

ISSN 1561-8323 (Print)
ISSN 2524-2431 (Online)

УДК 58.04; 58.084.1
<https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-2-199-205>

Поступило в редакцию 25.02.2022
Received 25.02.2022

Академик Н. А. Ламан¹, К. Р. Кем¹, В. И. Аникеев²,
член-корреспондент В. Н. Жабинский², Н. Б. Хрипач²

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

²Институт биоорганической химии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ОСОБЕННОСТИ ДЕЙСТВИЯ БРАССИНОСТЕРОИДОВ НА РАСТЕНИЯ В УСЛОВИЯХ СОЛЕВОГО СТРЕССА

Аннотация. Исследована зависимость протекторного действия brassinosteroidов (БС) в широком диапазоне концентраций на рост корневой системы проростков льна-долгунца (*Linum usitatissimum* L.) и ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) в условиях солевого стресса. Выявлены узкие диапазоны концентраций БС ($6,9 \cdot 10^{-7}$ – $5,9 \cdot 10^{-8}$ М для льна-долгунца и $2,8 \cdot 10^{-7}$ – $2,4 \cdot 10^{-8}$ М для ярового ячменя), в которых они вызывают ослабление ингибирующего эффекта засоления на корневую систему проростков. Отмечено практически полное совпадение диапазонов концентраций БС, в которых наблюдалось максимальное стресс-протекторное действие фитогормонов для обеих культур. В опыте с озимой пшеницей (*Triticum aestivum* L.), длившемся 19 суток, уже на 6-е сутки, до помещения растений в стрессовые условия, было отмечено удлинение проростков, обработанных экзогенными brassinosteroidами, а к концу эксперимента (в фазу развертывания второго листа) все brassinosteroidы показали выраженный защитно-стимулирующий эффект в условиях засоления, зависящий от химической структуры гормона и изменяющийся в ряду brassinolide > homobrassinolide > homocastasterone > epibrassinolide.

Ключевые слова: ячмень, озимая пшеница, лен-долгунец, засоление, солевой стресс, brassinosteroidы, brassinolide, epibrassinolide, homobrassinolide, homocastasterone, инкрустация, ингибирование

Для цитирования. Особенности действия brassinosteroidов на растения в условиях солевого стресса / Н. А. Ламан [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2022. – Т. 66, № 2. – С. 199–205. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-2-199-205>

Academician Nikolai A. Laman¹, Karina R. Kem¹, Vladimir I. Anikeev²,
Corresponding Member Vladimir N. Zhabinskii², Natalia B. Khripach²

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

²Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Science of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

FEATURES OF THE BRASSINOSTEROID EFFECT ON PLANTS UNDER SALT STRESS

Abstract. The dependence of the protective effect of brassinosteroids (BS) in a wide range of concentrations on the growth of the root system of fiber flax (*Linum usitatissimum* L.) and spring barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings under salt stress was studied. A narrow range of BS concentrations was revealed, in which they cause a weakening of the inhibitory effect of salinity on the root system of seedlings. An almost complete coincidence of the BS concentration ranges was noted, in which the maximum stress-protective effect of phytohormones was observed for the both crops ($6,9 \cdot 10^{-7}$ – $5,9 \cdot 10^{-8}$ M for fiber flax and $2,8 \cdot 10^{-7}$ – $2,4 \cdot 10^{-8}$ M for spring barley). In the experiment with winter wheat (*Triticum aestivum* L.), which lasted 19 days, already on the 6th day before the seedlings were placed under stress conditions, the elongation of the seedlings treated with exogenous brassinosteroids was noted. By the end of the experiment (in the second leaf unfolding phase), all brassinosteroids showed a pronounced protective-stimulating effect under the salinity conditions that depended on the chemical structure of the hormone and changed in the brassinolide > homobrassinolide > homocastasterone > epibrassinolide series.

Keywords: barley, winter wheat, fiber flax, salinization, salt stress, brassinosteroids, brassinolide, epibrassinolide, homobrassinolide, homocastasterone, incrustation, inhibition

For citation. Laman N. A., Kem K. R., Anikeev V. I., Zhabinskii V. N., Khripach N. B. Features of the brassinosteroid effect on plants under salt stress. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2022, vol. 66, no. 2, pp. 199–205 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-2-199-205>

Введение. Стероидные гормоны растений (brassinosteroidы, БС) хорошо известны как антистрессовые агенты, способные существенно ослаблять в растениях негативные эффекты всех видов абиотического и биотического стрессов (температурного, солевого, водного, фито-

патогенного и др.) [1–3]. Это свойство brassinостероидов является весьма универсальным и настолько ярко выражено в сравнении с другими характеристиками (в том числе принятыми в качестве критериев оценки биологической активности БС), что по праву может выступать в роли отличительного признака физиологической активности этой группы фитогормонов.

