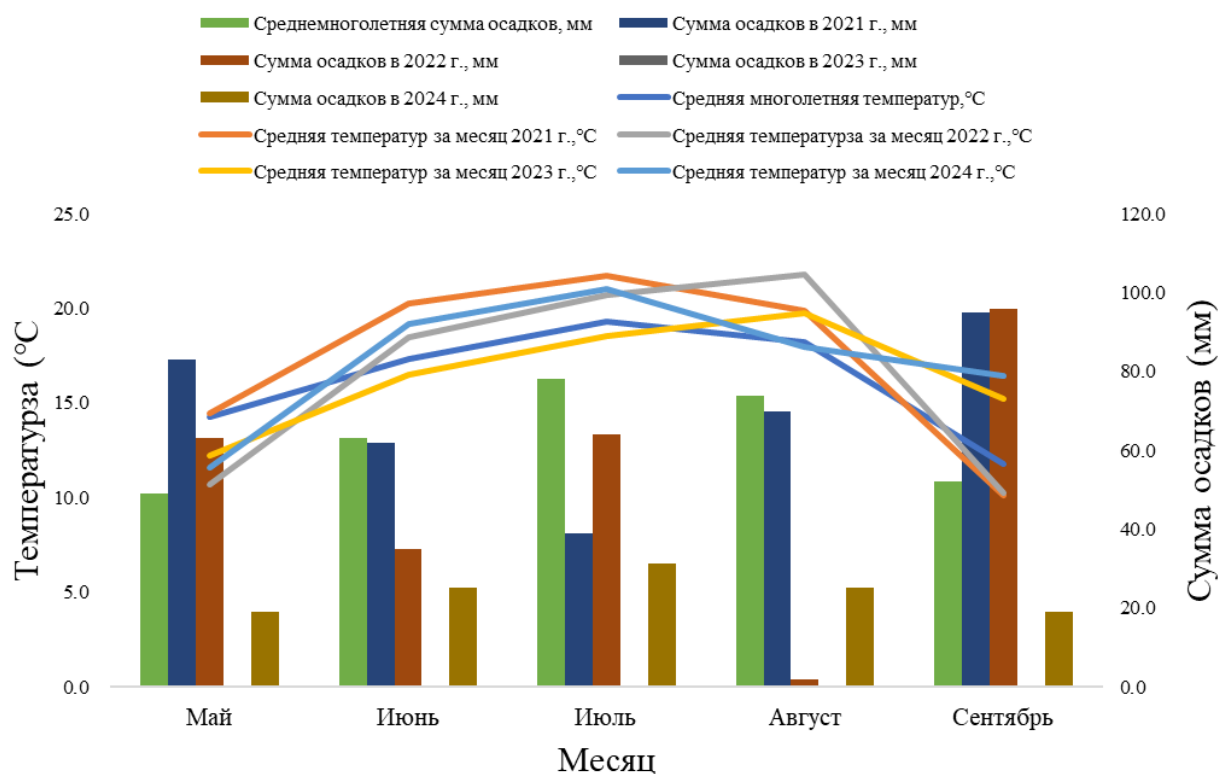


Рисунок 6. Среднесуточная температура воздуха и среднемесячное количество осадков на территории ФГБНУ ФНЦО (Московская область) в 2021-2024 гг.

Вегетационный период 2023 года в Московской области по температурному режиму полностью соответствовал норме: средняя температура сезона составила 16,5°C. Жаркие дни с максимальной температурой выше 30°C были 5 и 6 августа. В июле воздух однажды прогревался до 30°C. Самая высокая температура сезона: 6 августа – 31,3°C (Рисунок 6). Что касается количества осадков, то в 2023 году в Московской области постигла аномальная засуха, оставив её без единого дождя на протяжении всего вегетационного периода. Наши полевые эксперименты проводились при искусственном орошении, которое осуществлялось каждые три дня. Таким образом, это также повлияло на урожайность зернового амаранта.

Климатические условия вегетационного периода (2024 год) были в пределах нормы. Средняя температура воздуха в мае месяце составила 11,6°C, что ниже среднегодовой нормы температуры на 2,7°C. Самая высокая средняя температура воздуха была зафиксирована на первые числа июля (25,5°C–26,5 °C), при среднегодовой норме 19,3°C. Количество осадков в течение всех месяцев вегетационного периода было значительно ниже среднегодовой нормы примерно на 50%. В период активного роста и развития зернового амаранта (в июнь–август) среднесуточная температура воздуха незначительно изменилась по сравнению с 2021 годом. Значительная разница наблюдается в количестве осадков, полученных в период с 2021 по 2024 год. Например, в 2021 году в августе выпало 70 мм осадков, а в 2024 году в том же месяце – 25,3 мм. Значительная разница в количестве осадков между двумя годами также наблюдается в вегетационном периоде (Рисунок 6).

В целом, во все годы полевого опыта метеорологические условия в годы проведения полевых исследований достаточно сильно не различались. Вегетационный период 2021 и 2022 года характеризовался повышенными температурами воздуха и увеличением количества осадков, что положительно повлияло на урожай зернового амаранта. Вегетационный период 2023 года характеризуется нормальной температурой и отсутствием осадков. В то же время вегетационный период 2024 года характеризуется высокой температурой и умеренным количеством осадков. В связи с этим в ходе полевых испытаний в 2023 и 2024 годах был проведен дополнительный полив и регулирование влажности для поддержания оптимальных условий роста. Таким образом, климатические условия в 2021–2024 годах были благоприятны для роста и развития зернового амаранта.

### 2.3 Методика лабораторных исследований в 2021-2024 гг.

**Обработка семян.** Семена зернового амаранта замачивали на 4 часа при температуре 23 °С в дистиллированной воде или водных растворах следующих веществ: 5 ммоль/л перекиси водорода ( $H_2O_2$ ); 1110 мг/л и 3000 мг/л хлорида кальция ( $CaCl_2$ ); 300 мг/л гиббереллиновой кислоты (ГК); 60 мг/л и 88 мг/л аскорбиновой кислоты (АК); 300 мг/л и 500 мг/л янтарной кислоты (ЯК); 6,9 мг/л, 69 мг/л и 138 мг/л салициловой кислоты (СК); 1 г/л Альбита. После обработки семена подсушивали и равномерно раскладывали по 50 штук на два слоя увлажнённой фильтровальной бумаги в чашки Петри для прорастания. Семена, которые не были обработаны заранее, служили контрольной группой.

**Расчет параметров прорастания.** Оценку прорастания проводили в течение 7 суток с интервалом 24 ч, определяя всхожесть и энергию прорастания. Всхожесть (потенциал прорастания) рассчитывали как долю нормально проросших семян к 7-му дню от общего числа посеянных (Ren, 2004) и отражает общую жизнеспособность семян. Энергию прорастания определяли как процент семян, проросших в момент максимального суточного прироста (Niu et al., 2013), что характеризует дружность и скорость появления всходов. Высокая энергия прорастания обеспечивает ранние, равномерные и жизнеспособные всходы, что критически важно для формирования урожая, особенно в условиях конкуренции с сорняками и неблагоприятной погоды.

**Морфометрические показатели проростков.** На 7-е сутки измеряли длину гипокотилия и главного корешка, усредняли полученные значения и выражали их в сантиметрах.

**Влияние предпосевной обработки регуляторами роста растений на прорастание семян и формирование холодоустойчивости проростков зернового амаранта.** Исследование направлено на оценку влияния предпосевной обработки семян зернового амаранта регуляторами роста растений (РРР) на их прорастание и способность проростков развиваться в условиях пониженных положительных температур, имитирующих ранневесенние стрессовые условия. Работа включает выявление РРР, способствующих получению дружных всходов и повышению устойчивости проростков к холодovому стрессу, а также оценку морфофизиологических и биохимических показателей, отражающих индуцированную устойчивость.

Предпосевная обработка семян включала два опыта:

В первом опыте для обработки семян зернового амаранта использовали следующие регуляторы роста: перекись водорода в концентрациях 10 ммоль/л ( $\text{H}_2\text{O}_2$ -10) и 50 ммоль/л ( $\text{H}_2\text{O}_2$ -50), хлорид кальция (3000 мг/л), янтарная кислота (500 мг/л) и салициловая кислота (138 мг/л). В качестве контроля применяли дистиллированную воду. Семена замачивали в соответствующих растворах в течение 4 ч при 23 °С, после чего подсушивали до сыпучести и распределяли по 50 шт. на два слоя увлажнённой фильтровальной бумаги в стерильные чашки Петри (Ø 90 мм). Проращивание начинали при 23 °С в световом режиме. Начиная с 3-го дня, часть чашек ежедневно помещали на 16 ч в холодовую камеру (10 °С, в темноте) в течение трёх ночей подряд, тогда как контрольные образцы продолжали инкубировать при 23 °С. Количество проросших семян регистрировали ежедневно в течение 7 суток.

Во втором опыте применяли пять вариантов: гибберелловая кислота (300 мг/л), перекись водорода (50 ммоль/л), хлорид кальция (3000 мг/л), янтарная кислота (500 мг/л) и салициловая кислота (138 мг/л); контроль — дистиллированная вода. Семена отбирали по признакам однородности размера и целостности. После 4-часового замачивания в соответствующих растворах их раскладывали по 50 шт. в стерильные чашки Петри с увлажнённой фильтровальной бумагой. Каждая обработка имела трёхкратную повторность. Первые три дня проращивание проводили при 23 °С, после чего чашки ежедневно подвергали циклическому температурному воздействию: 8 ч при 4 °С и 16 ч при 23 °С (в световом режиме). Наблюдения за прорастанием вели ежедневно в течение 7 суток.

**Расчёт параметров прорастания семян.** В ходе семидневного опыта с ежедневной регистрацией (с интервалом 24 ч) определяли следующие параметры прорастания семян амаранта: потенциал прорастания (ПП), скорость прорастания (СП), среднее время прорастания (СВП), индекс всхожести (ИВ), индекс жизнеспособности (ИЖ), индекс энергии семян (ИЭС) или энергия прорастания, а также биометрические показатели — длину гипокотыля (ДГ) и длину корешка (ДК), массу сырой (СРМП) и сухой (СХМП) массы проростков.

Расчёт параметров проводили по следующим формулам:

**Расчет параметров прорастания.** В течение 7 суток с интервалом в 24 часа регистрировали потенциал прорастания (ПП), скорость прорастания (СП); расчи-

ывали среднее время прорастания (ВП), индекс всхожести (ИВ), индекс жизнеспособности (ИЖ) и индекс энергии семян (ИЭС); определяли длину гипокотилия (ДГ) и длину корешка (ДК); вес сырой массы проростка (СРМП) и сухой массы проростка (СХМП). В конце эксперимента по проращиванию семян амаранта вышеуказанные показатели рассчитывали следующим образом:

**Потенциал прорастания (ПП, %)** характеризует максимальную способность семян к прорастанию и определяется как доля проросших семян на третий день эксперимента, когда достигается пик прорастания (Yao et al., 2021):

$$ПП (\%) = \frac{n_{3d}}{n_t} \times 100$$
, где  $n_{3d}$  — количество проросших семян на 3-й день после посева;  $n_t$  — общее количество семян в пробе.

**Скорость прорастания (СП, %)** — показатель, характеризующий долю проросших семян к концу испытания, и рассчитывается как отношение числа проросших семян на 7-е сутки к общему количеству семян в пробе (Yao et al., 2021):  $СП (\%) = \frac{n_{7d}}{n_t} \times 100$ , где  $n_{7d}$  — количество проросших семян на 7-е сутки после посева,  $n_t$  — общее количество семян в пробе.

**Среднее время прорастания (СВП, сут)** — количественный показатель, отражающий темпы прорастания семян (Yao et al., 2021):

$СВП (\text{сут}) = СП = \sum \left( \frac{n_i \times d_i}{n} \right)$ , где  $n_i$  представляет собой количество семян, проросших в день  $i$ ,  $d_i$  представляет собой время прорастания в днях,  $n$  — общее количество проросших семян.

**Под индексом всхожести (ИВ) ( $\% \cdot \text{сут}^{-1}$ )** семян понимают статистические данные средней всхожести семян (Li et al., 2016).

$ИВ (\% \cdot \text{сут}^{-1}) = \sum \left( \frac{G_t}{D_t} \right)$ , где  $G_t$ , количество проросших семян к моменту  $t$ ,  $D_t$  — соответствующее время (сут).

**Индекс энергии семян (ИЭС) ( $\text{ИЭС}, \text{мг} \cdot \% \cdot \text{сут}^{-1}$ )**, комплексный показатель, отражающий физиологический потенциал семян и их способность к быстрому и дружному прорастанию (Li et al., 2016; Perry, 1978; Yao et al., 2021):  $ИЭС (\text{ИЭС}, \text{мг} \cdot \% \cdot \text{сут}^{-1}) = СРМП \times ИВ$ , где СРМП, средняя сырой масса проростков (г).

**Индекс жизнеспособности (Vigor Index, VI)** согласно методике Li et al. (2016) рассчитывается по следующей формуле:

$ИЖ = ИВ \times ДГ$ , где ДГ — средняя длина гипокотилия за период прорастания.

**Анализ морфологических показателей проростков.** При расчете параметров прорастания (ИЭС и ИЖ) из каждой пробы отбирали по 10 проростков, у которых гипокотиль с корешком срезали с помощью ножниц. Длину гипокотилия (ДГ) и длину корешка (ДК) измеряли, усредняли и выражали в см. Вес сырой массы проростка (СРМП) и сухой массы проростка (СХМП) измеряли на электронных весах, среднее значение выражали в граммах.

**Оценка действия предпосевной обработки семян на зерновой амарант в условиях засухи.** Суть исследования заключается в выявлении влияния предпосевной обработки семян зернового амаранта водой, перекисью водорода, аскорбиновой и янтарной кислотами на процессы их прорастания и развитие устойчивости проростков к засушливым условиям. Работа включает оценку морфологических параметров проростков, анализа фотосинтетических пигментов и содержания антиоксидантных соединений, а также выявление физиолого-биохимических механизмов, лежащих в основе индуцированной устойчивости к водному дефициту.

**Обработка семян.** Исследования проводились в лаборатории физиологии, биохимии, интродукции и функциональных продуктов (ФГБНУ, Федеральный научный центр овощеводства, Российская Федерация). В работе использовали семена зернового амаранта сорта Кизлярец, зарегистрированного в Госреестре РФ в 1998 году и полученного из коллекции указанного центра. В качестве обрабатывающих растворов применяли дистиллированную воду (контроль), перекись водорода (5 мМ), аскорбиновую кислоту (60 мг/л) и янтарную кислоту (300 мг/л) (концентрация раствора подбиралась в ходе предварительных экспериментов). Семена равномерно распределяли на двухслойной фильтровальной бумаге, смоченной соответствующим раствором, помещали в герметичные пластиковые контейнеры (9×9×3 см) и инкубировали при 25 °С в течение 6 часов. После инкубации остатки раствора смывали дистиллированной водой, избыточную влагу удаляли промокательной бумагой, и семена высушивали на воздухе до восстановления исходной массы в соответствии с методикой Kaczmarek et al. (2017).

**Схема эксперимента по индукции засухового стресса.** После восстановления исходной массы семян по 10 обработанных семян из каждого варианта высевали в пластиковые горшки (диаметром 9 см, глубиной 10 см), заполненные 200 г органической почвы. В начальный период (первые 3 дня) все растения орошали водо-

проводной водой ежедневно для обеспечения равномерного прорастания и укоренения; в последующем полив осуществляли дважды в неделю, поддерживая влажность почвы на уровне 60 % полевой влагоёмкости. Растения выращивали в условиях естественного светового режима (16/8 ч день/ночь) при температуре  $25/15 \pm 2$  °C и относительной влажности воздуха 65 %. На 20-е сутки после посева у части растений инициировали засуховый стресс, снизив объём полива до 50 % от нормы контрольной группы, при этом общий вес горшков поддерживали постоянным для минимизации погрешности. Полив продолжали дважды в неделю до завершения эксперимента на 40-е сутки. По окончании инкубации проводили отбор образцов: надземную часть растений взвешивали для определения биомассы, а также оценивали высоту растений, количество настоящих листьев и площадь листовой поверхности у амаранта сорта Кизлярец. Для биохимического анализа отбирали листья амаранта по 0,2 г (для определения пигментов и антиоксидантов) и по 10 г (для других физиолого-биохимических показателей).

#### **Определение содержания фотосинтетических пигментов и каротиноидов.**

Для анализа отбирали 0,2 г свежих листьев амаранта, измельчали и выделяли пигменты в два этапа: сначала 10 мл 70 % этанола (соотношение сырья к экстрагенту 1:100), затем 96 % этанолом (соотношение 2:25). Экстракцию проводили при комнатной температуре в течение 1 ч с последующим центрифугированием при 6000 об/мин в течение 15 мин. Оптическую плотность супернатанта измеряли спектрофотометрически на приборе СФ-46 относительно 96 % этанола при длинах волн 665 нм, 649 нм (хлорофиллы а и b) и 470 нм (каротиноиды) согласно методике Lichtenthaler and Wellburn (1983) и Platonova et al. (2021), а также при 667 нм и 442 нм по методике Гинса и др. (2010). Содержание хлорофиллов и каротиноидов рассчитывали по общепринятым формулам, приведённым к абсолютной сухой массе образца, и выражали в пересчёте на виолаксантин (Jaiswal and Abu-Ghannam, 2012; Тринеева и др., 2015).

**Определение содержания аскорбиновой кислоты.** Количественное определение аскорбиновой кислоты проводили йодометрическим методом после экстракции свежих листьев амаранта смесью 1 % HCl и 1 % щавелевой кислоты (C<sub>2</sub>H<sub>2</sub>O<sub>4</sub>). Метод основан на титровании аскорбиновой кислоты в окрашенных экстрактах раствором йодата калия в кислой среде в присутствии йодистого калия и крахмала в

качестве индикатора. Анализ выполняли в соответствии с методикой (Сапожникова и Дорофеева, 1996; Kaur and Karoor, 2002).

**Определение суммарного содержания спирторастворимых антиоксидантов.** Суммарное содержание спирторастворимых антиоксидантов определяли в соответствии с методиками, описанными ранее (Гинс и др., 2013; Яшин и др., 2006). Для экстракции навеску измельчённых листьев амаранта гомогенизировали в 96 % этаноле при температуре 20–25 °С. Полученный гомогенат центрифугировали при 10 000 g в течение 15 мин при 4 °С. Аликвоту супернатанта использовали для анализа, при необходимости разбавляя экстракт до линейного диапазона измерений. Определение проводили на приборе «Цвет-Яуза-01-АА» в режиме постоянного тока (Яшин и др., 2006; Zhang and Kirkham, 1996; Кадошников and Кадошникова, 1997).

**Определение содержания пигментов амарантина.** Содержание амарантина в листьях определяли спектрофотометрически по водным экстрактам, используя молярный коэффициент экстинкции  $5,66 \cdot 10^4$  л·моль<sup>-1</sup>·см<sup>-1</sup> и молярного веса 726,6 г·моль<sup>-1</sup> (Гинс и др., 2016).

#### **2.4 Методика полевых исследований в 2021–2024 гг.**

Полевой опыт по выращиванию зернового амаранта в открытом грунте проводили в 2021–2024 годах на опытно-производственной базе ФГБНУ ФНЦО. Посев осуществляли вручную линейным способом 2 июня при физиологической зрелости почвы и среднесуточной температуре 20 °С. Размер учетной делянки составлял 6 м<sup>2</sup> с трехкратной повторностью, глубина заделки семян 1,5 см, норма высева 0,6 г/м<sup>2</sup>.

Полевые исследования, наблюдения и учёты выполняли по методикам государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур (2009), механизированной технологии возделывания амаранта, ГОСТ 4671-78 (1979), ГОСТ 12038-84 (1985), ГОСТ 10220-98 (1998), а также рекомендациям Кононкова и др. (1997; 1999; 2008), Мироненко и др. (1990), Доспехова (1985).

Вегетационные наблюдения включали фенологические фазы, биологические особенности и биохимический состав листьев при обработках регуляторами роста. Листья отбирали на четырех фазах для анализа фотосинтетических пигментов, семена собирали после биологической спелости. Фенологические наблюдения фиксировали по Методическим указаниям (1976) с расчетом меж-

фазных периодов: вегетативная стадия (посев – начало бутонизации), репродуктивная стадия (начало бутонизации – начало цветения, начало цветения – начало формирования семян, начало формирования семян – биологическая спелость).

### **Предпосевная обработка семян зернового амаранта регуляторами роста.**

Варианты обработки и соответствующие нормы применения приведены в таблице 4. Семена замачивали в растворах при 25°C в темноте 8 ч, затем промывали очищенной водой, удаляли избыток влаги и сушили на воздухе (Kaczmarek et al., 2017; Li et al., 2017). После обработки высевали по 45 растений на группу при 20°C, фотопериоде 16/8 ч и поливе каждые 3 дня. Повторность трехкратная. Учитывали всхожесть, морфологические и биохимические параметры на четырех фазах роста, а также урожайные показатели через 100 дней.

Таблица 4 – Варианты обработки семян

Номер	Обработка	Сокращенное название	нормы применения (мг/л)
1	Без замачивания	Контроль	-
2	Дистиллированная вода	Контроль с H <sub>2</sub> O	-
3	Гиббереллиновая кислота	ГК	300
4	Янтарная кислота	ЯК	300
5	Салициловая кислота	СК	69
6	Аскорбиновая кислота	АК	60
7	Пероксид водорода	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	170,05
8	Хлорид кальция	CaCl <sub>2</sub>	3000
9	Альбит	Альбит	1000

**Предпосевная обработка семян зернового амаранта химическими мутагенами.** Предпосевная обработка семян амаранта сорта Кизлярец (всхожесть ~99%, 100 семян на вариант) осуществлялась с использованием химических мутагенов в рабочих концентрациях: этилметансульфонат (ЭМС) — 0,03; 0,06 и 0,08 мг/мл, диметилсульфат (ДМС) — 0,08 мг/мл, диэтилсульфат (ДЭС) — 0,05 мг/мл.

Обработка выполнялась по методике Института химической физики им. Н.Н. Семенова (к.б.н. Широковой А.В.) в герметичных пробирках при температуре 25°C в течение 16 ч (Shirokova et al., 2020). После обработки семена подвергались трёхкратной промывке дистиллированной водой (в общей сложности в течение 2 ч), что обусловлено возможностью распада указанных мутагенов при комнатной температуре за 12 ч и обеспечило безопасность для исследователей и окружающей среды (согласно исследованиям ИФХ 1960–1980-х гг. под руководством И.А. Рапопорта).

После промывки семена высевались на опытные делянки в установленном режиме агротехники.

**Статистическую обработку данных** проводили по методике Доспехова (1985) и Wang et al. (2023) с использованием MS Excel. Результаты полевых опытов представлены как среднее значение  $\pm$  SD. Достоверность различий между вариантами оценивали по критерию НСР с применением трёхфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) при  $p < 0,05$  (множественный тест Дункана).

## ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ

### 3.1 Влияние регуляторов роста растений на рост и развитие амаранта зернового в различных условиях внешней среды

#### 3.1.1 Определение концентраций регулятора роста семян зернового амаранта

Для определения оптимальной концентрации предпосевной обработки регуляторами роста растений (РРР) на зерновой амарант изучали влияние различных растворов на потенциал и скорость прорастания семян (Таблица 5). Обработка  $H_2O_2$  (5 ммоль/л), ГК (300 мг/л), АК (60 мг/л), ЯК (300 мг/л),  $CaCl_2$  (3000 мг/л) и Альбита (1 г/л) обеспечивала максимальный потенциал (100%) и/или скорость прорастания (100%) семян зернового амаранта. Замачивание в воде не влияло на потенциал прорастания относительно контроля, но повышало скорость на 2,1%; салициловая кислота (6,9–138 мг/л) ингибировала всхожесть дозозависимо. Данные — средние  $\pm$  SD ( $n=3$ ), значимые различия ( $p < 0,05$ ) по тесту Дункана обозначены буквами.

Таблица 5—Влияние различных концентраций предпосевной обработки регулятором роста растений на характеристики прорастания семян зернового амаранта

Обработка	Потенциал прорастания (%)	Скорость прорастания (%)
Контроль	96 $\pm$ 0,050d	96 $\pm$ 0,050d
$H_2O$	96 $\pm$ 0,050d	98 $\pm$ 0,050c
$H_2O_2$ , 5 ммоль/л	100 $\pm$ 0,000a	100 $\pm$ 0,000a
$H_2O_2$ , 10 ммоль/л	99 $\pm$ 0,050b	99 $\pm$ 0,050b
$H_2O_2$ , 50 ммоль/л	92 $\pm$ 0,050f	92 $\pm$ 0,050e
$CaCl_2$ , 1110 мг/л	98 $\pm$ 0,050c	99 $\pm$ 0,050b
$CaCl_2$ , 3000 мг/л	99 $\pm$ 0,050b	100 $\pm$ 0,000a
ГК, 300 мг/л	100 $\pm$ 0,000a	100 $\pm$ 0,000a
АК, 60 мг/л	100 $\pm$ 0,000a	100 $\pm$ 0,000a
АК, 88 мг/л	99 $\pm$ 0,050b	99 $\pm$ 0,050b
ЯК, 300 мг/л	100 $\pm$ 0,000a	100 $\pm$ 0,000a
ЯК, 500 мг/л	97 $\pm$ 0,050d	100 $\pm$ 0,000a
СК, 6,9 мг/л	95 $\pm$ 0,050e	98 $\pm$ 0,050c
СК, 69 мг/л	89 $\pm$ 0,050f	95 $\pm$ 0,050d
СК, 138 мг/л	32 $\pm$ 0,050g	63 $\pm$ 0,050f
Альбит, 1 г/л	98 $\pm$ 0,050c	98 $\pm$ 0,050c

Примечание: Данные выражены как средние значения  $\pm$  стандартное отклонение (SD) из трёх повторностей. Значимые различия между вариантами обработки ( $p < 0,05$ ) определяли тестом множественных сравнений Дункана; обработки с одинаковыми буквами не различаются достоверно.

Длину гипокотилия и корня проростков оценивали на 5-е и 7-е сутки после посева. Установлено, что различные обработки оказывали неоднородное влияние на ростовые параметры. На 5-е сутки замачивание в воде,  $H_2O_2$  (5 ммоль/л),  $CaCl_2$  (3000 мг/л), ГК (300 мг/л), АК (60 и 88 мг/л), ЯК (300 и 500 мг/л), СК (6,9 мг/л) и Альбите (1 г/л) увеличивало длину гипокотилия на 11–85% относительно контроля (Рисунок 7). На 7-е сутки положительный эффект сохранялся для воды (+11,1%),  $H_2O_2$  (+22,2%), ГК (+35,6%), АК (60 мг/л, +15,6%), ЯК (300 и 500 мг/л, +11,1–15,6%), СК (6,9 мг/л, +17,8%) и Альбита (+22,2%), в то время как АК (88 мг/л) и СК (69–138 мг/л) не стимулировали или подавляли рост. Оптимальные концентрации для амаранта составляют СК 6,9 мг/л и АК 60 мг/л, отличаясь от рекомендуемых для злаков (Kejariwal, 2017; Kasim et al., 2019).

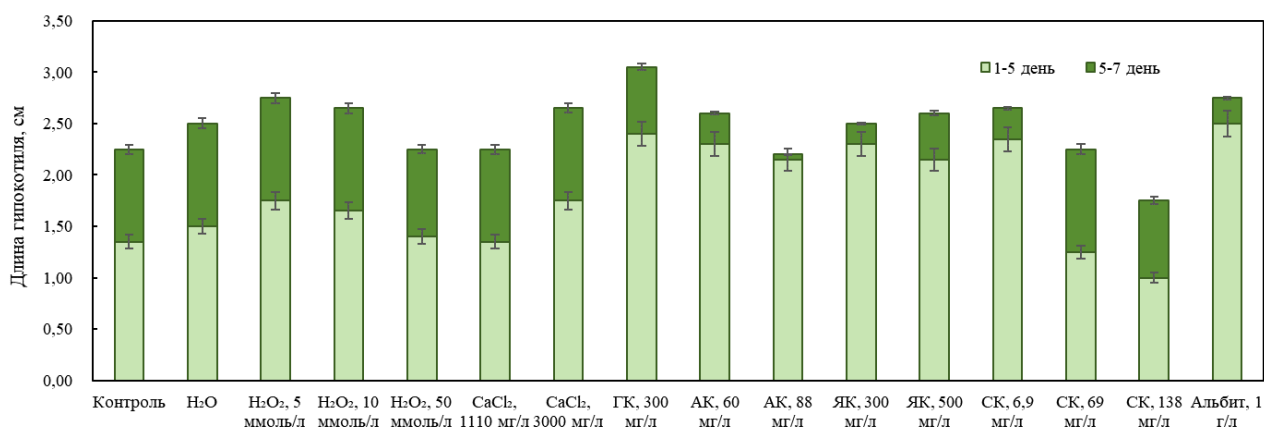


Рисунок 7. Влияние различных концентраций предпосевной обработки регулятором роста растений на прирост длины гипокотилия проростков зернового амаранта в течение первых 7 дней роста

Длина корней проростков сорта Кизлярец на 5-е и 7-е сутки различалась незначительно, поэтому анализ проводили по данным 7-х суток. По сравнению с контролем, обработка дистиллированной водой,  $H_2O_2$  (5 ммоль/л),  $CaCl_2$  (3000 мг/л), ГК (300 мг/л), ЯК (300 и 500 мг/л), СК (6,9 мг/л) и Альбитом (1 г/л) увеличивала длину корня на 6,7–66,7 %, причём наибольший эффект наблюдался при использовании янтарной кислоты (300 мг/л; +66,7 %) (Рисунок 8). Обработка  $H_2O_2$ ,  $CaCl_2$  и Альбитом обеспечивала устойчивое повышение всхожести и ускорение прорастания. Гибберелловая кислота достоверно стимулировала рост как гипокотилия, так и корня. Несмотря на положительное влияние янтарной кислоты в обеих испытанных кон-

центрациях, с учётом мелкосемянности амаранта более целесообразной признана доза 300 мг/л.

Таким образом, оптимальными для предпосевной обработки семян сорта Кизлярец являются дистиллированная вода (контроль замачивания),  $H_2O_2$  (5 ммоль/л),  $CaCl_2$  (3000 мг/л), гибберелловая кислота (300 мг/л), аскорбиновая кислота (60 мг/л), янтарная кислота (300 мг/л), салициловая кислота (6,9 мг/л) и препарат Альбит (1 г/л). Эти обработки обеспечивают максимальную всхожесть, ускоренное прорастание и интенсивное развитие корневой системы и гипокотыля. Для подтверждения полученных результатов необходимы последующие вегетационные и полевые испытания.

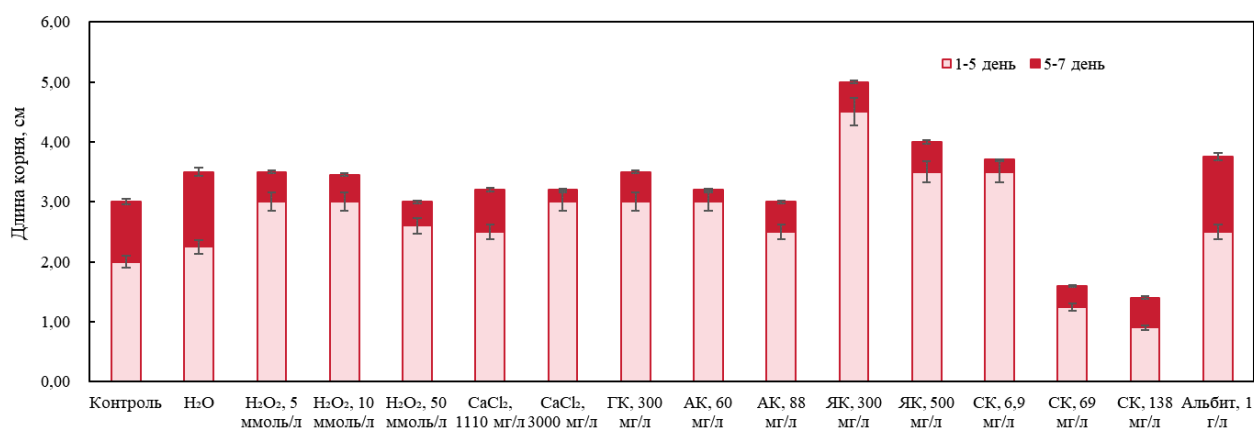


Рисунок 8. Влияние различных концентраций предпосевной обработки регулятором роста растений на прирост длины корня проростков зернового амаранта в течение первых 7 дней роста

### 3.1.2 Оценка влияния регуляторов роста растений на рост и развитие амаранта зернового в полевых условиях

На основе фенологических наблюдений, проведённых в 2021–2024 гг. в Московской области, установлено, что вегетационный период зернового амаранта сорта Кизлярец продолжался 100–140 дней и включал четыре чётко выраженные фазы: всходы (15–20 дней после посева), бутонизация (45–50 дней), цветение с началом формирования семян (60–70 дней) и созревание (25–30 дней).

**Высота проростков.** Однофакторный полевой эксперимент выявил положительное влияние предпосевной обработки семян регуляторами роста (ГК, ЯК, СК, АК,  $H_2O_2$ ,  $CaCl_2$ , Альбит), по сравнению с контролем (без обработки и с  $H_2O$ ) на морфологические показатели. Обработка Альбитом способствовала наибольшему

росту. На стадии всходов все регуляторы повышали высоту проростков, особенно ГК и Альбит на 50–100% по сравнению с контролем (Рисунок 8). В фазу бутонизации и цветения регуляторы увеличивали высоту на 25–40%, при этом  $H_2O_2$ ,  $CaCl_2$  и Альбит оказали наиболее значимый эффект. В период созревания все обработанные группы демонстрировали значительный рост по сравнению с контролем. На стадии всходов различия были незначительны. В фазу бутонизации все регуляторы увеличивали толщину стебля, наиболее выражено у Альбитом на 53,8% по сравнению с контролем. Во время цветения и созревания обработки ГК, АК и Альбит сохраняли преимущество по толщине стебля, достигая в среднем 3,5 см у растений, обработанных Альбитом (Рисунок 9). Эксперимент показал, что использование регуляторов роста способствует улучшению морфологических параметров и потенциально повышает урожайность амаранта.

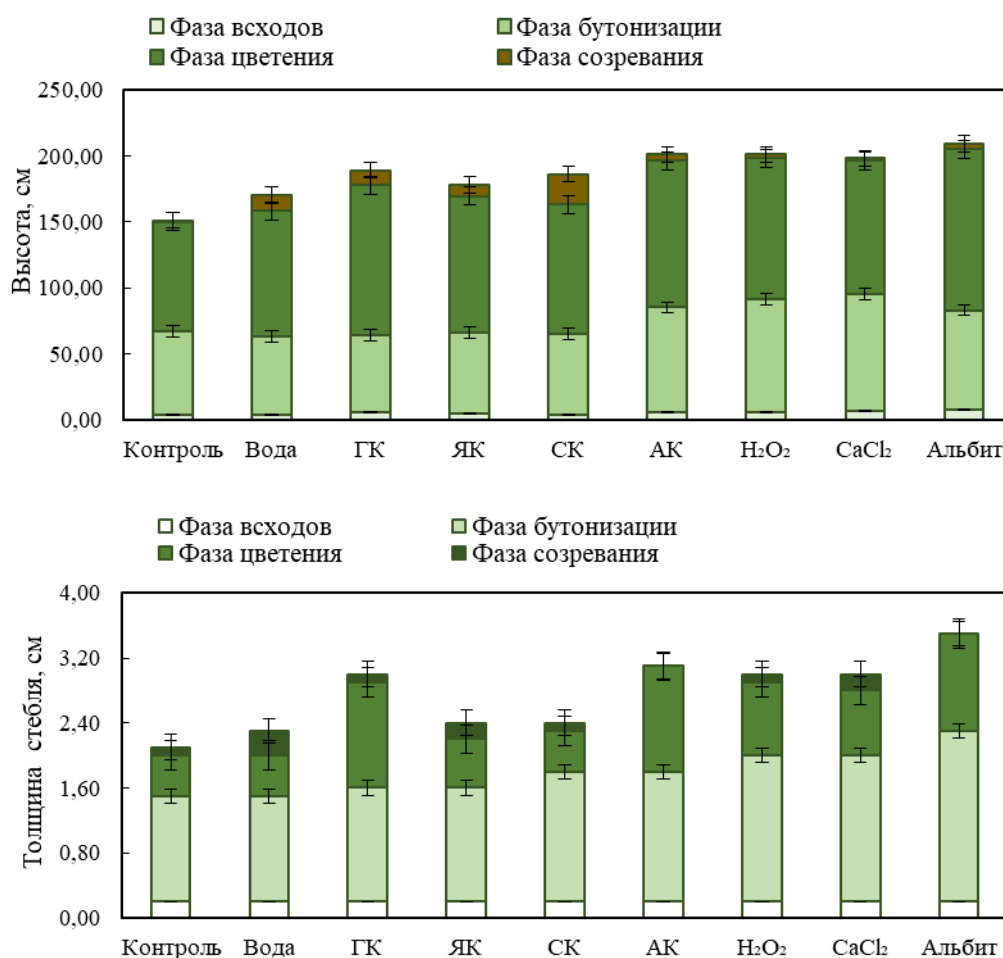


Рисунок 9. Влияние регуляторов роста на высоту и толщину стебля зернового амаранта, среднее за 2021-2024 годы, см

**Количество листьев.** Обработка регуляторами роста ГК, АК,  $H_2O_2$  и Альбит значительно увеличила количество листьев проростков на стадии всходов, повысив

их на 50% по сравнению с контролем, в то время как другие регуляторы не оказывали существенного влияния. В фазу бутонизации среднее за исследуемый период количество листьев при обработках СК, АК, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, CaCl<sub>2</sub> и Альбит было выше контроля на 18,75%, 18,75%, 31,25%, 12,5% и 31,25% соответственно, причём обработка Альбитом и регулятором H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> демонстрировали наиболее выраженное увеличение (Рисунок 10). В этой же фазе обработки дистиллированной водой, гиббереллиновой кислотой и янтарной кислотой не приводили к заметным отличиям по количеству листьев от контроля.

