

Дуплий Н.Г., Усатов А.В., Азарин К.В., Азаров А.С.
Влияние 10-(6'-пластохинонил) децилтриметилфосфония (SkQ1) на образование каллусов и
регенерацию растений, и их устойчивость к гипоксии

.....
Электронный научно-производственный журнал
«АгроЭкоИнфо»
=====

УДК 574.24

**Влияние 10-(6'-пластохинонил) децилтриметилфосфония (SkQ1) на
образование каллусов и регенерацию растений, и их устойчивость к
гипоксии**

Дуплий Н.Г., Усатов А.В., Азарин К.В., Азаров А.С.

*Южный федеральный университет
Академия биологии и биотехнологии им. Д.И. Ивановского*

Аннотация

*В работе исследовано влияние 10-(6'-пластохинонил) децилтриметилфосфония (SkQ1) на регенерацию, рост и развитие культур клеток и тканей таких растений, как сахарный тростник (*Saccharum officinarum* L.), яровая пшеница (*Triticum aestivum* L.), кукуруза (*Zea mays* L.), табак (*Nicotiana tabacum* L.), люцерна двух видов (*Medicago glutinosa* L.) и (*Medicago falcata* L.), василистник малый (*Thalictrum minus* L.), стефания гладкая (*Stephania glabra* Miers.). Показано стимулирующее воздействие SkQ1 в концентрациях от 0,5 до 10 нМ, способствующее лучшему побегообразованию и корнеобразованию у каллусов, увеличению скорости роста, выраженных в клеточной массе каллусов и индексе их роста. Кроме того, исследовано влияние SkQ1 на устойчивость каллусов сахарного тростника к гипоксии путем оценки индекса роста каллусов чувствительной и устойчивой к гипоксии линии сахарного тростника при инкубации в анаэробных условиях. Показано, что, как у чувствительных, так и у устойчивых каллусов, выращенных на среде с добавлением 10 нМ SkQ1 индекс роста в 4 и 3,3 раза соответственно, превышает аналогичный показатель у каллусов, культивируемых в среде, не содержащей SkQ1.*

Ключевые слова: АНТИОКСИДАНТЫ, ПЛАСТОХИНОН, 10-(6'-ПЛАСТОХИНОНИЛ) ДЕЦИЛТРИМЕТИЛФОСФОНИЙ (SkQ1), КАЛЛУС, ЭМПЛАНТЫ, РЕГЕНЕРАЦИЯ, СУСПЕНЗИОННАЯ КУЛЬТУРА, ГИПОКСИЯ

Введение

Сведение к минимуму эффектов негативного воздействия стрессовых факторов среды на растительные организмы — одна из главных современных задач как науки, так и сельскохозяйственного производства. Поскольку повсеместное изменение состояния окружающей среды трудно достижимо, а в некоторых случаях нерационально, на первый план выходит задача повышения устойчивости растений к неблагоприятным экологическим факторам [1].

Общей реакцией на воздействие абиотических факторов является повышенная выработка активных форм кислорода (АФК) [2]. В связи с этим одним из эффективных методов борьбы с негативным влиянием стрессовых факторов на растения является регуляция производства АФК посредством воздействия природных, либо искусственно синтезированных антиоксидантов [3, 4].

Свойства веществ-антиоксидантов класса SkQ изучали с помощью многочисленных модельных опытов [5-7]. Пластохинон, входящий в состав данных соединений, является важным компонентом фотосинтеза, а также окислительно-восстановительным сенсором [8].

Показано, что использование SkQ1 в культуре *in vitro* стимулирует процессы морфо- и ризогенеза ростковых черенков картофеля и сокращает время регенерации исходных микрорастений [9]. Также проведены исследования, доказывающие, что SkQ1 в наномолярных концентрациях стимулирует как закладку морфогенных структур, так и их последующее развитие с образованием полноценных растений [10]. Полученные результаты позволяют предположить, что SkQ1 может усиливать морфогенез у широкого круга генотипов. Также было показано повышение устойчивости растений, обработанных соединениями класса SkQ, в условиях засухи [11-13] и загрязнения почвы тяжелыми металлами [14, 15].

Целью работы было исследовать влияние 10-(6'-пластохинонил) децилтриметилфосфония SkQ1 на регенерацию и рост каллусов и эксплантов растений нескольких семейств (злаковые (*Poaceae*), пасленовые (*Solanaceae*), бобовые (*Fabaceae*), лютиковые (*Ranunculaceae*), луносемянниковые (*Menispermaceae*), а также на устойчивость растений к гипоксии.

Материалы и методы

Работу выполнили на каллусах и эксплантах сахарного тростника (*Saccharum officinarum L.*), яровой пшеницы (*Triticum aestivum L.*) сорта «Энита», кукурузы (*Zea mays L.*) сорта «ЛГ-1» и «Лучистая», табака (*Nicotiana tabacum L.*), люцерны двух видов *Medicago glutinosa L.* (сорт П-66) и *Medicago falcata L.* (сорт Т-425), а также суспензионной культуре василистника малого (*Thalictrum minus L.*) и стефании гладкой (*Stephania glabra Miers.*).