Несмотря на большое число работ по изучению brassinостероидов, опубликованных в последние два десятилетия [4–6], которые вносят значительный вклад в развитие представлений об этой исключительно важной группе природных биорегуляторов и частично раскрывают механизм их функционирования, многие вопросы, относящиеся к фундаментальным аспектам физиологической активности БС, до настоящего времени остаются без ответа. В их числе – труднопредсказуемый характер дозозависимости биоэффекта, включая возможное проявление разнонаправленности действия (стимуляция/угнетение) в зависимости от условий. Последнее было нами недавно показано с использованием новой чувствительной модели воздействия эпибрасинолида на рост растений в тщательно градуированном диапазоне концентраций в условиях ранее неизученного гербицидного стресса [7; 8].

В связи с нарастающим техногенным загрязнением природной среды и расширением засоленных территорий большой научный и практический интерес вызывает способность brassinостероидов ослаблять негативное влияние солей на растения. Избыточное поступление соли крайне неблагоприятно влияет на рост и развитие растений, приводя к масштабным нарушениям физиологических процессов, клеточного метаболизма, защитных и транспортных функций мембран, и в результате формирует у растений состояние солевого стресса, являясь причиной снижения их продуктивности [9]. Поскольку существующие методы очистки почв от загрязнителей затратны и малоэффективны, в качестве одного из путей решения проблемы использования засоленных почв в интересах растениеводства рассматривается возможность, связанная с разработкой приемов повышения солеустойчивости и адаптируемости растений к неблагоприятным условиям.

Известно, что значительную роль в определении статуса адаптивности играют фитогормоны, среди которых исключительное место, сравнимое с положением дирижера, в гормональном оркестре принадлежит brassinостероидам. Очевидно, по этой причине изучению адаптогенного действия фитогормонов этой группы, в частности в условиях солевого стресса, уделяли внимание многие ученые, начиная с самых ранних этапов исследований [10–12].

Несмотря на пристальное внимание к предмету и большое число публикаций в этой области, как было отмечено выше, практически отсутствуют работы, которые могут дать ответ на вопрос о тонкой настройке физиологической реакции растений на концентрацию гормона, а также о широте практически значимого диапазона активных доз. Такое знание не только позволит лучше понять природу и механизм защитного действия стероидных гормонов растений, но и даст возможность оптимизировать способы их практического применения, основанные сегодня на чисто эмпирическом выборе активных доз, что не всегда приводит к желаемому результату.

В настоящей работе предпринята попытка детального изучения концентрационной зависимости протекторного эффекта brassinостероидов в условиях солевого стресса и возможности использования полученных данных для создания специфического биотеста для этих фитогормонов.

Материалы и методы исследования. *Опыт № 1.* Объектами исследования были семена и проростки льна-долгунца (*Linum usitatissimum* L.) сорта Грант, ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Мустанг и озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Каравай.

В работе использованы субстанции brassinостероидов производства Института биоорганической химии НАН Беларуси. Для получения набора экспериментальных концентраций типичного высокоактивного представителя БС – 24-эпибрасинолида, использовали водный раствор субстанции фитогормона. Его разбавление однопроцентным водным раствором пленкообразователя Гисинар (сополимер акриламида с акрилатом натрия) с пошаговым изменением концентрации в 1,25 раза привело к получению 40 вариантов рабочего раствора brassinостероида в диапазоне концентраций 10^{-5} – $1,7 \cdot 10^{-9}$ М. Полученные рабочие растворы в количестве 20 мкл на 1 г семян применяли при их инкрустации. Для каждой из культур наряду с вариантами

растений, обработанных брассиностероидом и выращенных в условиях солевого стресса (три повторности), также включали два контроля в четырехкратной повторности – контроль-1 (инкрустирован 1 %-ным р-ром Гисинара и выращен на воде без соли) и контроль-2 (инкрустирован 1 %-ным р-ром Гисинара и выращен в 0,5 %-ном растворе соли). В качестве модели солевого стресса использовали 0,5 %-ный раствор хлористого натрия, в который помещали опытные растения.