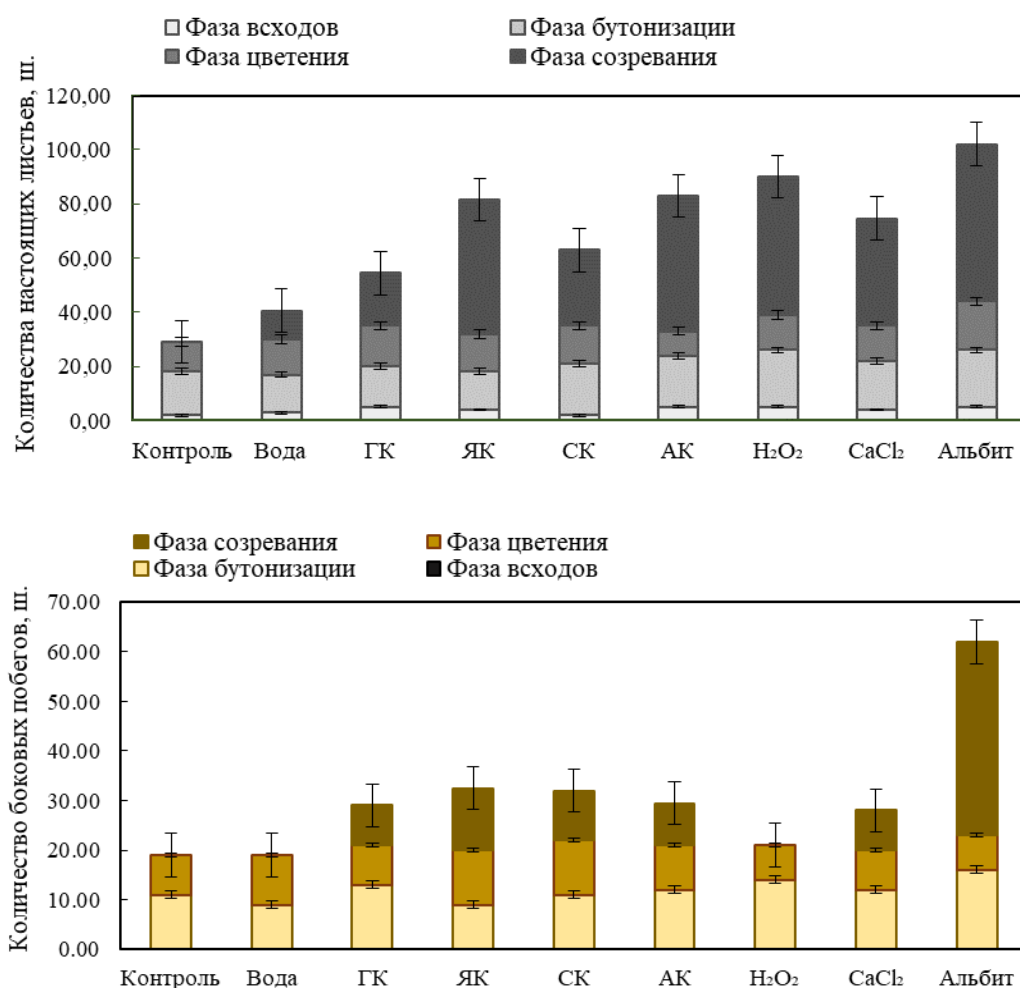


Рисунок 10. Влияние регуляторов роста на количество настоящих листьев и количество боковых побегов зернового амаранта, среднее за 2021-2024 годы, шт.

В фазе цветения минимальное число листьев (29 шт.) зафиксировано в контроле, тогда как при обработке Альбитом оно возросло на 15 шт. (+34,1 %). Остальные регуляторы также способствовали росту листовой массы, но в меньшей степени. К фазе созревания все обработки обеспечили дальнейшее увеличение количества листьев: максимальный прирост наблюдался при использовании Альбита (+5,3 ли-

ста, или +22,8 %), а также ГК и CaCl<sub>2</sub> (+4,3 листа, или +17,9 %). Наибольшие различия по числу боковых побегов выявлены в фазе созревания: у растений, полученных из семян, обработанных Альбитом, их количество превышало контроль на 43 побега (Рисунок 10). Полученные данные свидетельствуют о благоприятном влиянии предпосевной обработки регуляторами роста на формирование лиственной массы зернового амаранта на протяжении всего вегетационного периода.

**Площадь листьев на фазе всходов.** Все регуляторы роста повышали площадь листьев в 2–3 раза относительно контроля (при этом обработка H<sub>2</sub>O не отличалась), с максимальным приростом при обработке Альбитом (+87,67%). На фазе бутонизации минимальная площадь листьев (190,46 см<sup>2</sup>) наблюдалась у растений без регуляторов роста, тогда как обработка АК (+122,11 см<sup>2</sup>, +64,11%) и Альбит (+76,65 см<sup>2</sup>, +42,24%) демонстрировали наибольший прирост. В фазу цветения обработка CaCl<sub>2</sub> обеспечивала максимальное увеличение площади листьев в 3 раза и на +374,73%, превосходя обработку H<sub>2</sub>O (+42,42%), ГК (+70,45%), ЯК (+179,55%), СК (+134,85%) и Альбит. На созревании лидировал регулятор H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, увеличивая площадь листьев на +96,5 см<sup>2</sup> (Рисунок 11).

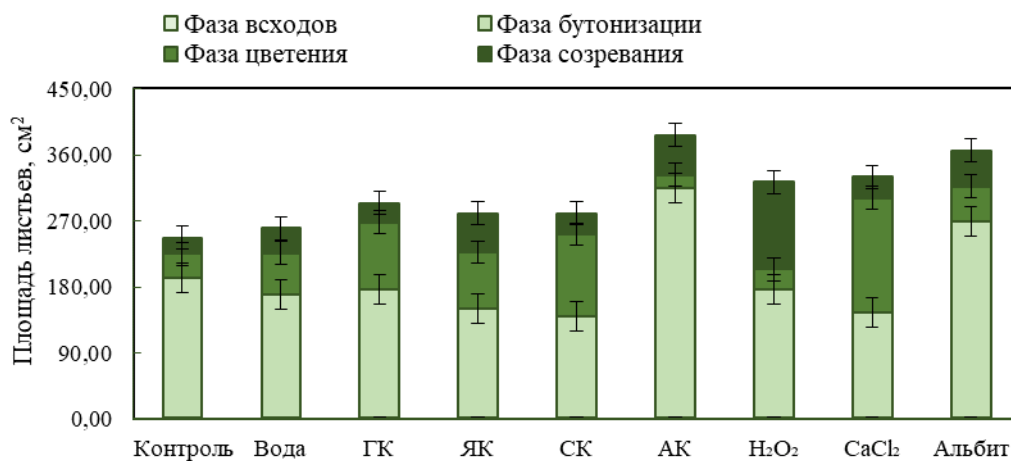


Рисунок 11. Влияние регуляторов роста на площадь листьев зернового амаранта, среднее за 2021-2024 годы, см<sup>2</sup>

**Масса листьев.** В фазу всходов изменение в массе листьев у проростков зернового амаранта, полученных из семян, обработанных различными регуляторами роста, было незначительным по сравнению с контролем. На стадиях бутонизации и цветения обработка приводила к увеличению массы листьев в разной степени: например, у проростков, обработанных перекисью водорода и Альбитом, наблюдался рост на 51,39%, а у растений, обработанных Альбитом на 89,17%. В конце вегетационного

периода масса листьев у растений, обработанных регуляторами ГК, ЯК, СК, АК,  $H_2O_2$ ,  $CaCl_2$  и Альбит, увеличилась соответственно на 38,08%, 91,46%, 90,75%, 118,86%, 82,92%, 101,20% и 198,22% по сравнению с контролем (Рисунок 12).

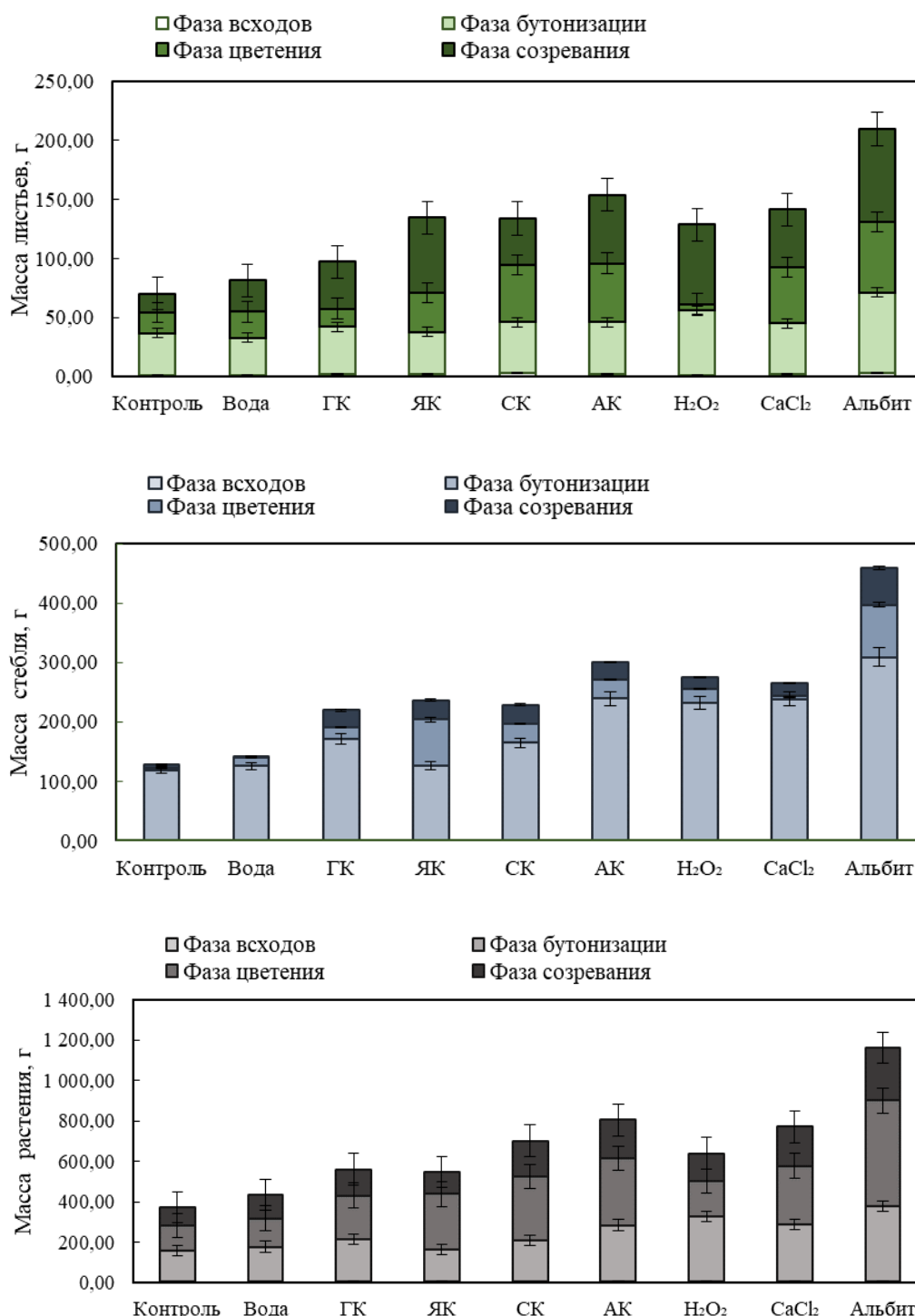


Рисунок 12. Влияние регуляторов роста на массу листьев, стебля и растения зернового амаранта, среднее за 2021-2024 годы, г.

**Масса стебля.** В фазу всходов разница в массе стебля у проростков зернового амаранта, полученных из семян, обработанных разными регуляторами роста, была незначительной по сравнению с контролем. Однако в фазу бутонизации увеличение

массы стебля стало более заметным: обработка регуляторами ГК, ЯК, СК, АК, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, CaCl<sub>2</sub> и Альбит привела к росту массы на 5,49%, 5,10%, 38,22%, 100,55%, 94,82%, 99,86% и 159,53% соответственно относительно контроля. В конце вегетационного периода масса стеблей у растений, обработанных Альбитом, превышала контроль на 256,20%, при этом остальные обработанные группы также демонстрировали повышенный показатель, включая обработку водой (Рисунок 12).

**Масса растения.** В течение всего вегетационного периода масса растений амаранта, выращенных из обработанных семян, росла быстрее, чем у контроля. К концу вегетационного периода общая масса растений в вариантах с применением H<sub>2</sub>O, ГК, ЯК, СК, АК, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, CaCl<sub>2</sub> и Альбита превысила контрольные значения на 16,63 %, 50,30 %, 46,75 %, 87,36 %, 115,83 %, 71,23 %, 106,75 % и 211,54 % соответственно (Рисунок 12).

**Содержание аскорбиновой кислоты.** Синтез L-аскорбиновой кислоты (витамина С) осуществляется во всех живых тканях растений, преимущественно в листьях. Являясь одним из наиболее распространённых биологически активных метаболитов и ключевым водорастворимым антиоксидантом, аскорбиновая кислота участвует в нейтрализации активных форм кислорода (АФК) во всех компартментах клетки (Логинов и др., 2024; Nikoorazm et al., 2024). В связи с этим изменение её содержания представляет собой важнейший физиолого-биохимический показатель, отражающий реакцию растений на действие различных регуляторов роста и стрессовых факторов.

Наиболее выраженный эффект обработки семян регуляторами роста на накопление аскорбиновой кислоты в листьях зернового амаранта был зафиксирован в фазу бутонизации. Данные, полученные в ходе полевых и лабораторных исследований в 2021–2024 гг., свидетельствуют о достоверном увеличении её концентрации по сравнению с контролем при использовании ряда регуляторов роста (Рисунок 13).

Как показано на рисунке 12, в фазе бутонизации вегетационного периода содержание аскорбиновой кислоты в листьях сеянцев зернового амаранта, выращенных из семян, обработанных различными регуляторами роста, было выше, чем в контроле. В частности, гумат калия (ГК), янтарная кислота (ЯК), стимулин (СК), ацетилсалициловая кислота (АК), перекись водорода (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), хлорид кальция (CaCl<sub>2</sub>) и Альбит повышали его уровень на 34,17%, 29,11%, 17,09%, 19,63%, 37,34%,

22,15% и 40,51% соответственно. Учитывая возможность потребления семян амаранта в фазе бутонизации в качестве овощной продукции, указанные регуляторы роста целесообразно применять для предпосевной обработки семян при отказе от традиционного овощеводства с целью получения высоковитаминных материалов. На стадиях цветения и созревания эффект обработки семян регуляторами роста на содержание аскорбиновой кислоты в листьях семян также превосходил контроль, но в меньшей степени. Так, на стадии цветения ЯК, АК и Альбит увеличивали его на 6,5%, 9,35% и 8,13% соответственно. На стадии созревания положительный эффект наблюдался для ЯК, АК, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> и CaCl<sub>2</sub> на 3,08%, 23,08%, 11,54% и 50% соответственно. Содержание аскорбиновой кислоты в листьях растений, полученных из семян, обработанных остальными регуляторами, либо не отличалось существенно от контроля, либо было ниже (рисунок 13).

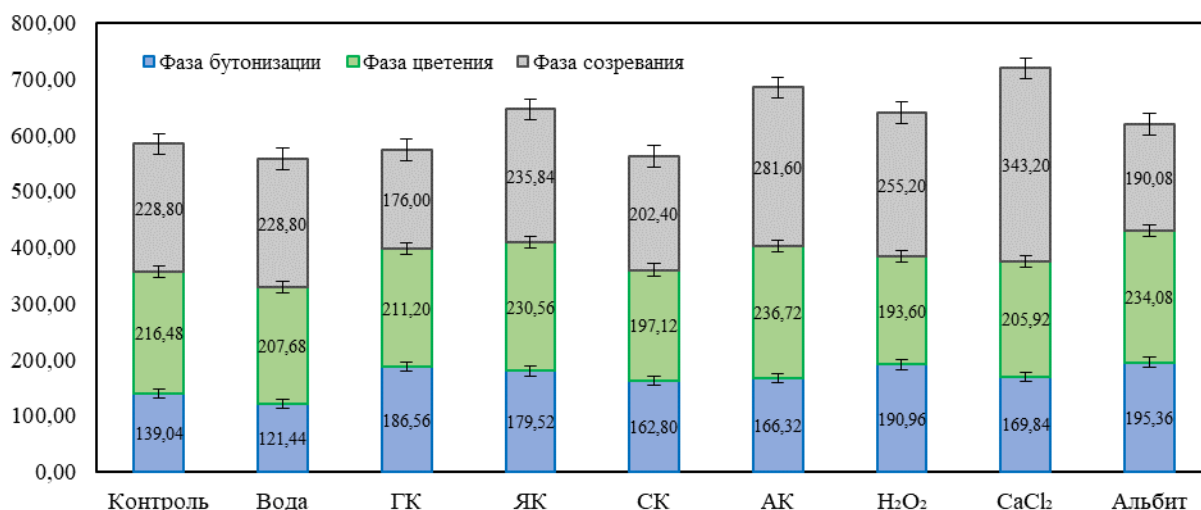


Рисунок 13. Влияние регуляторов роста на содержание аскорбиновой кислоты в листьях зернового амаранта, среднее за 2021-2024 годы, мг/г%

**Содержание фотосинтетических пигментов.** Влияние различных регуляторов роста на фотосинтез зернового амаранта оценивали путем измерения динамического содержания фотосинтетических пигментов в листьях на разных стадиях роста. Как видно из рисунка 13, содержание хлорофилла в листьях растения было самым высоким на стадии бутонизации во время роста и развития растений зернового амаранта, сохранялось на стадии цветения и, наконец, снижалось на стадии созревания. **В фазу бутонизации** зернового амаранта содержание хлорофилла а в листьях проростков амаранта, выращенных из семян, обработанных различными регуляторами роста, было по-разному выше, чем в контроле, в частности, ГК, ЯК, СК, АК, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>,

CaCl<sub>2</sub> и Альбит увеличивали содержание хлорофилла а в листьях растений зернового амаранта на 4,47%, 1,35%, 1,97%, 0,21%, 4,98%, 0,73% и 3,63%, соответственно, по сравнению с контролем. **На стадиях цветения и созревания** содержание хлорофилла а в листьях растений амаранта семенного незначительно снижалось или существенно не отличалось от контроля, соответственно (Рисунок 13).

**В фазу бутонизации** в течение вегетационного периода зернового амаранта содержание хлорофилла b в листьях растений, полученных из семян, обработанных регуляторами роста ЯК, СК, АК, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, CaCl<sub>2</sub> и Альбитом, было на 56,26%, 51,93%, 63,63%, 68,65%, 60,31% и 38,25% выше, чем в контроле, соответственно, в то же время содержание хлорофилла b в листьях растений из семян, обработанных дистиллированной водой и ГК, было несколько ниже, чем в контроле. Интересно отметить, что **на стадиях цветения и созревания** зернового амаранта содержание хлорофилла b в листьях растений, обработанных всеми регуляторами роста, включая дистиллированную воду, было выше, чем в контроле. Примечательно, что листья зернового амаранта, семена которых обработанные регулятором роста ГК, имели самое высокое содержание хлорофилла b **на стадиях цветения и созревания**, где концентрация хлорофилла b была на 0,505 мг/г или на 49,07% выше, чем в контроле, а на стадии созревания - на 0,406 мг/г или на 82,35% выше, чем в контроле (Рисунок 14).

В целом, чем выше содержание хлорофилла, тем выше фотосинтетическая способность растений зернового амаранта, которые способны более эффективно поглощать энергию солнечного света и преобразовывать ее в химическую энергию для обеспечения роста и развития растений. Таким образом, содержание хлорофилла может быть важным показателем для оценки здоровья растений и скорости их роста. Кроме того, на содержание хлорофилла влияет целый ряд факторов окружающей среды, таких как освещение, температура и влажность.

В период проведения эксперимента (2021-2024 гг.) в Московском регионе было хорошее освещение, благоприятная температура и обеспечивался надлежащий полив. Таким образом, при наличии достаточного количества света растения, полученные при обработке семян амаранта регуляторами роста, показали повышенную фотосинтетическую способность и соответствующее увеличение содержания хлорофилла (Рисунок 14).

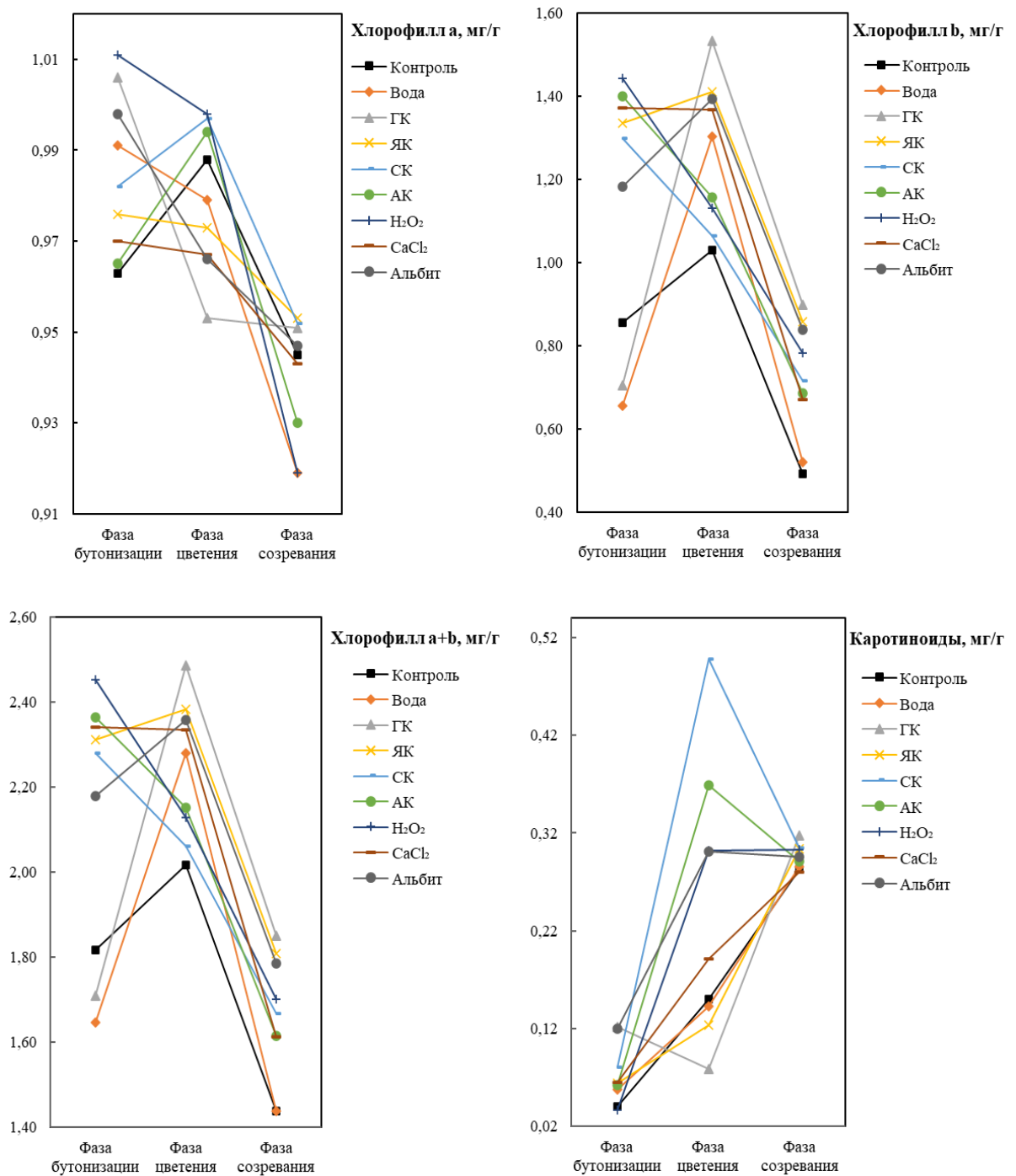


Рисунок 14. Влияние регуляторов роста на содержание фотосинтетических пигментов зернового амаранта, среднее за 2021-2024 годы, мг/г

В растительных клетках каротиноиды предотвращают повреждение белков и хлорофилла, контролируя расход энергии и уничтожая свободные радикалы при высоких температурах и ярком освещении (DellaPenna and Pogson B., 2006). Как показано на рисунке (Рисунок 13), содержание каротиноидов в листьях проростков зернового амаранта, полученных при обработке семян регуляторами роста ГК, ЯК, СК, АК, CaCl<sub>2</sub> и Альбитом, было выше, чем в контроле, на 205%, 60%, 102,5%, 55%, 62,5% и 200%, соответственно, **в фазу бутонизации** в течение вегетационного пе-

риода зернового амаранта. Содержание каротиноидов в листьях сеянцев амаранта, полученных из семян, обработанных СК, АК,  $H_2O_2$ ,  $CaCl_2$  и Альбитом **на стадии цветения**, было выше, чем в контроле, на 232%, 146%, 101,3%, 27,3%, и 100,7%, соответственно. Позже, **на стадии созревания**, содержание каротиноидов в листьях растений зернового амаранта, полученных из семян, обработанных регуляторами роста ГК, ЯК, СК, АК,  $H_2O_2$  и Альбитом, было выше, чем в контроле, на 12,37%, 7,42%, 7,77%, 2,83%, 7,07% и 4,59%, соответственно. В заключение, СК, АК и Альбит увеличивали содержание каротиноидов в листьях растений амаранта по сравнению с контролем на всех этапах вегетации, причем увеличение было значительным на стадии бутонизации и цветения (Рисунок 14).

**Урожайность.** Регуляторы роста влияют на урожайность зерна зернового амаранта несколькими механизмами. Во-первых, они стимулируют клеточное деление и удлинение, ускоряя рост растений, накопление биомассы и формирование урожая (например, гумат калия (ГК); Tarfumaneyi et al., 2024). Во-вторых, повышают эффективность фотосинтеза, синтез и транспорт углеводов, обеспечивая семена дополнительными питательными веществами (Яговенко и др., 2024). В-третьих, усиливают стрессоустойчивость (например, стимулин (СК)), минимизируя потери от засухи, засоления и щелочности (Игнатенко и др., 2024). В-четвертых, регулируют репродуктивные процессы, дифференциацию цветочных почек, развитие семян, скорость плодоношения и их массу (Michniewicz and Michalski, 1960). В-пятых, стимулируют корнеобразование и усвоение питательных веществ (например, янтарная кислота (ЯК)), косвенно повышая продуктивность зерна (Yakunina and Sinitsyna, 2023).

Анализ данных за 2021–2024 гг. показал, что эффективность регуляторов роста в отношении урожайности зерна зернового амаранта существенно зависела как от типа препарата, так и от погодно-климатических условий вегетационного периода.

В 2021 г. предпосевная обработка семян перекисью водорода ( $H_2O_2$ ) привела к снижению урожайности на 2,3 % относительно контроля. В то же время обработка дистиллированной водой, гуминовыми кислотами (ГК), янтарной (ЯК), салициловой (СК), аскорбиновой (АК) кислотами, хлоридом кальция ( $CaCl_2$ ) и препаратом Альбит повысила урожайность соответственно на 2,3 %, 29,31 %, 12,33 %, 11,84 %, 44,41 %, 43,12 % и 26,17 %.

В 2022 г. наблюдалась аналогичная тенденция: урожайность в варианте H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> была ниже контроля на 7,85 %, тогда как применение ГК, ЯК, СК, АК, CaCl<sub>2</sub> и Альбита обеспечило прирост урожайности на 31,23 %, 10,51 %, 8,85 %, 35,93 %, 37,59 % и 30,79 % соответственно. Обработка дистиллированной водой не оказала достоверного влияния на урожайность.

Таблица 6 – Влияние регуляторов роста на урожайность зерна зернового амаранта, г/кв.м.

Обработка	2021 г.	2022 г.	2023 г.	2024 г.	Среднее
Контроль	348,00±35,08g	330,00±58,00d	391,50±23,35f	325,60±31,87e	348,78±42,72d
Вода	356,20±33,06f	328,07±54,67d	373,00±43,07g	325,52±20,85e	345,70±27,30d
ГК	450,24±32,07c	433,07±41,87b	488,50±38,25c	438,15±18,90b	452,49±36,01b
ЯК	390,90±35,75e	364,67±49,47c	410,00±39,70e	382,45±25,67c	387,01±22,99c
СК	389,20±26,74e	359,20±22,00c	435,25±30,50d	369,00±26,52d	388,16±47,09c
АК	502,55±35,65a	448,57±22,50a	534,50±24,53a	464,35±16,84a	487,49±47,01a
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	340,08±25,80h	304,00±14,40e	361,00±25,60h	318,28±37,25f	330,84±30,16e
CaCl <sub>2</sub>	498,05±38,75b	454,05±45,60a	508,50±48,75b	461,50±15,55a	480,53±27,97a
Альбит	439,06±35,04d	431,60±80,40b	489,00±50,75c	440,26±25,69b	449,98±39,02b

Примечание. Различия значимы при  $p < 0,05$  (тест Дункана). Значения — среднее±SD ( $n=3$ ).

В 2023 г. погодные условия в Московской области характеризовались высокой температурой и дефицитом осадков. Тем не менее, благодаря регулярному поливу (раз в три дня) были созданы благоприятные условия для развития зернового амаранта, культуры, требовательной к теплу и свету. В результате урожайность во всех вариантах, включая контроль, оказалась выше, чем в 2021 и 2022 гг. Наибольший прирост урожайности относительно контроля обеспечили АК (+36,53 %), CaCl<sub>2</sub> (+29,89 %), ГК (+24,78 %) и Альбит (+24,90 %). При этом обработка дистиллированной водой и H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> привела к снижению урожайности по сравнению с контролем (Таблица 6).

В 2024 г. по сравнению с контролем (325,60 г/м<sup>2</sup>) урожайность снизилась при обработке H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (318,28 г/м<sup>2</sup>), не изменилась при обработке H<sub>2</sub>O (325,52 г/м<sup>2</sup>) и возросла при применении ГК, ЯК, СК, АК, CaCl<sub>2</sub> и Альбита на 34,57 %, 17,46 %, 13,33 %, 42,61 %, 41,74 % и 35,21 % соответственно (Таблица 6).

Средние значения за четырёхлетний период свидетельствуют, что наиболее эффективными препаратами для повышения урожайности зерна амаранта являются

аскорбиновая кислота (АК, +39,7 % к контролю), хлорид кальция ( $\text{CaCl}_2$ , +37,8 %) и Альбит (+29,2 %). Напротив, обработка перекисью водорода ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) систематически снижала урожайность на протяжении всего эксперимента. Полученные результаты подтверждают, что физиологическая реакция амаранта на регуляторы роста зависит от фазы развития растений и внешних условий, в первую очередь от температуры и влажности. Следовательно, для достижения максимальной эффективности необходимо адаптировать выбор препарата и его концентрацию к конкретным агроклиматическим условиям. В целом, рациональное применение регуляторов роста позволяет достоверно повысить урожайность зерна зернового амаранта даже в условиях умеренно континентального климата Центральной России (Таблица 6).

**Соотношение массы зерна к массе соцветия ( $m_1/m$ )** определяется как отношение массы зрелого зерна к общей массе соцветия (включая зерно, цветочные чешуи, плодоножки и другие структурные элементы). Этот показатель отражает долю экономически ценной продукции в биологическом урожае и служит важным критерием оценки как потенциальной урожайности, так и эффективности использования биомассы у зерновых культур, включая пшеницу, рис, кукурузу и зерновой амарант (Zhang et al., 2023).

В ходе исследований в 2021–2023 гг. проводили многократные измерения образцов полностью созревших соцветий амаранта с последующим усреднением данных для повышения достоверности результатов. Согласно данным, представленным на рисунке 14, предпосевная обработка семян гуминовыми кислотами (ГК), янтарной (ЯК) и салициловой (СК) кислотами достоверно повысила соотношение массы зерна к массе соцветия по сравнению с контролем. Результаты показали, что предпосевная обработка семян регуляторами роста ГК, ЯК и СК значительно увеличила соотношение массы зерна и соцветий в семенах амаранта в 2021-2023 годах по сравнению с контролем на 20,12%, 11,52% и 14,49% в 2021 году, на 11,66%, 12,93% и 17,59% в 2022 году и на 21,42%, 17,21% и 16,44% в 2023 году, соответственно (Рисунок 15).

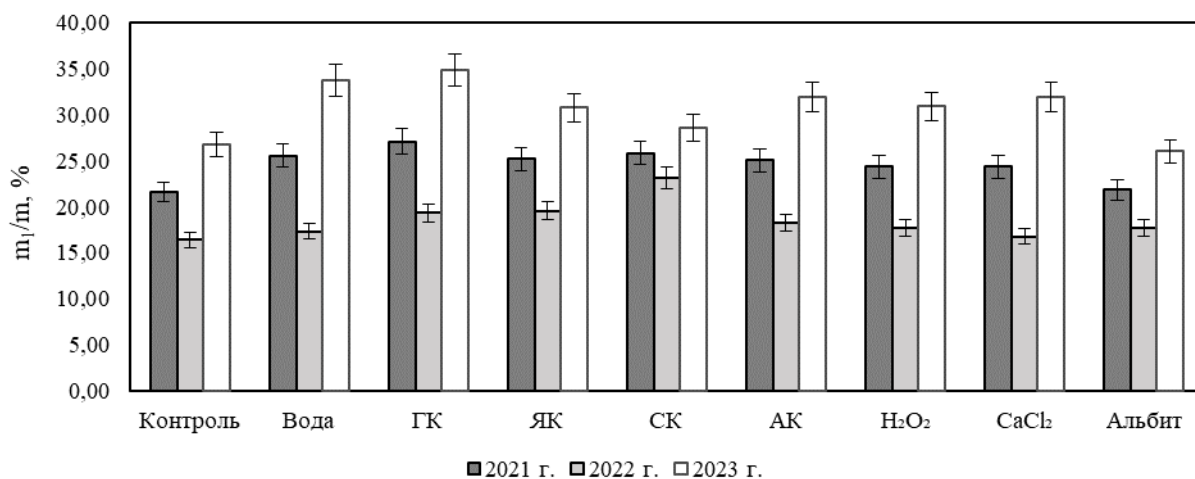


Рисунок 15. Влияние регуляторов роста на соотношение массы зерна к массе соцветия ( $m_1/m$ ) зернового амаранта, среднее за 2021-2023 годы, %

За трехлетний период (2021–2024 гг.) максимальное соотношение массы зерна к массе соцветия наблюдалось в 2023 г. во всех вариантах. Учитывая неизменность сортовых характеристик и агротехнологии выращивания на протяжении всего эксперимента, можно предположить, что повышенное значение данного показателя в 2023 г. обусловлено более благоприятными погодными условиями в частности, оптимальным сочетанием освещённости, температуры и влажности в течение вегетационного периода.

Особенности прорастания семян в 2023 г. также указывают на влияние предпосевной обработки. Так, контрольные семена достигли всхожести 80 % лишь на третий день испытания, тогда как семена, обработанные регуляторами роста, демонстрировали всхожесть около 95 % уже на тот же срок. Ускоренное и более дружное прорастание, вероятно, способствовало формированию более мощной начальной вегетативной массы и, в конечном итоге, повышению как биологической, так и экономической продуктивности, включая увеличение соотношения  $m_1/m$ .

На основании полученных экспериментальных данных и анализа литературы установлено, что предпосевная обработка семян гуминовыми кислотами (ГК), янтарной (ЯК), салициловой (СК), аскорбиновой (АК) кислотами, хлоридом кальция ( $\text{CaCl}_2$ ) и препаратом Альбит способствует повышению урожайности зерна амаранта за счёт реализации различных физиолого-биохимических механизмов: ГК стимулируют прорастание и рост проростков путём усиления клеточного деления и удлинения, увеличивая тем самым биомассу и продуктивность (Khan and Samiullah S., 2003). ЯК, выступая ключевым метаболитом цикла Кребса, улучшает энергетический обмен и дыхательную активность, обеспечивая энергией процессы прораста-

ния и раннего роста (Choudhary and Kumar, 2015). СК повышает устойчивость растений к биотическим и абиотическим стрессам и одновременно стимулирует рост и формирование урожая (Liu J. et al., 2022); АК функционирует как мощный антиоксидант, снижая окислительный стресс и защищая клеточные мембраны и ферментные системы, что способствует устойчивому развитию растений (Smirnoff, 2000).  $\text{CaCl}_2$  обеспечивает поступление ионов  $\text{Ca}^{2+}$ , необходимых для стабилизации клеточных стенок, поддержания мембранной целостности и передачи внутриклеточных сигналов, положительно влияя на прорастание и рост (White and Broadley, 2003). Препарат Альбит проявляет иммуномодулирующее и ростстимулирующее действие, повышая общую сопротивляемость растений и способствуя увеличению урожайности (Yakhin et al., 2017). Таким образом, применение указанных соединений в качестве предпосевных обработок позволяет целенаправленно воздействовать на ключевые этапы онтогенеза амаранта, что в совокупности приводит к улучшению как количественных, так и качественных показателей урожая.