Каллусы инкубировали в чашках Петри на агаризованной среде Мурасиге-Скуга с 30 мг/л сахарозы и 1 мг/л 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты. Выращивание проходило при температуре 26°C, интенсивности освещения 2 кл и длине светового дня 16 часов. Растворы SkQ1 добавляли в проавтоклавированную и охлажденную до 45°C питательную среду непосредственно перед посадкой каллуса. Для эксперимента выбраны концентрации SkQ1 от 0,5 до 1000 нМ. После месяца культивирования учитывали увеличение сырой массы каллуса, долю каллусов с побегами и корнями и среднее число органов на морфогенный каллус.

Для получения полноценных растений побеги сахарного тростника, образовавшиеся под действием 10 нМ SkQ1, были перенесены на агаризованную среду для укоренения, содержащую оптимальную концентрацию SkQ1 (10 нМ). После образования корней растения были переведены в водную среду, а затем пересажены в почву. На каждой стадии оценивали состояние растений. Проведена количественная оценка влияния SkQ1 на жизнеспособность каллусов сахарного тростника, подвергнутых инкубации в условиях гипоксии. Каллусы двух линий (чувствительной и устойчивой) подвергали анаэробной инкубации в течение 48 часов, а затем переносили в аэробные условия на среду, содержащую 10 нМ SkQ1, или не содержащую SkQ1. О жизнеспособности каллусов судили по индексу роста (отношению конечной сырой массы к начальной).

Для изучения действия SkQ1 на листовые экспланты стерильные листовые диски растений табака нарезают кусочками размером приблизительно 1 см². Затем экспланты помещали на стандартную MS среду для каллусообразования, содержащую фитогормоны 6-бензиламинопурина в концентрации 0,5 мг/л и нафтилуксусную кислоту в концентрации 1 мг/л. В опытные чашки Петри добавляли SkQ1 в концентрации 10 мкМ. Экспланты культивировали в темноте в течение 5 недель.

Дуплий Н.Г., Усатов А.В., Азарин К.В., Азаров А.С.
Влияние 10-(6'-пластохинонил) децилтриметилфосфония (SkQ1) на образование каллусов и
регенерацию растений, и их устойчивость к гипоксии

.....
Электронный научно-производственный журнал
«АгроЭкоИнфо»
=====

Для исследования влияния SkQ1 на индукцию каллуса незрелые зародыши кукурузы на оптимальной стадии развития помещали на питательную среду, содержащую SkQ1 в разных концентрациях от 0,5 до 10 нМ. Зародыши культивировали на этих средах либо постоянно в течение месяца, либо через неделю пересаживали их на среду без SkQ1.

Клетки василистника малого и стевании гладкой культивировали на средах с SkQ1 на протяжении 14 дней (1 пассаж), учитывали увеличение их массы, затем выращивали еще 14 дней на среде без SkQ1 (2 пассаж) и снова взвешивали.

Полученные числовые данные статистически обрабатывали с помощью программного обеспечения Statistica 10.

Результаты и обсуждения

Обнаружено, что обработка раствором SkQ1 в низкой концентрации (10 нМ) стимулирует образование побегов из каллусов сахарного тростника, начиная с 19-го дня инкубации, (рис. 1).

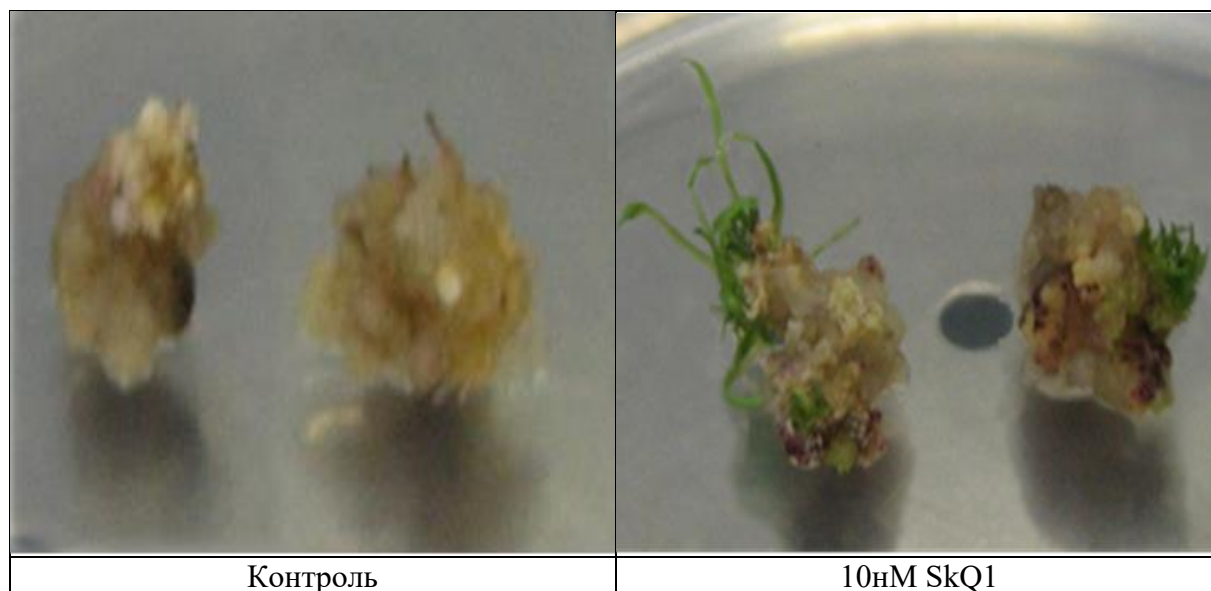


Рис. 1. Влияние SkQ1 на образование побегов из недифференцированной ткани сахарного тростника

Как видно из рисунка, контрольные каллусы, в отличие от опытных не проявляли признаков побегообразования.

