

УДК 577.13:581.19

ТРИТЕРПЕНОВЫЕ ГЛИКОЗИДЫ КАК РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ: ПОТЕНЦИАЛ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ (ОБЗОР)

© Э.С. Давидяни

Северо-Кавказский федеральный научный аграрный центр,
ул. Никонова, 49, Михайловск, Ставропольский край, 356241 (Россия),
e-mail: ei_davidyants@mail.ru

Возросший в последние годы интерес к изучению рострегулирующей активности тритерпеновых гликозидов (ТГ) во многом обусловлен необходимостью создания новых высокоэффективных экологически безопасных биостимуляторов роста растений, применение которых рассматривается как важная стратегия в управлении продуктивностью и стрессоустойчивостью сельскохозяйственных культур. В обзоре представлены имеющиеся в литературе сведения о фиторегулирующей активности ТГ с акцентом на их ростостимулирующие свойства. Рассмотрены физиологические эффекты ТГ в биотестах на фитогормональную активность. Показано ауксино-гиббереллино- и цитокининоподобное действие ТГ на рост и метаболизм (изменение активности ферментов: α -амилазы, пероксидазы, каталазы, полифенолоксидазы, ИУК-оксидазы, нитратредуктазы, содержания хлорофилла и белка), проявляемое в зависимости от структуры ТГ, концентрации и тестируемого растения. Обсуждены вопросы механизма ростстимулирующего действия и возможного участия ТГ и свободных тритерпенов в физиологических процессах в растениях. Проанализированы отношения структуры и фиторегулирующей активности ТГ. Рассмотрено действие экзогенных ТГ и тритерпеноидов на растения при абиотических стрессах, а также возможность использования некоторых ТГ, экстрактов сапониноносных растений (*Camellia sp.*, *Silphium perfoliatum*, *Medicago sativa*, *Glycine max*, *Vigna radiata*, *Glycyrrhiza glabra*, *Moringa oleifera*, *Solidago gigantea*, *Centella asiatica*, *Eclipta alba*, *Quillaja saponaria*, *Bacopa monnieri* и др.) и экстрактов растений, содержащих тритерпеноиды (*Abies sibirica*, *Betula sp.*) в растениеводстве в качестве регуляторов роста.

Ключевые слова: тритерпеновые гликозиды, тритерпеноиды, сапонины, регуляторы роста растений, ростстимулирующая активность, экстракты сапониноносных растений.

Введение

Тритерпеновые и стероидные гликозиды наряду со стероидными гликоалкалоидами образуют многочисленную и структурно разнообразную группу вторичных метаболитов растений, называемых сапонинами. Это название происходит от латинского слова «*sapo*», что означает мыло, и связано со способностью этих соединений образовывать в водном растворе стойкую пену [1]. Тритерпеновые гликозиды (ТГ), составляющие подавляющую часть растительных сапонинов, широко распространены во многих семействах высших растений, относящихся преимущественно к классу двудольных (Magnoliopsida) [2], встречаются в некоторых родах грибов [3], бактериях [4], водорослях, а также в морских беспозвоночных типах иглокожих (голотурий), губок и моллюсков [3, 5].

Химическая структура ТГ характеризуется наличием тритерпенового скелета, полученного из 30-углеродного предшественника оксидосквалена, и присоединенных к нему одного и более остатков моносахаридов. Сочетание в молекулах ТГ гидрофобного агликона (сапогенина) и гидрофильной углеводной части обуславливает амфипатическую природу этих соединений и придает им специфические пенообразующие и эмульгирующие свойства. Благодаря разнообразной биологической активности, медико-биологическим и физико-химическим свойствам ТГ нашли применение в медицине [1–3, 6, 7], во многих отраслях промышленности и в сельском хозяйстве (биопестициды, моллюскоциды, кормовые добавки) [7, 8].

Биологические функции ТГ недостаточно выяснены. Считается, что эти вторичные метаболиты играют важную экологическую роль, защищая растения от фитопатогенов, насекомых-вредителей и травоядных жи-

Давидяни Элеонора Сергеевна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела физиологии и биохимии растений, e-mail: ei_davidyants@mail.ru

вотных благодаря наличию антифунгальных, антимикробных, антигельминтных, моллюскоцидных, инсектицидных свойств [1–3, 9, 10], а также служат

аллелопатическими агентами в конкурентных взаимоотношениях между растениями [9]. ТГ найдены практически во всех органах растений, суммарное содержание этих соединений колеблется в широких пределах от 0.1 до 15.7% сухой массы. Состав ТГ варьирует в зависимости от генетического фона, органа, ткани, возраста, физиологического состояния растительного организма, условий окружающей среды [7, 11].

Одним из важных биологических свойств ТГ является их способность вызывать изменения в росте растений. Еще в 1924 г. А. Curini-Galletti обнаружил, что у обработанных 0.1% раствором сапонина в течение 2 ч семян *Cannabis sativa* L., *Helianthus annuus* L., *Ricinus communis* L. ускоряется прорастание [12]. J. Balansard и F. Pellissier в серии работ, проведенных в 40-х годах прошлого века, установили стимулирующее действие очень разбавленных растворов (10–1000 ppm) сапонинов из видов *Quillaja*, *Polygala*, *Saponaria* и *Sapindus* на рост и развитие растений. Было показано, что темпы роста изолированных зародышей пшеницы, погруженных в водные растворы сапонинов, были примерно в 2 раза выше, чем у контрольных эмбрионов, а нанесение растворов сапонинов на листья ускоряло развитие листовых побегов и корней у бегонии, индуцировало пролиферативные образования в побегах плюща, стимулировало образование хлорофилла у бересклета и плюща; у обработанных растворами сапонинов семян пшеницы и томата ускорялось прорастание и рост проростков; некоторые злаковые растения, полученные из семян, обработанных сапонинами, росли более активно, имели более крупные размеры, более развитую корневую систему и надземную часть, чем в контроле; в присутствии сапонинов у семян кукурузы ускорялось поглощение воды и прорастание. Вместе с тем было выявлено фитотоксическое действие повышенных концентраций сапонинов, которое позднее подтвердил Н. Von Euler, наблюдавший подавление развития корней *Lepidium sativum* L. и *Hordeum vulgare* L. на 60–90% при обработке 0.03%-ным раствором сапонинов из *Quillaja saponaria* Molina [13].