### **3.1.3 Влияние предпосевной обработки на рост и развитие зернового амаранта в условиях низкотемпературного стресса**

**Влияние регуляторов роста на рост и развитие зернового амаранта при низкотемпературной стимуляции (10°C).** Зерновой амарант является перспективной псевдозерновой культурой с высоким содержанием белка, незаменимых аминокислот и биологически активных соединений, обладающей значительным потенциалом для расширения ассортимента функциональных продуктов питания. Однако его возделывание в условиях умеренного климата, в частности в Центральной России, ограничено чувствительностью к пониженным положительным температурам на ранних этапах онтогенеза. Низкие температуры замедляют прорастание семян и ослабляют рост проростков, что снижает полевую всхожесть и устойчивость растений к абиотическим стрессам

В этих условиях предпосевная обработка семян физиологически активными веществами рассматривается как эффективный приём повышения адаптационного потенциала. Показано, что регуляторы роста способны ослаблять негативное воздействие холодового стресса за счёт модуляции антиоксидантного потенциала и регулирования содержания ключевых биологически активных соединений, в частности, амарантина, аскорбиновой кислоты, а также суммарного уровня водо- и спир-

торастворимых веществ (Платонова и др., 2018). Ряд исследований подтверждает, что такие обработки способствуют повышению основных показателей прорастания: индекса всхожести (ИВ), индекса жизнеспособности (ИЖ), индекса энергии прорастания (ИЭС), а также увеличению длины гипокотыля (ДГ) и корешка (ДК), сырой (СРМП) и сухой (СХМП) массы проростков (Gaba et al., 2018; Mewar et al., 2020; Tufail et al., 2020; Cao et al., 2020; Vdovenko et al., 2021). Несмотря на имеющиеся данные, комплексная оценка эффективности таких регуляторов, как  $H_2O_2$ ,  $CaCl_2$ , янтарная и салициловая кислоты, в условиях контролируемого холодного стресса ( $10^\circ C$ ) применительно к зерновому амаранту остаётся недостаточно изученной. В связи с этим настоящее исследование направлено на выявление их роли в формировании индуцированной устойчивости проростков амаранта к пониженной температуре.

**Параметры прорастания.** Предпосевная обработка семян амаранта ростстимуляторами (СК, ЯК,  $H_2O_2$  и  $CaCl_2$ ) выявила различия в показателях прорастания при  $23^\circ C$  (Т23) и  $10^\circ C$  (Т10). Семена начинали прорастать на вторые сутки инкубации при  $23^\circ C$ . По сравнению с контролем при Т23 обработки  $H_2O_2$  (10) и  $CaCl_2$  увеличивали всхожесть, или потенциал прорастания (ПП), и скорость прорастания (СП) на 4,2% и 2,1% соответственно. Показатель СП отражает скорость и равномерность прорастания, характеризуя общую силу семян, связанную с их vigor и устойчивостью к стрессам. По этим параметрам не отмечено различий между контролем и семенами, обработанными ЯК, тогда как обработки  $H_2O_2$  (50) и СК снижали ПП и СП на 4,2% по сравнению с контролем (рисунок 15).

В условиях пониженной температуры (Т10) обработка  $H_2O_2$  (10) повышала ПП и СП семян амаранта на 2,1%. В то же время обработки  $CaCl_2$  и  $H_2O_2$  (50) снижали ПП на 4,2%, а  $H_2O_2$  (50) дополнительно уменьшала СП на 2,1%. По значениям ПП и СП семена, обработанные ЯК и СК, при Т10 не отличались от контрольного варианта (рисунок 15). Температурные условия существенно модифицируют скорость и полноту прорастания, что согласуется с представлениями о влиянии температуры на кинетику прорастания семян.

В оптимальных условиях (Т23,  $23^\circ C$ ) предпосевная обработка семян амаранта ростстимуляторами  $H_2O_2$  (50),  $CaCl_2$  и ЯК приводила к сокращению среднего времени прорастания (ВП) на 9,1%, 15,6% и 20,5% соответственно по сравнению с кон-

тролем. При этом у семян, обработанных СК и  $\text{H}_2\text{O}_2$  (10), существенных изменений ВП не отмечено (рисунок 15). В условиях пониженной температуры (Т10, 10°C) обработки  $\text{H}_2\text{O}_2$  (50), СК,  $\text{CaCl}_2$  и ЯК также уменьшали ВП семян амаранта сорта 'Крепыш', при этом наибольший эффект наблюдался при применении ЯК, тогда как  $\text{H}_2\text{O}_2$  (10) не оказывала положительного влияния (рисунок 16).

Индекс всхожести (ИВ), характеризующий время, необходимое для достижения заданного уровня прорастания, рассматривается как интегральная оценка динамики прорастания во времени. По сравнению с контролем при нормальной температуре  $\text{CaCl}_2$  и ЯК повышали ИВ семян амаранта на 21,3% и 27,9% соответственно, а  $\text{H}_2\text{O}_2$  (50) демонстрировала тенденцию к умеренному увеличению этого показателя; напротив, обработки СК и  $\text{H}_2\text{O}_2$  (10) снижали ИВ (рисунок 15). В условиях низкой температуры обработки  $\text{H}_2\text{O}_2$  (50),  $\text{CaCl}_2$  и ЯК увеличивали ИВ на 11,3%, 14,5% и 26,6% соответственно, тогда как остальные варианты приводили к снижению индекса по сравнению с контролем (рисунок 16).

Индекс жизнеспособности (ИЖ), представляющий собой комбинацию скорости прорастания и роста проростков и служащий надежным показателем vigor семян, возрастал при обработке  $\text{CaCl}_2$  и ЯК: на 8,8% и 10,2% при нормальной температуре и на 14,5% и 18,2% при низкой температуре соответственно (рисунок 15). Следует отметить, что остальные обработки снижали ИЖ семян амаранта относительно контроля.

Индекс энергии семян (ИЭС), отражающий суммарный потенциал семени обеспечивать активное прорастание и формирование всходов, в условиях оптимальной температуры увеличивался по сравнению с контролем при применении  $\text{H}_2\text{O}_2$  (50),  $\text{CaCl}_2$  и ЯК на 12,8%, 14,9% и 23,8% соответственно. При низкой температуре те же обработки повышали ИЭС на 13,5%, 17,1% и 14,1%, тогда как СК, напротив, снижал этот показатель на 25,1% по сравнению с контролем (рисунок 16).

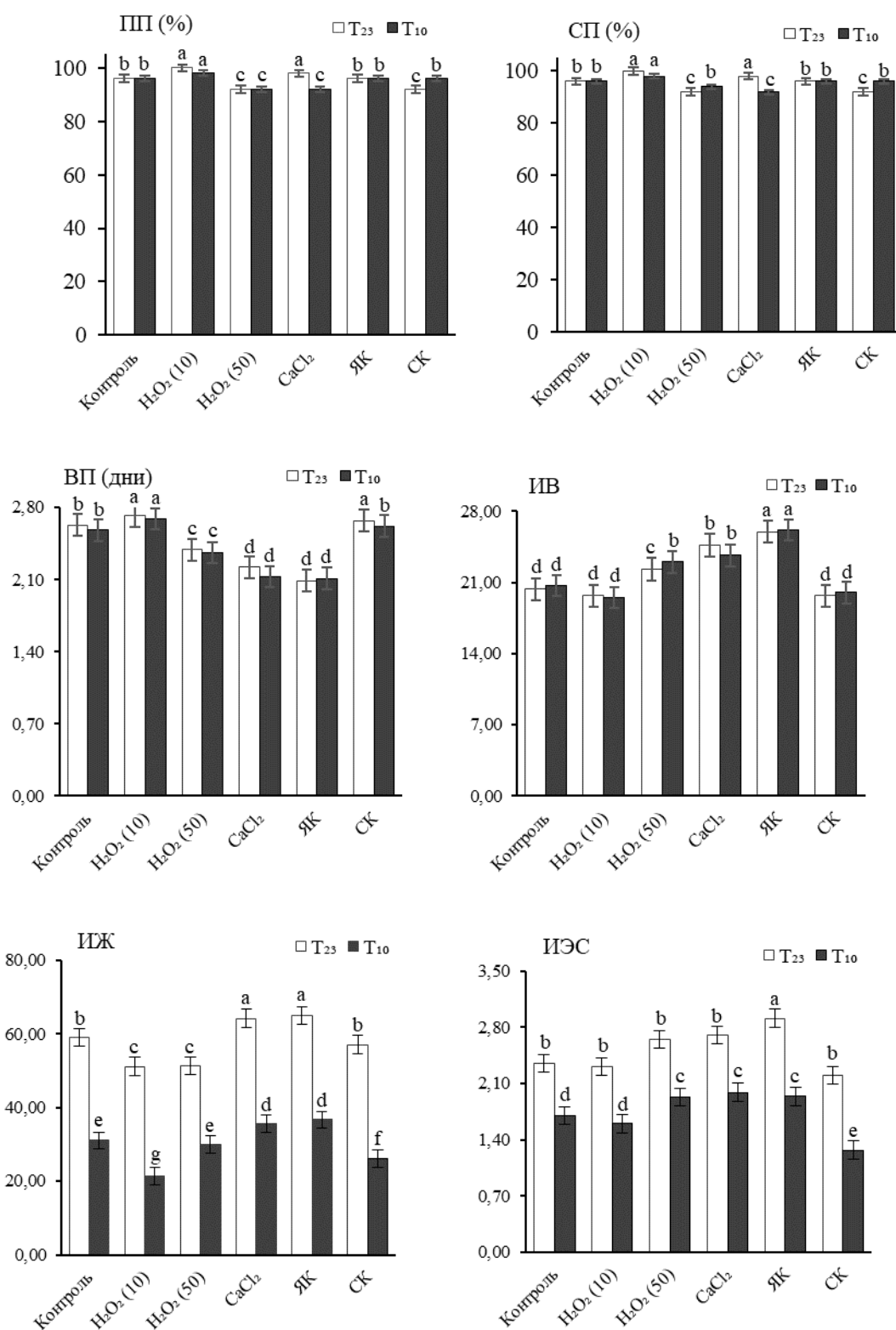


Рисунок 16. Влияние регуляторов роста растений на характеристики прорастания семян зернового амаранта при низкотемпературной стимуляции. Приведены средние значения потенциала прорастания (ПП), скорости прорастания (СП), времени прорастания (ВП), индекса всхожести (ИВ), индекс жизнеспособности (ИЖ) и индекса энергии семян (ИЭС).

Примечание: Обработки, не имеющие общих букв, достоверно различаются ( $p < 0,05$ ) по тесту Дункана. Данные — среднее  $\pm$  SD ( $n = 3$ ), оценено трёхфакторным ANOVA.

**Биомасса проростков.** В условиях нормальной температуры (Т23) предпосевная обработка семян ростстимуляторами  $H_2O_2$  (50),  $CaCl_2$ , СК, ЯК и  $H_2O_2$  (10) увеличивала среднюю свежую массу проростков (СРМП) амаранта на 17,3%, 40,4%, 48,7%, 59,0% и 82,9% соответственно по сравнению с контролем (рисунок 16). При инкубации при пониженной температуре (Т10) те же обработки также способствовали росту СРМП, однако в меньшей степени: прирост составил 15,0%, 25,6%, 25,7%, 42,0% и 54,6% соответственно.

Во всех вариантах, кроме контроля, обработки  $H_2O_2$  (10),  $H_2O_2$  (50),  $CaCl_2$ , СК и ЯК значительно увеличивали сухую массу проростков (СХМП) как при Т23, так и при Т10. Наиболее выраженный эффект наблюдался при применении ЯК: сухая масса проростков возрастала на 77,8% при Т23 и на 78,9% при Т10 по сравнению с контрольной группой (рисунок 17), что свидетельствует о существенном усилении накопления биомассы.

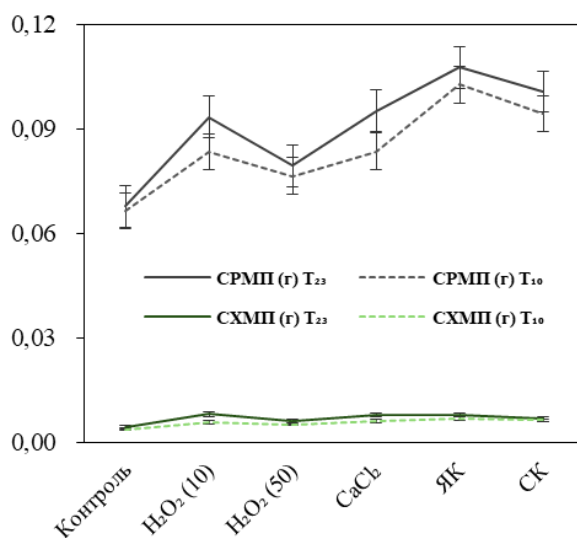


Рисунок 17. Влияние регуляторов роста растений на биомассу зернового амаранта при низкотемпературной стимуляции. Приведены средние значения сырой массы проростка (СРМП) и сухой массы проростка (СХМП).

*Примечание: Данные — среднее  $\pm$  SD ( $n = 3$ ). Достоверность различий между обработками оценена трёхфакторным ANOVA при  $p < 0,05$ .*

**Морфологические показатели.** Регистрация длины гипокотилия (ДГ) и корешка (ДК) на третий, шестой и седьмой дни позволила проследить динамику их роста у проростков амаранта и оценить тенденции формирования надземной и корневой систем (рисунок 17). В условиях нормальной температуры по сравнению с третьим днем ДГ и ДК во всех вариантах обработки ростстимуляторами значительно увеличивались. По сравнению с контролем при Т23 обработка семян  $H_2O_2$  (10),

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (50), CaCl<sub>2</sub>, ЯК и СК приводила к увеличению длины гипокотилия на 16,7%, 22,2%, 27,8%, 33,3% и 50,0% соответственно, а длины корешка на 4,2%, 8,3%, 20,8%, 37,5% и 12,5%. Аналогичный прирост ДГ и ДК отмечен во всех вариантах, включая контроль, и в условиях пониженной температуры (Т10), что указывает на сохранение высокой адаптивной способности проростков к охлаждению (рисунок 18).

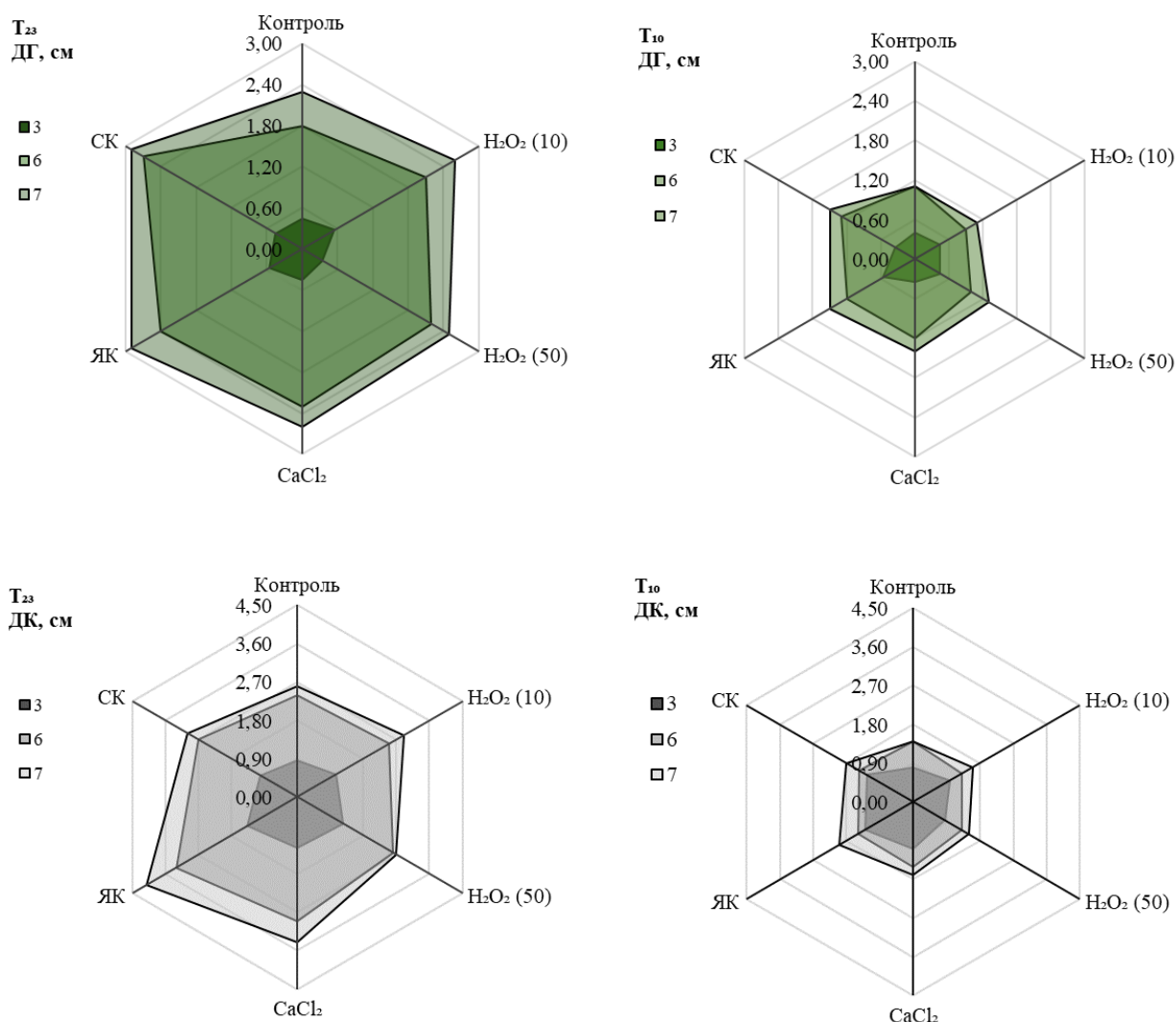


Рисунок 18. Влияние регуляторов роста растений на биомассу зернового амаранта при низкотемпературной стимуляции. Приведены средние значения длины гипокотили (ДГ) и длины корня (ДК) в третий, шестой и седьмой дни прорастания.

Примечание: Данные — среднее  $\pm$  SD ( $n = 3$ ). Достоверность различий между обработками оценена трёхфакторным ANOVA при  $p < 0,05$ .

У проростков, полученных из семян, обработанных СК и ЯК, ДГ увеличивалась значительно быстрее по сравнению с проростками из семян, обработанных другими ростстимуляторами, а также с контролем, как при оптимальной, так и при

низкой положительной температуре (рисунок 17). Следует отметить, что при низкой температуре на седьмой день по сравнению с шестым максимальный прирост ДГ наблюдался у проростков из семян, обработанных  $\text{H}_2\text{O}_2$  (50), тогда как обработка ЯК обеспечивала наибольший прирост ДК; в контрольном варианте за этот период существенных изменений не отмечено. Настоящее исследование демонстрирует, что ростстимуляторы ЯК, СК,  $\text{CaCl}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}_2$  могут быть эффективным средством повышения качества семян и жизнеспособности проростков за счет индукции устойчивости к низким положительным температурам. Представленные результаты подтверждают перспективность использования этих препаратов в практике как средств, улучшающих посевные качества семян и усиливающих защитные механизмы амаранта посредством повышения устойчивости проростков к низкотемпературному стрессу.

Предпосевная обработка семян различными рост-стимуляторами считается одним из способов повышения устойчивости растений к стрессовым условиям (Wang et al., 2018). Среди них хлорид кальция в оптимальных условиях повышал потенциал и скорость прорастания семян амаранта, сокращал время прорастания, а также увеличивал индексы всхожести, жизнеспособности и энергию семян. Однако холодовой стресс значительно снижал потенциал прорастания семян амаранта (Рисунок 19).

Холодовой стресс задерживает прорастание семян и развитие проростков теплолюбивых растений, вызывает повреждения клеток, негативно влияет на активность метаболических реакций и фотосинтез (Delachave and De, 2003; Yadav, 2010; Sodabeh et al., 2011; Akram et al., 2018; He et al., 2018; Wang, 2020; Huo et al., 2021). Показано, что низкая температура существенно уменьшала ПП, СП и ИЭС рапса и увеличивала ВП в разных культурах (Li et al., 2016; Ritonga and Chen, 2020).

В настоящем исследовании обработка семян амаранта регуляторами роста (ЯК,  $\text{CaCl}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}_2$  (50)) значительно повышала их жизнеспособность и сокращала среднее время прорастания не только при нормальной температуре, но и после инкубирования семян при низкой положительной температуре. Однако РС неодинаково влияли на параметры прорастания семян и, соответственно, на рост и развитие проростков (Рисунки 15, 16, 17).

Использованные регуляторы роста повышали способность семян амаранта к прорастанию. Согласно данным Jisha et al. (2013), обработанные семена могут быстрее набухать, восстанавливать метаболизм и тем самым увеличивать скорость прорастания. У амаранта прорастание семян и раннее появление всходов могут повреждаться возвратными холодами, которые уменьшают количество растений и дружность прорастания, способствуя снижению потенциальной урожайности. Мы наблюдали снижение ПП и СП у семян, обработанных  $\text{CaCl}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}_2$  (50), при низкой положительной температуре (Т10), за исключением вариантов с ЯК и СК, которые не отличались от контроля. В условиях нормальной температуры потенциал прорастания и скорость прорастания семян, обработанных регуляторами роста  $\text{H}_2\text{O}_2$  (10) и  $\text{CaCl}_2$ , по сравнению с контрольной группой повышались, тогда как при действии СК и  $\text{H}_2\text{O}_2$  (50) снижались.

Неоднозначность действия  $\text{CaCl}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}_2$  (50) и СК на параметры прорастания семян амаранта, вероятно, связана с тем, что эти биологически активные регуляторы роста вовлечены в регуляцию различных звеньев метаболизма в прорастающих семенах. Тем не менее сырая масса проростков и их органов (гипокотилья с семядольными листьями и корешка) увеличивалась как в оптимальных, так и в низкотемпературных условиях вследствие предпосевной обработки семян регуляторами роста, хотя степень эффекта различалась между вариантами.

Следует отметить, что обработка семян всеми использованными в работе регуляторами роста приводила к значительному увеличению сухой массы проростков как при оптимальной температуре, так и при Т10. Наибольший прирост сухой массы проростков амаранта наблюдали при применении  $\text{H}_2\text{O}_2$  (50), ЯК и СК. В литературе имеются данные о повышении устойчивости проростков кукурузы к холоду при обработке семян перекисью водорода и салициловой кислотой (Guan et al., 2015).

Представляет интерес, что обработка семян  $\text{H}_2\text{O}_2$  в зависимости от ее концентрации и размера семян по-разному влияла на параметры прорастания и морфологические показатели проростков. В условиях нормальной температуры  $\text{H}_2\text{O}_2$  (10) повышала ПП и СП и сокращала среднее время прорастания, тогда как более высокая концентрация  $\text{H}_2\text{O}_2$  (50) проявляла более выраженный положительный эффект при холодовом стрессе, увеличивая индекс всхожести и энергию семян. Несмотря

на то, что  $H_2O_2$  как активное соединение способна вызывать повреждение клеточных мембран, в ряде работ показано, что обработка семян перекисью водорода в низких концентрациях повышает устойчивость многих видов растений к окислительному стрессу, индуцированному засолением, низкой температурой и другими факторами (Kaaya et al., 2020). Сообщается, что предпосевная обработка семян  $H_2O_2$  вносит существенный вклад в регуляцию роста, повышая устойчивость растений к абиотическим стрессам (Gouveia et al., 2017).

При этом вклад гипокотилия у проростков амаранта, выращенных из семян, обработанных салициловой и янтарной кислотами, был наибольшим по сравнению с контролем и другими вариантами обработки (рисунок 16). На длину корешка проростков амаранта также существенно влияла предпосевная обработка семян исследованными регуляторами роста: янтарная кислота и  $CaCl_2$  не только повышали индекс всхожести, способствуя максимальному развитию корневой системы, но и усиливали формирование корней, при этом кальций выступает важным элементом минерального питания, играющим ключевую роль в стабилизации клеточных мембран и регуляции сигнальных процессов в растении (Kaczmarek et al., 2017).

У амаранта прорастание семян и рост проростков при низких положительных температурах являются наиболее уязвимыми этапами онтогенеза, а холодовой стресс способен снижать количество проростков и их однородность, ограничивая потенциальную урожайность. Отмечено, что обработка семян  $CaCl_2$  при неблагоприятных условиях может существенно снижать прорастание (Kaczmarek et al., 2017), тогда как при оптимальных условиях посева эта обработка более эффективно стимулирует развитие корневой системы (Ahmad et al., 2018), что согласуется с нашими данными о положительном влиянии  $CaCl_2$  и ЯК на развитие корешка проростков амаранта (рисунок 17).

Ранее показано, что обработка семян  $H_2O_2$  усиливает накопление биомассы и стимулирует образование придаточных корней (Gall and Rajakaruna, 2013; Xu et al., 2017). В настоящем исследовании также установлено, что обработка семян  $H_2O_2$  (10) повышала биомассу проростков, в том числе за счет увеличения длины гипокотилия и развития корневой системы.

**Влияние обработки семян на формирование антиоксидантной системы в проростках зернового амаранта при действии стимуляции низкой температу-**

**ры (4°C).** Нами изучено влияние предпосевной обработки семян зернового амаранта дистиллированной водой (H<sub>2</sub>O), гибберелловой кислотой (ГК), перекисью водорода (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), хлоридом кальция (CaCl<sub>2</sub>), янтарной (ЯК) и салициловой (СК) кислотами на параметры прорастания, морфологические, физиологические и биохимические характеристики проростков в условиях нормальной (25 ± 2 °C) и пониженной (4 ± 2 °C) температур. Оценивались всхожесть, энергия прорастания, длина гипокотилия и корня, биомасса проростков, содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллы a, b, каротиноиды) и общих антиоксидантных соединений.

**Характеристики прорастания.** Параметры прорастания семян зернового амаранта варьировали в зависимости от типа предпосевной обработки (ГК, СК, ЯК, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, CaCl<sub>2</sub>) и температурного режима инкубации: оптимального (Т25: 25 ± 2 °C) и кратковременного холодового стресса (Т4: 4 ± 2 °C в течение 8 ч в сутки). Потенциал прорастания (ПП) отражает жизнеспособность семян, дружность и последовательность появления всходов, тогда как скорость прорастания (СП) служит ключевым показателем качества семенного материала и широко используется в агрономической практике для нормирования посевных доз (Guariz et al., 2021). При Т25 все исследованные регуляторы роста способствовали повышению ПП и СП по сравнению с контролем. Наиболее выраженный эффект продемонстрировали ГК и ЯК: ПП увеличился на 6,45 %, СП на 5,32 % (ГК) и 6,38 % (ЯК) (Таблица 6). При Т4 достоверное улучшение параметров прорастания зафиксировано только в варианте с ГК: ПП и СП возросли соответственно на 4,26 % и 3,16 % по сравнению с контролем. Обработка CaCl<sub>2</sub> и H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> при низкой температуре статистически не отличалась от контрольного варианта. Среднее время прорастания (ВП) также зависело от условий инкубации и типа обработки. В оптимальных условиях (Т25) применение ЯК, ГК и CaCl<sub>2</sub> сократило ВП на 11,98 %, 10,60 % и 11,98 % соответственно. Обработка СК не оказала достоверного влияния на этот показатель. В условиях Т4 предпосевная обработка ГК, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, CaCl<sub>2</sub> и ЯК также привела к сокращению ВП, причём наиболее эффективным оказался ГК (Таблица 7).

Индекс всхожести (ИВ) отражает жизнеспособность семян: чем выше его значение, тем выше физиологический потенциал семенного материала (Yang et al., 2021). При Т25 (25 ± 2 °C) обработка семян янтарной кислотой (ЯК), гибберелловой кислотой (ГК) и хлоридом кальция (CaCl<sub>2</sub>) достоверно повысила ИВ на 20,06 %, 20,06 %, 20,06 % соответственно.

19,62 % и 18,71 % соответственно по сравнению с контролем. Обработка перекисью водорода (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) проявляла тенденцию к незначительному увеличению ИВ, тогда как обработка дистиллированной водой (H<sub>2</sub>O) обеспечила более высокий показатель, чем салициловая кислота (СК) (табл. 6). В условиях кратковременного холодового стресса (Т4: 4 ± 2 °С, 8 ч/сут) наиболее эффективными оказались ЯК, СаСl<sub>2</sub>, ГК и H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, повысившие ИВ на 15,14 %, 10,91 %, 9,80 % и 5,24 % соответственно. Остальные обработки привели к снижению ИВ относительно контроля (Таблица 7).

Таблица 7 – Влияние стимуляторов роста на всхожесть семян зернового амаранта в оптимальных и низкотемпературных условиях

Обработка стимуляторами роста	Температурная обработка	ПП (%)	СП (%)	ВП (дни)	ИВ	ИЖ	ИЖ
Контроль	T <sub>25</sub>	93±0,050c	94±0,050c	2,17±0,025c	45,42±0,050d	94,02±0,005h	4,90±0,030b
	T <sub>4</sub>	94±0,050c	95±0,050b	2,14±0,060c	46,75±0,050d	79,01±0,050j	4,77±0,050d
ГК	T <sub>25</sub>	99±0,000a	99±0,000a	1,91±0,035e	54,33±0,050a	176,03±0,005a	7,03±0,040b
	T <sub>4</sub>	98±0,050a	98±0,050a	1,96±0,080d	51,33±0,050b	126,27±0,030d	5,69±0,020d
СК	T <sub>25</sub>	96±0,050b	98±0,050a	2,40±0,030b	43,00±0,050e	86,00±0,005i	3,31±0,040b
	T <sub>4</sub>	96±0,050b	97±0,050a	2,27±0,000b	44,25±0,050e	66,38±0,040k	3,37±0,040c
ЯК	T <sub>25</sub>	99±0,050a	100±0,050a	1,94±0,035e	54,53±0,050a	154,24±0,005b	7,09±0,035a
	T <sub>4</sub>	97±0,050a	97±0,050a	1,90±0,070e	53,83±0,050a	115,20±0,030f	6,00±0,090c
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	T <sub>25</sub>	96±0,050b	96±0,050b	2,02±0,040d	49,00±0,050c	138,18±0,010c	5,39±0,050b
	T <sub>4</sub>	93±0,050c	94±0,050c	2,00±0,060d	49,20±0,050c	96,43±0,030h	3,98±0,030e
СаСl <sub>2</sub>	T <sub>25</sub>	95±0,050b	96±0,050b	1,91±0,010e	53,92±0,050a	121,33±0,030e	6,89±0,010
	T <sub>4</sub>	93±0,050c	98±0,050a	2,06±0,020d	51,85±0,050b	106,81±0,010g	4,68±0,050

Примечание: Приведены средние значения ПП, СП, ВП, ИВ, ИЖ и ИЭС (среднее ± SD из 3 повторов). Обработки с разными буквами значительно различаются (тест Дункана,  $p < 0,05$ ). Различия между обработками по трехфакторному ANOVA.

Аналогичная закономерность наблюдалась по индексу жизнеспособности (ИЖ). При T<sub>25</sub> обработка ГК, ЯК, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> и СаСl<sub>2</sub> увеличила ИЖ на 87,23 %, 64,05 %, 46,97 % и 29,05 % соответственно; при T<sub>4</sub> на 59,82 %, 45,80 %, 22,05 % и 35,19 %. Другие варианты обработки сопровождались снижением ИЖ. Что касается индекса энергии семян (ИЭС), то при T<sub>25</sub> его значение возросло при использовании ЯК, ГК, СаСl<sub>2</sub> и H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> на 44,69 %, 43,47 %, 40,61 % и 10,00 % соответственно. В условиях T<sub>4</sub>

достоверное повышение ИЭС зафиксировано только при обработке ЯК (+25,79 %) и ГК (+19,29 %) (Таблица 6).

В ряде исследований отмечена способность гибберелловой кислоты повышать скорость прорастания семян (Roychowdhury et al., 2012; Lalitha et al., 2016; Pascual et al., 2009). Также систематически сообщается о роли янтарной кислоты как эффективного биостимулятора на ранних этапах онтогенеза растений (Грабовская и др., 2020). Экзогенные химические соединения рассматриваются в качестве перспективного подхода для снижения негативных последствий холодового стресса. В частности, показано, что предпосевная обработка семян риса (сорт BRRI dhan29) 10 мМ перекисью водорода ( $H_2O_2$ ), 2 мМ салициловой кислотой (СК) и 10 мМ хлоридом кальция ( $CaCl_2$ ) в условиях кратковременного охлаждения (4 °С в течение 8 ч из 24 ч теста на всхожесть) достоверно улучшала параметры прорастания: повышала потенциал прорастания, скорость прорастания, коэффициент скорости прорастания и индекс всхожести, а также сокращала среднее время прорастания по сравнению с необработанными семенами, подвергнутыми тому же стрессу. Наибольший прирост индекса всхожести наблюдался при обработке  $H_2O_2$ . Холодовой стресс значительно угнетал рост проростков снижал длину гипокотилия и корня, а также накопление биомассы, тогда как все три обработки ( $H_2O_2$ , СК,  $CaCl_2$ ) способствовали восстановлению этих показателей. Кроме того, праймирование данными соединениями приводило к снижению содержания малонового диальдегида (MDA) и повышению активности антиоксидантных ферментов каталазы (CAT) и аскорбатпероксидазы (АРОХ), что указывает на ослабление окислительного повреждения клеточных мембран. Таким образом, положительное влияние  $H_2O_2$ , салициловой кислоты и  $CaCl_2$  на прорастание и рост риса в условиях низкотемпературного стресса, вероятно, обусловлено их способностью модулировать антиоксидантную защиту и подавлять перекисное окисление липидов (Tahjib-Ul-Arif, 2017; Xing et al., 2022).

**Биомасса и морфологические показатели.** Обработка семян амаранта сорта Крепыш стимуляторами роста ЯК ГК  $CaCl_2$  и  $H_2O_2$  в условиях нормальной температуры (25°С) повышала соотношение корневой массы к массе побега (СРМП) проростков на 20,59% 20,04% 18,55% и 2,04% соответственно относительно контроля. В то время как при низкой температуре (4°С) инкубация с ГК и ЯК увеличивала этот показатель на 8,63% и 9,31% соответственно. Но в меньшей степени при этом по сравнению с контролем обработка ЯК ГК и  $CaCl_2$  значительно повышала сухую массу проростка (СХМП) в обеих температурных условиях (Рисунок 19).

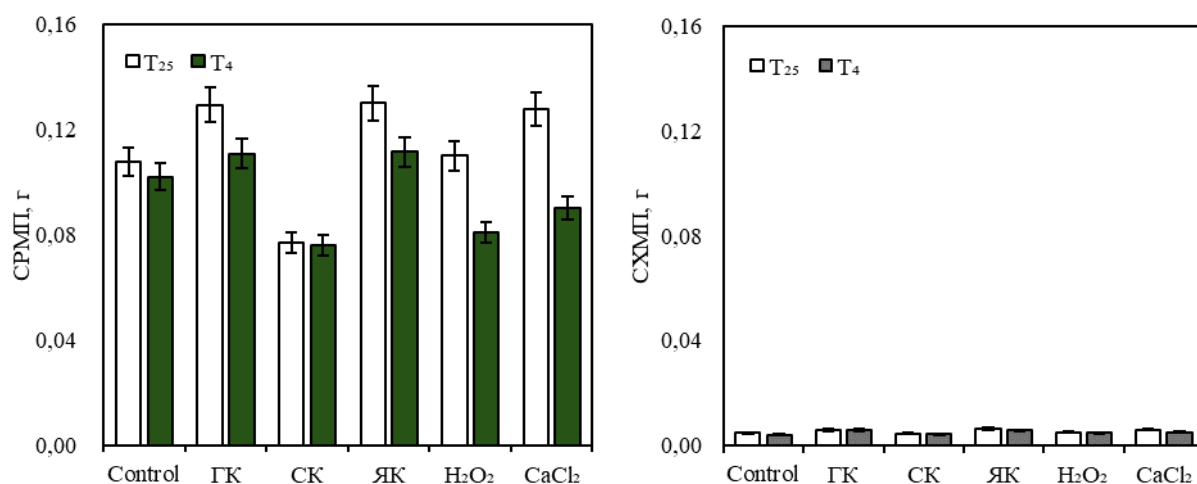


Рисунок 19. Влияние различных стимуляторов роста на биомассу растений в условиях низкой температуры. Приведены средние значения сырой массы проростка (СРМП) и сухой массы проростка (СХМП).

Примечание: Данные представлены как среднее  $\pm$  стандартное отклонение (SD),  $n = 3$ .

Регистрируя длину гипокотилия (ДГ) и корешка (ДК) на третий, четвёртый, пятый, седьмой и одиннадцатый день, анализировали динамику роста гипокотилия и корешка проростков амаранта с прогнозами тенденции роста (рисунок 19). На третий день по сравнению с контролем при оптимальной температуре проростки из семян, обработанных ГК, ЯК и CaCl<sub>2</sub>, значительно увеличивали ДГ на 77,14 %, 42,86 % и 8,57 % и ДК на 38,79 %, 68,10 % и 3,45 % соответственно. При T<sub>4</sub> обработка ГК и ЯК повышала ДГ на 80,56 % и 66,67 % и ДК на 37,39 % и 78,26 % соответственно. В других группах достоверных различий выявлено не было (рисунок 20).

В условиях нормальной температуры (T<sub>25</sub>) на одиннадцатый день было отмечено увеличение длины гипокотилия (ДГ) у проростков, полученных из семян амаранта, обработанных ГК, ЯК, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> и CaCl<sub>2</sub>, на 57,14 %, 38,93 %, 35,00 % и 17,86 % соответственно по сравнению с контролем; длина корешка (ДК) составила превышение на 45,35 %, 79,93 %, 48,70 % и 43,12 %. В условиях низкой температуры (T<sub>4</sub>) на тот же срок показатели ДГ и ДК были существенно ниже, чем при T<sub>25</sub>. Тем не менее наблюдалось достоверное увеличение ДГ у проростков, полученных из семян, обработанных ГК, ЯК, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> и CaCl<sub>2</sub>, на 36,84 %, 21,86 %, 14,17 % и 21,05 %, а ДК на 25,94 %, 57,52 %, 9,02 % и 24,06 % по сравнению с контролем. Обработка салициловой кислотой (СК) обеспечила значения ДГ и ДК ниже контрольных как при T<sub>25</sub>,

так и при T4 (Рисунок 20). Таким образом, низкая температура негативно влияет на рост проростков амаранта.