Дуплий Н.Г., Усатов А.В., Азарин К.В., Азаров А.С.
 Влияние 10-(6'-пластохинонил) децилтриметилфосфония (SkQ1) на образование каллусов и
 регенерацию растений, и их устойчивость к гипоксии

.....
Электронный научно-производственный журнал
«АгроЭкоИнфо»
 =====

В присутствии более высоких концентраций SkQ1 побегообразование хотя и наблюдалось, но в более поздние сроки (после 31-го дня) и на меньшем количестве каллусов.

При переносе каллусов с побегами, образовавшимися на среде, содержащей 5 и 10 нМ SkQ1 на агаризованную среду для регенерации, образовавшиеся побеги продолжали нормально развиваться (рис. 2). В то же время, контрольные каллусы, перенесенные на среду для регенерации давали побеги значительно позже.

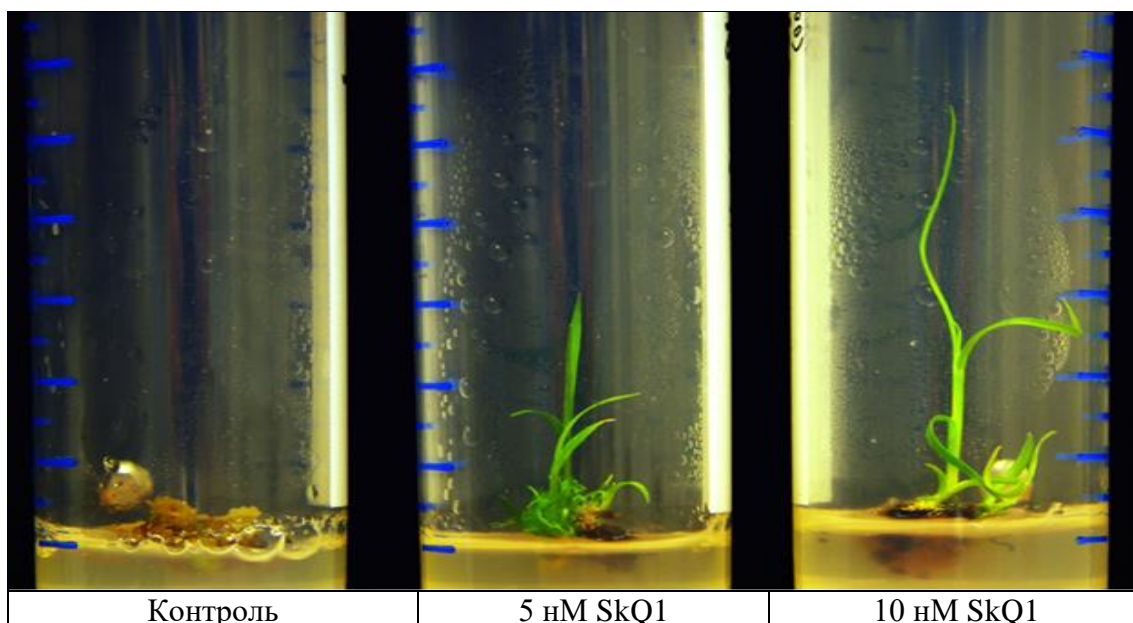


Рис. 2. Развитие побегов сахарного тростника на среде для регенерации после индуцированного SkQ1 побегообразования

Присутствие более высоких концентраций SkQ1 в среде для регенерации сопровождалось остановкой дальнейшего развития побегов (100 нМ SkQ1), или заканчивалось гибелью побегов (1000 нМ SkQ1).

Показано, что побеги сахарного тростника, образовавшиеся при индукции 10 нМ SkQ1, нормально укореняются и дают полноценные жизнеспособные растения.

Проведена количественная оценка влияния SkQ1 на жизнеспособность каллусов сахарного тростника, подвергнутых инкубации в условиях аноксии на каллусах двух линий (чувствительной и устойчивой). Обнаружено, что инкубация на среде с SkQ1 приводит к значительному повышению жизнеспособности клеток в случае обеих линий каллусов (табл. 1).