Таким образом, первые исследования рострегулирующей активности ТГ показали, что в низких концентрациях эти соединения действуют на рост растений как стимуляторы, а в высоких – как ингибиторы.

Долгое время внимание исследователей было сосредоточено, главным образом, на изучении ростингибирующих свойств ТГ как аллелопатически активных соединений, но в последние годы значительно возросло число работ, свидетельствующих о возможном участии ТГ в регуляции ростовых и метаболических процессов в растениях, а также демонстрирующих наличие у некоторых ТГ высокой ростстимулирующей активности, открывающей перспективу их практического использования в качестве регуляторов роста растений.

Цель настоящего обзора – обобщение и анализ сведений о фиторегулирующей активности ТГ с акцентом на их ростстимулирующие свойства и возможность использования ТГ и экстрактов сапониноносных растений как биостимуляторов роста при выращивании сельскохозяйственных культур.

Физиологические эффекты тритерпеновых гликозидов в биотестах на фитогормональную активность

Широко распространено мнение, что физиологическая активность большинства фиторегуляторов обусловлена их способностью оказывать влияние на какой-либо компонент гормональной системы растений [14, 15]. В этом контексте интересными представляются исследования рострегулирующей активности ТГ с использованием специфических биологических тестов, разработанных для эндогенных фитогормонов. С помощью ауксинового биотеста было установлено стимулирующее действие суммарного препарата ТГ его компонентов медиказидов А, С и G, гликозидов медикагеновой кислоты и хедерагенина, выделенных из корней люцерны посевной (*Medicago sativa* L.), на рост растяжением coleoptилей пшеницы (*Triticum aestivum* L.) [16]. Высокая ауксиноподобная активность выявлена у сильфиозидов В (III), С (IV) и Е (V) (рис. 1), бисдесмозидов олеаноловой кислоты, изолированных из надземной части сильфии пронзеннолистной (*Silphium perfoliatum* L.), в биотесте на индукцию корнеобразования у стеблевых черенков фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris* L.). У черенков, обработанных растворами сильфиозидов (10 и 100 мг/л) и индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) (10 мг/л), увеличивалось количество образовавшихся корней (в 1.4–2.1 раза), а также их длина по сравнению с контролем [17]. Аналогичный эффект низких концентраций сапонинов был зафиксирован после обработки черенков розмарина лекарственного (*Rosmarinus officinalis* L.) растворами сапонинов и ИУК и последующей оценки количества, длины и массы образовавшихся корней [18].

Установлено ауксиноподобное действие сильфиозидов на рост корней гороха посевного (*Pisum sativum* L.). Замачивание семян гороха в растворах сильфиозидов (1, 10 и 100 мг/л) и ИУК (1 мг/л) вызывало увеличение длины корней проростков соответственно на 23–44% и 87% по сравнению с контролем [19].

Было также показано, что обработка семян пшеницы растворами сальфиозида E (V) и продуктов его гидролиза (I и II) снижает в проростках активность ИУК-оксидазы (ИУКО) и полифенолоксидазы (ПФО) в корнях соответственно на 24–33 и 8–20%, в побегах – на 33–44 и 18–22% по сравнению с контролем [20]. Регулирующий эффект тритерпеновых и стероидных фурастаноловых гликозидов на активность ПФО отмечен и в другом исследовании [21]. Можно предполагать, что снижение под действием ТГ ауксиноксидазной активности приводит к повышению содержания ИУК и, следовательно, к усилению ИУК-зависимых ростовых процессов.

В биотесте на гиббереллиновую активность на стимуляцию роста hypocotилей салата посевного (*Lactuca sativa* L.) гликозиды I, II, III, VI (рис. 1) при концентрациях 0.01, 0.1 и 1 мг/л увеличивали прирост hypocotилей (на 7–10%) по сравнению с контролем, уступая по активности гиббереллину (Г_{A3}) (1 мг/л, 23% относительно контроля), при этом сальфиозиды C (IV) и E (V), бистриглюкозиды олеаноловой кислоты, активность не проявляли. Вместе с тем все исследованные соединения (I–VI) в тех же концентрациях стимулировали прирост корней салата на 9–17% по сравнению с контролем [17]. Гиббереллиноподобное действие сальфиозидов и продуктов их гидролиза проявилось в большей степени в биотесте на индукцию синтеза α-амилазы в прорастающих семенах пшеницы. После обработки семян растворами гликозидов I, II, III, VI (1, 5 и 10 мкМ) в 7-суточных проростках наблюдалось существенное повышение активности α-амилазы, причем активность монодесмозида 3-О-софорозида олеаноловой кислоты (II) превышала активность бисдесмозидов сальфиозидов B (III) и G (VI) (рис. 2).

Бистриглюкозид олеаноловой кислоты сальфиозид E (V) при всех изученных концентрациях стимулирующей активности не проявил, в то время как у сальфиозида C (IV), отличающегося от сальфиозида E наличием ацетильной группы в углеводной части молекулы, при концентрациях 0.5 и 1 мкМ отмечался достаточно высокий стимулирующий эффект [22].