Семена проращивали в бумажных рулонах по методике [13] с модификацией [14]. Каждый рулон включал 20 семян исследуемой культуры. Продолжительность эксперимента составляла 9 суток.

Для определения биометрических показателей брали по 15 проростков из каждого варианта и по 30 проростков из контроля. Статистическая обработка проводилась с помощью стандартного пакета Excel. В качестве критерия для оценки антистрессовой активности фитогормона в каждой из исследуемых концентраций были выбраны параметры развития корневой системы у проростков 9-дневного возраста, выращенных в условиях солевого стресса из семян, которые были предварительно обработаны составом, содержащим активный брассиностероидный ингредиент. Как было показано нами ранее, аналогичный опыт, выполненный без наложения стресса, не позволяет обнаружить значимых изменений под действием брассиностероидов в показателях развития корневой системы проростков, в то время как в стрессовых условиях именно она является наиболее отзывчивой частью растения [7].

Опыт № 2. В качестве тест-объекта использовали озимую пшеницу (*Triticum aestivum* L.) сорта Каравай, которая обнаружила хорошую отзывчивость на воздействие экзогенных гормонов в концентрации 10^{-8} М. Избранная экспериментальная модель несколько отличалась от предыдущей в сторону ужесточения стрессовых условий в расчете на обнаружение максимально выраженных отличий опытных растений от необработанного гормонами контроля.

Как и в предыдущем случае, семена проращивали в бумажных рулонах. Предварительно их замачивали в течение трех часов в растворах БС или в воде (контроль). В качестве экспериментальных использовали водные растворы следующих брассиностероидов: гомобрассинолида (ГБ) – 10^{-8} М, эпибрассинолида (ЭБ) – 10^{-8} М, брассинолида (Б) – 10^{-8} М, гомокастастерона (ГКС) – 10^{-8} М. Контролем служила водопроводная вода (К). Стаканы с рулонами помещали в термостат, где в темноте при температуре 20 °С производилось проращивание. Спустя 3 суток учитывали энергию прорастания, удаляли непроросшие зерновки и на 5-е сутки растения выставили на свет. Дальнейшее выращивание производили при комнатной температуре на свету с естественной чередуемостью дня и ночи. На 6-е сутки рулоны с проростками поставили в 0,5 М (3 %) водный раствор хлористого натрия. Через 13 суток рулоны развернули, промыли растения на подложке водой и поставили в питательный раствор Кнопа до конца эксперимента (19 суток). Измеряли длину проростка (первый лист) на 6-е сутки до воздействия стресса и далее регулярно в условиях солевого стресса до конца эксперимента. Начиная с 9-х суток и до конца эксперимента, измеряли также длину второго листа.

Результаты и их обсуждение. Результаты эксперимента показали, что достоверное защитное действие эпибрассинолида на растения, выражающееся в частичном снятии ингибирующего влияния соли на развитие корневой системы, наблюдается в сравнительно узком диапазоне значений концентрации гормона. В случае льна-долгунца сорта Грант он составляет $6,9 \cdot 10^{-7}$ – $5,9 \cdot 10^{-8}$ М (рис. 1). Другие экспериментальные концентрации исследованного диапазона, выходящие за пределы указанной области, оказались неэффективными с точки зрения защиты от солевого стресса.

Подобная ситуация с небольшими отличиями наблюдалась при использовании в качестве модельного организма проростков ярового ячменя сорта Мустанг. В этом случае частичное снятие ингибирующего эффекта соли на растение также было отмечено в относительно узком диапазоне значений концентрации гормона: $2,8 \cdot 10^{-7}$ – $2,4 \cdot 10^{-8}$ М (рис. 2).

Обращает на себя внимание практически полное совпадение диапазонов концентраций фитогормона, для которых у двух различных культур – льна-долгунца и ярового ячменя, в условиях солевого стресса наблюдается максимальный физиологический отклик. Не менее интересен