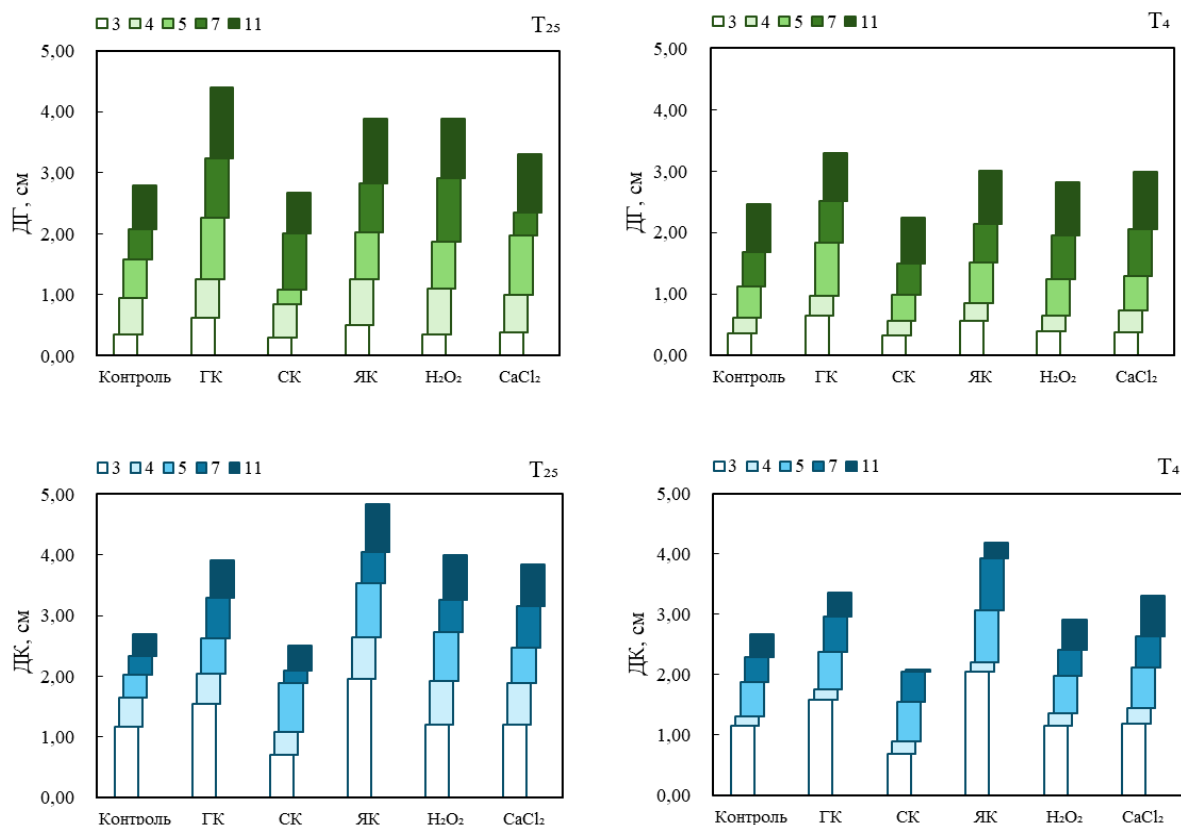


Рисунок 20. Влияние различных стимуляторов роста на биомассу растений в условиях низкой температуры. Приведены средние значения длины гипокотиля (ДГ) и длины корешка (ДК).

*Примечание: Данные представлены как среднее  $\pm$  стандартное отклонение (SD),  $n = 3$ .*

У проростков, полученные из семян, обработанных ГК и ЯК увеличивалась ДГ и ДК значительно быстрее, по сравнению с проростками, имена которых были обработаны другими стимуляторами роста, включая контроль, как при оптимальной температуре, так и при низкой температуре. Самые длинные корни наблюдались на одиннадцатый день в группе, обработанной ЯК, а самые длинные гипокотили наблюдались в группе, обработанной ГК.

Предполагается, что янтарная кислота, которая способствует развитию растений, способна способствовать развитию корневой структуры амаранта, а также вегетативному росту и физиологии всего растения. Liu и Yang (2010) изучали влияние замачивания семян янтарной кислоты на рост и физиологические характеристики корней кукурузы в условиях эксперимента в горшках. Результаты показали, что соответствующая концентрация замачивания семян янтарной кислоты может значительно стимулировать рост корней кукурузы, увеличить биомассу корней и улуч-

шить корневых признаков, значительно ингибировал перекисное окисление липидов корневой оболочки, повышал активность SOD в корнях и снижал содержание MDA. Оптимальная концентрация янтарной кислоты для замачивания семян кукурузы составляла 200-400 мг/л. Исследования также показали, что в *Passiflora spp.* показали более крупные и быстрые всходы, а также больший начальный рост растений в растворе ГК (GA<sub>3</sub>) от 500 до 1000 мг/л и кунжуте после замачивания в растворе ГК (GA<sub>3</sub>) с концентрацией 50-250 ppm (Santos et al., 2016; Mahdi, 2020).

Стоит отметить, что длина гипокотилия проростков амаранта при обработке хлористым кальцием (CaCl<sub>2</sub>) увеличилась на 17,86 % по сравнению с контролем в диапазоне времени наблюдения при нормальных температурных условиях (T<sub>25</sub>), и на 21,05 % при пониженных температурных условиях (T<sub>4</sub>). Напомним, что 3000 мг/л хлорид кальция (CaCl<sub>2</sub>) может повысить холодостойкость проростков растений амаранта. Обработка семян тропических томатов (*Lycopersicon esculentum* Mill.) ГК (GA<sub>3</sub>) (30 мг/л), СК (300 мг/л) и CaCl<sub>2</sub> (1400 мг/л) может эффективно улучшить холодостойкость рассады томатов (Li, 2005). Кроме того, обработка семян риса (сорт BRRI dhan29) перед посевом 10 мМ перекиси водорода (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), 2 мМ салициловой кислоты (СК) и 10 мМ хлорида кальция (CaCl<sub>2</sub>) была эффективной в снижении низкотемпературного стресса (8 в течение 24 часа) часов при 4°C повреждения (Tahjib-Ul-Arif, 2017).

**Суммарное содержание спирторастворимых антиоксидантов и фотосинтетических пигментов.** Как показано на рисунке, было определено суммарное содержание спирторастворимых антиоксидантов для сравнения потенциальных антиоксидантных свойств амаранта, оцененных каждой группой обработки при различных температурах (T<sub>25</sub> и T<sub>4</sub>). К числу важных показателей, отражающих физиологическое состояние растений, относятся содержание в хлоропластах фотосинтетических пигментов. Содержание хлорофилла а (Хл. а), хлорофилла b (Хл. b) и каротиноидов анализировали на одиннадцатые сутки после посадки в чашках Петри.

У проростков амаранта, обработанных ГК, СК и H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, по сравнению с контролем, содержание Хл. а увеличилось на 57,58%, 127,27% и 42,42%, соответственно, при оптимальной температуре (T<sub>25</sub>). Между тем, в проростках амаранта, обработанных ЯК при T<sub>25</sub>, Хл. а снизился на 12,12% по сравнению с контролем, однако, не было существенной разницы между группой, обработанной солью, и контролем. В это время в проростках амаранта обработки ГК, СК, ЯК, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> и CaCl<sub>2</sub>, оставленных на ночь при низкой температуре (T<sub>4</sub>), содержание Хл. а было значительно увеличе-

но в 79,31%, 144,83%, 31,03%, 113,79% и 48,28% по сравнению с контролем (Рисунок 21).

В одиннадцатидневных проростках амаранта содержание Хл. в было ниже, чем Хл. а, но влияние каждой группы обработки на содержание Хл. в было аналогично влиянию на содержание Хл. а. В проростках амаранта, обработанных ГК, СК и  $H_2O_2$  при оптимальной температуре ( $T_{25}$ ), содержание Хл. в (Chl.b) увеличилось на 81,25%, 118,75% и 18,75%, соответственно, по сравнению с контролем. Между тем, в проростках амаранта, обработанных ЯК и  $CaCl_2$  при  $T_{25}$ , содержание Хл. в снизилось на 12,50% и 18,75% по сравнению с контролем. Между тем, в проростках амаранта, обработанных ГК, СК, ЯК,  $H_2O_2$  и  $CaCl_2$  при низкой температуре ( $T_4$ ), содержание Хл. в значительно увеличилось на 100,00%, 200,00%, 18,18%, 163,63% и 218,18% по сравнению с контролем (Рисунок 21).

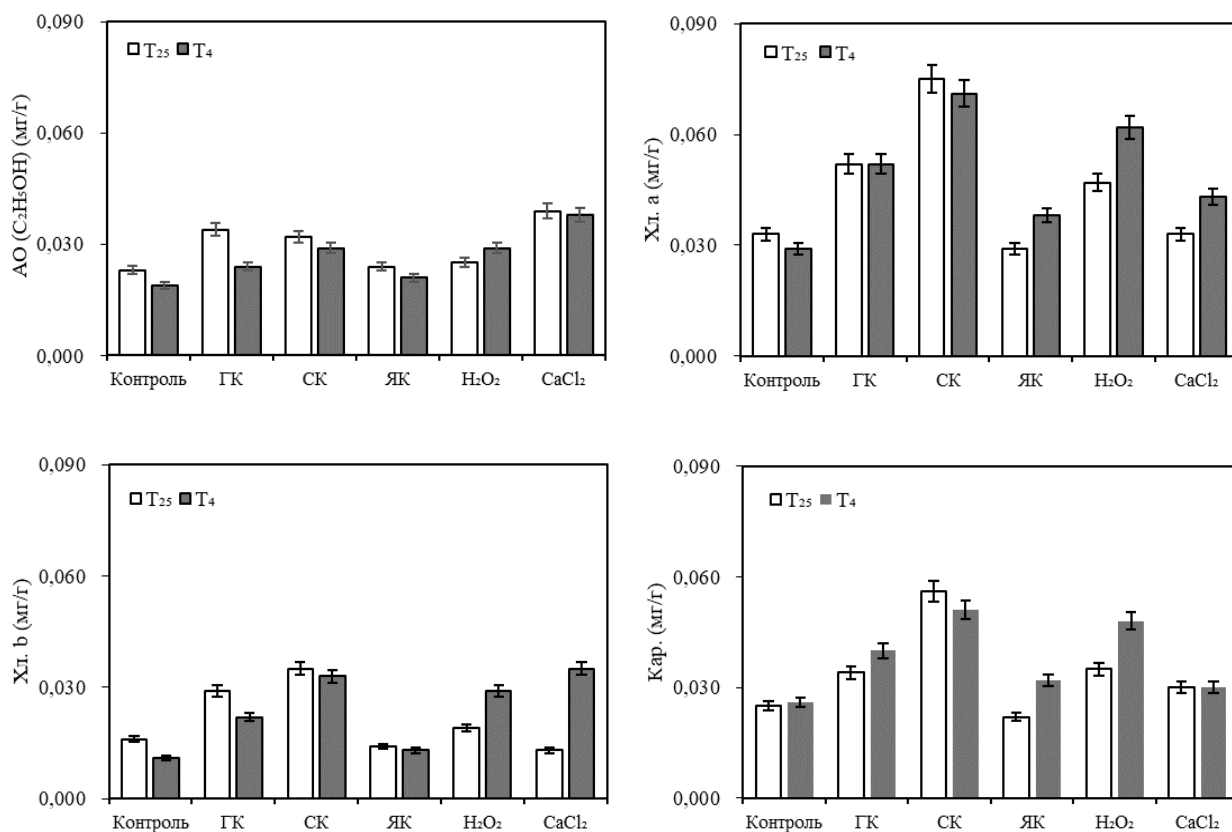


Рисунок 21. Влияние стимуляторов роста на содержание химического соединения зернового амаранта в условиях низкой температуры.

Примечание: Приведены средние значения содержания антоцианов (АО), хлорофилла а (Хл. а), хлорофилла в (Хл. в) и каротиноидов (Кар.) — среднее  $\pm$  SD ( $n = 3$ ).

При комнатной температуре обработки ГК, СК,  $H_2O_2$  и  $CaCl_2$  повышали содержание каротиноидов в проростках амаранта на 36,00%, 124,00%, 40,00% и 20,00%, соответственно, а при низкой температуре на 53,85%, 91,15%, 84,62% и 15,38%, со-

ответственно. В то время как обработка ЖК снизила содержание каротиноидов в проростках амаранта на 12,00% при  $T_{25}$ , а при низкой температуре повышала на 23,08%. Рисунок 20 показывает, что обработка хлористым кальцием во всех вариантах удваивала содержание общих спирторастворимых антиоксидантов в проростках амаранта по сравнению с контролем как при комнатной, так и при низкой температуре.

Таким образом, предпосевная обработка семян амаранта гибберелловой кислотой (ГК), салициловой кислотой (СК), перекисью водорода ( $H_2O_2$ ) и хлоридом кальция ( $CaCl_2$ ) способствовала повышению содержания общих антиоксидантов, хлорофиллов а и b, а также каротиноидов как при комнатной, так и при пониженной температуре. Наибольший прирост всех четырёх показателей относительно контроля был зафиксирован при обработке СК. Кроме того, ГК и  $H_2O_2$  достоверно увеличивали содержание каротиноидов в проростках после холодового воздействия, тогда как обработка  $H_2O_2$  и  $CaCl_2$  приводила к более высокому уровню хлорофиллов а и b по сравнению с контролем даже в условиях нормальной температуры. Полученные данные позволяют предположить, что ГК,  $H_2O_2$  и  $CaCl_2$  могут повышать холодоустойчивость амаранта за счёт усиления антиоксидантной защиты. Эти результаты согласуются с литературными данными: так, Li (2014) показал, что  $CaCl_2$  увеличивает содержание хлорофилла у проростков теплолюбивого табака (*Nicotiana tabacum* L.) при низкотемпературном стрессе, а Kang et al. (2002) установили, что опрыскивание бананов  $H_2O_2$  и  $CaCl_2$  как по отдельности, так и в комбинации снижает утечку электролитов из листьев, замедляет деградацию хлорофилла и повышает накопление растворимых сахаров, ослабляя повреждения от холода; при этом комбинированное применение оказывает синергетический эффект. Известно, что вторичные метаболиты растений, включая каротиноиды, играют ключевую защитную роль при абиотических стрессах таких как низкая температура, засуха, засоление или дефицит питательных веществ (Ahmad et al., 2018). В ответ на неблагоприятные условия растения адаптируются за счёт морфологических, физиологических и биохимических перестроек, причём именно вторичные метаболиты часто служат материальной основой биохимической устойчивости. Тем не менее механизмы, лежащие в основе стимулирующего действия указанных регуляторов роста на прорастание, накопление биомассы и синтез вторичных метаболитов у амаранта, требуют дальнейшего изучения.

### **3.1.4 Влияние предпосевной обработки на рост и развитие зернового амаранта в условиях водного дефицита**

Проанализировано влияние трех предпосевных обработок - перекисью водорода, аскорбиновой и янтарной кислотами - на морфологические параметры и фотосинтетические пигменты амаранта сорта Кизлярец (Рисунок 22), а также содержание антиоксидантов амарантина и аскорбиновой кислоты в листьях амаранта в условиях нормы и засухи. Было установлено, что все три предпосевные обработки положительно влияют на рост и развитие амаранта. Об этом свидетельствует тот факт, что обработка семян амаранта перекисью водорода в нормальных условиях увеличила высоту проростков, площадь листьев, количество листьев и надземную массу проростков амаранта по сравнению с контролем и двумя другими обработками, а среди 40-дневных проростков амаранта наибольшая площадь листьев, наибольшее количество листьев и самая большая надземная масса надземной части проростков наблюдались при обработке перекисью водорода. Кроме того, перекись водорода увеличивала содержание хлорофилла, амарантина и аскорбиновой кислоты в листьях амаранта. Однако, за исключением содержания амарантина и аскорбиновой кислоты, которые были немного выше, чем в контроле, другие морфологические показатели, а также содержание фотосинтетических пигментов были ниже у амаранта, обработанного перекисью водорода, в условиях засухи. Другими словами, перекись водорода как инициатор роста семян может способствовать росту и развитию проростков амаранта. Однако если проростки испытывают стресс от засухи, использование перекиси водорода в качестве обработки семян усугубит стресс, испытываемый амарантом. Обработка семян амаранта аскорбиновой и янтарной кислотами улучшила четыре морфологических показателя амаранта и увеличила содержание хлорофилла и каротиноидов в нормальных условиях; в условиях засухи аскорбиновая и янтарная кислоты увеличили высоту растений, площадь листьев, количество листьев и надземную массу амаранта по сравнению с контролем, а также значительно повысили содержание антиоксидантов - каротиноидов, амарантина и аскорбиновой кислоты. Таким образом, аскорбиновая и янтарная кислоты могут способствовать общему росту и развитию амаранта и эффективно повышать засухоустойчивость проростков амаранта в условиях засухи, потенциально смягчая негативные последствия стресса от засухи.



Рисунок 22. Общий вид 40-дневных контрольных растений *Amaranthus hypochondriacus* L. сорта Кизлярец и предпосевных обработок (слева направо: контроль,  $H_2O_2$ , аскорбиновая кислота и янтарная кислота) в обычных условиях (16/8 часов,  $25^{\circ}C/15^{\circ}C \pm 2$  день/ночь, 65% относительной влажности).

В данном исследовании оценивалась роль  $H_2O$ , перекиси водорода, аскорбиновой кислоты и янтарной кислоты в стимулировании прорастания семян и улучшении морфологических, физиологических и биохимических характеристик проростков амаранта в условиях засухи. Были предприняты усилия, чтобы изучить, как обработка семян стимуляторами роста вызывает устойчивость проростков амаранта к засухе, и выяснить, какая обработка семян является наиболее эффективной. В данном исследовании также представлены параметры морфологические, анализ фотосинтетических пигментов и изменения в содержании антиоксидантных соединений для изучения механизмов, участвующих в опосредованной обработкой семян индукции устойчивости к засухе у проростков амаранта. Обсудили взаимосвязь между ними и создали теоретическую основу для выращивания амаранта в засушливых и полузасушливых районах. Даны рекомендации по дальнейшему совершенствованию и доработке методов выращивания амаранта в российских климатических условиях.



Рисунок 23. Общий вид 40-дневных контрольных растений *Amaranthus hypochondriacus* L. сорта Кизлярец и предпосевной обработки в нормальных (два горшка слева) и засушливых (два горшка справа) условиях (А: контроль; В: перекись водорода; С: аскорбиновая кислота; D: янтарная кислота).

**Биомасса.** Многие исследований показали, что перекись водорода, аскорбиновая и янтарная кислоты оказывают положительное влияние на рост и развитие растений (Wang et al., 2020; Yao et al., 2021; Saavedra et al., 2022; Tania et al., 2022; Zahid et al., 2023). Результаты нашего исследования показывают, что применение соответствующих концентраций перекиси водорода, аскорбиновой и янтарной кислот для обработки семян амаранта перед посевом позволяет эффективно улучшить морфологические показатели сеянцев амаранта в благоприятных условиях (Рисунок 23).

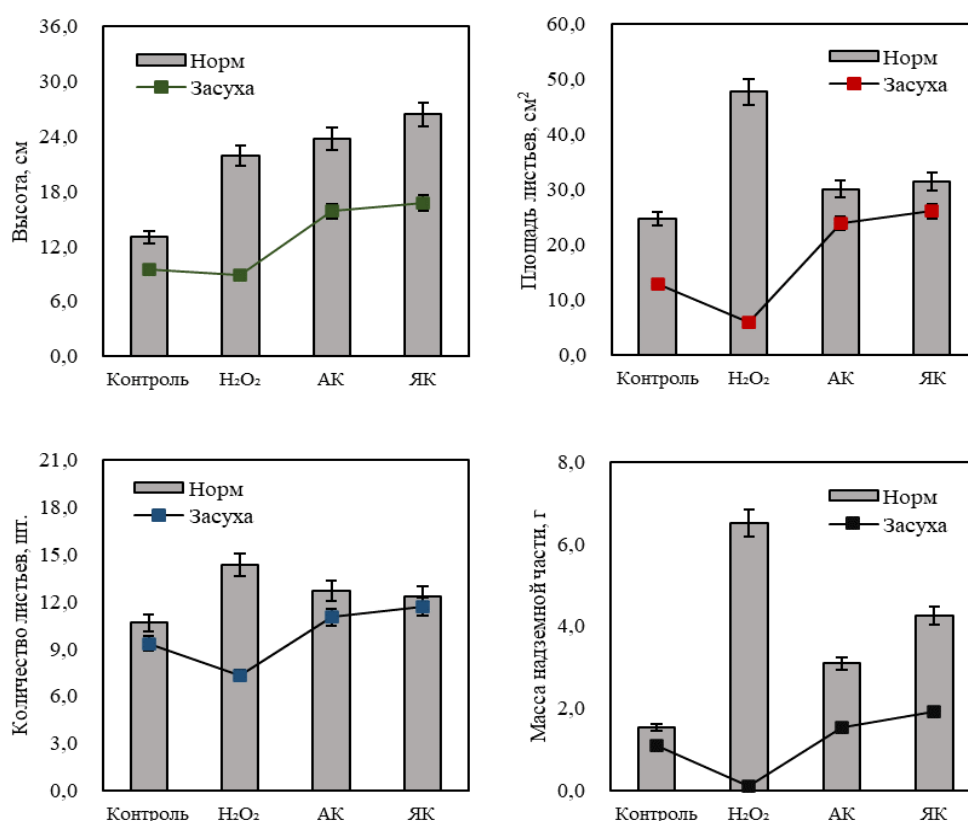


Рисунок 24. Влияние предварительной обработки различными препаратами на биомассы растения амаранта при норме и засухе

По сравнению с контролем предпосевная обработка семян амаранта перекисью водорода, аскорбиновой и янтарной кислотами способствовала достоверному улучшению морфологических показателей сеянцев в благоприятных условиях. Высота растений увеличилась на 67,92 %, 82,08 % и 102,53 % соответственно. Площадь листовой поверхности возросла на 93,28 %, 21,81 % и 27,36 %, количество листьев на 34,30 %, 18,74 % и 15,56 %, а масса надземной части на 324,47 %, 101,82 % и 177,63 % (рисунок 24).

Засуха, являясь одним из наиболее значимых абиотических стрессов, оказывает существенное негативное влияние на рост сеянцев амаранта (Motyleva et al., 2022). После 20-дневного засухового стресса физиологические показатели растений опытной группы снизились в различной степени (рисунок 22). В частности, по сравнению с контролем в благоприятных условиях, у контроля засухи высота растений уменьшилась на 26,92 %, площадь листовой поверхности на 47,51 %, количество листьев на 12,56 %, а масса надземной части на 28,66 % (рисунок 23).

Однако в условиях засухи морфологические показатели сеянцев амаранта зависели от типа предпосевной обработки. Снижение высоты у растений, полученных из семян, обработанных перекисью водорода, составило 7,05 %, площади листовой поверхности 53,74 %, количества листьев 21,44 %, массы надземной части 90,11 % по сравнению с контролем при засухе. Таким образом, низкая концентрация перекиси водорода, эффективная в благоприятных условиях, не обеспечивает защиты от засухового стресса (рисунки 23, 24).

Кроме того, аскорбиновая и янтарная кислоты, наоборот, значительно снизили негативное влияние засушливого стресса на сеянцы амаранта по сравнению с контролем в условиях засухи. Наблюдали увеличение высоты растений на 66,63% и 75,47%, площади листьев на 84,81% и 101,54%, количества листьев на 17,90% и 25,08%, массы надземной части на 40,97% и 75,18% соответственно (рисунок 23). Обработка семян этими кислотами обеспечила повышение морфологических показателей даже в условиях засухи. Таким образом, можно сделать вывод, что предпосевная обработка аскорбиновой и янтарной кислотами составляет эффективный приём для улучшения роста амаранта и формирования его устойчивости к засухе.

Amel и Al-Kazzaz (2023) тоже обнаружили, что 150 мг/л аскорбиновой кислоты может повысить устойчивость пшеницы к засухе, включая увеличение высоты растений, сухой массы почек, характеристик флагового листа (площадь флагового листа, хлорофилл флагового листа и концентрацию макроэлементов, таких как азот, фосфор и калий) и некоторые компоненты урожайности (длина початка, масса зерна и процент белка в зерне). Литература сообщала об аналогичных наблюдениях обработка семян кукурузы янтарной кислотой повышала засухоустойчивость улучшая всхожесть рост рассады содержание влаги хлорофилла и активность антиоксидантных ферментов (Choudhary and Kumar, 2015).

**Содержание фотосинтетических пигментов.** Анализ содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях амаранта показал, что уровень фотосинтетических пигментов изменялся под влиянием засухи и предпосевной обработки семян (Рисунок 25). По сравнению с контролем, в нормальных условиях обработка перекисью водорода, аскорбиновой кислотой и янтарной кислотой повышала содержание хлорофилла в листьях амаранта в разной степени, особенно содержание хлорофилла b увеличивалось на 47,23%, 65,58% и 56,98%, соответственно. При этом содержание каротиноидов в листьях амаранта трех вариантов обработки было снижено по сравнению с контролем.

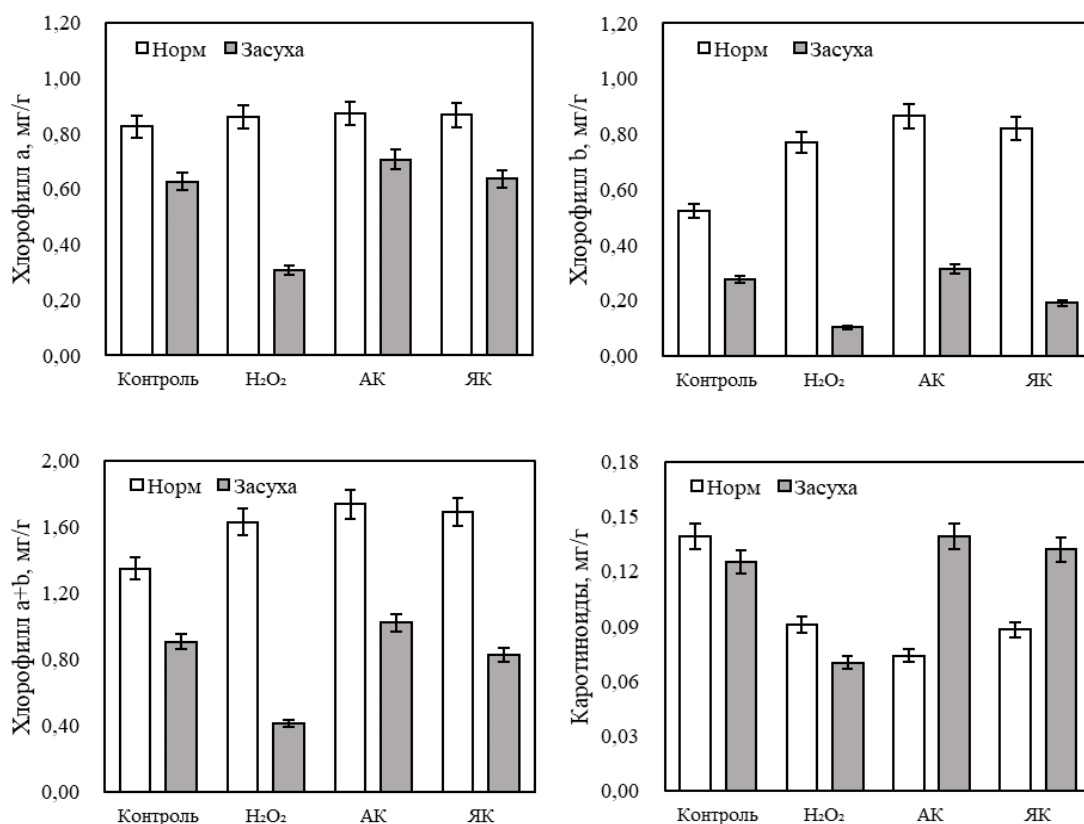


Рисунок 25. Влияние предварительной обработки различными препаратами на содержание фотосинтетических пигментов в растениях амаранта при норме и засухе

Содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях амаранта, семена которого были обработаны перекисью водорода перед посевом, в условиях засухи оказалось примерно в 2 раза ниже, чем в контроле. В то же время, при обработке семян аскорбиновой кислотой на фоне засухи наблюдалось достоверное увеличение содержания хлорофилла а, хлорофилла b и каротиноидов: прирост составил 12,42 %, 13,72 % и 11,20 % соответственно по сравнению с контролем. Напротив, предпосевная обработка янтарной кислотой не оказала значимого влияния на уровень фо-

тосинтетических пигментов в условиях водного дефицита различия с контролем были статистически недостоверны ( $p > 0,05$ ) (Рисунок 25).

Полученные результаты согласуются с данными литературы. В частности, Ghooshchi и Kassouras (2017) показали, что экзогенное применение аскорбиновой кислоты способствует повышению содержания фотосинтетических пигментов, улучшению фотохимической эффективности и стимуляции роста растений картофеля в условиях засухи. Эти данные подтверждают положительную роль аскорбиновой кислоты в защите фотосинтетического аппарата растений при абиотическом стрессе.

**Содержание амарантина и аскорбиновой кислоты.** Натуральный амарантин (Amaranthine) из амаранта представляет собой вторичный метаболит на основе кетонов и хинонов. Этот пигмент относится к бетацианинам семейства беталаинов и отличается от антоцианов (Gins et al., 2016; Sarker and Oba, 2020c). Амарантин обладает физиологическими и лечебными свойствами включая антиоксидантное противовоспалительное омолаживающее действие защиту зрения и предотвращение сердечно-сосудистых заболеваний (Huang et al., 2016; Sarker and Oba, 2019) (Рисунок 26).

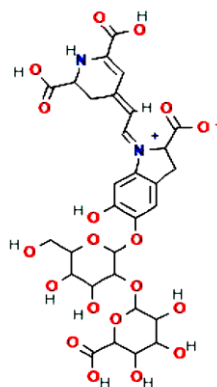


Рисунок 26. Химическое строение амарантина

Аскорбиновая кислота представляет собой водорастворимый эффективный мощный антиоксидант, который в избытке содержится в меристемах и фотосинтетических клетках растений. Она функционирует как защитный агент, минимизируя ущерб от активных форм кислорода (АФК) и поддерживая оксидативный баланс в клетках (Smirnoff, 2005; Athar et al., 2008).

Сравнивая содержание амарантина в листьях амаранта в нормальных и засушливых условиях, установлено, что три предпосевные обработки перекисью водорода, аскорбиновой кислотой и янтарной кислотой оказывают положительное регули-

рующее влияние на содержание антиоксидантов в растениях амаранта. Как показано на рисунке (Рисунок 27), предварительная обработка семян перекисью водорода в обычных условиях увеличивала содержание амарантина в амаранте на 5,4% по сравнению с контролем. Содержание амаранта в амаранте, обработанном аскорбиновой и янтарной кислотами, было ниже, чем в контроле в тех же условиях.

В условиях засухи по сравнению с контролем обработка семян амаранта перекисью водорода, аскорбиновой и янтарной кислотами увеличивала содержание амарантина в листьях амаранта сорта Кизлярец на 9,49%, 88,32% и 75,91%, соответственно.

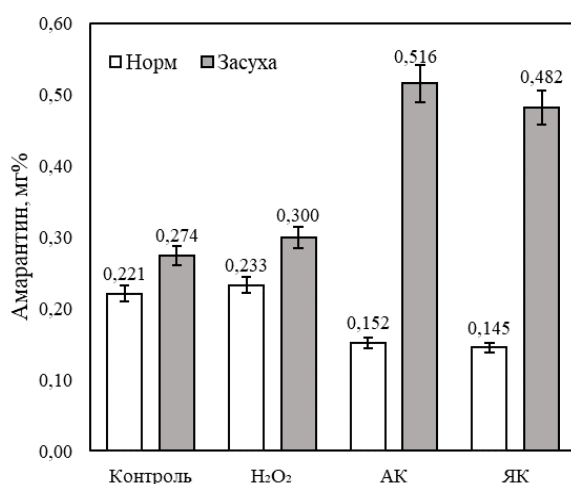


Рисунок 27. Влияние предварительной обработки различными препаратами на содержание амарантина в растениях амаранта при норме и засухе

В благоприятных условиях по сравнению с контролем обработка семян амаранта перекисью водорода увеличивала содержание аскорбиновой кислоты в листьях амаранта на 21,31%, а обработка семян аскорбиновой кислотой и янтарной кислотой снижала содержание амаранта в листьях амаранта на 19,67% и 34,43%, соответственно. В условиях засухи по сравнению с контролем обработка семян амаранта перекисью водорода, аскорбиновой и янтарной кислотами увеличивала содержание аскорбиновой кислоты в листьях амаранта на 47,50%, 71,67% и 60,83%, соответственно (Рисунок 28).

Обработка семян амаранта перекисью водорода повышала содержание антиоксидантов в листьях включая амарантин и аскорбиновую кислоту в различной степени по сравнению с контролем как при засухе, так и в нормальных условиях. Результаты свидетельствуют об эффективности H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> как метода повышения уровня антиоксидантов в амаранте при этом Mittler et al. (2004) подчеркивали роль активных

форм кислорода в регуляции антиоксидантов включая аскорбиновую кислоту в растениях. Положительное влияние низких концентраций  $H_2O_2$  вероятно реализуется через механизм обратной связи по оксидативному давлению стимулируя синтез амарантина улучшая физиологические функции и повышая стрессоустойчивость амаранта (Tania et al., 2022).

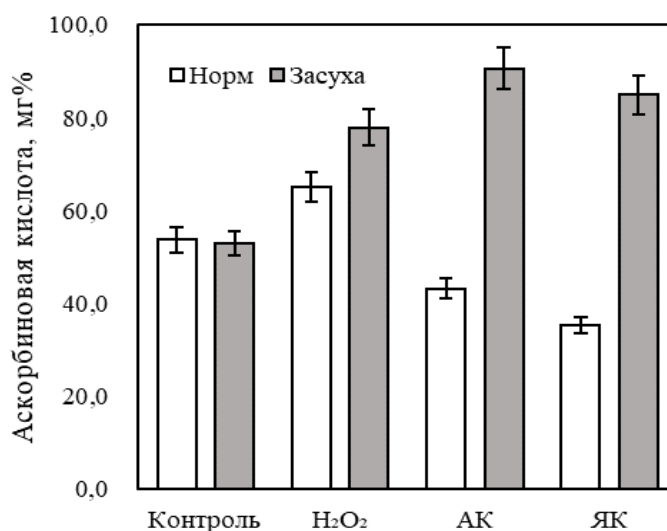


Рисунок 28. Влияние предварительной обработки различными препаратами на содержание аскорбиновой кислоты в растениях амаранта в засуху и в норме

В то же время предпосевная обработка семян амаранта аскорбиновой и янтарной кислотами оказывала разностороннее влияние на содержание антиоксидантов в листьях растений в условиях засухи и при достаточном водоснабжении. В контроле (оптимальные условия) содержание амарантина и аскорбиновой кислоты в листьях амаранта снизилось примерно на 20 % по сравнению с исходным уровнем. Напротив, в условиях засушливого стресса обработка семян данными соединениями привела к достоверному увеличению содержания амарантина и аскорбиновой кислоты более чем на 60 %. Полученные данные свидетельствуют о том, что предпосевное применение аскорбиновой и янтарной кислот может быть эффективным агротехническим приёмом для повышения устойчивости амаранта к засухе. Усиление антиоксидантной защиты за счёт накопления биологически активных соединений, таких как амарантин и аскорбиновая кислота, способствует адаптации растений к водному дефициту.

Обработка семян амаранта аскорбиновой и янтарной кислотами варировало содержание антиоксидантов в листьях в зависимости от водного режима. В условиях засушливого стресса наблюдается достоверное увеличение содержания амарантина и аскорбиновой кислоты более чем на 60 % по сравнению с контролем, тогда как

при достаточном водоснабжении (оптимальные условия) их уровень снижается примерно на 20 %. Эти данные подчёркивают необходимость учёта условий возделывания при оценке эффективности предпосевных обработок. Полученные результаты свидетельствуют о том, что применение аскорбиновой и янтарной кислот для предпосевной обработки семян может быть целесообразным агротехническим приёмом в засушливых регионах. Повышение содержания антиоксидантов, включая амарантин и аскорбиновую кислоту, способствует усилению защитных реакций растений и повышению их устойчивости к водному дефициту. Механизмы участия аскорбиновой кислоты в регуляции роста и адаптации растений к засухе подробно описаны в литературе (Jiang and Zhang, 2001; Zhang et al., 2015; Noctor and Foyer, 2016). Являясь антиоксидантом, аскорбиновая кислота регулирует рост растений в условиях засухи, уничтожая свободные радикалы, уменьшая окислительное повреждение клеток и поддерживая клеточный гомеостаз. Аскорбиновая кислота регулирует баланс осмотического давления в клетках, помогая растениям поддерживать водный баланс в условиях засухи. Она регулирует поглощение и выделение влаги клетками, уменьшает потерю воды и помогает растениям справляться со стрессом от засухи. Кроме того, она служит сигнальной молекулой, регулирующей различные адаптивные реакции растений в условиях засухи. Она взаимодействует с другими сигнальными молекулами, влияет на регуляцию экспрессии генов растений и метаболические пути, а также координирует рост и развитие растений в условиях засухи. Было показано, что янтарная кислота стимулирует рост корней растений (Zhang et al., 2018; Sun et al., 2019; Wang et al., 2020). Она способствует развитию боковых корней и усиливает их ветвление, что приводит к созданию более разветвленной и эффективной корневой системы для поглощения питательных веществ и воды. Она увеличивает поглощение необходимых питательных веществ корнями растений, усиливает активность переносчиков питательных веществ в клетках корней, способствуя усвоению из почвы таких минералов, как азот, фосфор и калий. Кроме того, она способствует образованию корневых волосков, которые играют важную роль в увеличении площади поверхности корней для усвоения питательных веществ и воды, тем самым повышая общую эффективность усвоения питательных веществ растениями. Кроме того, она помогает растениям справляться со стрессом окружающей среды, укрепляя корневую систему. Прививка микоризных грибов к корням растений увеличивает биомассу корней и повышает их устойчивость к засухе, засолению и другим абиотическим стрессам. Это улучшает способность растений противостоять неблагоприятным условиям. В нескольких статьях обсуждается

роль янтарной кислоты как регулятора роста растений, освещаются механизмы его действия, взаимодействие с растительными гормонами и его важность в усилении роста растений и повышении устойчивости к стрессу (Zacserina, 2023; Li et al., 2019; Irfan et al., 2021).