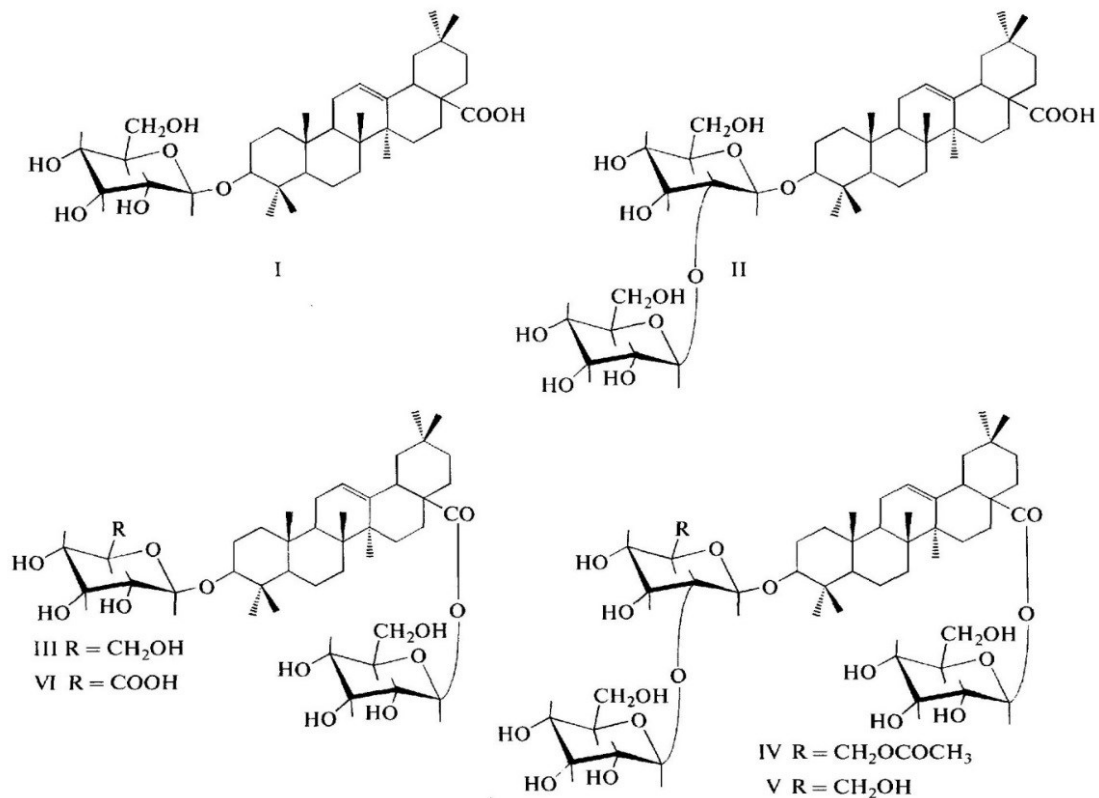


Рис. 1. Химические структуры основных ТГ и продуктов их гидролиза, выделенных из *Splhium perfoliatum*: I – 3-О-β-D-гликопиранозид олеаноловой кислоты, II – 3-О-софорозид олеаноловой кислоты, III – сальфиозид B, IV – сальфиозид C, V – сальфиозид E, VI – сальфиозид G [17]

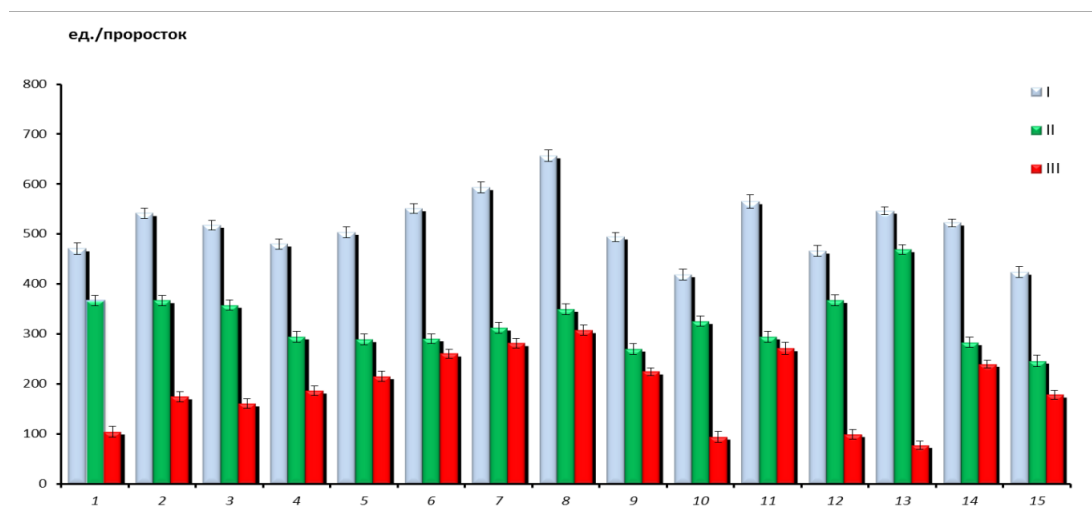


Рис. 2. Влияние обработки семян пшеницы различными концентрациями сальфиозидов и продуктов их гидролиза на активность α - и β -амилаз в проростках: 1 – дистиллированная вода (контроль); 2 – 2.9 мкМ ГА₃, 3 – 45 мкМ БАП, 4 – 1; 5 – 5; 6 – 10 мкМ 3-О- β -D-глиукопиранозид олеаноловой кислоты, 7 – 1; 8 – 5; 9 – 10 мкМ 3-О-софорозид олеаноловой кислоты, 10 – 1; 11 – 5; 12 – 10 мкМ сальфиозид В, 13 – 1; 14 – 5; 15 – 10 мкМ сальфиозид G. I – суммарная активность амилаз, II – активность β амилазы, III – активность α -амилазы [22]

Рассматриваемые соединения подобно экзогенному гиббереллину стимулировали активность ряда ферментов в прорастающих семенах пшеницы. Так, под влиянием обработки семян растворами гликозидов I–VI в концентрациях 0.5, 5 и 10 мкМ наблюдалось увеличение активности пероксидазы (ПО) в зерновках на 40–80% и ПФО – на 15–23% по сравнению с контролем, при этом эффекты триозидов были несколько выше, чем моно- и биозидов олеаноловой кислоты [20]. Кроме того, отмечалось повышение активности каталазы в прорастающих семенах двух сортов озимой пшеницы, подвергшихся предварительной обработке растворами препарата очищенной суммы сальфиозидов (0.0005 и 0.001%). Этот эффект на 7-е сутки эксперимента составил по отношению к контролю 35–55% в зависимости от сорта. При применении указанных концентраций препарата интенсивность набухания семян через 48 ч их намачивания возросла на 3.1–5.2% по сравнению с контролем, что свидетельствует о более раннем достижении пороговых уровней, необходимых для активизации метаболических процессов. В конечном итоге у обработанных семян повышалась всхожесть и энергия прорастания. По степени воздействия на процессы прорастания семян и активность в них каталазы препарат суммы ТГ был близок к экзогенному ГА₃ [23].