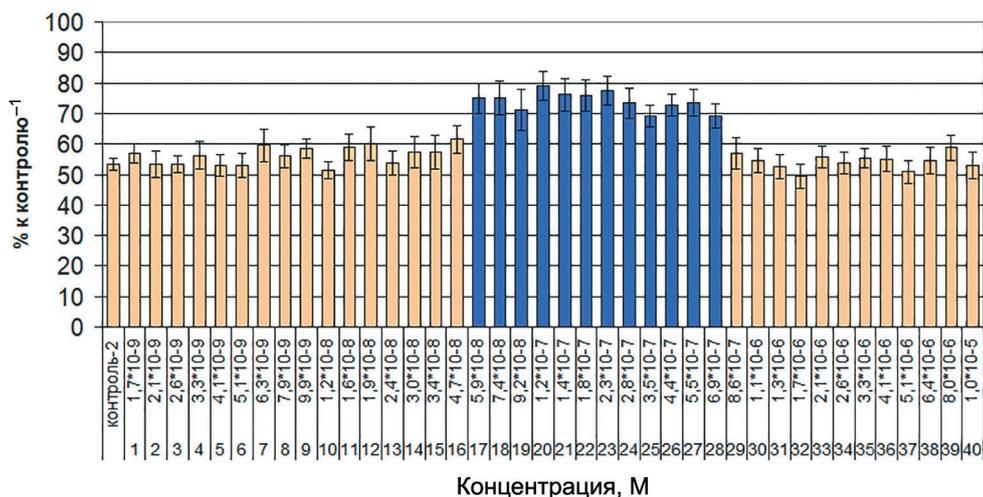


Рис. 1. Зависимость длины корня проростков льна-долгунца сорта Грант от концентрации эпибрасинолида при солевом стрессе (NaCl 0,5 %)

Fig. 1. The dependence of the root length of fiber flax seedlings of the variety Grant on the concentration of epibrassinolide under salt stress (NaCl 0.5 %)

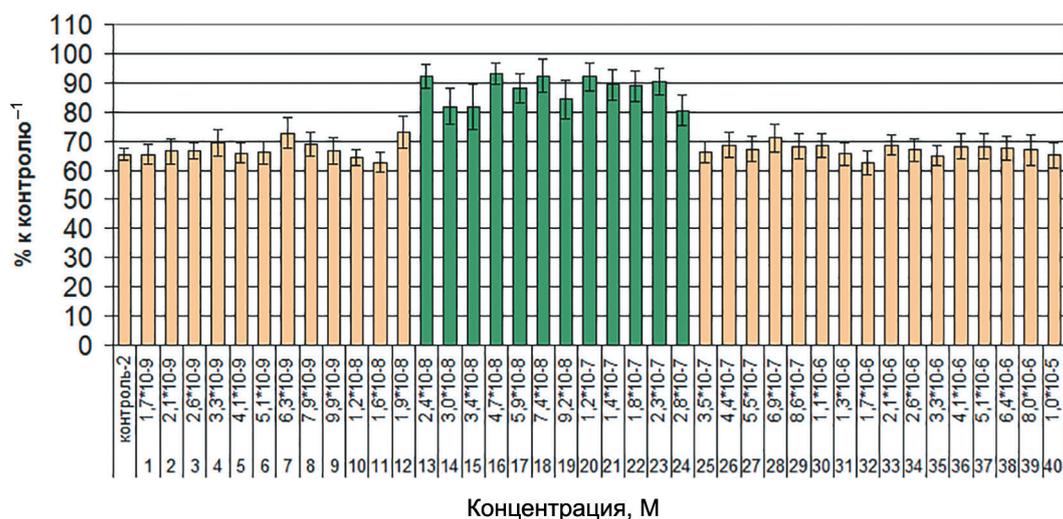


Рис. 2. Зависимость длины корня проростков ярового ячменя сорта Мустанг от концентрации эпибрасинолида при солевом стрессе (NaCl 0,5 %)

Fig. 2. The dependence of the root length of spring barley seedlings of the variety Mustang on the concentration of epibrassinolide under salt stress (NaCl 0.5 %)

также факт близости соответствующих значений концентраций в эксперименте с этими же культурами, но в условиях гербицидного стресса, изученного нами ранее: лен-долгунец – $6,9 \cdot 10^{-7}$ – $9,2 \cdot 10^{-8}$ М, ячмень – $2,8 \cdot 10^{-7}$ – $3,4 \cdot 10^{-8}$ М [7]. Интересно, что полученные нами близкие результаты определения диапазона активных концентраций гормона для различных культур коррелируют с известными из литературы случайным образом найденными эффективными дозами этого же гормона в других экспериментальных моделях. Например, в [15] с проростками рапса показано, что максимальный эффект в отношении корневой системы при засолении эпибрасинолид проявлял в концентрации 10^{-8} М. Можно предположить, что такое сходство эффективных концентраций связано с участием в гормональном сигналинге ионных каналов клеточных мембран, которые реагируют на действие гормона только в ограниченном узком диапазоне значений концентрации.