В настоящей работе проанализировано влияние трёх предпосевных обработок, перекисью водорода, аскорбиновой и янтарной кислотами на морфологические параметры, содержание фотосинтетических пигментов, а также уровень антиоксидантов (амарантина и аскорбиновой кислоты) у амаранта сорта Кизлярец в условиях оптимального водоснабжения и засушливого стресса. Установлено, что все три обработки оказывают положительное влияние на рост и развитие амаранта, однако характер и степень этого влияния зависят от условий возделывания.

В оптимальных условиях предпосевная обработка семян перекисью водорода обеспечивала наибольший прирост по основным морфологическим показателям у 40-дневных растений: высота побегов, площадь листовой поверхности, число листьев и надземная биомасса превышали как контрольные значения, так и результаты других обработок. Одновременно наблюдалось повышение содержания хлорофиллов, амарантина и аскорбиновой кислоты в листьях.

Однако в условиях засухи эффект перекиси водорода оказался противоположным: за исключением незначительного увеличения уровня амарантина и аскорбиновой кислоты, все остальные морфологические параметры, а также содержание фотосинтетических пигментов были ниже, чем в контроле. Полученные данные свидетельствуют о том, что перекись водорода может быть эффективным стимулятором роста сеянцев амаранта в благоприятных условиях, но её применение в засушливых регионах может усугубить стрессовое состояние растений и снизить их продуктивность.

Аскорбиновая и янтарная кислоты при предпосевной обработке семян амаранта в нормальных условиях улучшали четыре морфологических показателя и повышали содержание хлорофилла с каротиноидами. При засухе эти кислоты по сравнению с контролем значительно увеличивали высоту площадь листьев количество листьев и надземную массу амаранта, а также содержание антиоксидантов включая каротиноиды амарантин и аскорбиновую кислоту. Таким образом они обеспечивают комплексное стимулирование роста развития и засухоустойчивости рассады амаранта минимизируя негативные эффекты водного стресса.

### 3.2 Влияние химических мутагенов на рост, развитие и генетическую форму зернового амаранта

Представлена методика отбора и выявления мутантных форм в популяциях зернового амаранта после обработки химическими мутагенами – этилметансульфонатом (ЭМС), диметилсульфатом (ДМС) и диэтилсульфатом (ДЭС) – построенная на классических подходах индуцированного мутагенеза и последующего фенотипического скрининга. Зерновой амарант является перспективной сельскохозяйственной культурой с высокой пищевой и продуктивной ценностью, однако его генетическое разнообразие в имеющихся коллекциях зародышевой плазмы остается ограниченным. Применение химического мутагенеза способствует расширению диапазона наследственной изменчивости и получению новых генотипов с улучшенными агрономическими признаками: урожайностью, засухоустойчивостью и качеством зерновой продукции. Как подчеркивает Bird (1983), подавляющее большинство индуцированных мутаций являются нейтральными, вредными или летальными, и только незначительная доля мутаций представляет практическую ценность для селекционных программ. Тем не менее, именно эти редкие мутации могут обеспечить доступ к генетическим комбинациям, недоступным через традиционные методы скрещивания. Поэтому эффективность мутагенеза напрямую зависит от стратегии отбора в последующих поколениях.

Первое поколение мутантов (M1), полученное из обработанных мутагенами семян, обычно проявляет выраженные физиологические нарушения: снижение всхожести, замедленный рост, хлороз, деформации листьев и другие морфологические аномалии (Wang et al., 1998; Neuffer, 1989). Поскольку большинство мутаций в M1-поколении являются соматическими и рецессивные аллели маскируются доминантными, целенаправленный отбор в этом поколении, как правило, не проводится (Vasanthrao et al., 2023). Вместе с тем рекомендуется выращивать каждое M1-растение индивидуально, обеспечивая его изоляцию и тщательный фенотипический контроль, что позволяет сохранить максимально возможное разнообразие мутаций для последующего скрининга в M2 и более поздних поколениях (Heffron and Korban, 2022).

Обнаружены нами три химических мутагена продемонстрировали снижение скорости прорастания и замедление скорости прорастания семян зернового амаранта (Таблица 8).

Таблица 8– Влияние химических мутагенов на характеристики прорастания семян зернового амаранта (M1).

Обработка	Контроль	ЭМС 0,03 мг/мл	ЭМС 0,06 мг/мл	ЭМС 0,08 мг/мл	ДМС 0,08 мг/мл	ДЭС 0,05 мг/мл
ПП (%)	88,25±2,50	33±2,50	40±2,50	28±2,50	7±2,50	20±2,50
СП (%)	92,00±1,25	50±2,50	74±2,50	47±2,50	27±2,50	49±2,50

Растения второго мутантного поколения (M<sub>2</sub>), отобранные на основании фенотипических проявлений, выявленных в первом поколении (M<sub>1</sub>), используются для оценки и закрепления генетически обусловленных признаков. Фенотипическая изменчивость химически мутагенизированных растений в M<sub>2</sub>-поколении может существенно различаться в зависимости от типа мутагена, его дозы, генетической природы растения и условий выращивания (Zainudin et al., 2023). Морфологические изменения включают вариации размера, формы, цвета и толщины листьев, толщины, длины стеблей и характера ветвления, трансформации цвета, размера, формы соцветий и их количества, а также отличия в размере, форме плодов и урожайности; параметры роста проявляются в увеличении или уменьшении высоты растений, числа боковых ветвей и продолжительности вегетационного периода; физиологические характеристики демонстрируют модуляцию устойчивости к биотическим (вредители, патогены) и абиотическим (засуха, засоление) стрессорам, а также колебания эффективности фотосинтеза; генетические и репродуктивные аспекты охватывают мутации в генах, влияющие на экспрессию признаков, изменения структуры или числа хромосом, вариации развития корневой системы и репродуктивной способности, которые могут наследоваться стабильно или нестабильно. ФГБНУ «Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крыма» разработал схему химического мутагенеза озимого чеснока (*Allium sativum* L.) с применением ДЭФ и ДМС в различных концентрациях, провел в 2017–2020 гг. мониторинг поколений M<sub>0</sub>–M<sub>2</sub>, оценил влияние мутагенов на морфометрические, хозяйственные и химические признаки и отобрал перспективные мутантные формы для селекции крымсадаптированных сортов чеснока (Nemtinov et al., 2020). Для подтверждения

генетической стабильности необходимы дальнейшие наблюдения и скрининг в M2 и последующих поколениях (Pratiwi T. et al., 2020).

Безопасность химически мутагенизированных растений третьего поколения (M3) необходимо оценивать с нескольких точек зрения. Во-первых, с точки зрения генетической стабильности, мутации, возникающие в результате химического мутагенеза, обычно стабилизируются в третьем поколении мутагенизированных растений, и большинство нежелательных мутаций (например, летальные мутации или серьезные дефекты) устраняются в M1 и M2. Генетический фон растений третьего поколения относительно стабилен, но генетическая однородность все еще нуждается в подтверждении полевыми испытаниями и молекулярными тестами. Кроме того, с точки зрения безопасности пищевых продуктов химический мутагенез может привести к изменениям в питательном составе зернового амаранта (например, в содержании белка, жира, минералов и т.д.), которые необходимо проверить на наличие питательных веществ и потенциально токсичных веществ. Если зерновой амарант используется в пищу или на корм, он должен пройти оценку безопасности пищевых продуктов, чтобы убедиться в отсутствии в них вредных веществ (например, тяжелых металлов, токсинов и т.д.). Наконец, следует учитывать вопрос остаточного содержания мутагенов. Химические мутагены, такие как этилметансульфонат (ЭМС), обладают потенциальной токсичностью и мутагенной активностью. Однако к третьему поколению (M3) растений остаточное количество мутагена в тканях, как правило, снижается до пренебрежимо малых уровней вследствие естественных процессов детоксикации, метаболического распада и разбавления при клеточных делениях (Kodym and Afza, 2003; Maluszynski et al., 2009). Таким образом, растения M3-поколения считаются безопасными для дальнейшего использования в селекционных и агрономических исследованиях.

### **3.2.1 Влияние химических мутагенов на морфологию зернового амаранта**

В результате посева пяти групп семян амаранта M1 по 100 семян в каждой группе было получено 255 жизнеспособных растений. Из них 64 растения были получены из семян, обработанных ЭМС в концентрации 0,03 мг/мл, 63 из семян, обработанных ЭМС в концентрации 0,06 мг/мл, 69 из семян, обработанных ЭМС в концентрации 0,08 мг/мл, 34 из семян, обработанных ДМС в концентрации 0,08 мг/мл, и 25 из семян, обработанных ДЭС в концентрации 0,05 мг/мл. Кроме того, в контрольной группе выжило 95 растений амаранта из 100 семян.

Для сравнения, в контрольной группе, где семена не подвергались мутагенной обработке, из 100 посеянных семян успешно проросло и выжило 95 растений. Полученные данные свидетельствуют о дозозависимом снижении всхожести и жизнеспособности при увеличении концентрации мутагенов, а также о различной токсичности применённых соединений: наибольшее угнетающее действие на прорастание и ранний рост проявил ДЭС, в то время как ЭМС в исследованных концентрациях оказал относительно меньшее фитотоксическое влияние.

Проведён детальный анализ влияния трёх химических мутагенов, этилметансульфоната (ЭМС), диметилсульфата (ДМС) и диэтилсульфата (ДЭС), на морфологические признаки растений зернового амаранта поколения М<sub>1</sub>. Установлено, что мутантные растения М<sub>1</sub> демонстрируют значительные фенотипические отличия по сравнению с контролем, причём характер изменений зависит от типа и концентрации применённого мутагена.

В фазу бутонизации у 36,8% (72 из 196) растений, обработанных тремя концентрациями ЭМС (0,03; 0,06 и 0,08 мг/мл), наблюдались антоциановые проявления в виде красных пятен на листьях, а также неоднородность размера и формы листовых пластинок с пурпурно-красной окраской по краям зелёных листьев (Рисунок 29).

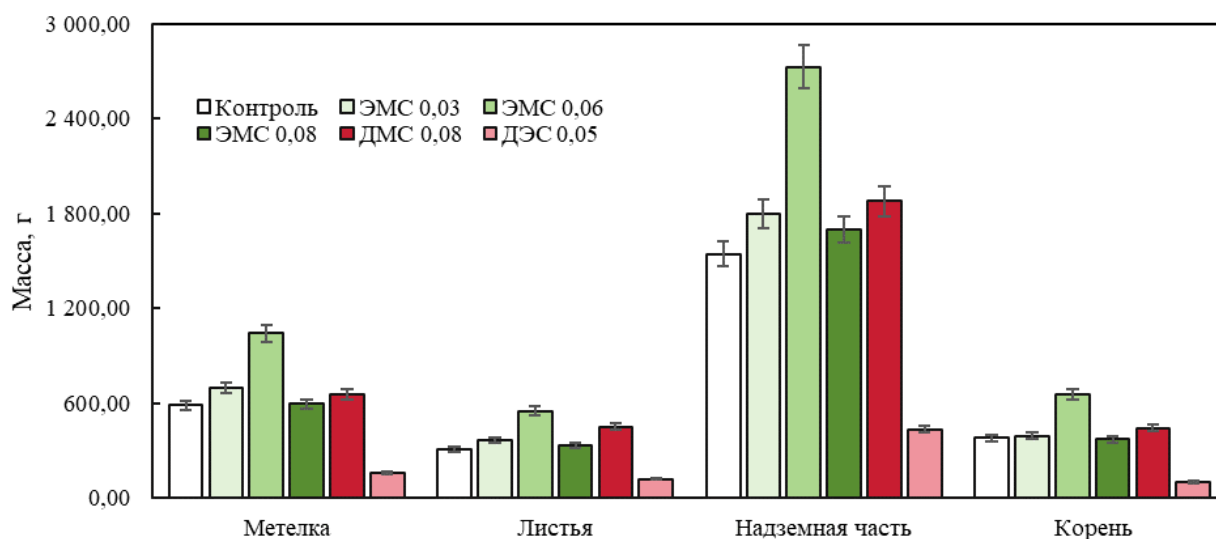


Рисунок 29. Влияние химических мутагенов на массу метелки, листьев, надземной части и корня М<sub>1</sub> зернового амаранта, г.

В фазу созревания у этой группы растений отмечалась высокая вариабельность пигментации листьев и соцветий от зелёной до жёлтого и красного наряда с повышенной биомассой и увеличенной продуктивностью зерна по сравнению с контролем. У 32% (11 из 34) растений М<sub>1</sub>, полученных из семян, обработанных ДМС (0,08

мг/мл), в фазу бутонизации выявлены аномалии формы листьев, а в фазу созревания удлинённые соцветия длиной 70–80 см, тогда как у контрольных растений длина соцветий составляла 50–60 см. У 82% (21 из 25) растений М<sub>1</sub>, происходящих из семян, обработанных ДЭС (0,05 мг/мл), в фазу бутонизации наблюдалось угнетение роста: растения были ниже контроля, с неравномерной высотой внутри популяции и наличием красных пятен на листьях.

В фазу созревания у этих растений отмечалось увеличение размера и массы зерна, а соцветия приобретали преимущественно красные и жёлтые оттенки, в отличие от типичной окраски контрольных образцов.

На рисунке 28 показаны морфологические характеристики мутантных растений амаранта М<sub>1</sub>, включая массу метелки, листьев, надземной части и корня. По сравнению с контролем, обработка ЭМС и ДМС продемонстрировала увеличение биомассы у мутантов зернового амаранта М<sub>1</sub>, тогда как обработка ДЭС продемонстрировала значительное снижение биомассы у мутантов М<sub>1</sub> (Рисунок 29). Среди них, ЭМС 0,06 значительно увеличил биомассу растений зернового амаранта М<sub>1</sub>, в частности, за счет увеличения массы соцветий, листьев, надземных частей и корней на 77,75%, 79,15%, 76,76% и 73,49%, соответственно, по сравнению с контролем.



Рисунок 30. Типичные различия у мутантов зернового амаранта второго поколения (М<sub>2</sub>), обработанных тремя химическими мутагенами (Слева направо: ЭМС, ДМС, ДЭС; Снято в августе 2023 года, экспериментальная площадка ФНЦО)

Из популяции мутантных растений зернового амаранта поколения М<sub>1</sub> для дальнейшего размножения и анализа в поколении М<sub>2</sub> было отобрано 19 перспективных образцов.

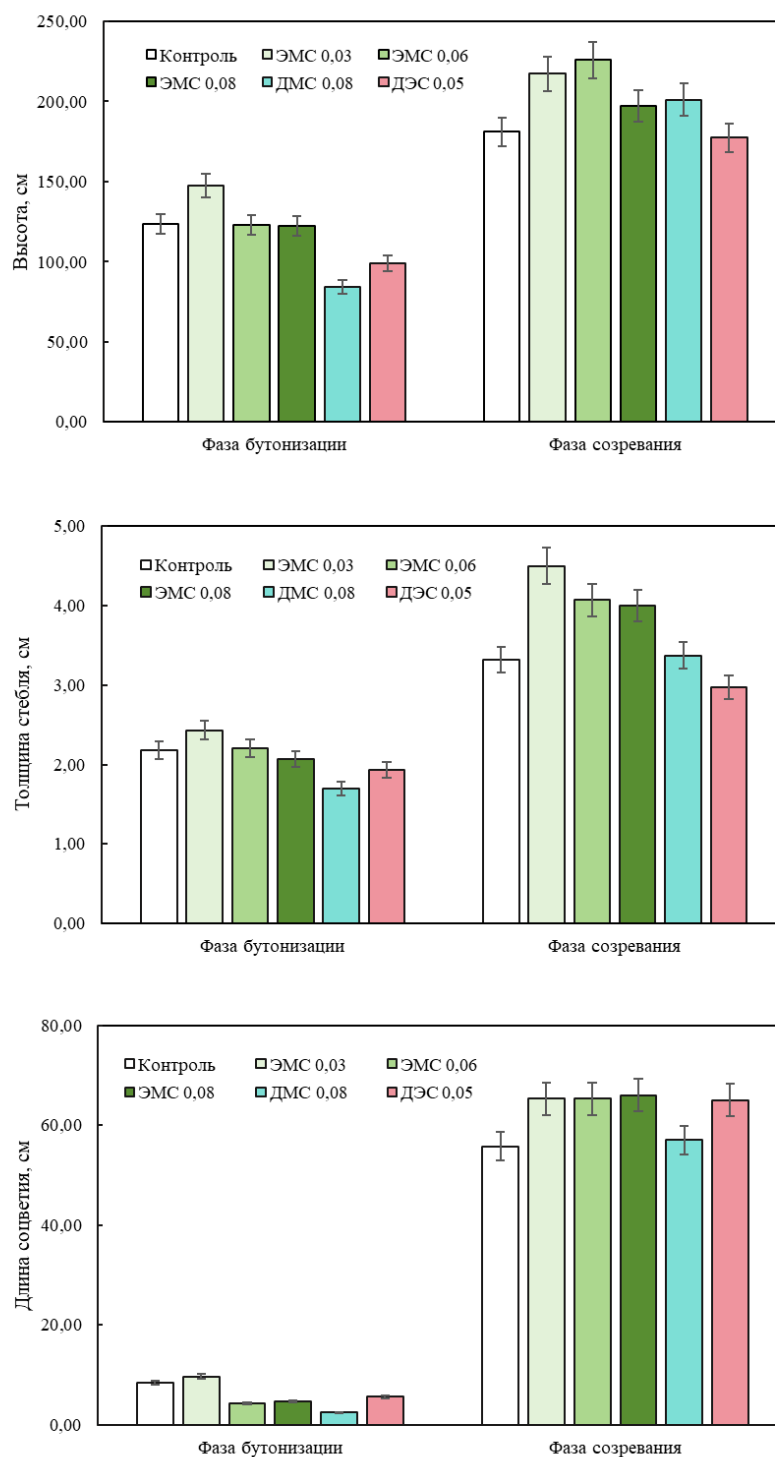


Рисунок 31. Влияние химических мутагенов на высоту, толщину стебля и длину соцветия M2 зернового амаранта, см

Растения зернового амаранта M2 демонстрировали относительно стабильную и различную форму на стадии созревания (Рисунок 30). Среди них растения амаранта M2, которые были обработаны ЭМС в качестве химического мутагена, показали большие боковые побеги, крупные соцветия и высокий уровень биомассы. На данный момент предпосевная обработка растений амаранта M2 препаратом ДМС продемонстрировала отсутствие боковых веток и сохранение длинных соцветий у рас-

тений М1. И наоборот, растения амаранта М2, обработанные ДЭС, имели отличный внешний вид по сравнению с растениями из М1. У них отсутствовали боковые ветви и соцветия были длиннее, чем в контрольной группе. Верхушки соцветия имели звездчатую форму, а семена созревали раньше (Рисунок 30).

**Высота растений амаранта М2.** Влияние химических мутагенов на высоту растений амаранта М2 показано на рис. 1, где было замечено, что **на стадии бутонизации** ЭМС 0,03 увеличивал высоту растений амаранта М2 на 19,01% по сравнению с контролем, в то время как все остальные обработки были ниже или незначительно отличались от контроля. **В фазу созревания** применение ЭМС 0,03, ЭМС 0,06, ЭМС 0,08 и ДМС 0,08 привело к увеличению высоты растений амаранта М2 на 34%, 45%, 45% и 56% соответственно по сравнению с контролем. Однако высота растений амаранта М2, обработанных ДЭС 0,05, была несколько ниже, чем в контроле (Рисунок 31).

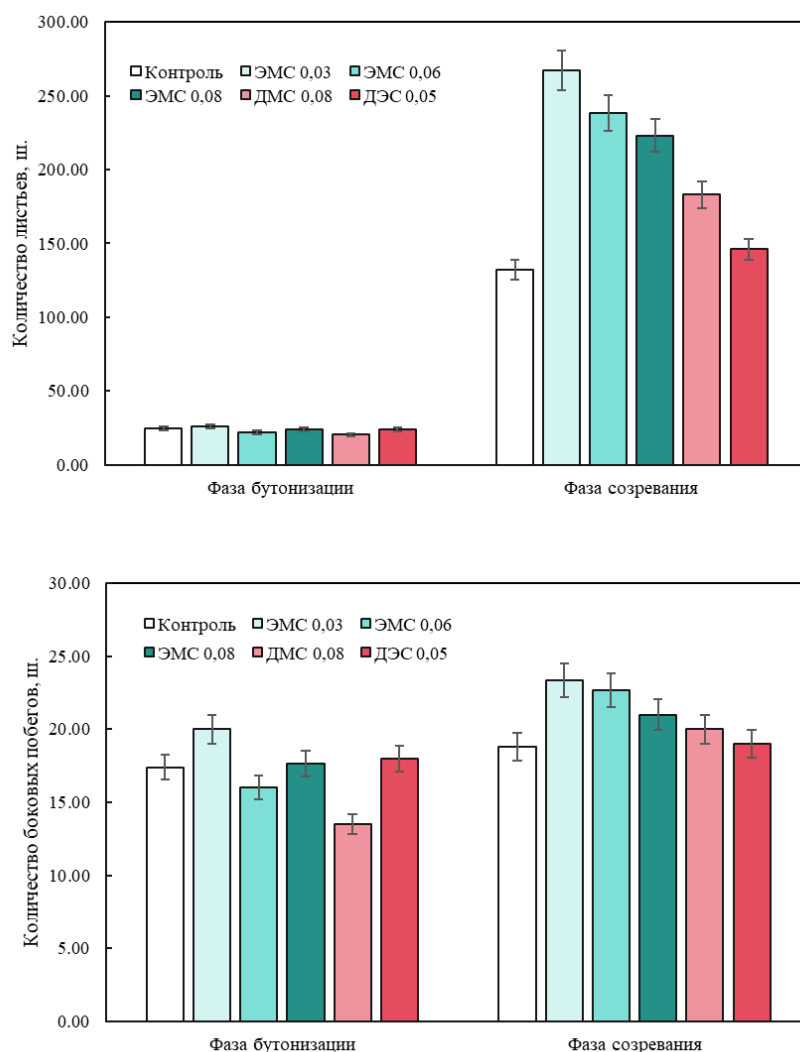


Рисунок 32. Влияние химических мутагенов на количество листьев и количество боковых побегов М2 зернового амаранта, шт.

**Толщина стебля растений амаранта М2.** Как показано на рисунке 30, важно отметить, что три концентрации химического мутагена ЭМС увеличивали толщину стебля амаранта М2 на стадии созревания по сравнению с контролем (Рисунок 30).

**Длина соцветия растений амаранта М2.** При сравнении длины соцветия у растений амаранта М2, было обнаружено, что на стадии бутонизации в период вегетации амаранта длина соцветия при всех химических обработках была меньше, чем в контроле, за исключением химического мутагена ЭМС 0,03. Однако на стадии созревания мы заметили, что длина соцветий амаранта М2, полученных в результате всех обработок, была больше, чем в контроле (Рисунок 31).

**Количество листьев растений амаранта М2.** У мутанта зернового амаранта поколения М<sub>2</sub>, полученного в результате предпосевной обработки семян химическими мутагенами, в фазу бутонизации не выявлено достоверных различий по количеству листьев по сравнению с контролем. Напротив, на стадии созревания наблюдались значительные различия по сравнению с контролем, о чем свидетельствует увеличение значений ЭМС 0,03, ЭМС 0,06, ЭМС 0,08, ДМС 0,08 и ДЭС 0,05 на 102,27%, 80,55%, 68,94%, 38,64% и 10,61%, соответственно (Рисунок 32).

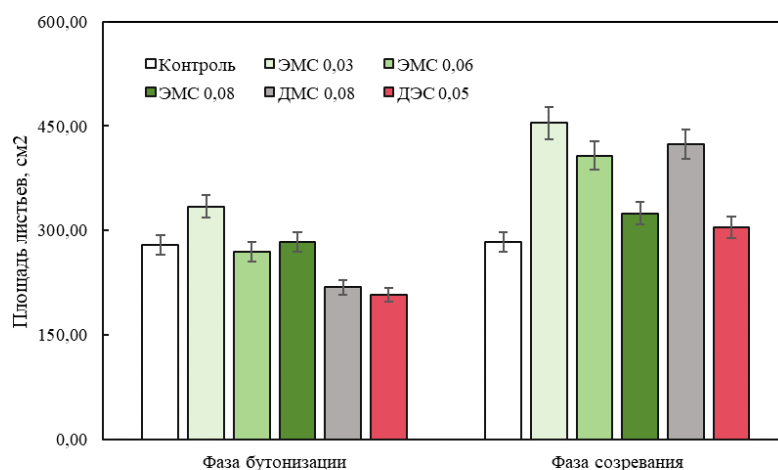


Рисунок 33. Влияние химических мутагенов на площадь листьев М2 зернового амаранта, см<sup>2</sup>.

**Количество боковых побегов растений амаранта М2.** Установлено, что предпосевная обработка семян этилметансульфонатом (ЭМС) привела к увеличению числа боковых побегов у растений амаранта поколения М<sub>2</sub> по сравнению с контролем. В фазу созревания прирост количества боковых побегов составил 24,10 %, 20,59 % и 11,70 % при обработке ЭМС в концентрациях 0,03, 0,06 и 0,08 мг/мл соответственно (Рисунок 33).

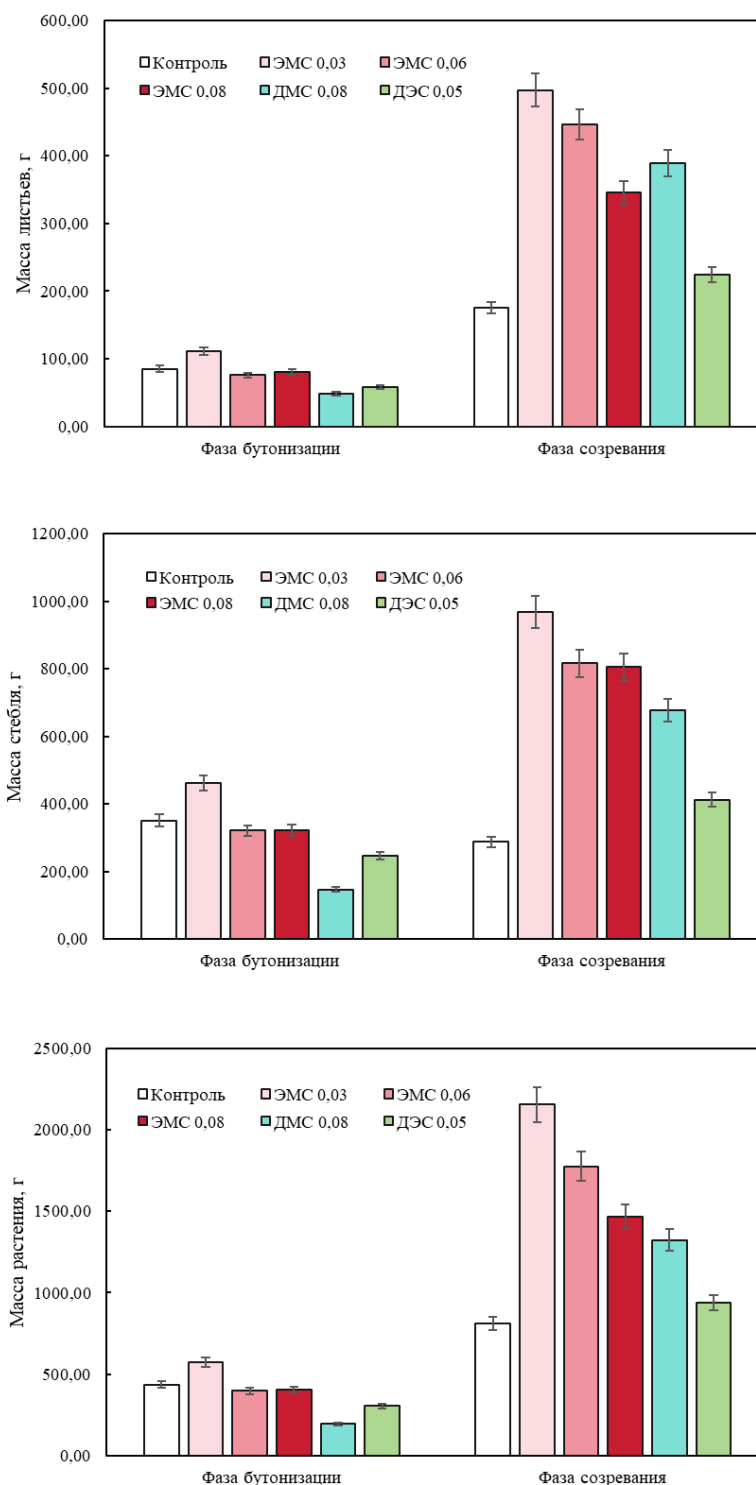


Рисунок 34. Влияние химических мутагенов на массу листьев, стебля и растения М2 зернового амаранта, г.

**Площадь листьев растений амаранта М2.** Как показано на рисунке 32, на стадии созревания, площадь листьев растений амаранта М2, которые были обработаны химическими мутагенами ЭМС 0,03, ЭМС 0,06, ЭМС 0,08, ДМС 0,08 и ДЭС 0,05 перед посевом, увеличилась на 59,95%, 43,52%, 14,18%, 49,21%, и 7,17%, соответственно, по сравнению с контролем (Рисунок 33).

На рисунке 33 представлено влияние химических мутагенов на массу листьев, стебля и общую биомассу растений зернового амаранта поколения М<sub>2</sub>. В фазу созревания все испытанные мутагены вызывали достоверное увеличение биомассы по сравнению с контролем, хотя степень эффекта варьировала в зависимости от типа и концентрации препарата. Предпосевная обработка семян растворами ЭМС (0,03; 0,06 и 0,08 мг/мл), ДМС (0,08 мг/мл) и ДЭС (0,05 мг/мл) привела к увеличению общей массы зрелых растений М<sub>2</sub> на 165,75 %, 118,92 %, 80,70 %, 63,21 % и 15,52 % соответственно по сравнению с контролем (Рисунок 34).

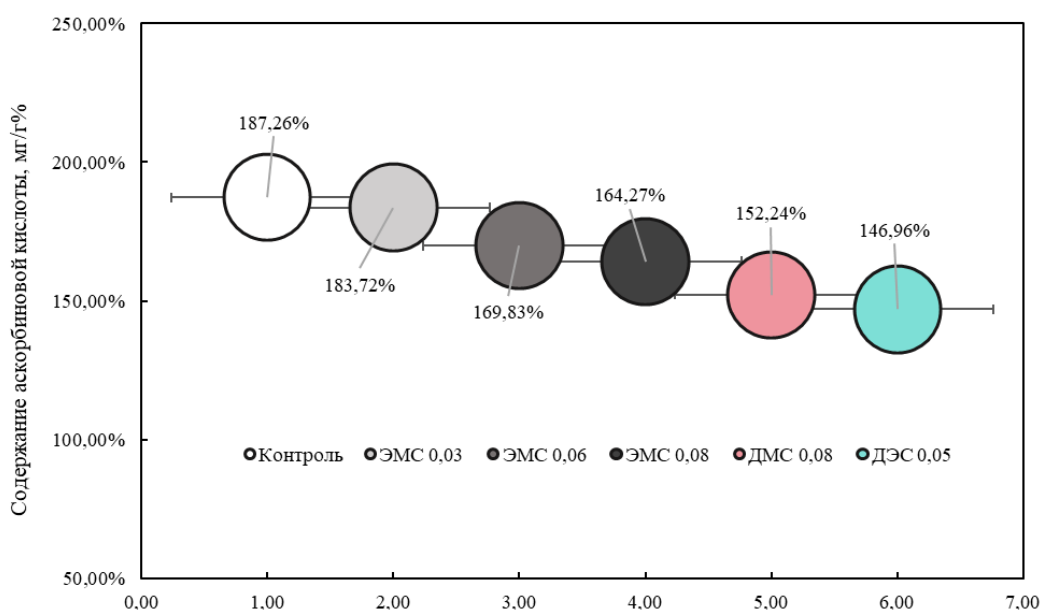


Рисунок 35. Влияние химических мутагенов на содержание аскорбиновой кислоты М<sub>2</sub> зернового амаранта в конце вегетации, мг/г%.

### 3.2.2 Влияние химических мутагенов на содержание антиоксидантов и фотосинтетических пигментов зернового амаранта

Амарант — это высокоценная питательная культура, богатая антиоксидантами и фотосинтетическими пигментами. Однако потенциал существующих сортов по содержанию этих биоактивных веществ ограничен (Gomez et al., 2023). Данное исследование направлено на преодоление этого ограничения с помощью химического мутагенеза. В работе изучается влияние мутагенов на содержание антиоксидантов и фотосинтетических пигментов у растений амаранта поколения М<sub>2</sub>. Ожидается, что обработка вызовет значительную изменчивость по целевым признакам в мутантной популяции. Это позволит отобрать перспективные линии с повышенным уровнем полезных соединений для последующей селекции. Работа также направлена на начальное понимание того, как мутагены влияют на метаболические пути, связан-

ные с биосинтезом данных веществ. Таким образом, исследование предоставит новый исходный материал для выведения сортов с повышенной питательной ценностью и внесёт вклад в фундаментальные знания о механизмах индуцированного мутагенеза.

На рисунке 34 представлено сравнение содержания аскорбиновой кислоты в листьях мутантных растений зернового амаранта поколения  $M_2$  и контрольных образцов в конце вегетационного периода. Установлено, что обработка семян химическими мутагенами привела к снижению концентрации аскорбиновой кислоты по сравнению с контролем. Степень снижения составила 1,89 %, 9,31 %, 12,28 %, 18,70 % и 21,52 % при использовании ЭМС в концентрациях 0,03, 0,06 и 0,08 мг/мл, ДМС (0,08 мг/мл) и ДЭС (0,05 мг/мл) соответственно (Рисунок 35).

Снижение содержания аскорбиновой кислоты (витамина С) у мутантных растений амаранта поколения  $M_2$ , полученных после обработки химическими мутагенами, может быть обусловлено рядом взаимосвязанных физиолого-биохимических и генетических механизмов. Во-первых, химические мутагены, такие как этилметансульфонат (ЭМС), способны вызывать прямые повреждения ДНК, включая алкилирование нуклеотидных оснований, что приводит к точечным мутациям. Такие изменения могут затрагивать гены, кодирующие ключевые ферменты биосинтеза аскорбиновой кислоты, в частности L-галактозо-1,4-лактондегидрогеназу — терминальный фермент основного пути синтеза витамина С у растений. Нарушение экспрессии или функции этих ферментов может существенно снижать интенсивность биосинтеза аскорбиновой кислоты. Во-вторых, химический мутагенез индуцирует окислительный стресс, сопровождающийся накоплением активных форм кислорода (АФК). Аскорбиновая кислота является центральным компонентом антиоксидантной системы растений и активно расходуется в реакциях детоксикации АФК. Повышенный спрос на аскорбат в условиях стресса может превышать его скорость регенерации и синтеза, что приводит к снижению его общего пула в тканях. В-третьих, мутагенное воздействие может угнетать фотосинтетическую активность за счёт изменений в содержании фотосинтетических пигментов или нарушения функционирования электрон-транспортной цепи. Поскольку биосинтез аскорбиновой кислоты зависит от энергетических и восстановительных ресурсов фотосинтеза (в частности, от NADPH), снижение фотосинтетической эффективности ограничивает доступность метаболических предшественников и кофакторов, необходимых для поддержания оптимального уровня аскорбата (Al-Mamun et al., 2023). Таким образом,

наблюдаемое снижение концентрации аскорбиновой кислоты у мутантов М<sub>2</sub>, вероятно, является следствием совокупного действия генетических, окислительных и метаболических нарушений, вызванных химическим мутагенезом.

Анализ влияния химических мутагенов на содержание фотосинтетических пигментов в листьях растений зернового амаранта поколения М<sub>2</sub> в конце вегетационного периода показал, что уровень хлорофилла а практически не изменился по сравнению с контролем. В то же время содержание хлорофилла в продемонстрировало более выраженную вариабельность. Так, у растений, полученных из семян, обработанных ЭМС (0,03 мг/мл) и ДЭС (0,05 мг/мл), концентрация хлорофилла в была выше контрольного уровня на 1,12 % и 7,54 % соответственно. Напротив, при обработке ЭМС в концентрациях 0,06 и 0,08 мг/мл, а также ДМС (0,08 мг/мл), содержание хлорофилла в снизилось на 13,75 %, 7,74 % и 34,32 % по сравнению с контролем. Одновременно установлено, что предпосевная обработка семян всеми испытанными мутагенами ЭМС (0,03; 0,06 и 0,08 мг/мл), ДМС (0,08 мг/мл) и ДЭС (0,05 мг/мл) привела к достоверному увеличению содержания каротиноидов в листьях М<sub>2</sub>-растений. Прирост составил 18,89 %, 22,59 %, 44,81 %, 24,44 % и 41,48 % соответственно по сравнению с контролем (Рисунок 36).