В тесте биологической активности цитокининов на стимуляцию прорастания семян салата посевного (*Lactuca sativa*) при повышенной температуре сальфиозиды и продукты их гидролиза в зависимости от структуры проявили дифференцированную активность. Низкие концентрации (0.01, 0.1 и 1 мг/л) соединений I, II, III вызывали увеличение количества проросших семян на 15–29% по сравнению с контролем, что несколько ниже эффекта цитокинина 6-бензиламинопурина (БАП) (1 г/л, 35% по отношению к контролю). При этом монодесмозид 3-О-софорозид олеаноловой кислоты (II) был более активен, чем бисдесмозид сальфиозид В (III), а сальфиозиды G (VI) и E (V) при всех изученных концентрациях проявили ингибирующее действие. У сальфиозида С (IV), ацетильного производного сальфиозида E (V), при концентрациях 0.01 и 0.1 мг/л отмечалась тенденция к стимуляции прорастания семян. Цитокининоподобная активность сальфиозидов была установлена также в биотесте на сохранение хлорофилла в изолированных отрезках листьев ячменя посевного (*Hordeum sativum* L.). В помещенных на растворы сальфиозидов В (III), С (IV) и E (V) (0.1, 1, 10 мг/л) отрезках листьев в темноте наблюдалась задержка разрушения пигментов, суммарное содержание хлорофиллов *a* и *b* в них через 6 суток наблюдений было на 10–30% выше, чем в контроле. Эффект сальфиозида В (III) (1 мг/л) соответствовал уровню активности БАП в аналогичной концентрации (30% по отношению к контролю). Что касается сальфиозида G (VI), то, как и в биотесте на прорастание семян салата, этот гликозид оказал угнетающее действие, способствуя распаду хлорофилла и пожелтению листьев [17]. Результаты этих исследований в целом согласуются с более ранними сообщениями о стимулирующей активности низких концентраций ТГ,

выделенных из видов *Quillaja* и *Polygala*, на образование хлорофилла у некоторых видов *Protococcea*, *Hedera helix* L., *Euonymus japonicus* Thunb. [24], об аналогичном действии азиатикозидов из *Centella asiatica* (L.) Urban. на содержание хлорофилла у видов редьки, гороха, люпина и ленума [25].

Одним из характерных проявлений биологической активности цитокининов является стимуляция роста каллусной ткани в изолированной стерильной культуре. Показано, что введение в стерильную питательную среду Na-солей каулозида С (1–10 мг/л) и каулозида D (0.01, 1, 10 мг/л), гликозидов хедерагенина из *Caulophyllum robustum* Maxim., стимулировало рост каллусной ткани женьшеня [26]. Известно также, что обработка семян пшеницы раствором очищенной суммы сильфиозидов (0.001%) повышала суммарную активность нитратредуктазы (НР) в корнях и листьях 7-суточных проростков на 22%, а на фоне субстратной активации фермента нитратом калия – на 41% по сравнению с контролем [27]. Этот эффект сильфиозидов можно рассматривать как проявление цитокининоподобного действия на метаболическом уровне, поскольку гормональная регуляция активности НР, первого и ключевого фермента азотного метаболизма, осуществляется цитокининами [28]. Об активации азотного метаболизма свидетельствует также повышение в проростках содержания суммарного белка на 8–16% по отношению к контролю после обработки семян растворами индивидуальных гликозидов (0.0005, 0.001%) [22] и суммы сильфиозидов [29]. При этом эффект триозидов был более выражен, чем эффект моно- и биозидов олеаноловой кислоты, и соответствовал уровню активности экзогенного БАП (рис. 3). Повышение содержания суммарного белка в проростках положительно коррелировало с увеличением длины корней и побегов, их сырой и сухой массой.

Из приведенных данных видно, что ТГ в зависимости от структуры могут оказывать фитостимулирующее действие при тех же концентрациях, что и фитогормоны, проявляя в специфических биотестах эффекты, характерные для ауксинов, гиббереллинов и цитокининов. Структура гликозидов оказывает влияние, главным образом, на проявление их гиббереллино- и цитокининоподобной активности. Следует отметить, что с помощью биотестов фитогормоноподобная активность была установлена и у стероидных гликозидов [30], кроме того, показано увеличение содержания ИУК, цитокининов и абсцизовой кислоты в растениях ячменя (*Hordeum sativum*) после их обработки стероидными гликозидами (капсикозидом, 50 мг/л и капсикозином, 25 мг/л) [31].