Обнаруженный факт заметного ослабления повреждающего действия соли на растение в присутствии экзогенного эпибрасинолида в определенной концентрации послужил основанием для постановки эксперимента по изучению влияния различных брасиностероидов в условиях жесткого солевого стресса. При этом мы полагали, что возможные различия эффектов гормонов могут быть использованы для создания тест-системы, характеризующей специфические (анти-стрессовые) свойства представителей ряда брасиностероидов.

В эксперименте с озимой пшеницей измерение длины проростка до воздействия стресса (6-е сутки) показало незначительное улучшение показателей развития экспериментальных растений по сравнению с контролем. Так, удлинение проростков, подвергнутых предварительной обработке экзогенными гормонами, составило (% к контролю): ГБ – 7,4, ЭБ – 8,4, Б – 8,4, ГКС – 12,6. Темпы роста в солевом растворе несколько снизились у всех опытных образцов за исключением варианта с гомобрасинолидом, но в целом этот показатель был недостаточно информативен. На 9–12-й день, т. е. до окончания периода действия соли, у растений появился второй лист. Развитие второго листа оказалось весьма чувствительным к обработке брасиностероидами, что нашло отражение в показателях его длины. Для развивающихся растений на 16-й день они составили (% к контролю): ГБ – 270, ЭБ – 150, Б – 340, ГКС – 200. При этом необходимо отметить, что к 19-м суткам наблюдения примененные условия жесткого солевого стресса привели к гибели 46 % контрольных растений, в то время как у 100 % экспериментальных растений рост продолжился.

Заключение. На основании полученных результатов можно сделать вывод, что защитное действие на растения экзогенного стероидного фитогормона эпибрасинолида, приводящее к ослаблению ингибирующего действия стресса на рост корневой системы, проявляется в сравнительно узком диапазоне концентраций – от $6,9 \cdot 10^{-7}$ до $9,2 \cdot 10^{-8}$ М для льна-долгунца и от $2,8 \cdot 10^{-7}$ до $3,4 \cdot 10^{-8}$ М для ярового ячменя (в условиях мягкого солевого стресса). Также выявлено, что и другие БС, различающиеся по химической структуре, проявляют в условиях жесткого солевого стресса высокую антистрессовую активность в концентрации, близкой к 10^{-8} М. Полученные сведения могут быть использованы для совершенствования технологии практического применения брасиностероидов, а также при разработке методов эффективного тестирования специфической биоактивности у гормонов этого ряда и их производных.

Список использованных источников

1. Khripach, V. A. *Brassinosteroids – A New Class of Plant Hormones* / V. A. Khripach, V. N. Zhabinskii, Ae. De Groot. – Academic Press, 1999. – 456 p. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-406360-0.x5000-x>
2. *Brassinosteroids: multidimensional regulators of plant growth, development, and stress responses* / T. M. Nolan [et al.] // *Plant Cell*. – 2020. – Vol. 32, N 2. – P. 295–318. <https://doi.org/10.1105/tpc.19.00335>
3. *The physiological and molecular mechanism of brassinosteroid in response to stress: a review* / A. Anwar [et al.] // *Biological Research*. – 2018. – Vol. 51, N 1. – Art. 46. <https://doi.org/10.1186/s40659-018-0195-2>
4. *Ability of lactone- and ketone-containing brassinosteroids to induce priming in rapeseed plants to salt stress* / L. V. Komeichuk [et al.] // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2021. – Vol. 68, N 3. – P. 499–509. <https://doi.org/10.1134/s1021443721020084>
5. Nolan, T. *Cross-talk of brassinosteroid signaling in controlling growth and stress responses* / T. Nolan, J. Chen, Y. Yin // *Biochemical Journal*. – 2017. – Vol. 474, N 16. – P. 2641–2661. <https://doi.org/10.1042/bcj20160633>
6. *Understanding brassinosteroid-regulated mechanisms to improve stress tolerance in plants: a critical review* / F. Nawaz [et al.] // *Environmental Science and Pollution Research*. – 2017. – Vol. 24, N 19. – P. 15959–15975. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-9163-6>
7. *Влияние инкрустации семян смесями N-фосфонометилглицина и эпибрасинолида на рост растений* / Н. А. Ламан [и др.] // *Докл. Нац. акад. наук Беларуси*. – 2016. – Т. 60, № 6. – С. 84–90.
8. Ламан, Н. А. *Ростовые реакции проростков отдельных видов и сортов сельскохозяйственных растений на обработку семян глифосатом (N-фосфонометилглицином)* / Н. А. Ламан, К. Р. Кем, А. Ф. Судник // *Вес. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. біял. навук*. – 2016. – № 4. – С. 7–13.
9. Hasanuzzaman, M. *Plant response to salt stress and role of exogenous protectants to mitigate salt-induced damages* / M. Hasanuzzaman, K. Nahar, M. Fujita // *Ecophysiology and Responses of Plants Under Salt Stress*. – New York, 2013. – P. 25–87. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4747-4_2