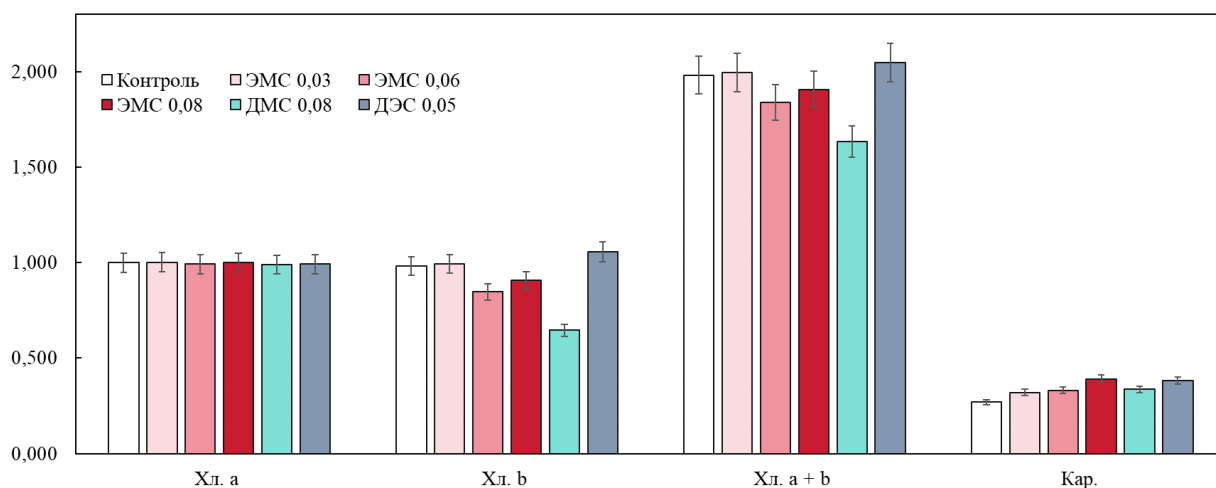


Рисунок 36. Влияние химических мутагенов на содержание фотосинтетических пигментов зернового амаранта М<sub>2</sub> в конце вегетации, мг/г.

Снижение содержания хлорофилла в в листьях мутантных растений амаранта поколения М<sub>2</sub>, полученных из семян, обработанных химическими мутагенами, может быть обусловлено генетическими изменениями, затрагивающими ключевые этапы его биосинтеза. Синтез хлорофилла в катализируется ферментом оксидазой хлорофилла а (САО), который осуществляет окисление хлорофилла а до хлорофил-

ла b. Мутации в гене, кодирующем САО, способны нарушать экспрессию или функциональную активность этого фермента, что приводит к снижению или полному блокированию образования хлорофилла b. Таким образом, индуцированные мутагенозом изменения в соответствующих генах могут являться причиной наблюдаемого уменьшения концентрации хлорофилла b в листьях мутантных форм амаранта.

Повышение содержания каротиноидов в листьях мутантных растений зернового амаранта поколения M<sub>2</sub>, полученных после обработки химическими мутагенами, может быть связано с активацией защитных антиоксидантных механизмов. Химические мутагены способны индуцировать окислительный стресс за счёт избыточной генерации активных форм кислорода (АФК). В ответ на это растения могут усиливать синтез каротиноидов, мощных липофильных антиоксидантов, участвующих в нейтрализации АФК и защите клеточных структур, в частности мембран хлоропластов, от окислительного повреждения. Дополнительным фактором, способствующим накоплению каротиноидов, может быть нарушение баланса фотосинтетических пигментов вследствие мутагенного воздействия. В настоящем исследовании установлено снижение содержания хлорофилла b при одновременном увеличении концентрации каротиноидов. Учитывая, что каротиноиды выполняют не только фотозащитную, но и светособирающую функцию, их повышенный синтез может компенсировать частичную дисфункцию хлорофиллового аппарата и способствовать поддержанию эффективности фотосинтеза. Кроме того, при снижении уровня хлорофиллов возрастает риск фотоокислительного повреждения хлоропластов, что дополнительно стимулирует накопление каротиноидов как защитного механизма (Ouchane et al., 1997).

Следовательно, для полного выяснения молекулярных и физиологических механизмов, лежащих в основе изменений содержания аскорбиновой кислоты и фотосинтетических пигментов у растений зернового амаранта поколения M<sub>2</sub> под действием химических мутагенов, необходимы дополнительные экспериментальные исследования. К ним относятся анализ экспрессии генов, кодирующих ключевые ферменты биосинтеза аскорбата и пигментов, оценка ферментативной активности соответствующих белков, а также метаболомный профилирование для комплексной характеристики вторичного метаболизма.

### **3.2.3 Влияние химических мутагенов на урожайность зернового амаранта**

Предпосевная обработка семян зернового амаранта химическими мутагенами может оказывать разностороннее влияние на урожайность. С одной стороны, мутагенез способен повысить продуктивность за счёт увеличения размера и числа семян или усиления устойчивости растений к абиотическим стрессам. С другой стороны, возможны негативные эффекты, такие как снижение урожайности вследствие нарушения фотосинтетической активности, ухудшения усвоения питательных веществ или возникновения летальных или полуметальных мутаций. В отдельных случаях мутагенное воздействие может не оказывать достоверного влияния на урожайность (Morhun and Yakymchuk, 2020). Для отбора перспективных мутантов поколения  $M_1$  проводилось сравнение урожайности индуцированных форм с контролем с последующей статистической оценкой значимости выявленных различий. Такой подход позволяет идентифицировать и сохранить генотипы с положительными изменениями продуктивности, одновременно исключая формы с неблагоприятными фенотипическими проявлениями, что создаёт основу для дальнейшего селекционного процесса, направленного на создание высокопродуктивных сортов.

Результаты по урожайности семян амаранта поколения  $M_1$  при продолжительности вегетационного цикла 141 день представлены в Приложении 2.

На рисунке 36 представлено влияние химических мутагенов на массу семян с метелки и массу 1000 семян у мутантных растений зернового амаранта поколения  $M_1$ . Установлено, что предпосевная обработка семян ЭМС в концентрациях 0,03, 0,06 и 0,08 мг/мл, а также ДМС (0,08 мг/мл), привела к увеличению массы семян с метелки по сравнению с контролем на 5,54 %, 42,21 %, 2,29 % и 9,31 % соответственно. В то же время обработка ДЭС (0,05 мг/мл) вызвала значительное снижение данного показателя на 73,05 %

Следует отметить, что масса 1000 семян, как и общая продуктивность, подвержена влиянию внешних факторов. Условия произрастания, включая погодные параметры в период вегетации, методы предпосевной подготовки и агротехнические приёмы, оказывают существенное воздействие на процессы налива и формирования зерна, что может приводить к вариабельности массы 1000 семян даже в пределах одного генотипа (Пасынкова and Пасынков, 2020). Обработка семян этилметансульфонатом (ЭМС) в концентрациях 0,03, 0,06 и 0,08 мг/мл привела к снижению массы 1000 семян у мутантных растений амаранта поколения  $M_1$  на 6,12 %, 5,10 % и 5,10 % соответственно по сравнению с контролем. В то же время обработка диме-

тилсульфатом (ДМС, 0,08 мг/мл) и диэтилсульфатом (ДЭС, 0,05 мг/мл) вызвала увеличение массы 1000 семян на 12,24 % и 16,33 % соответственно (Рисунок 37).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что обработка этилметансульфонатом (ЭМС) способствовала повышению урожайности семян у растений амаранта поколения М<sub>1</sub> по сравнению с контролем, тогда как диметилсульфат (ДМС) и диэтилсульфат (ДЭС) привели к увеличению массы 1000 семян. Для обеспечения генетической стабильности и комплексной оценки фенотипических изменений отбор перспективных мутантов зернового амаранта проводился с учётом совокупности признаков, включая продуктивность, жизнеспособность и морфофизиологические характеристики. В связи с этим растения поколений М<sub>2</sub> и М<sub>3</sub> подверглись всестороннему скринингу и анализу.

(Рисунок 37).

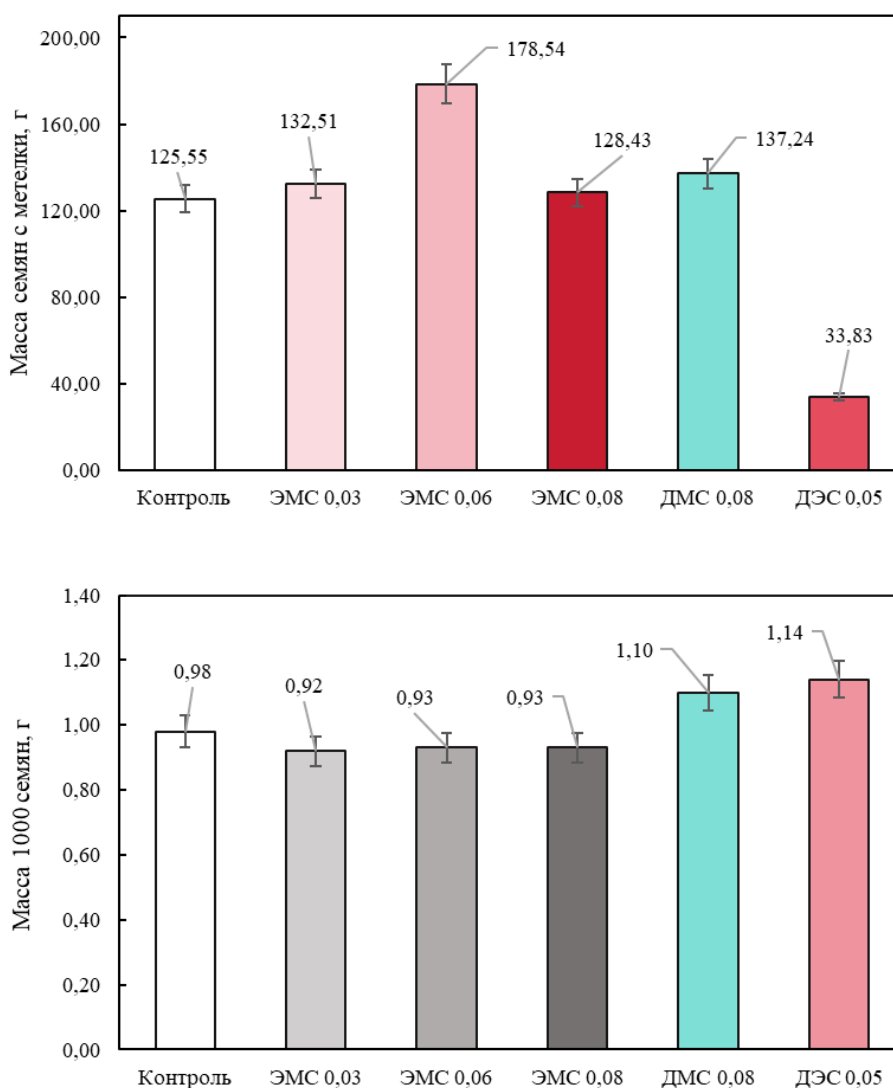


Рисунок 37. Влияние химических мутагенов на массу семян с метелки и массу 1000 семян М<sub>1</sub> зернового амаранта, г.

На рисунке 37 представлено сравнение урожайности семян амаранта между мутантными растениями поколений М<sub>1</sub> и М<sub>2</sub>. Установлено, что повышенная урожайность, индуцированная обработкой этилметансульфонатом (ЭМС) в трёх концентрациях (0,03; 0,06 и 0,08 мг/мл), сохранялась у растений поколения М<sub>2</sub>, что указывает на относительную стабильность данного признака.

В то же время урожайность семян у мутантов М<sub>2</sub>, полученных после обработки диметилсульфатом (ДМС, 0,08 мг/мл), оказалась ниже как по сравнению с соответствующей группой М<sub>1</sub>, так и относительно контроля. Напротив, у растений М<sub>2</sub>, происходящих из семян, обработанных диэтилсульфатом (ДЭС, 0,05 мг/мл), наблюдалось значительное увеличение урожайности на 90,66 % по сравнению с урожайностью растений М<sub>1</sub> (Рисунок 38).

Урожайность зернового амаранта в поколении М<sub>3</sub> была выше контроля при обработке ЭМС (0,03; 0,06 и 0,08 мг/мл) и ДЭС (0,05 мг/мл), увеличившись на 55,22 %, 27,57 %, 36,36 % и 17,38 % соответственно. Обработка ДМС (0,08 мг/мл) не привела к повышению продуктивности (Рисунок 39).

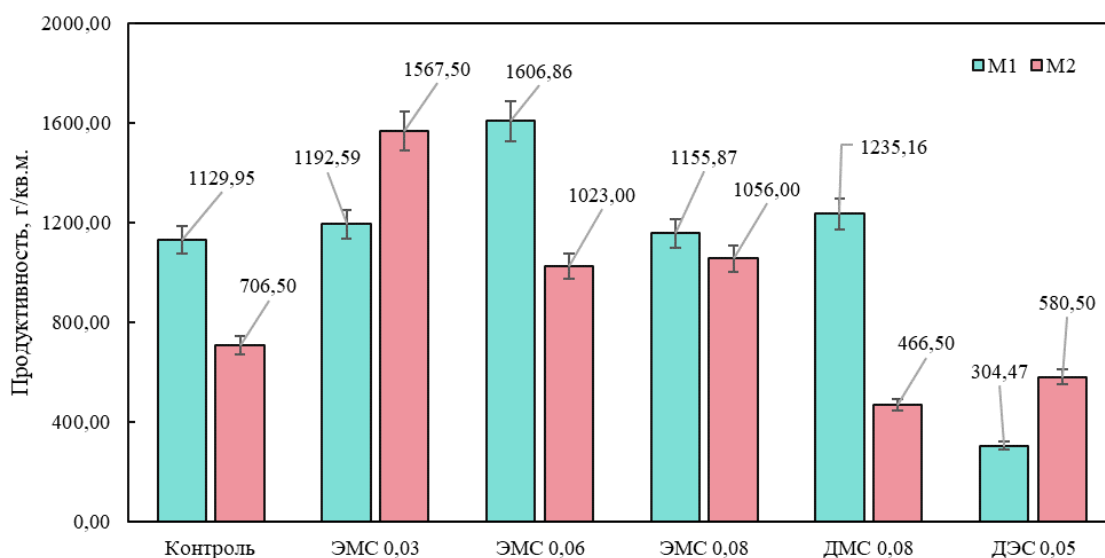


Рисунок 38. Влияние химических мутагенов на продуктивность М<sub>1</sub> и М<sub>2</sub> зернового амаранта, г/кв.м.

Химический мутаген ЭМС может увеличить продуктивность мутантов амаранта М<sub>3</sub>, вызывая генетические изменения. Это может быть связано с **накоплением полезных мутаций**, поскольку ЭМС могут алкилировать основания ДНК, такие как гуанин, что приводит к ошибкам репликации и точечным мутациям. Мутанты зернового амаранта М<sub>3</sub> могут накапливать полезные мутации, связанные с продуктив-

ностью, такие как количество початков, количество зерен в соцветии и биомасса, путем ручного отбора (Brenner et al., 2010; Jankowicz-Cieslak and Till, 2016). Это также может быть связано с усилением **важнейших метаболических процессов**. Изменения в генетическом коде могут влиять на фотосинтез (например, активность Rubisco), распределение углерода (например, производство крахмала) или передачу гормональных сигналов (например, гиббереллиновый путь), тем самым повышая эффективность использования ресурсов (Greene et al., 2003). Кроме того, это может способствовать **повышению устойчивости**. Растения с генетическими модификациями могут развить устойчивость к экологическим стрессовым факторам, таким как засуха или холод, или биологическим угрозам, таким как болезни, что косвенно повышает их способность поддерживать постоянную продуктивность (Sikora et al., 2011).

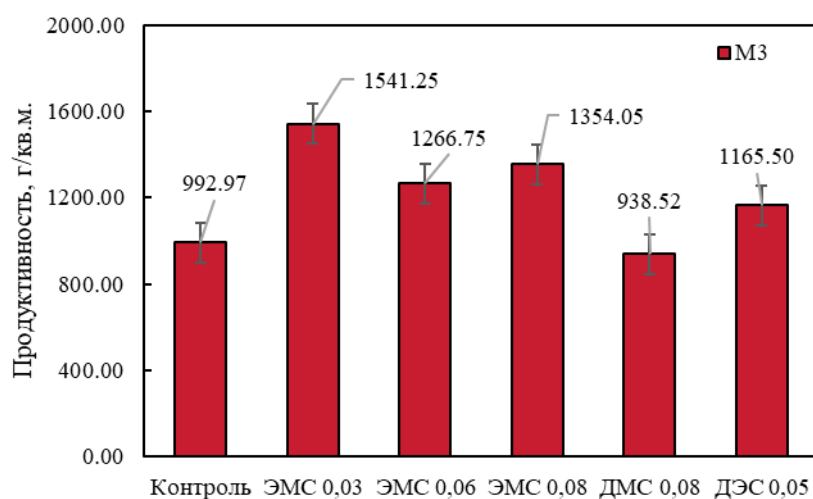


Рисунок 39. Влияние химических мутагенов на продуктивность М3 зернового амаранта, г/кв.м.

ДЭС - химический мутаген, родственник ЭМС, но обладающий отличными характеристиками. Он вызывает мутации путем этилирования оснований ДНК, в частности, участка N-7 гуанина. Это приводит к увеличению массы 1000 зерен и урожайности мутантов амаранта третьего поколения. Основной причиной этого может быть то, что ДЭС изменяет гены, которые контролируют рост растений (например, те, которые участвуют в передаче сигналов гиббереллина и цитокинина) или развитие зерна (например, те, которые участвуют в синтезе крахмала и транспортировке сахарозы), тем самым улучшая распределение продуктов фотосинтеза в зернах зернового амаранта (Brenner et al., 2010).

В отличие от ЭМС и ДЭС, обработка диметилсульфатом (ДМС) не привела к достоверному повышению продуктивности у мутантов амаранта поколения М<sub>3</sub>. Высокая мутагенная активность ДМС может вызывать негативные физиологические эффекты, такие как замедление роста или снижение фертильности. Это подчеркивает необходимость тщательного фенотипического и генетического отбора в поколении М<sub>3</sub> с целью выявления стабильных высокопродуктивных форм и элиминации нежелательных мутантов (Beranek, 1990).

### **3.2.4 Перспективы использования зернового амаранта под действием химических мутагенов**

Химический мутагенез представляет собой эффективный инструмент для расширения генетического разнообразия зернового амаранта с целью создания сортов, сочетающих высокую урожайность, улучшенное качество зерна и устойчивость к абиотическим стрессам, в первую очередь к засухе. В условиях усиления климатической нестабильности и распространения засушливых явлений выведение засухоустойчивых форм амаранта приобретает особую значимость для обеспечения продовольственной безопасности в аридных и полуаридных регионах.

Род *Amaranthus* демонстрирует высокий адаптационный потенциал к водному дефициту. В частности, виды *A. tricolor* L. и *A. cruentus* L. проявляют выраженные физиолого-биохимические реакции на засуху, включая накопление фенольных соединений, флавоноидов, антиоксидантов и модификацию содержания фотосинтетических пигментов (Motyleva et al., 2022).

Увеличение общей антиоксидантной активности и уровня фенолов коррелирует с повышенной выживаемостью растений в условиях водного стресса, что подтверждает их роль в защитных механизмах. Тем не менее, остаётся недостаточно изученным, как именно биохимические компоненты могут служить надёжными маркерами устойчивости и как их можно целенаправленно модулировать селекционными методами (Reshma and Meenal, 2024).

Для решения этой задачи применяется комплексный подход, включающий мутагенез, фенотипический скрининг, оценку устойчивости к засухе и молекулярно-генетический анализ. На первом этапе проводится скрининг поколения М<sub>1</sub> растений, выращенных из семян, обработанных химическими мутагенами (ЭМС, ДМС, ДЭС). Основное внимание уделяется выявлению фенотипической изменчивости: отклоне-

ний в высоте растений, форме и размере листьев, развитии корневой системы, темпах роста и пигментации. Такие признаки могут косвенно указывать на изменения в генах, регулирующих водный режим, осмотическую адаптацию или сигнальные пути стресса. Отбор перспективных форм продолжается в поколении  $M_2$ , полученном от самоопыления отобранных мутантов  $M_1$ . Растения  $M_2$  подвергаются контролируемому водному стрессу в условиях вегетационного опыта или фитотрона. Режим полива моделирует естественные условия засухи, что позволяет оценить реальную способность мутантов сохранять продуктивность при дефиците влаги.

Оценка устойчивости к засухе основывается на измерении ключевых физиологических параметров:

- относительного содержания воды (ОСВ), отражающего способность тканей удерживать влагу;
- содержания хлорофиллов *a* и *b*, как индикатора фотосинтетической активности;
- активности антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутаза, каталаза, аскорбатпероксидаза), свидетельствующей об эффективности защиты от окислительного стресса.

Мутанты, демонстрирующие высокий ОСВ, стабильный уровень хлорофилла и усиленную антиоксидантную активность в условиях засухи, рассматриваются как перспективные источники устойчивости. Завершающим этапом является генетический анализ выделенных форм. С использованием методов секвенирования нового поколения (NGS) проводится поиск специфических мутаций в генах, связанных с ответом на засуху: генах, кодирующих белки-регуляторы (например, DREB, NAC, MYB), транспортеры воды (аквапорины), ферменты биосинтеза осмопротекторов (пролина, сахарозы) и компоненты антиоксидантной системы. Параллельно выполняется анализ экспрессии генов (qRT-PCR или RNA-seq) для выявления дифференциально экспрессируемых генов в условиях стресса. Это позволяет установить молекулярные маркеры, ассоциированные с устойчивостью, и использовать их в дальнейшей селекции.

Интеграция фенотипических, физиологических и генетических данных создаёт основу для направленного выведения новых сортов зернового амаранта с улучшен-

ной адаптацией к засухе. Полученные результаты могут быть транслированы в практическое растениеводство, способствуя устойчивому производству высокобелковой и питательной культуры в регионах с ограниченными водными ресурсами. Таким образом, химический мутагенез, дополненный современными методами анализа, открывает значительные перспективы для генетического улучшения амаранта как стратегической культуры будущего.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведённые исследования подтвердили возможность адаптации зернового амаранта к условиям умеренно континентального климата Центральной России при использовании регуляторов роста и химического мутагенеза.

В условиях низкотемпературного стресса (4–10 °С) предпосевная обработка семян амаранта гибберелловой и янтарной кислотами повышала потенциал прорастания, индексы жизнеспособности и энергии семян, а также увеличивала длину гипокотилия и корня по сравнению с контролем. Хлорид кальция и салициловая кислота способствовали росту биомассы и повышению содержания фотосинтетических пигментов и антиоксидантов относительно необработанных семян.

В полевых условиях Московской области обработка семян аскорбиновой кислотой (60 мг/л), хлоридом кальция (3000 мг/л) и препаратом Альбит (1 г/л) обеспечивала достоверное увеличение урожайности на 29–40 % по сравнению с контролем. Эти обработки повышали высоту растений, площадь листовой поверхности, массу надземной части и содержание хлорофиллов и каротиноидов. В условиях водного дефицита перекись водорода (5 ммоль/л) снижала биомассу на 90,1 % и содержание фотосинтетических пигментов почти вдвое по сравнению с контролем, что свидетельствует о её неэффективности в стрессовых условиях. В то же время, аскорбиновая и янтарная кислоты увеличивали высоту растений на 66–75 %, площадь листьев на 85–102 %, надземную массу на 41–75 % и содержание амарантина и аскорбиновой кислоты на 61–88 % по сравнению с контрольной группой, подвергнутой засухе.

Химический мутагенез показал, что обработка ЭМС (0,03–0,08 мг/мл) повышала урожайность мутантов М<sub>3</sub> на 27–55 % по сравнению с контролем. ДЭС (0,05 мг/мл) увеличивал массу 1000 семян на 16,33 %, но снижал общую продуктивность в М<sub>1</sub> на 73,05 %. ДМС (0,08 мг/мл) не обеспечил достоверного прироста урожайности ни в одном поколении.

Таким образом, комбинация предпосевного праймирования и мутагенеза позволяет получать формы амаранта с повышенной продуктивностью, устойчи-

востью к абиотическим стрессам и улучшенным биохимическим профилем, что открывает перспективы для его внедрения в сельскохозяйственное производство.

### **РЕКОМЕНДАЦИИ ПРОИЗВОДСТВУ**

При возделывании зернового амаранта (*Amaranthus hypochondriacus* L.), сорт Кизлярец, в условиях Нечерноземной зоны Российской Федерации рекомендуется проводить предпосевную обработку семян аскорбиновой кислотой (60 мг/л), хлоридом кальция (3000 мг/л) или биопрепаратом «Альбит» (1 г/л), что обеспечивает достоверную прибавку урожайности на 42,6 %, 41,7 % и 35,2 % соответственно по сравнению с контролем и позволяет получать урожайность 4875, 4800 и 4500 кг/га. Для повышения устойчивости растений к абиотическим стрессам, в частности, к низким положительным температурам в фазе проростков и к засухе в период активного роста, целесообразно применять салициловую кислоту в концентрации 69 мг/л, которая способствует усилению антиоксидантной защиты, стабилизации водного режима и сохранению фотосинтетической активности, что в совокупности расширяет адаптационный потенциал культуры в условиях изменчивого климата Центральной России.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Астарханова Т.С. Экотоксикологическое обоснование оптимизации применения химических средств защиты растений в системах защиты многолетних насаждений от вредителей и болезней в Северо-Кавказском регионе: автореф. дис... д-ра с-х. наук. – СПб: ВНИИ защиты растений РАСХН, 2008.
2. Боченков, Н. А. Агроклиматический справочник по Московской области / Н. А. Боченков, Г. Соколов. – М.: Московский рабочий, 1967. – 135 с.
3. Бочкарева, Г. А. Использование сорговых культур с амарантом в поливидовых посевах на зелёный корм / Г. А. Бочкарева, А. З. Багдалова // Сборник научных трудов СКНИИЖ. – 2018. – № 2.
4. Гинс, М. С. Методика анализа фенольных соединений в овощных культурах / М. С. Гинс, В. К. Гинс, М. П. Колесников, П. Ф. Кононков. – М. : ФГНУ «Росинформагротех», 2010. – 45 с.
5. Гинс, М. С. Методика анализа суммарного содержания антиоксидантов в листовых и листостебельных овощных культурах: учеб.-метод. пособие / М. С. Гинс, В. К. Гинс, П. Ф. Кононков, А. А. Байков. – М.: РУДН, 2013. – 40 с.
6. Гинс, М. С. Перспективные источники получения натуральных пищевых красителей из растительного сырья / М. С. Гинс, Е. К. Платонова, С. Ю. Платонова // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агронимия и животноводство. – 2016. – № 1. – С. 34–42.
7. ГОСТ 4671-78. Делянки и схемы посева в селекции, сортоиспытании и семеноводстве овощных культур. Параметры. – Введ. 1979. – М.: Колос, 1979. – 16 с.
8. ГОСТ 12038-84. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. – М.: Изд-во стандартов, 1985. – 57 с.
9. ГОСТ 10220-98. Стандарт отрасли. Листья амаранта (сушеные) — промышленное сырьё. Технические условия. – М.: Минсельхозпрод России, 1998. – 9 с.
10. Грабовская, Н. И. Особенности применения янтарной кислоты в качестве биостимулятора и адаптогена растений / Н. И. Грабовская, О. Н. Бабенко, Н. М. Сафронова, Р. К. Хусаинова // Общая биология. – 2020. – С. 28–32.

11. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
12. Еникеев, А. Р. Протекторная и регуляторная роль аскорбиновой кислоты при действии тяжёлых металлов на растения пшеницы / А. Р. Еникеев, И. Ю. Усманов, З. Ф. Рахманкулова // Вестник Башкирского университета. – 2013. – № 1.
13. Еряшев, А. П. Влияние средств защиты растений и регулятора роста «Альбит» на рост, развитие, фотосинтетическую деятельность, урожайность и качество зерна гороха / А. П. Еряшев [и др.] // Огарёв-Online. – 2016. – № 2 (67).
14. Ефремова, Ю. Г. Сублимированные антиоксиданты нового поколения / Ю. Г. Ефремова [и др.] // Вестник науки. – 2018. – № 9 (9).
15. Журавель, Н. В. Зерновой амарант – перспективная культура / Н. В. Журавель, В. В. Чумакова, В. В. Мартиросян // Достижения науки и техники АПК. – 2012. – № 10. – С. 71–72.
16. Злотников, А. К. Биопрепарат Альбит для повышения урожая и защиты растений: опыты, рекомендации, результаты применения / А. К. Злотников [и др.] ; под ред. акад. В. Г. Минеева. – М., 2008.
17. Иванова И.Б. Влияние химических мутагенов на изменчивость признаков Астры (*Callistephus chinensis* (L.) Nees): автореф. дис.... канд. с.-х. наук. – М.: Московская ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 1987.
18. Игнатенко, А. А. Влияние обработки семян салициловой кислотой на рост, активность антиоксидантных ферментов и содержание пролина в листьях пшеницы при избыточном уровне цинка во внешней среде / А. А. Игнатенко [и др.] // Физиология растений. – 2024. – Т. 71. – С. 757–766.
19. Кадошников, С. И. Фармакологические свойства амаранта / С. И. Кадошников, И. Г. Кадошникова // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования: тез. докл. II Междунар. симпозиума. – М., 1997. – С. 163–165.
20. Колупаев, Ю. Е. Салициловая кислота и формирование адаптивных реакций растений на абиотические стрессоры: роль компонентов сигнальной се-

ти / Ю. Е. Колупаев [и др.] // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2021. – № 55.

21. Кононков, П. Ф. Листья амаранта – пищевой концентрат / П. Ф. Кононков, В. К. Гинс, Е. А. Солодова // Картофель и овощи. – 1997. – № 6. – С. 26.

22. Кононков, П. Ф. Амарант – перспективная культура XXI века / П. Ф. Кононков, В. К. Гинс, М. С. Гинс. – М.: РУДН, 1999. – 298 с.

23. Кононков, П. Ф. Технология выращивания и переработки листовой массы амаранта как сырья для пищевой промышленности / П. Ф. Кононков [и др.]. – М.: РУДН, 2008. – 195 с.

24. Лазарев, А. М. Если ожидаются заморозки / А. М. Лазарев // Защита и карантин растений. – 2014. – № 3. – С. 50–52.

25. Логинов, П. В. Исследование антиоксидантной активности полифенольных соединений экстракта корневищ имбиря в эксперименте / П. В. Логинов [и др.] // Экспериментальная и клиническая фармакология. – 2024. – Т. 87. – С. 20–23.

26. Магомедов, И. М. К вопросу об истории интродукции амаранта в СССР и РФ / И. М. Магомедов // Процветание науки. – 2022. – № 9. – С. 15.

27. Методические указания по селекции и семеноводству зелёных овощных культур в защищённом грунте. – Л.: ВИР, 1976. – 98 с.

28. Мироненко, А. В. Белки культурных и дикорастущих кормовых растений / А. В. Мироненко, В. И. Домаш, И. В. Рогульченко. – Минск: Наука и техника, 1990. – 200 с.

29. Музалевская, Е. Сквален: физиологические и фармакологические свойства / Е. Музалевская // Экспериментальная и клиническая фармакология. – 2015. – Т. 78. – С. 30–36.

30. Пасынкова, Е. Н. Урожайность зерновых культур и её зависимости от гидротермических условий в период вегетации / Е. Н. Пасынкова, А. В. Пасынков // Вклад агрофизики в решение фундаментальных задач сельскохозяйственной науки: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием. – М., 2020. – С. 219–225.

31. Платонова, С. Ю. Изучение морфологических и биохимических показателей растений *Amaranthus tricolor* L. сорта Валентина / С. Ю. Платонова [и

др.] // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агрономия и животноводство. – 2018. – № 1. – С. 7–13.

32. Сапожникова, Е. В. Определение содержания аскорбиновой кислоты в окрашенных растительных экстрактах йодометрическим методом / Е. В. Сапожникова, Л. С. Дорофеева // Консервная и овощесушильная промышленность. – 1996. – № 5. – С. 29–31.

33. Саломатов, А. С. Биологическая ценность амаранта / А. С. Саломатов, И. Д. Быкова // Технология и товароведение инновационных пищевых продуктов. – 2021. – № 4 (69). – С. 95–100.

34. Сергеев, В. Р. Влияние альбита на урожай и пивоваренные качества ярового ячменя / В. Р. Сергеев // Защита и карантин растений. – 2007. – № 9.

35. Сидорова, Ю. С. Булки зерна амаранта: перспективы использования в специализированной пищевой продукции / Ю. С. Сидорова // Вопросы питания. – 2022. – № 3. – С. 96–106.

36. Снегирева, А. В. Возможности использования амаранта в технологии зерновых киселей / А. В. Снегирева, Л. Е. Мелёшкина // Ползуновский вестник. – 2018. – С. 60–64.

37. Тринеева, О. В. Определение гидроксикоричных кислот, каротиноидов и хлорофилла в листьях крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.) / О. В. Тринеева, А. И. Сливкин, Е. Ф. Сафонова // Химия растительного сырья. – 2015. – № 3. – С. 105–110.

38. Урубков, С. А. Перспективы применения амаранта в диетотерапии детей с непереносимостью глютена / С. А. Урубков, С. С. Хованская, С. О. Смирнов // Техника и технология пищевых производств. – 2019. – Т. 49, № 2. – С. 253–261.

39. Яговенко Г.Л. Комплексные стимуляторы роста как элемент агротехнологии при выращивании люпина белого (*Lupinus albus* L.) / Г. Л. Яговенко, Т. В. Яговенко, С. А. Пигарева [и др.] // Кормопроизводство. - 2024.- № 4.- С. 27-34.

40. Яшин, А. Я. Новый прибор для определения антиоксидантов в пищевых продуктах ЦветЯуза-01-АА / А. Я. Яшин, Я. И. Яшин, Н. И. Черноусова. – М.: НТЦ «Хроматография», 2006. – 115 с. – С. 202.

41. Abass, S. M. Alleviation of adverse effects of drought stress on common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by exogenous application of hydrogen peroxide / S. M. Abass, H. I. Mohamed // *Bangladesh Journal of Botany*. – 2011. – Vol. 40, No. 1. – P. 75–83.
42. Abbas, H. M. K. Mechanism associated with Brassinosteroids crosstalk with gibberellic acid in plants / H. M. K. Abbas, S. M. H. Askri, S. Ali [et al.] // *Brassinosteroids signaling*. – Singapore: Springer, 2022. – P. 101–115.
43. Abbass, J. A. Induce genetic variations in soybean plant *Glycine max* (L) Merr by utilization of sodium azide (NaN<sub>3</sub>) on some morphological characters / J. A. Abbass // – 2009. – Vol. 7. – P. 149–155.
44. Abdel-Hamid, A. M. The effect of the exogenous gibberellic acid on two salt stressed barley cultivars / A. M. Abdel-Hamid, H. I. Mohamed // *European Scientific Journal*. – 2014. – Vol. 10.
45. Afroz, S. Exogenous application of gibberellic acid counteracts the ill effect of sodium chloride in mustard / S. Afroz, F. Mohammad, S. Hayat, M. H. Siddiqui // *Turkish Journal of Biology*. – 2006. – Vol. 29. – P. 233–236.
46. Agami, R. Exogenous treatment with indole-3-acetic acid and salicylic acid alleviates cadmium toxicity in wheat seedlings / R. Agami, G. F. Mohamed // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – 2013. – Vol. 94. – P. 164–171.
47. Agati, G. Multiple functional roles of flavonoids in photoprotection / G. Agati, M. Tattini // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 186. – P. 786–793.
48. Ahmad, P. Exogenous application of calcium to 24-epibrassinosteroid pre-treated tomato seedlings mitigates NaCl toxicity by modifying ascorbate–glutathione cycle and secondary metabolites / P. Ahmad, E. F. Abd\_Allah, M. N. Alyemeni [et al.] // *Scientific Reports*. – 2018. – Vol. 8, No. 1. – P. 1–15.
49. Ahmad, P. Plant metabolites and regulation under environmental stress / P. Ahmad, M. Ahanger, D. V. Singh [et al.] // – 2018.
50. Ahmad, T. Effect of *Alternaria sp.* on seed germination in rapeseed, and its control with seed treatment / T. Ahmad, M. Ismail, S. Ali [et al.] // *Journal of Cereals and Oilseeds*. – 2020. – Vol. 11. – P. 1–6.