О механизмах фиторегулирующего действия тритерпеновых гликозидов и возможной роли тритерпеновых гликозидов и свободных тритерпенов в физиологических процессах в растениях

В литературе имеются сообщения, которые предполагают участие эндогенных ТГ в процессах роста и развития растений. В связи с этим особого внимания заслуживает цикл работ, посвященный изучению рострегулирующих свойств и механизма действия хромосапонаина I (CSI), гликозида необычного строения, содержащего γ -пирольную группу, выделенного из гороха (*Pisum sativum*) и других бобовых культур (рис. 4). Исследованиями, проведенными S.A. Tsurumi и Tsujino, установлена индуцируемая CSI стимуляция роста корней салата посевого (*Lactuca sativa*), проявляемая в существенном увеличении их длины (190% от контроля), сырой и сухой массы, ускоренном удлинении клеток коркового слоя корней [32]. Аналогичное действие CSI было выявлено и на клетки коры корней других растений [33]. Показано также, что обработка проростков салата 3 мМ CSI вызывала уменьшение диаметра корней, толщины клеточных стенок и увеличивала их продольную растяжимость, не влияя на осмотический потенциал клеточного сока. При этом эффективные концентрации CSI близки к его эндогенным концентрациям в меристемах апекса и кончика корня проростков гороха, а именно 2–3 мМ [34]. Результаты экспериментов с обработкой проростков салата CSI ингибитором синтеза этилена (2-аминоэтоксивинилглицином, AVG) и ингибитором действия этилена (2,5-норборнадиеном, NBD) показали, что CSI снижает чувствительность корней к этилену и его максимальные эффекты [35]. Дальнейшими исследованиями A. Rahman с соавторами выявлено, что вызванная CSI (300 мкМ) стимуляция роста корней, удлинения и деления эпидермальных корневых клеток проростков двух экотипов арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) связана с участием CSI в передаче сигналов этилена и гиббереллина [36]. Кроме того, на мутантах арабидопсиса была установлена способность CSI (60 мкМ) регулировать геотропный ответ корней путем модулирования притока эндогенного ауксина в клетки корня за счет специфического взаимодействия с AUX1, белком-переносчиком ауксина [37]. Высказано предположение, что ауксин является положительным регулятором опосредованного этиленом ингибирования удлинения клеток корня, и что CSI регулирует реакцию этилена в корнях, модулируя концентрацию

ауксина в клетках [38]. Внутриклеточный уровень ауксина также играет важную роль в регуляции опосредованных этиленом ответов при росте корней и образовании корневых волосков. Наблюдаемое влияние CSI на ответные взаимодействия ауксина и этилена во время развития корневых волосков еще раз подтвердило, что CSI является уникальным модулятором AUX1 [39].

Таким образом, было показано, что CSI может быть важным фактором регулирования содержания ауксина и сигнализации этилена в корне [38]. Возможное участие CSI в физиологических процессах в растениях может быть обусловлено также его антиоксидантными свойствами, выражающимися в ингибировании окисления фосфатидилхолина липосомальных мембран сои, вызванного 2,2-азобис(2-амидинопропан) дигидрохлоридом [40].

Примечательно, что из этиолированных проростков гороха был ранее выделен соясапонин I, для которого была установлена фитохромингибирующая активность. В структурном отношении соясапонин I близок к CSI, являясь продуктом его деградации, лишенным γ -пирольной группы (рис. 4) [41].

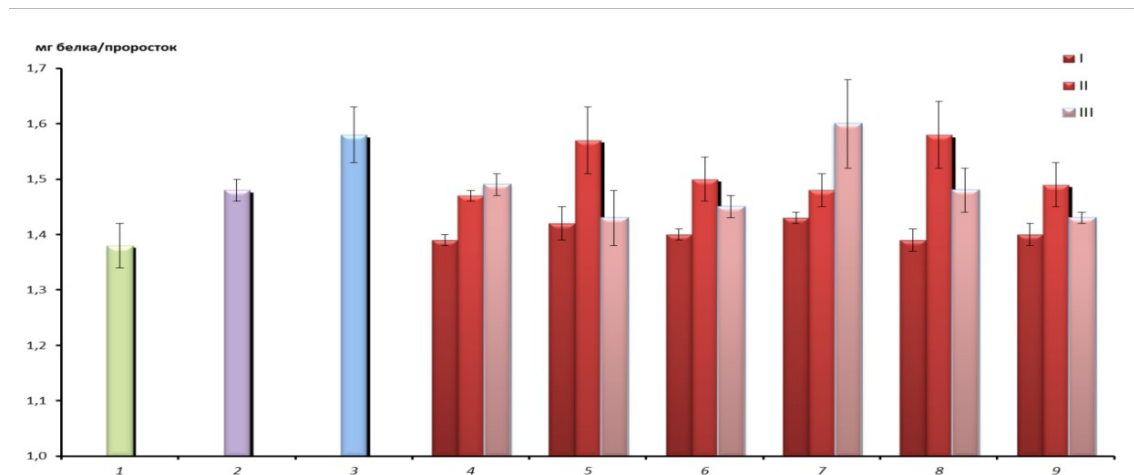


Рис. 3. Влияние обработки семян пшеницы различными концентрациями сильфиозидов и продуктов их гидролиза (I – 1, II – 5, III – 10 мкМ) на содержание суммарного белка в проростках: 1 – дистиллированная вода (контроль), 2 – ГА₃ (2,9 мкМ), 3 – БАП (45 мкМ), 4 – 3-О-β-D-глюкопиранозид олеаноловой кислоты, 5 – 3-О-софорозид олеаноловой кислоты, 6 – сильфиозид В, 7 – сильфиозид С, 8 – сильфиозид Е, 9 – сильфиозид G [22]