10. Effect of brassinosteroids on protein synthesis and plant-cell ultrastructure under stress conditions / O. N. Kulaeva [et al.] // ACS Symposium Series. – 1999. – Vol. 474 (Brassinosteroids). – P. 141–155. <https://doi.org/10.1021/bk-1991-0474.ch012>
11. Role of nitric oxide in hydrogen peroxide-dependent induction of abiotic stress tolerance by brassinosteroids in cucumber / J.-X. Cui [et al.] // Plant, Cell and Environment. – 2011. – Vol. 34, N 2. – P. 347–358. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02248.x>
12. Влияние лактон- и кетонсодержащих брассиностероидов на фотосинтетическую активность листьев ячменя при старении / И. С. Ковтун [и др.] // Физиология растений. – 2021. – Т. 68, № 3. – С. 268–278.
13. Laman, N. A. The sprouting of small, flat and long germinating seeds by roll method using a synthetic ventilation grid / N. A. Laman, S. I. Budai, O. E. Barnatovich // Proceedings of the Academy Agrarian Sciences of Republic of Belarus. – 2000. – Vol. 4. – P. 57–61.
14. Особенности действия брассиностероидов в составе инсекто-фунгицидных композиций на рост проростков рапса (*Brassica napus* L.) в условиях низкотемпературного стресса / А. Ф. Судник [и др.] // Ботаника (исследования). – Минск, 2011. – Вып. 40. – С. 560–574.
15. Альмиклафи, Ж. А. К. Х. Исследование стресс-протекторного действия брассиностероидов на растения рапса: дис. ... канд. биол. наук / Ж. А. К. Х. Альмиклафи. – М., 2014. – 108 с.