51. Akram, G. The effect of *Trichoderma harzianum* in mitigating low temperature stress in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants / G. Akram, S. Azam, A. Mohammad [et al.] // *Scientia Horticulturae*. – 2018. – Vol. 230. – P. 134–141.
52. Alhaithloul, H. A. Changes in ecophysiology, osmolytes, and secondary metabolites of medicinal plants of *Mentha piperita* and *Catharanthus roseus* subjected to drought and heat stress / H. A. Alhaithloul, M. Soliman, K. L. Ameta [et al.] // *Bi-molecules*. – 2020. – Vol. 10. – P. 43.
53. Al-huqail, A. Effects of climate temperature and water stress on plant growth and accumulation of antioxidant compounds in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.) leafy vegetable / A. Al-huqail, R. El-Dakak, M. Sanad [et al.] // *Scientifica*. – 2020. – Vol. 4. – P. 1–12.
54. Al-Mamun, M. Genetic consequences of induced mu-tagesis in development of new plant varieties: A review / M. Al-Mamun, M. Rafii, O. Yusuff, Z. Ahmad // – 2023. – Vol. 2.
55. Al-Thalag, M. Feeding preference of tobacco whitefly on some Solanaceae family plants and the effect of growth regulators salicylic acid and paclobutrazol in reducing infection / M. Al-Thalag, H. Al-Jalal // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. – 2023. – Vol. 1262. – P. 032027.
56. Altindal, N. Use of chemical mutagens in field crop breeding / N. Altindal, D. Altindal // In: Kumar, N. (eds) *Plant Mutagenesis. Sustainable Landscape Planning and Natural Resources Management*. – Cham: Springer, 2024.
57. Al-Kazzaz, A. G. M. Role of ascorbic acid in drought stress tolerance of wheat plant *Triticum aestivum* L / A. G. M. Al-Kazzaz // *Ibn AL-Haitham Journal for Pure and Applied Sciences*. – 2023. – Vol. 36, No. 3. – P. 21–27.
58. Anjali, K. Assessment of the morphological and molecular diversity in *Amaranthus spp.* / K. Anjali, A. Joshi, S. R. Maloo, R. Sharma // *African Journal of Agricultural Research*. – 2013. – Vol. 8. – P. 2307–2311.
59. Anuradha. Genetic resources and breeding approaches for improvement of amaranth (*Amaranthus spp.*) and quinoa (*Chenopodium quinoa*) / Anuradha, M. Kumari, G. Zinta [et al.] // *Frontiers in Nutrition*. – 2023. – Vol. 10.
60. Arteca, R. N. Plant growth substances: principles and applications / R. N. Arteca // In book: *Chapman and Hall*. – 1995.

61. Ashraf, M. Pre-sowing seed treatment - a shotgun approach to improve germination, plant growth, and crop yield under saline and non-saline conditions / M. Ashraf, M. R. Foolad // *Advances in Agronomy*. – 2005. – Vol. 88. – P. 223–271.
62. Aslam, M. Plant low-temperature stress: signaling and response / M. Aslam, B. Fakher, A. Ashraf [et al.] // *Agronomy*. – 2022. – Vol. 12. – P. 702.
63. Banerjee, A. The regulatory signaling of gibberellin metabolism and its crosstalk with phytohormones in response to plant abiotic stresses / A. Banerjee, A. Roychoudhury // In: *Plant signaling molecules*. – Cambridge: Woodhead Publishing, 2019. – P. 333–339.
64. Barba de la Rosa, A. P. Influence of the growing conditions on the flavonoids and phenolic acids accumulation in amaranth (*Amaranthus hypochondriacus* L.) leaves / A. P. Barba de la Rosa, A. León-Rodríguez, B. Laursen, I. S. Fomsgaard // *Revista Terra Latinoamericana*. – 2019. – Vol. 37. – P. 449–457.
65. Beranek, D. T. Distribution of methyl and ethyl adducts following alkylation with monofunctional alkylating agents / D. T. Beranek // *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*. – 1990. – Vol. 231, No. 1. – P. 11–30.
66. Bird, R. M. Chemical dominants in the M1 from an EMS treatment / R. M. Bird // *Maize Genetics Cooperation Newsletter*. – 1983. – Vol. 57. – P. 30.
67. Blokhina, O. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review / O. Blokhina, A. E. Virolainen, K. V. Fagerstedt // *Annals of Botany*. – 2003. – Vol. 91. – P. 179–194.
68. Boraiah, K. M. Improving nutrient use efficiency in minor millets through agronomic and genetic approaches / K. M. Boraiah, M. H. Hanamant, P. S. Basavaraj [et al.] // *Conference: Abiotic Stress Management for Sustainable Millet based Production Systems*. – 2023. – P. 72–79.
69. Brenner, D. M. Genetic resources and breeding of *Amaranthus* / D. M. Brenner, D. D. Baltensperger, P. A. Kulakow [et al.] // *Plant Breeding Reviews*. – 2010. – Vol. 34. – P. 137–158.
70. Bressani, R. Yield, selected chemical composition and nutritive value of 14 selections of amaranth grain representing four species / R. Bressani, J. M. Gonzales,

J. Zuniga [et al.] // Journal of the Science of Food and Agriculture. – 1987. – Vol. 38. – P. 347–356.

71. Candyce, A. A. Assessing the utility of selected photosynthetic and related traits in screening *Amaranthus dubius* Mart. ex Thell. and *Galinsoga parviflora* Cav. 1796 seedlings for elevated temperature stress tolerance / A. A. Candyce, C. L. N. Milton, M. W. S. Paula // South African Journal of Botany. – 2022.

72. Cao, F. L. Effects of different treatments on seed germination and seedling growth of *Polygala tenuifolia* (*Polgala tenuifolia* L. Willd.) / F. L. Cao, B. Y. Yang, L. Luo [et al.] // Chinese Patent Med. – 2020. – Vol. 42. – P. 6. (in Chinese).

73. Caselato-Sousa, V. M. Genetic diversity and population structure of the grain amaranth (*Amaranthus spp.*) using AFLP markers / V. M. Caselato-Sousa, L. E. Anelli // Genetic Resources and Crop Evolution. – 2009. – Vol. 56. – P. 771–782.

74. Celi, G. Physiological and biochemical roles of ascorbic acid on mitigation of abiotic stresses in plants / G. Celi, P. Gratão, M. Lanza, A. Reis // Plant Physiology and Biochemistry. – 2023. – Vol. 202. – P. 107970.

75. Cerritos, C. I. Amaranth calcium oxalate crystals are associated with chloroplast structures and proteins / C. I. Cerritos, A. Patron, V. E. Bojorquez [et al.] // Microscopy Research and Technique. – 2022. – Vol. 85.

76. Choudhary, R. K. Succinic acid priming enhances seed germination and seedling growth in maize (*Zea mays* L.) under drought stress / R. K. Choudhary, R. Kumar // Journal of Plant Growth Regulation. – 2015. – Vol. 34, No. 2. – P. 306–317.

77. Costea, M. The biology of Canadian weeds. 130. *Amaranthus retroflexus* L., *A. powellii* S. Watson and *A. hybridus* L. / M. Costea, S. E. Weaver, F. J. Tardif // Canadian Journal of Plant Science. – 2004. – Vol. 84. – P. 631–668.

78. De, R. A. M. The challenge of protein crops as a sustainable source of food and feed for the future / R. A. M. De, F. Sparvoli, J. Pueyo, D. Bazile // Book Publisher: Frontiers Media (Lausanne). – 2017.

79. Delachiave, M. E. A. Scarification, temperature and light in germination of *Senna occidentalis* seed (Caesalpinaceae) / M. E. A. Delachiave, P. S. Z. De // Seed Science and Technology. – 2003. – Vol. 31. – P. 225–230.

80. El S., A. Phytohormones as growth regulators during abiotic stress tolerance in plants / A. El S., M. S. Islam, A. Hossain [et al.] // *Frontiers in Agronomy*. – 2022. – Vol. 4. – P. 4.
81. Elahi, N. N. Foliar application of gibberellin alleviates adverse impacts of drought stress and improves growth, physiological and biochemical attributes of Canola (*Brassica napus* L.) / N. N. Elahi, S. Raza, M. S. Rizwan [et al.] // *Sustainability*. – 2021. – Vol. 15. – P. 78.
82. El-Beltagi, H. S. Alleviation of cadmium toxicity in *Pisum sativum* L. seedlings by calcium chloride / H. S. El-Beltagi, H. I. Mohamed // *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*. – 2013. – Vol. 41. – P. 157–168.
83. Emamverdian, A. The role of salicylic acid and gibberellin signaling in plant responses to abiotic stress with an emphasis on heavy metals / A. Emamverdian, Y. Ding, F. Mokhberdoran // *Plant Signaling and Behavior*. – 2020. – Vol. 15. – P. 1777372.
84. Engelhardt, L. Changes in bioactive compounds and antioxidant activity of three *Amaranthus* L. genotypes from a model to household processing / L. Engelhardt, T. Pohnl, M. Alhussein [et al.] // *Food Chemistry*. – 2023. – Vol. 429. – P. 136891.
85. Erum, S. Genetic divergence in *Amaranthus* collected from Pakistan / S. Erum, F. Ambreen, M. Naemullah [et al.] // *Journal of Animal and Plant Sciences*. – 2012. – Vol. 22. – P. 653–658.
86. Fairbanks, D. Genetic and phenotypic odyssey: voyage of the grain amaranths from the Americas to the old world / D. Fairbanks // In book: *The Amaranth Genome*. – 2021. – P. 27–34.
87. FAO. The future of food and agriculture: alternative pathways to 2050 // Food and Agriculture Organization of the United Nations. – 2018. – URL: <https://digitallibrary.un.org/record/4030408?v=pdf>.
88. Fatinah, A. A. Morphological and genetic variation of *Amaranthus spinosus* L.: Adaptation evidence of climate differences and gene interaction / A. A. Fatinah, E. L. Arumingtyas, R. Mastuti // *International Journal of Biological Sciences*. – 2013. – Vol. 3. – P. 205–212.

89. Feng, D. Exogenous calcium: Its mechanisms and research advances involved in plant stress tolerance / D. Feng, X. Wang, J. Gao [et al.] // *Frontiers in Plant Science*. – 2023. – Vol. 14.
90. Feng, J. Seed priming effects on morphological traits of *Amaranthus hypochondriacus* under optimal and low temperatures / J. Feng, M. S. Gins, V. C. Gins // *SABRAO Journal of Breeding and Genetics*. – 2022. – Vol. 54. – P. 649–658.
91. Finch-Savage, W. E. Seed vigour and crop establishment: extending performance beyond adaptation / W. E. Finch-Savage, G. W. Bassel // *Journal of Experimental Botany*. – 2016. – Vol. 67. – P. 567–591.
92. Flowers, T. J. Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants / T. J. Flowers, H. K. Galal, L. Bromham // *Functional Plant Biology*. – 2010. – Vol. 37. – P. 654–662.
93. FoodNutrients.Ru. – URL: <https://foodnutrients.ru/?ysclid=lvc361m84c693060900>.
94. Fu, Q. Transcriptome analysis reveals that ascorbic acid treatment enhances the cold tolerance of tea plants through cell wall remodeling / Q. Fu, H. Cao, L. Wang [et al.] // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2023. – Vol. 24. – P. 10059.
95. Gaba, R. Effect of seed treatment on seed germination and vigor parameters in seeds subjected to salt stress in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) / R. Gaba, N. Gupta, S. Jindal // *Indian Journal of Ecology*. – 2018. – Vol. 45. – P. 892–894.
96. Gall, J. E. The physiology, functional genomics, and applied ecology of heavy metal-tolerant Brassicaceae / J. E. Gall, N. Rajakaruna // *Brassicaceae: characterization, functional genomics and health benefits*. – 2013. – P. 121–148.
97. Gao, Y. Exogenous calcium alleviates oxidative stress caused by salt stress in peanut seedling roots by regulating the antioxidant enzyme system and flavonoid biosynthesis / Y. Gao, X. Dong, R. Wang [et al.] // *Antioxidants*. – 2024. – Vol. 13. – P. 233.
98. Garcia-Campoy, A. Comparison of traditional and modern techniques for betalains extraction from amaranth agro-industrial waste: the recovery of high value by-products / A. Garcia-Campoy, A. Leon-Rodriguez, E. Espitia-Rangel, A. Rosa // *Waste and Biomass Valorization*. – 2024. – P. 1–12.

99. Getko, N. Mint: pigmental leaves foundation of *Citrus × Aurantium* L. in greenhouse culture / N. Getko, E. Ateslenko, T. Bachishche, L. Kabashnikova // *Int. Res. J.* – 2019. – Vol. 8. – P. 57–61.
100. Ghooshchi, F. Ascorbic acid enhances leaf pigment content, photochemical efficiency, and growth of potato under drought conditions / F. Ghooshchi, A. Kassouras // *Journal of Plant Nutrition.* – 2017. – Vol. 40, No. 20. – P. 2868–2880.
101. Gins, M. Pigment content and composition in autotrophic and heterotrophic leaf tissues of amaranth species *A. tricolor* L. / M. Gins, V. Pivovarov, V. Gins [et al.] // *Vegetable Crops of Russia.* – 2016. – P. 79–83.
102. Gomes, V. Effect of soil type and sowing depth on the germination and early growth of two grain amaranth cultivars / V. Gomes, L. Lindsey, R. Mesquita // *Agrosystems, Geosciences and Environment.* – 2023. – Vol. 6.
103. Gomez, M. Unique nutritional features that distinguish *Amaranthus cruentus* L. and *Chenopodium quinoa* Willd seeds / M. Gomez, I. Maestro-Gaitan, P. Magro [et al.] // *Food Research International.* – 2023. – Vol. 164. – P. 112160.
104. Gondim, F. Effects of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> on the growth and solutes accumulation in maize plants under salt stress / F. Gondim, E. Gomes-Filho, E. Marques, J. T. Prisco // *Revista Ciência Agronômica.* – 2011. – Vol. 42. – P. 373–381.
105. Gouveia, G. C. C. Priming effect on the physiological potential of maize seeds under abiotic stress / G. C. C. Gouveia, F. F. D. S. Binotti, E. Costa // *Pesquisa Agropecuária Tropical.* – 2017. – Vol. 47, No. 3. – P. 328–335.
106. Greene, E. Spectrum of chemically induced mutations from a large-scale reverse-genetic screen in *Arabidopsis* / E. Greene, C. Codomo, N. Taylor [et al.] // *Genetics.* – 2003. – Vol. 164, No. 2. – P. 731–740.
107. Grohs, M. Attenuation of low-temperature stress in rice seedlings / M. Grohs, E. Marchesan, R. Roso, B. Moraes // *Pesquisa Agropecuária Tropical.* – 2016. – Vol. 46. – P. 197–205.
108. Guan, Y. “On-Off” thermos responsive coating agent containing salicylic acid applied to maize seeds for chilling tolerance / Y. Guan, Z. Li, F. He [et al.] // *PloS One.* – 2015.

109. Guariz, H. Germination potential of *Hymenaea courbaril* L. in different maturation stages / H. Guariz, H. Oliveira, H. Sperandio [et al.] // *Semina: Ciências Agrárias*. – 2021. – Vol. 42, No. 6supl2. – P. 3667–3684.
110. Guedes, A. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> as attenuator of salt stress on the physiology and growth of hydroponic cherry tomato / A. Guedes, G. Lima, H. Gheyi [et al.] // *Revista Caatinga*. – 2024. – Vol. 37.
111. Hamayun, M. Exogenous gibberellic acid reprograms soybean to higher growth and salt stress tolerance / M. Hamayun, S. A. Khan, A. L. Khan [et al.] // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 2010. – Vol. 58. – P. 7226–7232.
112. Hasanuzzaman, M. Handbook of salt and drought stress tolerance in plants: Signaling networks and adaptive mechanisms / M. Hasanuzzaman, M. Tanveer. – 1st ed. – Berlin : Springer International Publishing, 2020. – P. 403.
113. He, H. P. Extraction and purification of squalene from *Amaranthus* grain / H. P. He, Y. Cai, M. Sun, H. Corke // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 2002. – Vol. 50. – P. 368–372.
114. He, M. Abiotic stresses: general defenses of land plants and chances for engineering multi stress tolerance / M. He, C. Q. He, N. Z. Ding // *Frontiers in Plant Science*. – 2018. – Vol. 9.
115. He, Q. Evaluation of genetic structure of amaranth accessions from the United States / Q. He, Y. J. Park // *Weed and Turfgrass Science*. – 2013. – Vol. 2. – P. 230–235.
116. Heffron, L. Mutagenic responses to ethyl methanesulfonate and phenotypic characterization of an M1 generation of snapdragon, *Antirrhinum majus* / L. Heffron, S. Korban // *Euphytica*. – 2022. – Vol. 218. – P. 6.
117. Hernandez, J. Antioxidant systems and O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> production in the apoplast of pea leaves. Its relation with salt-induced necrotic lesions in minor veins / J. Hernandez, M. Ferrer, A. Jimenez [et al.] // *Journal of Plant Physiology*. – 2001. – Vol. 127. – P. 817.
118. Hu, Q. H. Comparative study on functional components, physicochemical properties and antioxidant activity of *Amaranthus caudatus* L. oils obtained by different solvents extraction / Q. H. Hu, X. Y. Ning, C. G. Ma, X. W. Chen // *Journal of Oleo Science*. – 2021. – Vol. 70. – P. 2.

119. Huang, L. Extraction, purification and antioxidant activity analysis of amaranthine / L. Huang, Y. Li, X. Mu, L. Shao // *Hubei Agricultural Sciences*. – 2016. – Vol. 55, No. 13. – P. 5. (in Chinese)
120. Huang, M. On-farm assessment of effect of low temperature at the seedling stage on early-season rice quality / M. Huang, L. Jiang, Y. Zou, W. Zhang // *Field Crops Research*. – 2013. – Vol. 141. – P. 63–68.
121. Huo, C. Research progress on plant noncoding RNAs in response to low-temperature stress / C. Huo, B. Zhang, R. Wang // *Plant Signaling and Behavior*. – 2021.
122. Imran, M. Zinc seed priming improves spinach germination at low temperature / M. Imran, A. Mahmood, G. Neumann, B. Boelt // *Agriculture*. – 2021.
123. Irfan, M. Succinic acid: roles in stress tolerance in plants / M. Irfan, M. Hayyat, I. Afzal [et al.] // *Turkish Journal of Botany*. – 2021. – Vol. 45. – P. 683–694.
124. Islam, S. Role of triacontanol in counteracting the ill effects of salinity in plants: a review / S. Islam, A. Zaid, F. Mohammad // *Journal of Plant Growth Regulation*. – 2021. – Vol. 40. – P. 1–10.
125. Jain, S. M. Mutagenesis in crop improvement: A review / S. M. Jain // *Plant Breeding*. – 2012. – Vol. 131, No. 2. – P. 163–175.
126. Jaiswal, A. K. Optimization of phenolic antioxidant extraction from brewer's spent grain using response surface methodology / A. K. Jaiswal, N. Abu-Ghannam // *Food and Bioprocess Technology*. – 2012. – Vol. 5. – P. 914–924.
127. Jankowicz-Cieslak, J. Chemical mutagenesis of seed and vegetatively propagated plants using EMS / J. Jankowicz-Cieslak, B. J. Till // *Current Protocols in Plant Biology*. – 2016. – Vol. 1, No. 1. – P. 617–635.
128. Jia, L. Succinic acid as a stress hormone in plants: its roles and signaling mechanisms / L. Jia, Y. Zhang, Y. Xie [et al.] // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2020. – Vol. 149. – P. 110–117.
129. Jiang, M. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defense system and oxidative damage in leaves of maize seedlings / M. Jiang, J. Zhang // *Plant and Cell Physiology*. – 2001. – Vol. 42, No. 11. – P. 1265–1273.

130. Jimoh, M. A systematic review on Amaranthus-related research / M. Jimoh, K. Okaiyeto, O. Oguntibeju, C. Laubscher // *Horticulturae*. – 2022. – Vol. 8. – P. 239.
131. Jing, F. Impact of eco-physiological factors on the weed seed germination and emergence: A review on its role in weed management / F. Jing, K. Y. Bahran, G. O. Shimendi [et al.] // *Research on Crops*. – 2023. – Vol. 24. – P. 749–758.
132. Jisha, K. C. Seed priming for abiotic stress tolerance: an overview / K. C. Jisha, K. Vijayakumari, J. T. Puthur // *Acta Physiologiae Plantarum*. – 2013. – Vol. 35, No. 5. – P. 1381–1396.
133. Kandola, I. Calcium-mediated modulation of GC switch regulates peroxisomal H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> levels in response to wounding in plants / I. Kandola, J. Shekhawat, S. Upadhyay // *International Journal of Plant Biology*. – 2024. – Vol. 15. – P. 198–202.
134. Kang, G. Effects of hydrogen peroxide and calcium chloride on cold resistance of banana seedlings / G. Kang, Y. Xu, J. Tao [et al.] // *Subtropical Plant Science*. – 2002. – Vol. 31, No. 1. – P. 4. (in Chinese)
135. Kaczmarek, M. CaCl<sub>2</sub> treatment improves drought stress tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) / M. Kaczmarek, O. Fedorowicz-Strońska, K. Głowacka [et al.] // *Acta Physiologiae Plantarum*. – 2017. – Vol. 39. – P. 41.
136. Kasim, W. Alleviation of drought stress in *Vicia faba* by seed priming with ascorbic acid or extracts of garlic and carrot / W. Kasim, A. Nessim, A. Gaber // *Egyptian Journal of Botany*. – 2019. – P. 45–59.
137. Kaur, C. Antioxidants in fruits and vegetables – The millennium's health / C. Kaur, H. C. Kapoor // *International Journal of Food Science and Technology*. – 2002. – Vol. 36. – P. 703–725.
138. Kaur, G. Molecular responses to drought stress in plants / G. Kaur, B. Asthir // *Plant Biology*. – 2017. – Vol. 61. – P. 201–209.
139. Kaya, C. Salicylic acid-induced nitric oxide enhances arsenic toxicity tolerance in maize plants by upregulating the ascorbate-glutathione cycle and glyoxalase system / C. Kaya, M. Ashraf, M. N. Alyemeni [et al.] // *Journal of Hazardous Materials*. – 2020. – P. 399.
140. Kejariwal, M. Modulation of plant growth parameters by salinity stress, exogenous supply of ascorbic acid and various water stress by phytocide waste water

treatment plant in *Cardamine hirsuta* L. / M. Kejariwal // *Advances in Bioresearch*. – 2017. – Vol. 8. – P. 179–187.

141. Khan, M. H. Improvement of mungbean through induced mutations / M. H. Khan, S. Goyal // *Plant Mutation Reports*. – 2009. – Vol. 2, No. 1. – P. 1–10.

142. Khan, N. A. Effects of gibberellic acid on growth and yield of *Amaranthus hypochondriacus* / N. A. Khan, Samiullah, S. // *Journal of Plant Growth Regulation*. – 2003. – Vol. 21, No. 1. – P. 5–10.

143. Kim, M. Evaluation of the nutrient composition, in vitro fermentation characteristics, and in situ degradability of *Amaranthus caudatus*, *Amaranthus cruentus*, and *Amaranthus hypochondriacus* in cattle / M. Kim, K. M. Nogoy, J. Yu [et al.] // *Animals*. – 2021. – Vol. 11. – P. 1.

144. Kouame, K. B. J. Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) control affected by weed size and herbicide spray solution with nozzle type pairings / K. B. J. Kouame, T. Butts, J. Norsworthy [et al.] // *Weed Technology*. – 2023. – Vol. 38. – P. 1–27.

145. Lalitha, J. Effect of gibberellic acid and indole 3-acetic acid on seed germination performance of horse gram (*Macrotyloma uniflorum* Lam (Verdc)) / J. Lalitha, H. Rafath, M. Subash // *Journal of Applied and Advanced Research*. – 2016. – Vol. 1. – P. 36.

146. Lei, C. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> participates in the induction and formation of potato tubers by activating tuberization-related signal transduction pathways / C. Lei, M. Ye, C. Li, M. Gong // *Agronomy*. – 2023. – Vol. 13. – P. 1398.

147. Leonetti, P. Induction of SA-signaling pathway and ethylene biosynthesis in *Trichoderma harzianum*-treated tomato plants after infection of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* / P. Leonetti, M. Zonno, S. Molinari, C. Altomare // *Plant Cell Reports*. – 2017. – Vol. 36.

148. Li, J. Effects of pre-spraying of exogenous chemicals on the physiological ecology of flue-cured tobacco seedlings under low temperature stress / J. Li // *Doctoral dissertation, Southwest University*. – 2014. (in Chinese)

149. Li, X. Succinic acid promotes root development through auxin signaling in *Arabidopsis* / X. Li, Y. Hu, Y. Feng [et al.] // *Frontiers in Plant Science*. – 2019. – Vol. 10. – P. 1418.

150. Li, Y. Effects of exogenous chemical substances on cold resistance of tomato seedlings / Y. Li // Doctoral dissertation, Northeast Agricultural University. – 2005. (in Chinese)
151. Li, Z. A self-developed system for visual detection of vegetable seed vigor index / Z. Li, X. Wang, T. Liao [et al.] // International Journal of Agriculture and Biology. – 2016. – Vol. 18. – P. 86–91.
152. Li, Z. The synergistic priming effect of exogenous salicylic acid and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> on chilling tolerance enhancement during maize (*Zea mays* L.) seed germination / Z. Li, J. Xu, Y. Gao [et al.] // Frontiers in Plant Science. – 2017. – Vol. 8. – P. 1153.
153. Lichtenthaler, H. K. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents / H. K. Lichtenthaler, A. R. Wellburn // Biochemical Society Transactions. – 1983. – Vol. 11. – P. 591–592.
154. Lichtenthaler, H. K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes / H. K. Lichtenthaler // Methods in Enzymology. – 1987. – Vol. 148. – P. 350–382.
155. Liu, F. Effects of succinic acid seed soaking on root growth and physiological characteristics of maize / F. Liu, Q. Yang // Acta Agriculturae Boreali-Sinica. – 2010. – Vol. 25, No. 3. – P. 3. (in Chinese)
156. Liu, J. Salicylic acid, a multi-faceted hormone, combats abiotic stresses in plants / J. Liu, G. Qiu, C. Liu [et al.] // Life. – 2022. – Vol. 12, No. 886. – P. 1–25.
157. Ma, Y. Calcium mediates root K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> homeostasis in poplar species differing in salt tolerance / Y. Ma, H. Lyu, X. Liu // Tree Physiology. – 2019. – Vol. 39. – P. 1407–1418.
158. Madhu, B. Pseudocereal additions to minor millets: nutritional advancements and breeding strategies / B. Madhu, A. Ellandula, S. Shendekar, B. Edukondalu // In book. – 2024.
159. Mahdi, W. Interaction effects of drought episode after temporary wilting point and gibberellic acid (GA<sub>3</sub>) on the growth and yield of sesame (*Sesamum indicum* L.) / W. Mahdi // – 2020.
160. Malik, M. Nutritional composition, functionality, and processing technologies for amaranth / M. Malik, R. Sindhu, S. Dhull [et al.] // Journal of Food Processing and Preservation. – 2023. – Vol. 12.

161. Manoj, K. Evaluation and identification of stable and high yielding genotypes for varietal development in *Amaranthus* (*Amaranthus hypochondriacus* L.) under hilly region of Nepal / K. Manoj, R. Tritha, P. K. Bishnu // *Journal of Agriculture and Food Research*. – 2021. – Vol. 5.
162. Manyelo, T. Chemical composition and metabolomic analysis of *Amaranthus cruentus* grains harvested at different stages / T. Manyelo, N. Sebola, Z. Has-san [et al.] // *Molecules*. – 2022. – Vol. 27. – P. 623.
163. Mara, G. Attenuation of low-temperature stress in rice seedlings / G. Mara, M. Enio, R. Rodrigo, M. Bibiana // *Pesquisa Agropecuária Tropical*. – 2016. – Vol. 46. – P. 197–205.
164. Mathur, S. Photosynthesis: response to high temperature stress / S. Mathur, D. Agrawal, A. Jajoo // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. – 2014. – Vol. 137. – P. 116–126.
165. Mba, C. Induced mutations and marker-assisted selection for improving crop yield and quality / C. Mba, R. Afza, Q. Y. Shu // *Plant Breeding Reviews*. – 2010. – Vol. 33. – P. 1–52.
166. Nemtinov, V. The paradigm of induced chemical mutagenesis of *Allium sativum* L. / A. Shirokova, K. Yu, O. Pekhova, L. Timasheva, I. Belova, I. Danilova // *E3S Web of Conferences*. – 2020. – Vol. 224. – P. 04024.
167. Mewar, D. Effect of various seed treatments on seed germination parameters in wild Fig / D. Mewar, M. C. Nautiyal, D. C. Naithani // *Journal of Current Research*. – 2020. – Vol. 9. – P. 47834–47836.
168. Michniewicz, M. Changes in the level of growth regulators in leaves and reproductive organs of *Raphanus sativus* L. in different stages of plant development / M. Michniewicz, L. Michalski // – 1960. – Vol. 9. – P. 99–110.
169. Mickelbart, M. V. Genetic mechanisms of abiotic stress tolerance that translate to crop yield stability / M. V. Mickelbart, P. M. Hasegawa, J. Bailey-Serres // *Nature Reviews Genetics*. – 2015. – Vol. 16. – P. 243–251.
170. Mittler, R. Reactive oxygen gene network of plants / R. Mittler, S. Vanderauwera, M. Gollery, F. Van B. // *Trends in Plant Science*. – 2004. – Vol. 9, No. 10. – P. 490–498.

171. More, S. Exogenous application of calcium chloride, 6-Benzyladenine and salicylic acid modulates morpho-physiological and tuber yield responses of sweet potato exposed to heat stress / S. More, R. Velumani, J. Sreekumar [et al.] // *South African Journal of Botany*. – 2023. – Vol. 155. – P. 60–78.

172. Morhun, V. V. Yield capacity and grain quality of productive *Triticum aestivum* L. mutants, induced by chemical mutagenic factors of the environment / V. V. Morhun, R. A. Yakymchuk // *Faktori eksperimental'noi evolucii organizmiv*. – 2020. – Vol. 27. – P. 132–138.

173. Motyleva, S. Metabolite profile of *Amaranthus tricolor* L. and *Amaranthus cruentus* L. in adaptation to drought / S. Motyleva, M. Gins, V. Gins [et al.] // In: *Pseudocereals* / ed. by V. Waisundara. – London: IntechOpen, 2022. – P. 1–17.

174. Munne-Bosch, S. The impact of global change factors on redox signaling underpinning stress tolerance / S. Munne-Bosch, G. Queval, C. Foyer // *Journal of Plant Physiology*. – 2013. – Vol. 161. – P. 5–19.

175. Nagar, S. Understanding the role of gibberellic acid and paclobutrazol in terminal heat stress tolerance in wheat / S. Nagar, V. P. Singh, A. Arora [et al.] // *Frontiers in Plant Science*. – 2021. – Vol. 12. – P. 692252.

176. Neuffer, M. G. Induced mutations in biological research / M. G. Neuffer // *Science for Plant Breeding*. – 1989. – Vol. 16. – P. 165–178.

177. Nikonovich, S. Processing of natural plant raw materials and their use as additives in the food industry / S. Nikonovich, N. Tarasenko, S. Kucherova // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. – 2021. – Vol. 845. – P. 012121.

178. Nikoorazm, M. Synthesis and characterization of copper MOF of L-ascorbic acid and its catalytic performance in the organic multicomponent reactions / M. Nikoorazm, B. Tahmasbi, M. Koolivand [et al.] // *Research on Chemical Intermediates*. – 2024. – Vol. 50. – P. 5427–5450.

179. Niu, X. Physiological and biochemical responses of rice seeds to phosphine exposure during germination / X. Niu, L. Mi, Y. Li [et al.] // *Chemosphere*. – 2013. – Vol. 93, No. 10. – P. 2239–2244.

180. Noctor, G. Intracellular redox compartmentation and ROS-related communication in regulation and signaling / G. Noctor, C. H. Foyer // *Plant Physiology*. – 2016. – Vol. 171, No. 3. – P. 1581–1592.

181. Novák, J. Limited light intensity and low temperature: Can plants survive freezing in light conditions that more accurately replicate the cold season in temperate regions / J. Novák, M. Cerny, J. Roignant [et al.] // *Environmental and Experimental Botany*. – 2021. – Vol. 190.
182. Omondi, E. O. Molecular markers for genetic diversity studies in African leafy vegetables / E. O. Omondi, T. Debener, M. Linde [et al.] // *Advances in Bioscience and Biotechnology*. – 2016. – Vol. 7. – P. 188.
183. Ouchane, S. Pleiotropic effects of puf interposon mutagenesis on carotenoid biosynthesis in *Rubrivivax gelatinosus*: A new gene organization in purple bacteria / S. Ouchane, M. Picaud, C. Vernotte [et al.] // *The Journal of Biological Chemistry*. – 1997. – Vol. 272. – P. 1670–1676.
184. Panche, A. N. Flavonoids: An overview / A. N. Panche, A. D. Diwan, S. R. Chandra // *Journal of Nutritional Science*. – 2016. – Vol. 5. – P. e47.
185. Pandey, R. M. Genetic improvement of grain amaranths: A review / R. M. Pandey, R. Singh, Rekha // *Current Advances in Agricultural Sciences*. – 2009. – Vol. 1. – P. 61–64.
186. Park, H. H. Effect of treatment with selected plant extracts on the physiological and biochemical parameters of rice plants under drought and salt stress / H. H. Park, P. P. Win, Y. Kuk // *Agricultural Science and Agronomy*. – 2024.
187. Pascual, B. Effects of soaking period and gibberellic acid addition on carper seed germination / B. Pascual, A. Bautista, N. Pascual-Seva [et al.] // *Seed Science and Technology*. – 2009. – Vol. 37. – P. 33–41.
188. Peleg, Z. Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants / Z. Peleg, E. Blumwald // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2011. – Vol. 14. – P. 290–295.
189. Perry, D. A. Report of the vigour test committee 1974–1977 / D. A. Perry // *Seed Science and Technology*. – 1978. – Vol. 6. – P. 159–181.
190. Platonova, S. Phenological traits of red amaranth varieties with a high content of amaranthine cultivated in open fields of Moscow region / S. Platonova, M. C. Torres, E. Gins [et al.] // *RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries*. – 2021. – Vol. 16. – P. 107–117.

191. Polyakov, N. The endless world of carotenoids—structural, chemical and biological aspects of some rare carotenoids / N. Polyakov, A. Focsan, Y. Gao, L. Kispert // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2023. – Vol. 24. – P. 9885.
192. Ponnam, N. Breeding leafy amaranth (*Amaranthus* spp.) for white rust resistance / N. Ponnam, M. Kumari, S. Ganesan [et al.] // *South African Journal of Botany*. – 2023. – Vol. 163. – P. 794–804.
193. Pratiwi, T. Mutant selection short-stem of M<sub>2</sub> generation Mentik Wangi rice resulted from irradiation with gamma-ray / T. Pratiwi, R. Lestari, P. Parjanto, A. Yunus // *Pakistan Journal of Biological Sciences: PJBS*. – 2020. – Vol. 23. – P. 1253–1259.
194. Rademacher, W. Plant growth regulators: backgrounds and uses in plant production / W. Rademacher // *Journal of Plant Growth Regulation*. – 2015. – Vol. 34. – P. 845–872.
195. Rady, M. M. Exogenous gibberellic acid or dilute bee honey boosts drought stress tolerance in *Vicia faba* by rebalancing osmoprotectants, antioxidants, nutrients, and phytohormones / M. M. Rady, S. H. Boriek, A. El-Mageed [et al.] // *Plants*. – 2021. – Vol. 10. – P. 748.
196. Raja, V. Impact of drought and heat stress individually and in combination on physio-biochemical parameters, antioxidant responses, and gene expression in *Solanum lycopersicum* / V. Raja, S. Qadir, M. Alyemeni, P. Ahmad // *Biotech*. – 2020. – Vol. 10. – P. 1–18.
197. Rao, M. V. Ozone-induced cell death occurs via two distinct mechanisms in *Arabidopsis*: the role of salicylic acid / M. V. Rao, K. R. Davis // *The Plant Journal*. – 1999. – Vol. 17. – P. 603–614.
198. Reddy, A. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants / A. Reddy, K. Chaitanya, M. Vivekanandan // *Journal of Plant Physiology*. – 2004. – Vol. 161. – P. 1189–1202.
199. Ritonga, F. N. Physiological and molecular mechanism involved in cold stress tolerance in plants / F. N. Ritonga, S. Chen // *Plants*. – 2020. – Vol. 9, No. 5. – P. 560.

200. Romani, A. Polyphenols in greenhouse and open-air-grown lettuce / A. Romani, P. Pinelli, C. Galardi [et al.] // *Food Chemistry*. – 2002. – Vol. 79. – P. 337–342.
201. Roussos, P. Adventitious root formation in plants: the implication of hydrogen peroxide and nitric oxide / P. Roussos // *Antioxidants*. – 2023. – Vol. 12. – P. 862.
202. Roychowdhury, R. Effect of gibberellic acid, kinetin and indole 3-acetic acid on seed germination performance of *Dianthus caryophyllus* (Carnation) / R. Roychowdhury, D. A. Mamgain, S. Ray, J. Tah // *Agriculturae Conspectus Scientificus*. – 2012. – Vol. 77. – P. 157–160.
203. Sabagh, A. E. Prospective role of plant growth regulators for tolerance to abiotic stress-es / A. E. Sabagh, A. Hossain, M. S. Islam [et al.] // In: *Plant Growth Regulators* / ed. by T. Aftab, K. R. Hakeem. – Cham: Springer, 2021. – P. 1–38.
204. Sarker, U. Genotypic diversity in vegetable amaranth for antioxidant, nutrient and agronomic traits / U. Sarker, M. T. Islam, M. G. Rabbani, S. Oba // *The Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. – 2017. – Vol. 77. – P. 173–176.
205. Sarker, U. Drought stress enhances nutritional and bioactive compounds, phenolic acids and antioxidant capacity of *Amaranthus* leafy vegetable / U. Sarker, S. Oba // *BMC Plant Biology*. – 2018a. – Vol. 18. – P. 258.
206. Sarker, U. Drought stress effects on growth, ROS markers, compatible solutes, phenolics, flavonoids, and antioxidant activity in *Amaranthus tricolor* / U. Sarker, S. Oba // *Applied Biochemistry and Biotechnology*. – 2018b. – Vol. 186. – P. 999–1016.
207. Sarker, U. Antioxidant constituents of three selected red and green color *Amaranthus* leafy vegetable / U. Sarker, S. Oba // *Scientific Reports*. – 2019. – Vol. 9. – P. 18233.
208. Sarker, U. Leaf pigmentation, its profiles and radical scavenging activity in selected *Amaranthus tricolor* leafy vegetables / U. Sarker, S. Oba // *Scientific Reports*. – 2020c. – Vol. 10. – P. 18617.
209. Sami, A. Alleviating dormancy in *Brassica oleracea* seeds using NO and KAR<sub>1</sub> with ethylene biosynthetic pathway, ROS, and antioxidant enzyme modifications / A. Sami, M. Riaz, X. Zhou [et al.] // *BMC Plant Biology*. – 2019. – Vol. 19.