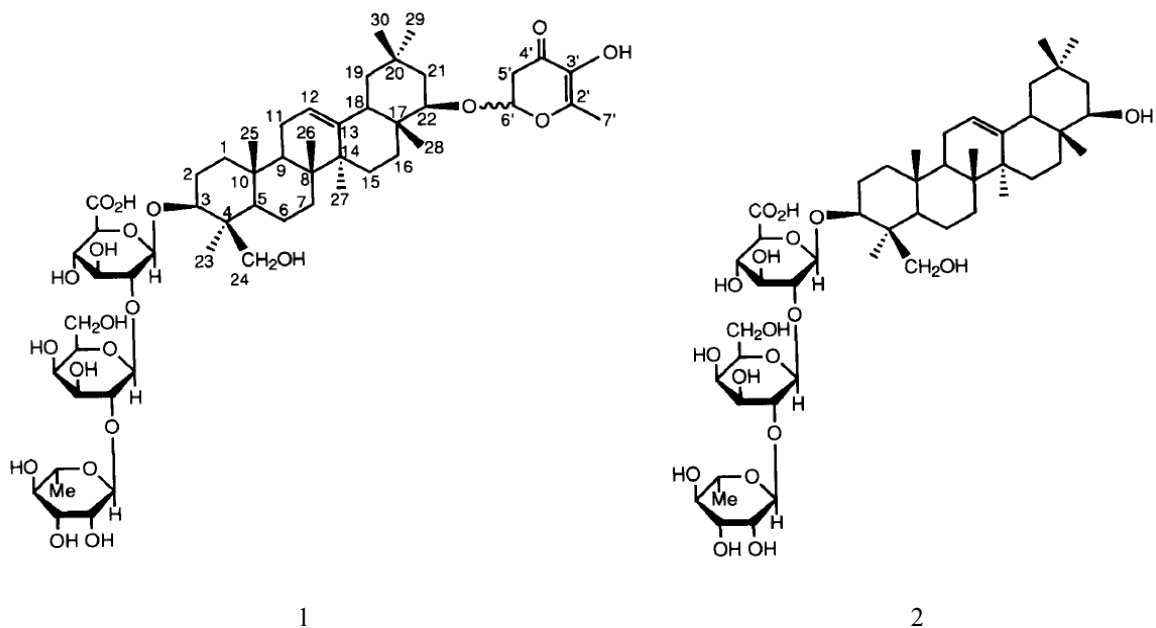


Рис. 4. Химическая структура хромосапонина I (1) и соясапонина I (2) [41]

Сосясапонин I был выделен из многих видов бобовых и показал фитостимулирующую активность в отношении ряда тестируемых растений. Так, выделенный из люцерны посевной (*Medicago sativa*) сосясапонин I проявил стимулирующее действие на рост проростков пшеницы [42], а неочищенная сумма сапонинов из *Vigna radiata* L., доминантным компонентом которой был сосясапонин I, при концентрациях 0.0015–0.009% стимулировала рост проростков вигны на 10–20% и проростков салата посевного (*Lactuca sativa*) – на 10–30% по отношению к контролю [43]. Установлен стимулирующий эффект (40–80%) сосясапогенола B, являющимся агликоном сосясапонина I и многих других сапонинов, а также сосясапогенола G и ряда производных лупана, выделенных в свободном виде из донного клевера (*Melilotus messanensis* (L.) All.) на прорастание семян ячменя обыкновенного (*Hordeum vulgare*) [44]. Сосясапогенол B, изолированный из эксудата корней вики посевной (*Vicia sativa* L.) при концентрациях 10^{-3} – 10^{-4} М стимулировал прорастание семян заразихи (*Orobanche minor* Smith), но не оказывал влияние на всхожесть других видов *Orobanche*. Предполагается, что действие этого соединения, выделяемого растениями-хозяевами в составе корневых эксудатов, может быть направлено на индукцию суицидального прорастания семян корневых паразитических растений [45].

Изучена физиологическая активность выделенного из этиолированных побегов гороха посевного (*Pisum. sativum*) гликозида сосясапогенола B, близкого по структуре к сосясапонину I, но отличающегося от последнего наличием остатка D-глюкозы в положении C-22 агликонового фрагмента. Соединение оказалось мощным ингибитором дигуанилатциклазы, ключевого регуляторного фермента синтеза целлюлозы у бактерии *Acetobacter xylinum* [4]. При использовании суспензии клеток табака было показано, что гликозид тормозит синтез 1,4-глюкана, специфически ингибируя растительную дигуанилатциклазу в аппарате синтеза целлюлозы. Обнаружение аналогичных веществ в *A. xylinum* и других растениях позволило предположить, что эти гликозиды могут принимать участие в регуляции синтеза целлюлозы в бактериях и высших растениях [46].

Хотя физиологические функции ТГ неясны, но полученные данные о механизме действия хромосапонина I указывают на то, что физиологические эффекты ТГ могут реализовываться путем модулирования действия фитогормонов за счет влияния на их транспорт, внутриклеточное содержание и (или) на передачу гормональных сигналов. Действие ТГ на активность ферментов также, по-видимому, опосредовано фитогормонами. В реализации фиторегулирующего действия ТГ важное значение может иметь их способность увеличивать проницаемость клеточных мембран. В низких концентрациях ТГ, взаимодействуя с мембранными компонентами клетки, образуют дополнительные ион-селективные каналы, проницаемые в основном для K^+ , Na^+ и Cl^- , которые могут служить сигналом к запуску и стимуляции клеточных процессов. При действии высоких концентраций ТГ происходит образование неселективных водонаполненных пор, нарушающих барьерные свойства плазматических мембран для неэлектролитов, приводящих к ингибированию внутриклеточных процессов и коллоидно-осмотическому лизису клеток [47].

Что касается свободных тритерпенов, то с помощью молекулярно-генетических методов получены убедительные доказательства влияния таких специализированных тритерпенов, как талианол и марнерал, на рост и развитие корней *Arabidopsis thaliana* [9]. Y. Bai с соавторами установили, что активность двух кластерных генов талианола талианолсинтазы (THAS) и талианолацилтрансферазы (THAA2) модулирует развитие корня арабидопсиса и талианоловой путь не только контролируется фитогормональными сигналами, но и метаболиты талианолового пути могут изменять действие самих фитогормонов, тем самым влияя на развитие корней и взаимодействие с окружающей средой [48]. Недавно было замечено, что метаболизм талианола также играет важную роль в сборке и становлении микробиома арабидопсиса, было также показано, что очищенные тритерпены непосредственно модулируют корневые бактерии, оказывая стимулирующее или ингибирующее действие на рост в зависимости от тестируемых соединений и корневых микробов. В соответствии с этим было высказано предположение, что тритерпены также служат корневым экссудатом для формирования *Rizobium* [49]. В качестве мембранных компонентов гидрофобные тритерпены выполняют структурную и регуляторную функцию, то есть могут влиять на проницаемость мембран и таким образом оказывать влияние как на транспорт гормонов и их накопление в корне, так и на экссудацию метаболитов, тем самым косвенно модулируя ризобиум. Работы, посвященные изучению влияния тритерпенов β -амирина, лупеола, а также ТГ в процессах формирования и развития клубеньков у бобовых культур, роли β -амирина в определении паттерна эпидермальных клеток корня у растений овса (*Avena strigosa* Schreb.), а также структурной функции тритерпеноидов как компонентов кутикулы и кутикулярного воска, создающих барьер для водонепроницаемости и испарения воды, рассмотрены в обзорах T. Moses с соавторами и A. Faizal, D. Geelen [9, 10].