Дуплий Н.Г., Усатов А.В., Азарин К.В., Азаров А.С.
 Влияние 10-(6'-пластохинонил) децилтриметилфосфония (SkQ1) на образование каллусов и
 регенерацию растений, и их устойчивость к гипоксии

Электронный научно-производственный журнал
 «АгроЭкоИнфо»

Таблица 1. Индекс роста каллуса сахарного тростника чувствительной и устойчивой линий после анаэробной инкубации в среде без глюкозы

Вариант	Время анаэробной инкубации, ч	Индекс роста	% к контролю
Чувствительная линия			
контроль	0	4,63 ± 0,50	100
гипоксия	48	0,60 ± 0,09	13,0
гипоксия+10 нМ SkQ1	48	2,4* ± 0,10	52,0
Устойчивая линия			
контроль	0	12,8 ± 0,93	100
гипоксия	48	0,90 ± 0,05	7,0
гипоксия+10 нМ SkQ1	48	3,0* ± 0,17	23,0

Примечание: *достоверные отличия по сравнению с контролем при $p < 0,05$.

Так, индекс роста чувствительной и устойчивой линии повышается в 4 и 3,3 раза соответственно у каллусов, выращенных на среде, содержащей 10нМ SkQ1.

Было исследовано влияние SkQ1 на процесс каллусообразования (дедифференцировки) у эксплантов листьев табака. У опытных эксплантов на чашках Петри начиналась вторичная дедифференцировка каллусных тканей с образованием корней. На контрольных чашках Петри без внесения SkQ1 корнеобразование отмечено не было (рис. 3).

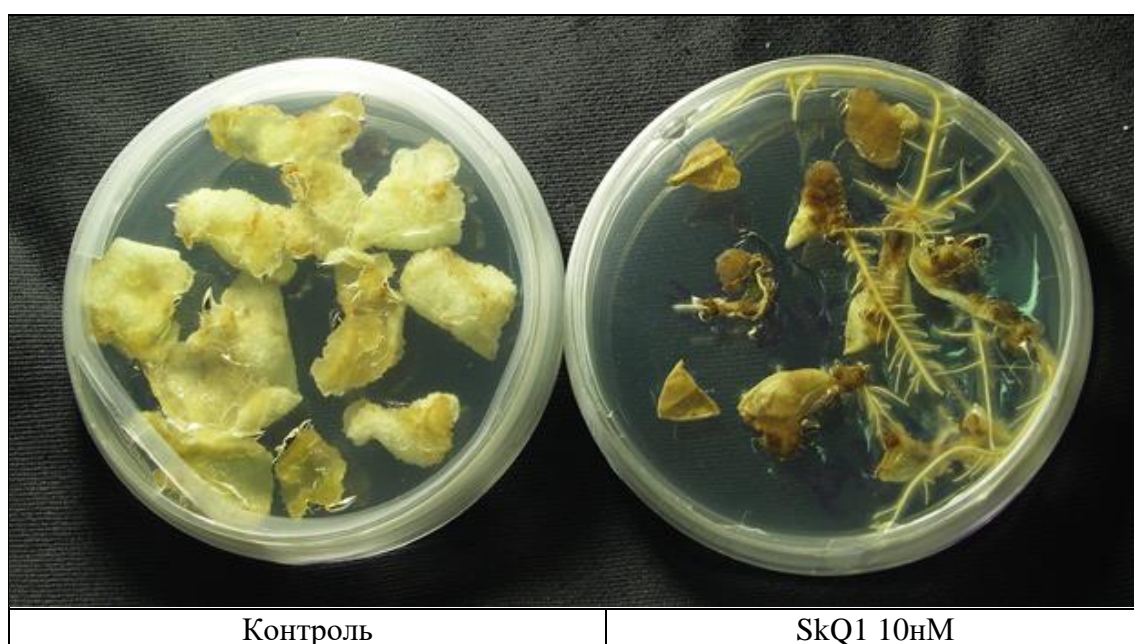


Рис. 3. Влияние SkQ1 на образование корней из недифференцированной ткани табака

Дуплий Н.Г., Усатов А.В., Азарин К.В., Азаров А.С.
Влияние 10-(6'-пластохинонил) децилтриметилфосфония (SkQ1) на образование каллусов и
регенерацию растений, и их устойчивость к гипоксии

Электронный научно-производственный журнал
«АгроЭкоИнфо»

При дальнейшей инкубации наблюдался процесс нормального развития ткани эксплантов.

Влияние SkQ1 на индукцию каллуса исследовали на незрелых зародышах кукурузы. Незрелые зародыши являются наилучшим типом экспланта для образования эмбриогенного каллуса, клетки которого способны дифференцироваться в эмбриониды. В свою очередь, индукция морфогенного каллуса является ключевой и наиболее трудно поддающейся экзогенной регуляции стадией регенерации растений кукурузы. Большинство коммерческих сортов обладает низким морфогенетическим потенциалом.

Незрелые зародыши кукурузы на оптимальной стадии развития помещали на питательную среду, содержащую SkQ1 в разных концентрациях от 0,5 до 30 нМ. Более высокие концентрации не использовали, так как раствор SkQ1 в концентрациях 30 нМ и выше ингибировал морфогенез, причем влияние на побегообразование было сильнее, чем на ризогенез (рис. 4).