210. Santos, C. Fruit maturation stage and influence of gibberellic acid on the emergence and growth of *Passiflora* spp. / C. Santos, A. Neto, T. Junghans [et al.] // *Revista Ciência Agronômica*. – 2016. – Vol. 47. – P. 481–490.
211. Sarpal, A. S. Calcium signaling in plants: role of calcium-ion as a secondary messenger in abscisic acid-mediated signaling pathway / A. S. Sarpal // *Current Trends in Biotechnology and Pharmacy*. – 2020. – Vol. 14. – P. 127–136.
212. Sauer, J. D. The grain amaranths and their relatives: A revised taxonomic and geographic survey / J. D. Sauer // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 1967. – Vol. 54. – P. 103–137.
213. Saavedra, T. Effects of foliar application of organic acids on strawberry plants / T. Saavedra, F. Gama, M. Rodrigues [et al.] // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2022. – Vol. 188.
214. Schmid, K. J. Analysis of phylogenetic relationships and genome size evolution of the *Amaranthus* genus using GBS indicates the ancestors of an ancient crop / K. J. Schmid, M. G. Stetter // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2017. – Vol. 109.
215. Sedeek, K. Nutritional quality and genetic differences of five amaranth cultivars revealed by metabolome profiling and whole-genome sequencing / K. Sedeek, A. Zuccolo, U. A. Toor [et al.] // *bioRxiv*. – 2025. – DOI: 10.1101/2025.03.03.641344.
216. Seleiman, M. F. Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects / M. F. Seleiman, N. Al-Suhaibani, N. Ali [et al.] // *Plants*. – 2021. – Vol. 10. – P. 259.
217. Shah, S. H. Role of exogenously applied plant growth regulators in growth and development of edible oilseed crops under variable environmental conditions: a review / S. H. Shah, S. Islam, Z. A. Parrey [et al.] // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. – 2021. – Vol. 21. – P. 3284–3308.
218. Shah, S. H. Exogenously applied Sulphur improves growth, photosynthetic efficiency, enzymatic activities, mineral nutrient contents, yield and quality of *Brassica juncea* L. / S. H. Shah, Z. A. Parrey, S. Islam [et al.] // *Sustainability*. – 2022. – Vol. 14. – P. 14441.

219. Shah, S. H. Plant growth regulators mediated changes in the growth, photosynthesis, nutrient acquisition and productivity of mustard / S. H. Shah, S. Islam, S. Alamri [et al.] // Agriculture. – 2023. – Vol. 13. – P. 570.
220. Shahzad, K. Exogenously applied gibberellic acid enhances growth and salinity stress tolerance of maize through modulating the morpho-physiological / K. Shahzad, S. Hussain, M. Arfan [et al.] // Bio-chem. Mol. Attribut. Biomol. – 2021. – Vol. 11. – P. 1005.
221. Shaki, F. Effects of salicylic acid on hormonal cross talk, fatty acids profile, and ions homeostasis from salt-stressed safflower / F. Shaki, H. E. Maboud, V. Niknam // Journal of Plant Interactions. – 2019. – Vol. 14. – P. 340–346.
222. Sharma, M. Understanding plant stress memory response for abiotic stress resilience: Molecular insights and prospects / M. Sharma, P. Kumar, V. Verma [et al.] // Plant Physiology and Biochemistry. – 2022. – Vol. 179. – P. 10–24.
223. Shcherban, A. Physiological, biochemical and genetic bases of amaranth (*Amaranthus L.*) breeding for food and feed purposes (a review) / A. Shcherban // Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. – 2021. – Vol. 181. – P. 213–221.
224. Shirokova A. *Petunia ×hybrida* (Hook.) vilm. with bicolor flowers, obtained by chemical mutagenesis / G. Zaitsev, T. N. Nikolayeva, N. Zagoskina, R. Kostynovskiy, O. Krutius [et al.] // Acta Horticulturae. – 2015. – Vol. 1087. – P. 141–146.
225. Shirokova, A. V. From dimness to glossiness—characteristics of the spring rapeseed mutant form without glaucous bloom (*Brassica napus L.*) / V. T. Volovik, N. V. Zagoskina, G. P. Zaitsev, H. K. Khudyakova, L. M. Korovina [et al.] // Agronomy. – 2020. – Vol. 10. – P.1563.
226. Shukla, S. Diversity in phenotypic and nutritional traits in vegetable amaranth (*Amaranthus tricolor*), a nutritionally underutilized crop / S. Shukla, A. Bhargava, A. Chatterjee [et al.] // Journal of the Science of Food and Agriculture. – 2010. – Vol. 90. – P. 139–144.

227. Sibret, T. High photosynthetic capacity of Sahelian C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants / T. Sibret, W. Verbruggen, M. Peaucelle [et al.] // *Photosynthesis Research*. – 2021. – Vol. 147. – P. 1–15.
228. Sierpien, M. Gluten-free diet - opportunities and limitations / M. Sierpien, D. Gorska, A. Karwanska [et al.] // *Journal of Education, Health and Sport*. – 2023. – Vol. 13. – P. 186–190.
229. Sikora, P. Mutagenesis as a tool in plant genetics, functional genomics, and breeding / P. Sikora, A. Chawade, M. Larsson [et al.] // *International Journal of Plant Genomics*. – 2011. – Vol. 1. – P. 314829.
230. Singh, P. Evaluation of physical and chemical mutagens on various genotypes of brinjal (*Solanum melongena* L.) in M<sub>2</sub> generation / P. Singh, A. Singh, B. K. Singh [et al.] // *Vegetable Science*. – 2022. – Vol. 49. – P. 47–51.
231. Smirnoff, N. Ascorbic acid: metabolism and functions of a multi-faceted molecule / N. Smirnoff // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2000. – Vol. 3, No. 3. – P. 229–235.
232. Smirnoff, N. Ascorbate, tocopherol and carotenoids: Metabolism, pathway engineering and functions / N. Smirnoff // *Antioxidants and Reactive Oxygen in Plants*. – 2005. – P. 1–24.
233. Sodabeh, J. E-survey (surveys based on e-mail and web) Analysis and identification of cold responsive proteins in Kohdasht spring wheat (*Triticum aestivum*) / J. Sodabeh, R. Ferdous, L. Zolla [et al.] // *Procedia Computer Science*. – 2011. – Vol. 3. – P. 70–73.
234. Sokolova, D. Biochemical characteristics of tea from amaranth leaves (*Amaranthus cruentus* L.) of the 'Frant' variety / A. Solovyeva // *Food systems*. – 2025. – Vol. 8. – P. 260–266.
235. Srivastava, A. Role of cytokinins and gibberellins in crops response to heat and drought stress / A. Srivastava, G. Pandey // *Journal of Cereal Research*. – 2024. – Vol. 15. – P. 170–176.
236. Starodvorov, G. Winter wheat ecological response to changes in the Donetsk Ridge northern part environmental conditions / S. Kadyrov // *Bulletin of KSAU*. – 2021. – P. 53–58.

237. Sun, C. Enhancement of maize root growth by exogenous succinic acid under drought stress / C. Sun, Y. Feng, L. Chen // *Plant and Soil*. – 2019. – Vol. 442. – P. 385–398.
238. Suresh, S. Analysis of molecular genetic diversity and population structure in *Amaranthus* germplasm using SSR markers / S. Suresh, J. W. Chung, G. T. Cho [et al.] // *Plant Biosystems*. – 2014. – Vol. 148. – P. 635–644.
239. Szymanska, R. Physiological and biochemical responses to high light and temperature stress in plants / R. Szymanska, I. Slesak, A. Orzechowska, J. Kruk // *Environmental and Experimental Botany*. – 2017. – Vol. 139. – P. 165–177.
240. Tahjib-Ul-Arif, M. Biochemical approaches for successful rice seedling production under chilling stress in northern part of Bangladesh / M. Tahjib-Ul-Arif // *BAU Research Progress*. – 2017. – Vol. 28. – P. 69.
241. Talebi, R. Ethyl methane sulfonate induced mutagenesis for improvement of some agronomic traits of grain amaranth (*Amaranthus hypochondriacus* L.) / R. Talebi // *Australian Journal of Crop Science*. – 2012. – Vol. 6, No. 10. – P. 1421–1428.
242. Tan, W. Photosynthesis is improved by exogenous calcium in heat-stressed tobacco plants / W. Tan, Q. Meng, M. Brestic [et al.] // *Journal of Plant Physiology*. – 2011. – Vol. 168, No. 17. – P. 2063–2071.
243. Tania, S. Alleviation of salt-inhibited germination and seedling growth of kidney bean by seed priming and exogenous application of salicylic acid (SA) and hydrogen peroxide (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) / S. Tania, M. Rhaman, F. Rauf [et al.] // *Seeds*. – 2022. – Vol. 1. – P. 87–98.
244. Tapfumaneyi, L. Effects of different levels of gibberellic acid and potassium nitrate solutions on the emergence and seedling vigor of amaranth and *Cleome gynandra* / L. Tapfumaneyi, P. Dube, S. Mavengahama, W. Ngezimana // *Agrosystems, Geosciences and Environment*. – 2024. – Vol. 7, No. 1. – P. e20464.
245. Taylor, J. R. N. Gluten-free ancient grains: cereals, pseudocereals, and legumes: sustainable, nutritious, and health-promoting foods for the 21st century / J. R. N. Taylor, J. M. Awika // – 2017.
246. Temesgen, A. Physicochemical characteristics and nutrient composition of three grain amaranth species grown in Hirna, Eastern Ethiopia / A. Temesgen, G. Bultosa // *East African Journal of Sciences*. – 2017. – P. 17–26.

247. Thapa, R. Morphological assessment of cultivated and wild amaranth species diversity / R. Thapa, M. Blair // *Agronomy*. – 2018. – Vol. 8. – P. 272.

248. Tufail, A. Effect of *Alternaria sp* on seed germination in rape seed, and its control with seed treatment / A. Tufail, I. Muhammad, A. Safdar [et al.] // *Journal of Cereals and Oilseeds*. – 2020. – Vol. 11. – P. 1–6.

249. USDA – U.S. Department of Agriculture. – URL: <https://plants.usda.gov/home/plantProfile?symbol=AMRE>.

250. Vasanthrao, T. Mutagenic effects of ethyl methane sulphonate (EMS) on quantitative traits in M<sub>1</sub> generation and the effectiveness and efficiency of different doses in garden pea (*Pisum sativum* L.) / T. Vasanthrao, D. Sarma, P. Barua [et al.] // *Legume Research – An International Journal*. – 2023. – P. 1–9.

251. Verma, K. Assessment of squalene variability and its enhancement in *Amaranthus* (*Amaranthus caudatus* L.) populations: With application to vaccine development / K. Verma // *Biotechnology and Applied Biochemistry*. – 2022. – Vol. 69. – P. 2745–2752.

252. Vdovenko, S. Soybeans seed productivity under the action of growth-stimulating drugs / S. Vdovenko, V. Shevchuk, O. Shevchuk, A. Dedov // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2021. – Vol. 5. – P. 34–46.

253. Viviani, A. L-Ascorbic acid in plants: from biosynthesis to its role in plant development and stress response / A. Viviani, M. Fambrini, T. Giordani, C. Pugliesi // *Agrochemical Pisa*. – 2021. – Vol. 65. – P. 151–170.

254. Wang, F. Research progress of phenotype and physiological response mechanism of plants under low temperature stress / F. Wang // – 2020.

255. Wang, G. An adaptive ANOVA stochastic galerkin method for partial differential equations with high-dimensional random inputs / G. Wang, S. Sahu, Q. Liao // *Journal of Scientific Computing*. – 2023. – Vol. 98.

256. Wang, H. Research progress and development trend of crop genetic breeding / H. Wang, F. Kong, S. Liu // *Journal of Shandong Agricultural University*. – 1998. – Vol. 29, No. 3. – P. 403–409. (in Chinese)

257. Wang, J. Succinic acid promotes root hair development in rice (*Oryza sativa* L.) / J. Wang, H. Li, L. Zhang [et al.] // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2020. – Vol. 147. – P. 195–203.

258. Wang, R. Effects of low temperature in spring on wheat yield and photosynthetic characteristics / R. Wang, C. Yan, X. Zhang [et al.] // *Chinese Journal of Crops*. – 2018. – Vol. 44, No. 2.
259. Wang, W. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance / W. Wang, B. Vinocur, A. Altman // *Planta*. – 2003. – Vol. 218. – P. 1–14.
260. Weiss, D. Mechanisms of cross talk between gibberellin and other hormones / D. Weiss, N. Ori // *Journal of Plant Physiology*. – 2007. – Vol. 144. – P. 1240–1246.
261. White, P. J. Calcium in plants / P. J. White, M. R. Broadley // *Annals of Botany*. – 2003. – Vol. 92, No. 4. – P. 487–511.
262. Wojtyła, L. Drought stress memory and subsequent drought stress tolerance in plants / L. Wojtyła, E. Paluch-Lubawa, E. Sobieszczuk-Nowicka, M. Garnczarska // In: *Priming-Mediated Stress and Cross-Stress Tolerance in Crop Plants*. – London : Academic Press, 2020.
263. Wu, M. Effects of calcium on photosynthesis, antioxidant enzymes, and chloroplast ultrastructure in diploid and tetraploid *Betula platyphylla* under drought stress / M. Wu, Z. Zhang, Y. Cheng // *Forests*. – 2021. – Vol. 12. – P. 221.
264. Xing, Y. CaCl<sub>2</sub> priming promotes sorghum seed germination under salt stress by activating sugar metabolism / Y. Xing, X. Chen, M. Zhang [et al.] // *Plant Growth Regulation*. – 2022. – Vol. 101, No. 2. – P. 1–13.
265. Xu, C. The effect of calcium chloride on growth, photosynthesis, and antioxidant responses of *Zoysia japonica* under drought conditions / C. Xu, X. Li, L. Zhang // *PloS One*. – 2013. – Vol. 8. – P. e68214.
266. Xu, F. Effects of exogenous hydrogen peroxide on root growth and antioxidant system of rice seedlings under salt stress / F. Xu, P. Xu, Z. Hu, X. Xia // *Hybrid Rice*. – 2017. – Vol. 32, No. 1. – P. 4. (in Chinese)
267. Xu, X. Auxin and abscisic acid antagonistically regulate ascorbic acid production via the SIMAPK8–SIARF4–SIMYB11 module in tomato / X. Xu, Q. Zhang, X. Gao [et al.] // *The Plant Cell*. – 2022. – Vol. 34.
268. Yadav, S. K. Cold stress tolerance mechanisms in plants. A review / S. K. Yadav // *Agronomy for Sustainable Development*. – 2010. – Vol. 30. – P. 515–527.

269. Yakhin, O. I. Biostimulants in plant science: A global perspective / O. I. Yakhin, A. A. Lubyantsev, I. A. Yakhin, P. H. Brown // *Frontiers in Plant Science*. – 2017. – Vol. 7. – P. 2049.

270. Yakunina, A. V. Influence of salicylic and succinic acids on the indicators of growth and photosynthesis and the content of chlorophyll in wheat plants grown under water deficiency / A. V. Yakunina, Y. V. Sinitsyna // *Агрохимия*. – 2023. – Vol. 1. – P. 39–48.

271. Yang, Y. Selection of sensitive seeds for evaluation of compost maturity with the seed germination index / Y. Yang, G. Wang, G. Li [et al.] // *Waste Management*. – 2021. – Vol. 136. – P. 238–243.

272. Yao, X. Pretreatment with H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> alleviates the negative impacts of NaCl stress on seed germination of Tartary Buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) / X. Yao, M. Zhou, J. Ruan [et al.] // *Plants*. – 2021. – Vol. 10.

273. Yu, Y. Drought may be beneficial to the competitive advantage of *Amaranthus spinosus* / Y. Yu, H. Cheng, S. Wang [et al.] // *Journal of Plant Ecology*. – 2022. – Vol. 15. – P. 494–508.

274. Yue, S. Nutritional components of grain amaranth and its application potential / S. Yue, H. Kong // *Journal of Crop Science*. – 1987. – Vol. 2. (in Chinese)

275. Zacepina, I. The effect of the plant growth stimulant (succinic acid) and cutting terms on the rooting ability of green pear and quince cuttings / I. Zacepina // *Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences*. – 2023. – P. 21–28.

276. Zahid, A. Foliar spray of salicylic acid and ascorbic acid ameliorates the biochemical compounds in hybrid chilies / A. Zahid, Y. Gao, A. Razzaq [et al.] // *Journal of King Saud University – Science*. – 2023. – Vol. 35, No. 57. – P. 102660.

277. Zainudin, A. Differences in vegetative and generative characters of M<sub>2</sub> generation of mutant rice compared to wild types and commercial cultivars / A. Zainudin, H. Rasyid, T. Wulandari, A. Jan // *E3S Web of Conferences*. – 2023. – Vol. 432. – P. 00003.

278. Zandalinas, S. I. Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures / S. I. Zandalinas, R. Mittler, D. Balfagon [et al.] // *Physiologia Plantarum*. – 2018. – Vol. 162. – P. 2–12.

279. Zhang, J. GhMYB18 confers *Aphis gossypii* Glover resistance through regulating the synthesis of salicylic acid and flavonoids in cotton plants / J. Zhang [et al.] // – 2022.

280. Zhang, J. Enzymatic responses of the ascorbate-glutathione cycle to drought in sorghum and sunflower plants / J. Zhang, M. B. Kirkham // *Plant Science*. – 1996. – Vol. 113. – P. 139–147.

281. Zhang, L. An antioxidant role for vitamin C in *Arabidopsis* tolerance to abiotic stress and iron deficiency / L. Zhang, F. Zhang, M. Melotto // *Frontiers in Plant Science*. – 2015. – Vol. 6. – P. 116.

282. Zhang, Y. Boosting Triticeae crop grain yield by manipulating molecular modules to regulate inflorescence architecture: insights and knowledge from other cereal crops / Y. Zhang, C. Shen, S. Jin [et al.] // *Journal of Experimental Botany*. – 2023. – Vol. 75. – P. 17–35.

283. Zhang, Y. Succinic acid promotes lateral root growth through modulation of reactive oxygen species in *Arabidopsis* / Y. Zhang, L. Wang, X. Li // *Journal of Experimental Botany*. – 2018. – Vol. 69. – P. 4195–4208.

284. Zhou, J. Effects of low temperature stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of *Magnolia grandis* seedlings / J. Zhou, L. F. Yang, F. G. Hao // *Northwest Botany*. – 2009. – Vol. 29. – P. 136–142.

285. Zhu, D. Introduction test of American grain amaranth / D. Zhu, Y. Du // *Journal of Grass and Livestock*. – 1988. (in Chinese)

286. Zhu, J. K. Abiotic stress signaling and responses in plants / J. K. Zhu // *Cell*. – 2016. – Vol. 167. – P. 313–324.

287. Zhu, Z. Effects of seed priming treatments on the germination and development of two rapeseed (*Brassica napus* L.) varieties under the co-influence of low temperature and drought / Z. Zhu, A. Sami, Q. Xu [et al.] // *PLOS ONE*. – 2021. – Vol. 16. – P. e0257236.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

### Приложение 1. Изучение списка всех видов коллекций светлоокрашенных семян амаранта, полученных из ВИРА

Таблица 1.1 – Всхожесть коллекции светлоокрашенных семян амаранта, полученных из ВИРА, %

Номер	индекс	Вид	Год урожая	Страна	Всхожести	Цвет листьев
1	ПК-14	<i>A. tricolor</i>	Т	Индия	0	Зел.
2	ПК-99	<i>A. tricolor</i>	Т	Германия	80	З-кра.
3	ПК-115	<i>A. tricolor</i>	Т 2003	США	0	–
4	ПК-142	<i>A. tricolor</i>	Т 1999	Германия	0	–
5	ПК-143	<i>A. tricolor</i>	Т 2003	Бангладия	12	З-кра.
6	ПК-168	<i>A. tricolor</i>	С 2012	Индия	34	Зел.
7	ПК-192	<i>A. tricolor</i>	Т 2017	США	56	Зел.
8	ВК-477	<i>A. tricolor</i>	Т 2000	Вьетнам	0	–
9	ВК-696	<i>A. tricolor</i>	Т 2009	–	0	–
10	ПК-25	<i>A. cruentus</i>	Т 2017	Казахстан	68	Кра.
11	ПК-26	<i>A. cruentus</i>	Т 2017	Казахстан	66	Кра.
12	ПК-50	<i>A. cruentus</i>	Т 2017	Румыния	24	Кра.
13	ПК-55	<i>A. cruentus</i>	Т 2017	Узбекистан	14	Кра.
14	ПК-250	<i>A. cruentus</i>	С 2014	Мексика	84	Зел.
15	ПК-22	<i>A. hypochondriacus</i>	С 2012	Мексика	78	Зел.
16	ПК-102	<i>A. hypochondriacus</i>	С 2014	Индия	26	З-кра.
17	ПК-260	<i>A. hypochondriacus</i>	С 2016	Ямайка	98	Зел.
18	ПК-261	<i>A. hypochondriacus</i>	С 2006	Мексика	12	Кра.
19	ПК-287	<i>A. hypochondriacus</i>	С 2018	Мексика	5	Кра.
20	ПК-293	<i>A. hypochondriacus</i>	С 2017	Мексика	98	Т-кра.
21	ПК-294	<i>A. hypochondriacus</i>	С 2017	Мексика	8	К-зел.
22	ПК-11	<i>A. gangeticus</i>	Т 2016	Индия	90	Зел.
23	ПК-16	<i>A. gangeticus</i>	Т 2015	Индия	90	Зел.
24	ПК-76	<i>A. gangeticus</i>	Т 2015	–	88	Зел.
25	ПК-103	<i>A. gangeticus</i>	Т 2009	Бангладия	90	Зел.
26	ПК-104	<i>A. gangeticus</i>	Т 2014	–	90	Зел.
27	ПК-107	<i>A. gangeticus</i>	Т 2015	–	88	Зел.

28	ВК-688	<i>A. gangeticus</i>	Т 2013	–	86	Зел.
29	ПК-31	<i>A. graecizans</i>	Т 2018	Индия	100	Зел.
30	ПК-140	<i>A. graecizans</i>	Т 2003	Германия	0	–
31	ПК-269	<i>A. graecizans</i>	Т 2015	–	55	Зел.
32	ПК-272	<i>A. graecizans</i>	Т 2015	–	40	Зел.
33	ПК-275	<i>A. graecizans</i>	Т 2015	–	22	Зел.
34	ВК-461	<i>A. viridis</i>	Т 2016	Вьетнам	48	З-кра.
35	ВК-641	<i>A. viridis</i>	Т 2015	–	20	Зел.
36	ПК-153	<i>A. dubius</i>	Т 2015	Германия	4	Зел.
37	ПК-195	<i>A. dubius</i>	Т 2003	США	0	–
38	ВК-252	<i>A. dubius</i>	Т 2015	–	66	Зел.
39	ПК-12	<i>A. blitum</i>	Т 2005	Индия	0	–
40	ВК-400	<i>A. blitum</i>	Т 2015	–	40	Зел.
41	ВК-471	<i>A. blitum</i>	Т 2016	–	40	Кра.
42	ВК-495	<i>A. blitum</i>	Т 2016	Бельгия	32	Зел.
43	ПК-36	<i>A. caudatus</i>	С 2008	Аргентина	60	Зел.
44	–	декорат и виды	С		84	Зел.

**Для посадки (23.06.2021) отобрано 12 образцов.**

Таблица 1.2 – Всхожесть коллекции светлоокрашенных семян амаранта, полученных из ВИРА, %

Номер	индекс	Вид	Окраска и год	Страна	Всхожести	Цвет
6	ПК-168	<i>A. tricolor</i>	С 2012	Индия	34	Зел.
14	ПК-250	<i>A. cruentus</i>	С 2014	Мексика	84	Зел.
15	ПК-22	<i>A. hypochondriacus</i>	С 2012	Мексика	78	Зел.
16	ПК-102	<i>A. hypochondriacus</i>	С 2014	Индия	26	З-кра.
17	ПК-260	<i>A. hypochondriacus</i>	С 2016	Ямайка	98	Зел.
18	ПК-261	<i>A. hypochondriacus</i>	С 2006	Мексика	12	Кра.
19	ПК-287	<i>A. hypochondriacus</i>	С 2018	Мексика	5	Кра.
20	ПК-293	<i>A. hypochondriacus</i>	С 2017	Мексика	98	Т-кра.
21	ПК-294	<i>A. hypochondriacus</i>	С 2017	Мексика	8	К-зел.
43	ПК-36	<i>A. caudatus</i>	С 2008	Аргентина	60	Зел.

44	–	Декоративный	С	-	84	Зел.
2	Крепыш	<i>A. hypochondriacus</i>	С	Россия ВНИИССОК	16	

Таблица 1.3 – Изучение бело семейных форм амаранта в вещества стадию возраст растений (03.08.2021)

Номер	Высота, см	Количество листьев	Окраска листьев	Размер верхней листьев, см	Размер нижней листьев, см
6	104	27	К-зел.	8,5*3,5	20,0*9,5
14	121	19	К-зел., зел.	8,5*3,5	16,0*10,0
15	105	23	К-зел	8,0*3,5	19,5*8,5
16	89	18	Зел.	8,0*4,5	15,0*8,0
17	121	24	З-кра.	9,0*5,0	20,0*11,0
18	56	15	Зел.	9,0*4,5	14,5*9,0
19	72	19	Зел.	9,0*4,0	14,0*8,5
20	95	23	З-кра.	7,0*3,5	17,0*8,0
21	104	23	Зел.	9,0*4,5	18,0*9,5
43	54	14	Зел.	6,5*3,5	10,0*6,0
44	106	20	Зел.	8,5*4,0	17,0*10,0
2	76	25	Зел.	8,0*4,0	15,0*8,5

Таблица 1.4 – Масса листьев, корня и стебля бело семейных форм амаранта в вещества стадию возраст растений (03.08.2021)


Номер амаранта	Масса листьев, кг	Масса корня, кг	Масса стебля, кг
6	0,062	0,020	0,218
	0,034	0,016	0,110
14	0,034	0,018	0,156
	0,060	0,022	0,182
15	0,044	0,028	0,194
16	0,018	0,008	0,064
	0,014	0,006	0,038
17	0,056	0,032	0,234
	0,018	0,008	0,050







20	0,054	0,026	0,176
	0,022	0,010	0,082
21	0,018	0,006	0,056
	0,006	0,002	0,014
43	0,006	0,002	0,020
44	0,034	0,018	0,140






Таблица 1.5 – Содержание аскорбиновой кислоты бело семейных форм амаранта в вещества стадиию возраст растений (05.08.2021)

Номер	Аскорбиновая кислота, %
6	105,60
14	176,00
15	137,28
16	163,68
17	165,44
18	188,32
19	176,00
20	163,68
21	188,32
43	183,04
44	163,68

Таблица 1.6 – Морфологическое описание бело семейных форм амаранта на 95 сутки (28.09.2021)

Номер	Семена	Высота, м	Окраска листьев	Окраска соцветий	Фото на 84-е сутки
6	0	1,7	Зел.	Кра.	

14	0	2,0-3,0	Красно- то-зел.	З-кра.	
15	0	1,9-2,0	Красно- то-зел.	Кра.	
16	0	2,5	Зел.	Зелено-кра.	
17	есть	2,5	Зел.	Зелено-кра.	
18	0	1,6-1,7	Зел.	Зелено-кра.	
19	0	2,0	Зел.	Зелено-кра.	

20	есть	1,8	Зел.	Зел.	
21	есть	2,0	Зел.	Кра.	
43	0	1.4	Зел.	Жел.	
44	есть	2,0-2,5	Зел.	Зелено-кра.	
2	есть	1,5-1,6	Зел.	Зел.	

Коллекция светлоокрашенных семян амаранта (44 образца полученных из ВИ-РА) содержит 4 образца (17, 20, 21 и 44) скороспелые, семена остальных образцов не вызрели. Все соцветий амаранта, собранных 14 октября (на 111-е сутки) и высушенных и взвешенных 22 октября.

## Приложение 2. Влияние химических мутагенов на продуктивность мутантов

### М1 зернового амаранта

Таблица 2.1 – Влияние химических мутагенов на продуктивность мутантов М1 зернового амаранта (Контроль)

Вариант	Номер варианта	Масса соц. без се-	Масса семян (м2), г	Краска соцветия	м2/м1	Примечание
Контроль	2	37,00	58,30	Зел. (есть красные точки)	1,58	Под изолятором
	7	64,70	88,70	Зел. (есть красные точки)	1,37	Под изолятором
	9	45,60	58,30	Зел. (большое соцветие)	1,28	Под изолятором
	13	49,60	57,40	Зел. Соц. (среднее растение)	1,16	Под изолятором
	17	25,20	30,40	Зел. (низкое)	1,21	Под изолятором
	19	55,70	70,30	Зел. большое соц. с красными метками	1,26	Под изолятором
	29	23,40	32,40	Зел. (есть красные точки)	1,38	Под изолятором
	39	32,10	45,20	Зел. (низкое)	1,41	Под изолятором
	1	39,90	64,50	Слабо-окрашен. концы	1,62	Сушка в печке
	11	66,40	96,30	Зел.	1,45	-
	4	74,10	131,80	Зел. (есть красные точки)	1,78	-
	28	36,60	40,80	Зел.	1,11	Катя, ДНК
	4 шт.	115,70	141,00	красно-окрашен. концы	1,22	3 раст. небольшие+1
	5 шт.	192,60	238,70	Красные концы	1,24	Длинное соц.
	5	36,40	47,40	Зел. соц с красными кончиками	1,30	-
	2 шт.	90,70	138,40	Слабо-красные концы	1,53	Компактное соц.
	10, 21	114,50	131,80	Слабо-красные концы	1,15	Компактное соц.
	2 шт.	103,10	144,10	Яркокрасные концы	1,40	Компактное соц.
	4 шт.	153,30	218,90	Слабо-окрашен. концы	1,43	Длинное соц.

Таблица 2.2 – Влияние химических мутагенов на продуктивность мутантов М1 зернового амаранта

Вариант	Номер варианта	Рост растения	Размер соцветия	Краска соцветия	Масса семян	Примечание
ЭМС 0,03	1а	Среднее	Среднее	Зел.	51,49	Плесень (под изолятором)
	1б	Среднее	Маленькое	Зел.	48,97	Плесень (под изолятором)

2	Средное	Маленькое	Красновато-зел.	52,63	Плесень (под изолятором)
3	Средное	Средное	Зел. соц с красными кон-	96,83	Хорошие
4	Средное	Маленькое	Зел.	37,48	Плесень (под изолятором)
5	Средное	Маленькое сферическое	Красновато-зел.	53,04	Плесень (под изолятором)
6	Средное	Маленькое сферическое	Красно-зел.	42,46	Плесень (под изолятором)
7	Средное	Маленькое	Красно-зел.	44,99	-
8	Средное	Маленькое сферическое	Зел. соц. с красными мет-	62,34	Хорошие
9	Средное	Крупное Карликовое	Красно-зел.	55,00	Плесень (под изолятором)
11	Выское	Средное	Красно-зел.	54,08	-
12	Выское	Длинное	Красно-зел.	51,33	Хорошие
13	Выское	Средное	Красновато-зел.	78,87	-
14	Выское	Маленькое	Зел.	31,40	Плесень (под изолятором)
15	Выское	Крупное	Зел.	92,92	Хорошие под изолятором
16а и б	Выское	Средное	Красновато-зел.	156,30	-
22	Выское	Крупное	Розово-зел.	132,51	-
23	Выское	Средное	Зел. (Маленькое метки)	76,87	Под изолятором
26а	Выское	Маленькое	Зел.	27,18	Под изолятором, без веток
26б	Выское	Средное	Красно-зел.	47,40	-
28	Выское	Средное	Зел. соц с красными кон-	79,68	-
29	Выское	Длинное	Красно-зел.	54,65	-
30	Выское	Длинное	Зел.	53,68	Под изолятором, сильные боковые
31	Выское	Средное	Красновато-зел.	67,16	-
32	Выское	Маленькое	Розово-зел.	34,11	Под изолятором, сильные боковые
33	Средное	Средное	Красновато-зел.	92,61	мутант, без главной годовы
34	Выское	Средное	Зел. соц с красными кон-	81,10	-
35	Средное	Средное	Красно-зел.	57,84	-
36	Средное	Средное	Красно-зел.	68,52	Мутант, без главной годовы
37	Средное	Длинное	Красновато-зел.	61,92	-

	45,47,48,50	Низкие	Маленькое дружное	Красновато-зел.	142,36	-
	46	Низкое	Маленькое дружное	Зел.	77,04	Хорошие
	49	Низкое	Среднее	Зел.	51,67	Плесень (под изолятором)
	52	Низкое	Среднее	Зел.	59,55	Плесень (под изолятором)
	53	Среднее	Крупное	Красновато-зел.	82,00	-
	54	Среднее	Среднее	Зел. (Маленькие метки)	60,05	-
	55	Низкое	Длинное	Красновато-зел.	92,50	-
	58	Низкое	Маленькое	Зел.	54,04	Под изолятором
	59	Среднее	Длинное крупное	Зел.	94,54	Плесень (под изолятором)
	60	Низкое	Маленькое сферическое	Красновато-зел.	48,39	-
	56,61,62,65	Низкие	Маленькое дружное	Зел. соц. с красными мет-	246,2	Хорошие
	63	Низкое	Маленькое сферическое	Зел.	68,04	Под изолятором
	64	Низкое	Маленькое сферическое	Зел. соц с красными кон-	68,64	Хорошие
ЭМС 0,06	1	Среднее	Среднее	Зел. соц с розовыми кончи-	56,13	Под изолятором
	2	Среднее	Крупное	Зел.	81,05	-
	3	Высокое	Крупное	Зел.	108,2	Под изолятором, на соц. много
	6	Высокое	Крупное	Зел. соц. с красными мет-	54,15	Под изолятором
	9	Высокое	Крупное	Розово-зел.	178,54	-
	11	Высокое	Крупное	Зел. соц. с красными мет-	41,44	Под изолятором
	12	Высокое	Крупное	Красновато-зел.	78,97	-
	13	Высокое	Крупное	Красновато-зел.	102,59	-
	20	Среднее	Крупное	Зел. соц с красными кон-	67,42	Под изолятором
	24	Среднее	Среднее	Зел.	40,64	Под изолятором
	26	Среднее	Среднее	Зел. (Розовые метки убрали)	49,54	Под изолятором
	30	Среднее	Среднее	Красно-зел.	41,75	-
	34	Среднее	Среднее	Красновато-зел.	103,17	-
	39	Низкое	Длинное тонкое	Зел.	24,26	-
	40	Низкое	Маленькое	Зел. (Розовые кончик убра-	33,72	Под изолятором

	52	Низкое	Маленькое Длинное	Зел.	43,74	Под изолятором, хорошие
	54	Низкое	Маленькое	Красновато-зел.	59,68	-
	59	Низкое	Длинное	Зел.	40,57	Под изолятором
	63	Низкое	Маленькое	Зел.	28,89	Под изолятором
ЭМС 0,08	1	Среднее	Среднее	Зел. (Красные метки убрали)	52,50	Под изолятором
	3	Высокое	Крупное	Красно-зел.	72,92	-
	5	Высокое	Среднее	Зел. соц. с двумя красны-	51,82	Под изолятором
	14	Высокое	Крупное	Красновато-зел.	95,02	Под изолятором
	19	Среднее	Среднее	Зел. соц. с красными мет-	31,74	Под изолятором
	23	Среднее	Среднее	Красно-зел.	74,37	-
	26	Среднее	Крупное	Зел. соц с красными кон-	45,98	Под изолятором
	54,58	Низкие	Маленькое	Половина зел. Половина крас.	59,13	-
	55	Низкое	Маленькое	Зел.	32,72	Под изолятором
	69	Низкое	Среднее	Красновато-зел.	71,23	-
ДМС	1	Низкое	Маленькое Длинное	Зел.	24,06	Сильные боковые побеги
	15,71,54	Среднее	Длинные (60-70см)	Красновато-зел.	72,60	Плесень (под изолятором) Бо-
	19	Среднее	Длинное (60-70см)	Красно-зел.	55,31	-
	23	Среднее	Длинное (60-70см)	Зел.	25,21	Под изолятором
	27	Среднее	Длинное (70-80см)	Зел. соц с розовыми кончи-	74,45	Семена крупные
	29	Среднее	Маленькое Длинное	Красновато-зел.	27,80	-
	34	Среднее	Маленькое Длинное	Красно-зел.	22,49	Под изолятором
ДЭС	1	Среднее	Среднее	Красновато-зел.	29,07	Под изолятором
	7,8,24	Низкие	Маленькое дружное	Красновато-зел.	77,46	-
	18	Низкое	Среднее	Красновато-зел.	45,00	Под изолятором, хорошие
	21	Низкое	Маленькое	Зел.	9,88	Под изолятором
	23	Низкое	Маленькое	Красновато-зел.	20,08	Под изолятором
	25	Низкое	Маленькое	Красновато-зел.	37,90	Под изолятором, продуктивное