References

1. Khripach V. A., Zhabinskii, V. N., De Groot Ae. *Brassinosteroids – A New Class of Plant Hormones*. Academic Press, 1999. 456 p. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-406360-0.x5000-x>
2. Nolan T. M., Vukasinovic N., Liu D., Russinova E., Yin Y. Brassinosteroids: multidimensional regulators of plant growth, development, and stress responses. *Plant Cell*, 2020, vol. 32, no. 2, pp. 295–318. <https://doi.org/10.1105/tpc.19.00335>
3. Anwar A., Liu Y., Dong R., Bai L., Yu X., Li Y. The physiological and molecular mechanism of brassinosteroid in response to stress: a review. *Biological Research*, 2018, vol. 51, no. 1, art. 46. <https://doi.org/10.1186/s40659-018-0195-2>
4. Kolomeichuk L. V., Danilova E. D., Khripach V. A., Zhabinskyi V. N., Kuznetsov V. V., Efimova M. V. Ability of lactone- and ketone-containing brassinosteroids to induce priming in rapeseed plants to salt stress. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2021, vol. 68, no. 3, pp. 499–509. <https://doi.org/10.1134/s1021443721020084>
5. Nolan T., Chen J., Yin Y. Cross-talk of brassinosteroid signaling in controlling growth and stress responses. *Biochemical Journal*, 2017, vol. 474, no. 16, pp. 2641–2661. <https://doi.org/10.1042/bcj20160633>
6. Nawaz F., Naeem M., Zulfiqar B., Akram A., Ashraf M. Y., Raheel M., Shabbir R. N., Hussain R. A., Anwar I., Aurangzaib M. Understanding brassinosteroid-regulated mechanisms to improve stress tolerance in plants: a critical review. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, vol. 24, no. 19, pp. 15959–15975. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-9163-6>
7. Laman N. A., Kem K. R., Khripach V. A., Sudnik A. F. Influence of seeds incrustation by N-phosphonomethylglycine and epibrassinolide mixtures on the plant growth. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2016, vol. 60, no. 6, pp. 84–90 (in Russian).
8. Laman N. A., Kem K. R., Sudnik A. F. Growth responses of seedlings of certain species and varieties of agricultural plants for seeds incrustation by glyphosate (N-phosphonomethylglycine). *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2016, no. 4, pp. 7–13 (in Russian).
9. Hasanuzzaman M., Nahar K., Fujita M. Plant response to salt stress and role of exogenous protectants to mitigate salt-induced damages. *Ecophysiology and Responses of Plants Under Salt Stress*. New York, 2013, pp. 25–87. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4747-4_2
10. Kulaeva O. N., Burkhanova E. A., Fedina A. B., Khokhlova V. A., Bokebayeva G. A., Vorbrodt H. M., Adam G. Effect of brassinosteroids on protein synthesis and plant-cell ultrastructure under stress conditions. *ACS Symposium Series*, 1991, no. 474 (Brassinosteroids), pp. 141–155. <https://doi.org/10.1021/bk-1991-0474.ch012>
11. Cui J.-X., Zhou Y.-H., Ding J.-G., Xia X.-J., Shi K., Chen S.-C., Asami T., Chen Z., Yu J.-Q. Role of nitric oxide in hydrogen peroxide-dependent induction of abiotic stress tolerance by brassinosteroids in cucumber. *Plant, Cell and Environment*, 2011, vol. 34, no. 2, pp. 347–358. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02248.x>
12. Kovtun I. S., Kukharensko N. E., Kusnetsov V. V., Khripach V. A., Efimova M. V. Effect of lactone- and ketone-containing brassinosteroids on photosynthetic activity of barley leaves during aging. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2021, vol. 68, no. 3, pp. 440–450. <https://doi.org/10.1134/s1021443721030080>
13. Laman N. A., Budai S. I., Barnatovich O. E. The sprouting of small, flat and long germinating seeds by roll method using a synthetic ventilation grid. *Izvestiya Akademii agrarnykh nauk Respubliki Belarus = Proceedings of the Academy Agrarian Sciences of Republic of Belarus*, 2000, no. 4, pp. 57–61 (in Russian).
14. Sudnik A. F., Laman N. A., Doroshchuk O. V., Kukanego L. B. Features of the action of brassinosteroids in the composition of insecto-fungicidal compositions on the growth of seedlings of rapeseed (*Brassica napus* L.) under conditions of low-temperature stress. *Botanika (issledovaniya) = Botany (research)*. Minsk, 2011, vol. 40, pp. 560–574 (in Russian).
15. Almiklafi Zh. A. K. Kh. *Study of the stress-protective effect of brassinosteroids on rapeseed plants*. Moscow, 2014. 108 p. (in Russian).

Информация об авторах

Ламан Николай Афанасьевич – академик, д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: nikolai.laman@gmail.com.

Кем Карина Робертовна – науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: kem-666@mail.ru.

Аникеев Владимир Иванович – ст. науч. сотрудник. Институт биоорганической химии НАН Беларуси (ул. Купревича, 5/2, 220141, Минск, Республика Беларусь). E-mail: vz@iboch.by.

Жабинский Владимир Николаевич – член-корреспондент, д-р хим. наук, доцент, гл. науч. сотрудник. Институт биоорганической химии НАН Беларуси (ул. Купревича, 5/2, 220141, Минск, Республика Беларусь). E-mail: vz@iboch.by.

Хрипач Наталья Борисовна – канд. хим. наук, вед. специалист. Институт биоорганической химии НАН Беларуси (ул. Купревича, 5/2, 220141, Минск, Республика Беларусь). E-mail: nkhrpach@iboch.by.

Information about the authors

Laman Nikolai A. – Academician, D. Sc. (Biology), Professor, Head of the Laboratory. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nikolai.laman@gmail.com.

Kem Karina R. – Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kem-666@mail.ru.

Anikeev Vladimir I. – Senior Researcher. Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus (5/2, Kuprevich Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: vz@iboch.by.

Zhabinskii Vladimir N. – Corresponding Member, D. Sc. (Chemistry), Assistant Professor, Chief Researcher. Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus (5/2, Kuprevich Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: vz@iboch.by.

Khripach Natalia B. – Ph. D. (Chemistry), Leading Specialist. Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus (5/2, Kuprevich Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nkhrpach@iboch.by.