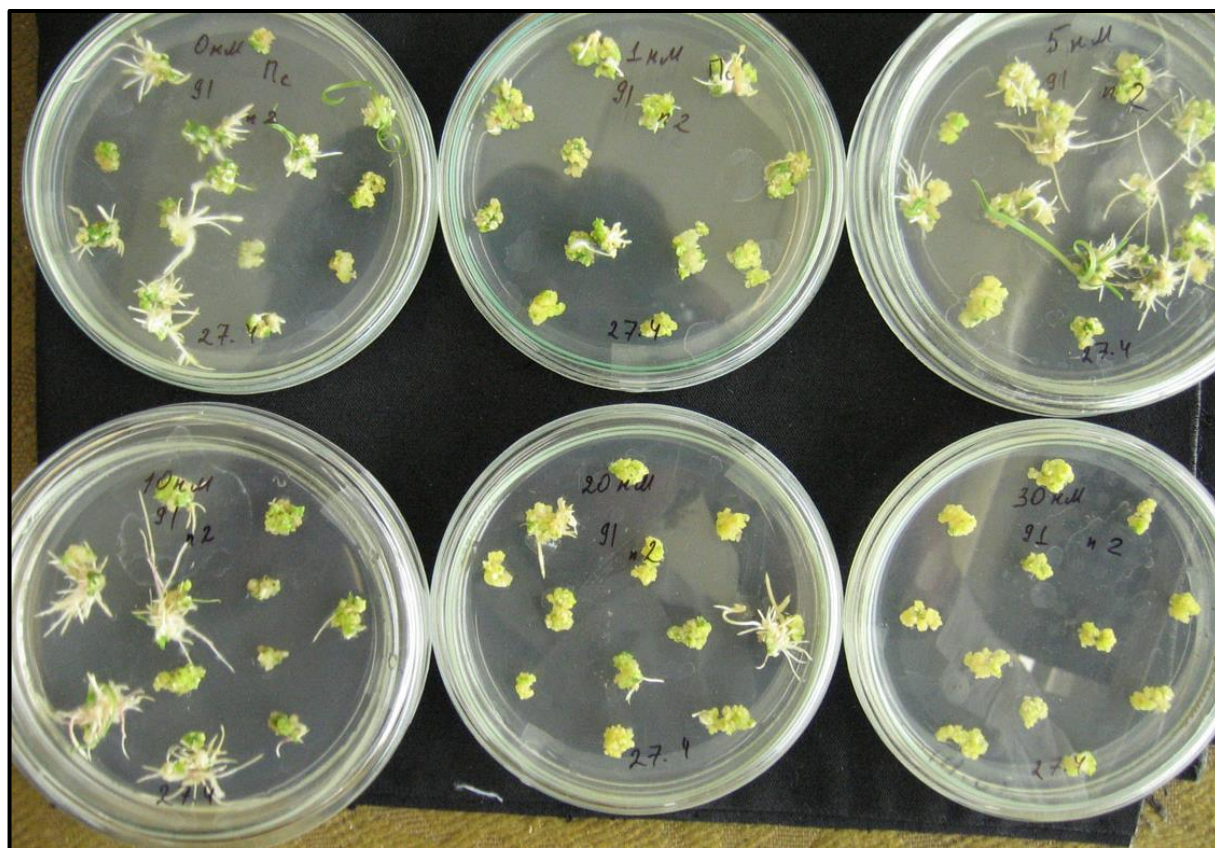


Рис. 4. Влияние различных концентраций SkQ1 на образование побегов и корней из каллусов кукурузы

Зародыши культивировали на этих средах либо постоянно в течение месяца, либо через неделю пересаживали их на среду без SkQ1.

У сорта кукурузы Лучистая в контроле формировался только неэмбриогенный каллус. На среде с нитратом серебра (стандартный индуктор морфогенеза), а также в вариантах с 5 и 10 нМ SkQ1 часть зародышей сформировала эмбриогенный каллус. Наилучшим оказался вариант с инкубированием зародышей на среде с 10 нМ SkQ1 в течение недели с последующей пересадкой на среду без него (табл. 2).

Таблица 2. Влияние SkQ1 на индукцию эмбриогенного каллуса кукурузы сорта Лучистая

Вариант среды	Число зародышей	Доля зародышей с эмбриогенным каллусом, %	Сохранение эмбриогенности во втором пассаже, %
Стандарт (П)	70	0	0
П+AgNO ₃	98	14,3	4,1
П+5 нМ SkQ	96	4,2	2,1
П+10 нМ SkQ	62	46,2	23,1

Полученный эмбриогенный каллус был пересажен на среду без добавления SkQ1. Регенерационная способность сохранилась только в варианте с индукцией каллуса на среде с 10 нМ SkQ1.

Опыт был повторен на зародышах кукурузы другого сорта – ЛГ-1, обычно не образующего эмбриогенного каллуса. Стимулирующее действие SkQ1 проявилось при низких концентрациях. Величина стимуляции была значительной, но фактическая доля эмбриогенного каллуса оставалась низкой (табл. 3).