Отношения структуры и рострегулирующей активности тритерпеновых гликозидов

Изучение структурно-функциональных свойств ТГ, выяснение закономерностей взаимосвязи «структура-активность» создают необходимую основу для целенаправленного поиска веществ с высокой биологической активностью, выявления их функций в растениях и возможности практического использования. К настоящему времени фитостимулирующая активность ТГ изучена у небольшого числа соединений и более значительное число работ посвящено исследованию аллелопатических свойств ТГ, связанных с проявлением в диапазоне повышенных концентраций ингибирующего действия на рост растений. Имеющиеся в литературе данные о фиторегулирующей активности ТГ показывают, что она зависит как от структуры агликона, так и строения углеводной части их молекул.

Как отмечают А. Tava и Р. Avato, среди сапонинов люцерны (*Medicago sativa*) гликозиды соясапогена В и хедерагенина в повышенных концентрациях были, как правило, менее активными ингибиторами роста, чем гликозиды медакагеновой кислоты [50], причем ингибирующее действие медакагеновой кислоты на рост корня тестируемых проростков кресс-салата, амаранта, культуры клеток томата было выше, чем ее гликозидов [51].

Более низкий ингибирующий эффект 3-О-гликозида гипсогеновой кислоты (50–1000 ppm) на рост корней проростков кресс-салата (*Lepidium sativum*) и гвоздики садовой (*Dianthus caryophyllus* var *remontant* Hort.) по сравнению с действием тех же концентраций 3-О-гликозида медакагеновой кислоты обусловлен, по-видимому, отсутствием -ОН группы при С-2 атоме молекулы гипсогеновой кислоты [52]. Различия в рострегулирующей активности бисдесмозидов байогенина и полигальной кислоты, имеющих идентичное строение углеводных цепей, из *Microsechium helleri* (Peug.) Cogn. и *Sicyos bulbosus* Rodr.-Arev. также можно объяснить отличием в строении их агликонов. Молекула байогенина содержит на одну -ОН группу меньше, чем молекула полигальной кислоты. В связи с чем ингибирующий эффект его гликозидов на рост корней проростков плевела многолетнего (*Lolium perene* L.) и томата обыкновенного (*Lycopersicon esculentum* Mill.) проявлялся в меньшей степени, а стимулирующий эффект на рост листьев плевела – в большей, чем у гликозидов полигальной кислоты [53].

В результате изучения действия монодесмозидов (гликозида 1 и соясапонина I) из *Trifolium argutum* Sol., имеющих одинаковое строение углеводных составляющих, но разные агликоны соответственно мелилотигенин и соясапоген В, на рост корней проростков салата (*Lactuca sativa*) и томата (*L. esculentum*) выявлена более высокая ростингибирующая активность у гликозида 1, имеющего карбоксильную группу при С-29 атоме и карбонильную группу при С-22 атоме агликонового фрагмента, по сравнению с соясапопином I (рис. 5) [54].

Не обнаружено ингибирующей активности бетулина на рост корня проростков огурца посевного (*Cucumis sativus* L.) в отличие от бетулиновой кислоты (10 мкг/мл, 8% к контролю) [55], а ингибирующее действие бетулина (0,1, 0,025, 0,005, 0,0025%) на рост корня проростков люцерны носило менее выраженный характер по сравнению с бетулиновой кислотой, что указывает на важность наличия -COOH группы в положении С-28 для ростингибирующих эффектов тритерпеноидов ряда лупана (рис. 6) [56].

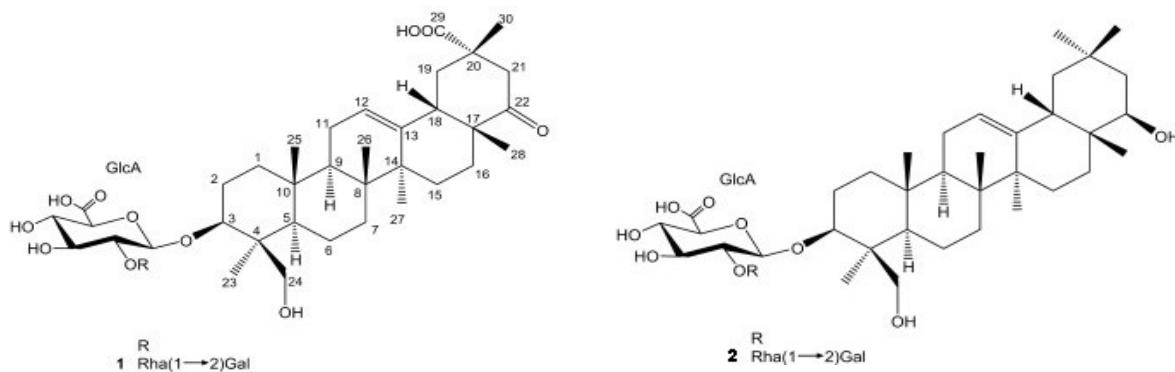
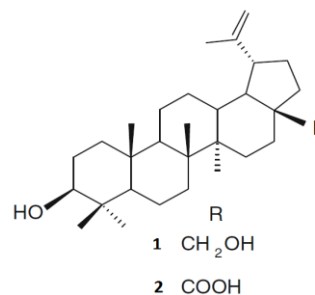