Таблица 3. Влияние SkQ1 на индукцию эмбриогенного каллуса кукурузы сорта ЛГ-1

Вариант среды	Число зародышей	Доля зародышей с эмбриогенным каллусом, %	Сохранение эмбриогенности во втором пассаже, %
Стандарт (П)	80	2,5	0
П+AgNO ₃	78	8,3	3,2
П+5 нМ SkQ1	86	5,1	1,8
П+10 нМ SkQ1	80	10,0	4,5

Как видно из таблицы 3, максимальная величина доли зародышей с эмбриогенным каллусом сопоставима с стимуляцией образования эмбриогенного каллуса под действием нитрата серебра. При кратковременном воздействии SkQ на фоне нитрата серебра стимуляция не обнаружена.

Дуплий Н.Г., Усатов А.В., Азарин К.В., Азаров А.С.
 Влияние 10-(6'-пластохинонил) децилтриметилфосфония (SkQ1) на образование каллусов и
 регенерацию растений, и их устойчивость к гипоксии

Электронный научно-производственный журнал
 «АгроЭкоИнфо»

Пассируемый *in vitro* в течение 8 месяцев каллус кукурузы инкубировали на средах с разными концентрациями SkQ1. В конце месячного пассажа учитывали долю морфогенных каллусов и тканей с побегами и корнями. (табл. 4).

Таблица 4. Влияние SkQ1 на морфогенез в пассируемом каллусе кукурузы

Концентрация SkQ1, нМ	0	1	5	10	20	30	50
Доля каллусов с побегами, %	25,6	47,5	71,8	31,7	14,6	2,5	4,6
Среднее число побегов на каллус	1,1	1,6	2,0	1,6	1,0	0,5	0,5
Доля каллусов с корнями, %	51,3	45,0	47,5	58,5	32,8	20,0	34,1
Среднее число корней на каллус	2,4	4,4	5,1	4,7	3,1	4,4	2,5

Как видно из таблицы 4 под действием SkQ1 в концентрациях 1, 5 и 10 нМ отмечено увеличение доли каллусов с побегами, а также среднего числа побегов на каллус.

Из незрелых зародышей пшеницы сорта «Энита», выделенных на неоптимальной для образования эмбриогенного каллуса стадии, был получен низкоморфогенный каллус. Частота регенерации растений из такой ткани крайне мала. При пересадке низкоморфогенного каллуса пшеницы на среду с добавлением 10нМ SkQ1 доля каллусов с зачатками побегов существенно возросла (табл. 5).

Таблица 5. Влияние SkQ1 на формирование морфогенных каллусов пшеницы

Вариант среды	Кол-во каллусов	Морфогенные каллусы	Доля морфогенных каллусов, %
контроль	128	12	9,4
SkQ1 10 нМ	96	62	64,6

Как видно из таблицы 5 количество морфогенных каллусов опытных образцов возрастает более чем в 6 раз.

Пассируемый каллус пшеницы культивировали на средах с SkQ1. Состояние каллусов было проанализировано через месяц. (табл. 6).

Таблица 6. Влияние SkQ1 на морфогенез у пшеницы

Вариант среды	Кол-во каллусов	Морфогенные каллусы	Каллусы с побегами	Доля каллусов с побегами, %
контроль	70	35	10	14,3
1 нМ	70	50	30	42,9
10 нМ	90	70	35	38,9

Показано, что у контрольных образцов доля каллусов с побегами составляет 14,3 %, тогда как у образцов, культивируемых на средах с добавлением SkQ1, доля таких побегов составляет 42,9 % и 38,9 % соответственно. Последующее получение растений – регенерантов в контроле было затруднено. Однако, при постоянном выращивании на средах с 1 и 10 нМ SkQ1 наблюдалось появление нормальных растений-регенерантов.

Влияние SkQ1 на индукцию морфогенеза в каллусе исследовали на двух видах люцерны. После месяца культивирования в присутствии SkQ1 отмечена стимуляция морфогенеза у обоих видов при концентрации 5 нМ (табл. 7 и 8). Более высокая доза ингибировала как рост каллуса, так и морфогенез.

Таблица 7. Влияние SkQ1 на рост и образование морфогенного каллуса у люцерны вида *Medicago glutinosa* (сорт П-66)

Концентрация SkQ1, нМ	Число каллусов	Средняя масса каллуса,		Число каллусов с побегами	
		мг	%, к контролю	Штук	%
контроль	32	287 ± 19	100	16	50
0,5 нМ	32	231 ± 17	80	19	59,4
1 нМ	43	242 ± 17	84	15	34,9
5 нМ	30	300 ± 15	104	30	100
10 нМ	32	178 ± 10	86	6	18,8

Таблица 8. Влияние SkQ1 на рост и образование морфогенного каллуса у люцерны вида *Medicago falcata* (сорт Т-425)

Концентрация SkQ1, нМ	Число каллусов	Средняя масса каллуса,		Число каллусов с побегами	
		мг	%, к контролю	Штук	%
контроль	31	180 ± 16	100	10	32,3
0,5 нМ	32	153 ± 12	85	0	0
1 нМ	30	160 ± 15	89	2	6,7
5 нМ	30	190 ± 11	105	28	93,3
10 нМ	30	154 ± 15	86	0	0

Как видно из таблиц 7 и 8 при выращивании на среде с добавлением SkQ1 в концентрации 5 нМ число каллусов и доля каллусов с «зелеными очагами» у вида *Medicago glutinosa* и *Medicago falcata* превосходят контрольные показатели в 2 и 3 раза соответственно.

Учитывали увеличение массы каллусов двух видов люцерны за месяц. Индекс роста – отношение конечной сырой массы к начальной. Для двух сортов люцерны отмечена стимуляция роста (табл. 9).

Таблица 9. Индекс роста люцерны вида *Medicago falcata* (Т-425) и *Medicago glutinosa* (П-66) после 30-дневного культивирования

Вариант	<i>Medicago falcata</i> (Т-425)		<i>Medicago glutinosa</i> (П-66)	
	Индекс роста	%, к контролю	Индекс роста	%, к контролю
Контроль	4,43	100	1,85	100
0,5 нМ	6,65	150	4,15	224
1 нМ	6,5	147	4,21	228
5 нМ	6,62	149	4,52	244
10 нМ	4,27	96	1,14	62

Как видно из таблицы 9 оптимальная концентрация SkQ1 лежит в диапазоне 0.5-5 нМ.

Стимуляция роста также была отмечена на суспензионной культуре василистника малого и стефании гладкой (табл. 10). Клетки этих растений культивировали на средах с SkQ1 на протяжении 14 дней (1 пассаж), учитывали увеличение их массы, затем выращивали еще 14 дней на среде без SkQ1 и снова взвешивали.

Таблица 10. Влияние SkQ1 на интенсивность роста суспензионной культуры клеток василистника малого и стефании гладкой, % к контролю

SkQ1, нМ	<i>Thalictrum minus</i>		<i>Stephania glabra</i>	
	Масса клеток		Масса клеток	
	1 пассаж +SkQ1	2 пассаж без SkQ1	1 пассаж +SkQ1	2 пассаж без SkQ1
контроль	100	100	100	100
0,5	107	124	99	110
1,0	117	211	115	145
5,0	93	129	78	149
10,0	62	224	64	69

При изучении влияния SkQ1 от 0,5 до 10,0 нМ на суспензионных культурах василистника и стефании были выявлены стимулирующие рост концентрации. Для культуры клеток василистника это были 0,5 и 1,0 нМ, при которых масса клеток увеличивалась на 7-17%, для культуры клеток стефании – 1,0 нМ и увеличение массы клеток на 15%.

Во втором пассаже (без внесения в среду SkQ1) отмечена стимуляция роста от 24 до 124% при всех концентрациях SkQ1 в начальной культуре клеток василистника и стимуляция роста от 10 до 49% в культуре клеток стефании (при начальной концентрации 1,0 и 5,0 нМ SkQ1). Таким образом, стимулирующий эффект проявлялся наиболее сильно при исключении SkQ1 из среды при последующем субкультивировании.

Заключение

В результате исследования показано, что SkQ1 стимулирует регенерацию каллусов широкого круга растений. Так, побеги сахарного тростника при индукции 10 нМ SkQ1 формируются раньше, чем в контроле, быстрее развиваются, нормально укореняются и впоследствии дают полноценные жизнеспособные растения. У эксплантов табака отмечена вторичная дедифференцировка каллусных тканей с образованием корней, в то время как у контрольных эксплантов корнеобразования не наблюдалось. У кукурузы сорта Лучистая в контроле формировался только неэмбриогенный каллус, однако на среде с нитратом серебра, а также при добавлении 5 и 10 нМ SkQ1 часть зародышей формировала эмбриогенный каллус. Наилучшим оказался вариант с инкубированием зародышей на среде с 10 нМ SkQ1. Пассируемые *in vitro* каллусы кукурузы при инкубации на средах с концентрацией SkQ1 в 1 и 5 нМ сформировали большее число побегов, чем в контроле. При пересадке низкоморфогенного каллуса пшеницы на среду с добавлением 10нМ SkQ1 доля каллусов с зачатками побегов возросла более, чем в 6 раз. У двух видов люцерны после месяца культивирования в присутствии SkQ1 отмечена стимуляция морфогенеза у обоих видов при концентрации SkQ1 5 нМ. Для культуры клеток василистника и стефании выявлены стимулирующие рост и развитие концентрации SkQ1 (0,5 и 1,0 нМ соответственно и 1,0 и 5,0 нМ во втором пассаже), при которых масса клеток увеличивалась до 24 % у василистника малого и до 49 % у стефании гладкой. По результатам исследования влияния SkQ1 на развитие растений в условиях гипоксии выявлено увеличение индекса роста чувствительной и устойчивой линии сахарного тростника выращенных на среде, содержащей 10нМ SkQ1, в 4 и 3,3 раза соответственно по сравнению с каллусами, культивируемыми без добавления SkQ1.

Дуплий Н.Г., Усатов А.В., Азарин К.В., Азаров А.С.
 Влияние 10-(6'-пластохинонил) децилтриметилфосфония (SkQ1) на образование каллусов и
 регенерацию растений, и их устойчивость к гипоксии

.....
Электронный научно-производственный журнал
«АгроЭкоИнфо»
 =====

Таким образом, SkQ1 является перспективным веществом-антиоксидантом, которое можно использовать для создания препаратов, стимулирующих рост и развитие растений, а также повышающих их устойчивость к стрессовым факторам среды.

Работа выполнена в рамках государственного задания в сфере научной деятельности № FENW-2023-0008 Мониторинг, моделирование и управление экосистемными функциями и сервисами почв и растений в целях устойчивого развития природных, агро- и урболандшафтов юга России.

Список использованных источников:

1. Arora N.K. et al. Environmental sustainability: challenges and viable solutions // *Environmental Sustainability*. – 2018. – V. 1, №. 4. – P. 309-340.
2. Sachdev S. et al. Abiotic stress and reactive oxygen species: Generation, signaling, and defense mechanisms // *Antioxidants*. – 2021. – V. 10, №. 2. – P. 277.
3. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // *Annals of botany*. – 2003. – V. 91, №. 2. – P. 179-194.
4. Flieger J. et al. Antioxidants: Classification, natural sources, activity/capacity measurements, and usefulness for the synthesis of nanoparticles // *Materials*. – 2021. – V. 14, №. 15. – P. 4135.
5. Anisimov V.N. et al. Effects of the mitochondria-targeted antioxidant SkQ1 on lifespan of rodents // *Aging (Albany NY)*. – 2011. – V. 3, №. 11. – P. 1110.
6. Petrov A. et al. SkQ1 ophthalmic solution for dry eye treatment: results of a phase 2 safety and efficacy clinical study in the environment and during challenge in the controlled adverse environment model // *Advances in therapy*. – 2016. – V. 33, №. 1. – P. 96-115.
7. Яни Е.В. и др. Первый опыт использования препарата «Визомитин» в терапии «сухого глаза» // *Практическая медицина*. – 2012. – Т. 1, №. 4 (59). – С. 134-137.
8. Navaux M. Plastoquinone in and beyond photosynthesis // *Trends in plant science*. – 2020. – V. 25, №. 12. – P. 1252-1265.
9. Кравченко Д.В., Галушка П.А. Влияние ионов Скулачёва (SKQ1) на формирование микроклубней картофеля *in vitro* // *Биотика*. – 2014. – №. 1. – С. 7-10.
10. Долгих Ю.И. и др. Стимуляция морфогенеза в культуре тканей растений под действием антиоксиданта SkQ1 // *Физиология растений*. – 2013. – Т. 60, №. 5. – С. 747-747.
11. Дуплий Н.Г., Азаров А.С., Усатов А.В. Влияние SKQ3 (10-(6'-метилпластохинонил) децилтрифенилфосфония) на морфометрические параметры озимой пшеницы при имитации почвенной засухи // *Материалы научно-практической конференции с международным участием «Генетика — фундаментальная основа инноваций в медицине*

и селекции», Ростов-на-Дону — 2017. - С. 15-16.

12. Дуплий Н.Г., Азаров А.С., Усатов А.В. Влияние SKQ3 (10-(6'-метилпластохинонил) децилтрифенилфосфония) на устойчивость кукурузы к почвенной засухе // Материалы всероссийской научной конференции «Проблемы социально-экономической географии и природопользования», Ростов-на-Дону — 2017. - С. 169-171.

13. Дуплий Н.Г., Усатов А.В., Азаров А.С., Дворник А.А. Сравнительный анализ действия митохондриальных антиоксидантов (SkQ1 и SkQ3) на скорость роста зерновых культур в различных условиях увлажненности. // Материалы VIII научно-практической конференции с международным участием «Генетика – фундаментальная основа инноваций в медицине и селекции» г. Ростов-на-Дону. – 2019. – С. 162-163.

14. Дуплий Н.Г., Митюков В.Д. Влияние производных пластохинона на транскрипционную активность генов антиоксидантной системы растений ячменя в норме и при воздействии наночастиц оксида цинка // Материалы международной конференции “Биологическое разнообразие и биоресурсы степной зоны в условиях изменяющегося климата” г. Ростов-на-Дону – 2022. – С. 527-534.

15. Дуплий Н.Г., Усатов А.В. Влияние митохондриально-направленных антиоксидантов на основе пластохинона на устойчивость растений к загрязнению почвы тяжелыми металлами // Материалы международной молодежной научной школы «Мониторинг, охрана и восстановление почвенных экосистем в условиях антропогенной нагрузки» г. Ростов-на-Дону, 27–30 сентября 2022 г. – С. 366-369.

=====

Цитирование:

Дуплий Н.Г., Усатов А.В., Азарин К.В., Азаров А.С. Влияние 10-(6'-пластохинонил) децилтриметилфосфония (SkQ1) на образование каллусов и регенерацию растений, и их устойчивость к гипоксии [Электрон. ресурс] // АгроЭкоИнфо: Электронный научно-производственный журнал. – 2024. – № 2. – Режим доступа: http://agroecoinfo.ru/STATYI/2024/2/st_230.pdf DOI: <https://doi.org/10.51419/202142230>.