Рис. 5. Химические структуры тритерпеновых сапонинов, выделенных из *Trifolium argutum* Sol.: 1 – гликозид 1, 2 – соясапонин I [54]

Рис. 6. Химические структуры тритерпеноидов ряда лупана: 1 – бетулин, 2 – бетулиновая кислота [55, 56]



Если ингибирующий эффект бетулафолиентетраола (даммаран-24-ен-3 α ,12 β ,17 β ,20(S)-тетраол), выделенного из *Betula pendula* Roth., при концентрации 100 мкг/мл (замачивание семян) на рост корней огурца посевного (*Cucumis sativus*) составил 17% от контроля, то у бетулафолиентриола, отличающегося от бетулафолиентетраола отсутствием в молекуле гидроксигруппы при C-17 атоме, был заметно ниже (6% от контроля). Для 3 β -эпимера бетулафолиентриола 20(S)-протопанаксадиола (даммаран-24-ен-3 β ,12 β ,20(S)-триол), нативного агликона гликозидов женьшеня (*Panax ginseng* C.A. Mey.), при аналогичной концентрации показано ингибирующее действие (11% от контроля), а при концентрации 0.1 мкг/мл – стимулирующее (13% к контролю) [57, 58].

Таким образом, рассмотренные исследования показывают, что фитотоксичность ТГ, их ингибирующее действие на рост растений при повышенных концентрациях возрастает с увеличением количества полярных кислородсодержащих функциональных групп в агликоне, напротив, при уменьшении числа этих групп происходит усиление стимулирующей активности гликозидов.

Углеводная часть молекул ТГ оказывает значительное влияние на характер их рострегулирующей активности. В ряде работ отмечается более высокий уровень рострегулирующей активности гликозидов по сравнению с соответствующими им агликонами. Так, Y. Maгаe и S. Ohara установили, что полученные полусинтезом гликозиды бетулина, содержащие от 1 до 4 остатков D-глюкозы, связанных с C-3 атомом агликона, проявили больший стимулирующий эффект на плодоношение *Pleurotus ostreatus*, индуцируя более раннее образование плодовых тел, чем бетулин, бетулиновая и олеаноловая кислоты. При этом наблюдалось усиление стимулирующего эффекта гликозидов с увеличением в их молекулах числа углеводных фрагментов до четырех [59]. Аналогичная зависимость от количественного состава углеводной части гликозидов бетулина наблюдалась и при проявлении их ростингибирующего действия в более высоких концентрациях (0.0018, 0.009, 0.018%) на рост корней проростков люцерны (*Medicago sativa*), которое также превосходило действие бетулина [56]. По данным С.И. Стеховой с соавторами и М.М. Анисимова с соавторами, стимулирующий эффект 3-О-глюкозида бетулиновой кислоты (1 и 10 мкг/мл) на рост корней проростков огурца посевного (*C. sativus*) (6.9–8.0% к контролю) превышал стимулирующий эффект бетулиновой кислоты (100 мкг/мл, 5% к контролю) [55, 60]. Показано также, что метилолеанолат-3-О- β -D-глюкопиранозид из *Hydrocotyle umbellata* L. проявил более высокую активность (1000 ppm, 70%) в ингибировании роста корней *Mimosa pigra* L. по сравнению с олеаноловой кислотой (1000 ppm, 52%) [61].

Установлены различия в проявлении ростстимулирующей активности ТГ с одной и двумя углеводными составляющими. Более выраженный ростстимулирующий эффект обнаружен у монодесмозида по сравнению с соответствующим ему бисдесмозидом. 3-О-софорозид олеаноловой кислоты при одних и тех же концентрациях (1 мг/л, 5 мкМ) более эффективно стимулировал прорастание семян салата (*Lactuca sativa*), рост проростков пшеницы (*Triticum aestivum*), накопление в них белка и активность α -амилазы, чем 3,28-ди-О- β -D-глюкопиранозид олеаноловой кислоты (сульфиозид В) [17, 22]. Кроме того, показано, что монодесмозидные гликозиды (глицирризин, сайкосапонины *a*, *b* и *b*₁) ускоряли плодоношение у *P. ostreatus*, в то время как бисдесмозиды (из *Lonicera japonica* Turп.) стимулирующую активность в изученных концентрациях не проявили [59]. Результаты этих исследований согласуются с известными представлениями о более высокой активности монодесмозидов по сравнению с бисдесмозидами [42, 62].

При изучении рострегулирующей активности ТГ как аллелохимических соединений в диапазоне высоких концентраций у некоторых бисдесмозидных гликозидов выявлена ростстимулирующая активность. Если 3-О- β -D-глюкопиранозид гипсогеновой кислоты (10–10000 ppm) проявил на рост кресс-салата (*Lepidium sativum*) и гвоздики (*Dianthus caryophyllus*) ингибирующий эффект, то 3,28-ди-О- β -D-глюкопиранозид гипсогеновой кислоты (100 и 250 ppm) – стимулирующий (5-8% и 11% к контролю соответственно) [52].

Гликозиды хедерагенина каулозиды А и С, выделенные из *Caulophyllum robustum*, имеющие одну углеводную цепь, в концентрации 10 мкг/мл стимулировали удлинение корня проростков огурца (*Cucumis sativus*) соответственно на 4.6 и 8.0% относительно контроля. Каулозиды D и G, имеющие две углеводные цепи, проявляли стимулирующий эффект при более высоких концентрациях (250 мкг/мл), который составил соответственно 9.1 и 10.4% по отношению к контролю. Монодесмозиды каулозиды С и А при концентрациях 100 и 500 мкг/мл оказывали на рост корня огурца ингибирующее действие, в то время как бисдесмозиды каулозиды D и G при этих концентрациях ингибирующую активность не проявляли [63]. Различия в проявлении ростингибирующей активности показаны для α -хедерина и хедерасапонина С, гликозидов хедерагенина, выделенных из листьев *Hedera taurica* Carr. и *H. canariensis* Wild. Ингибирующий эффект монодесмозид α -хедерина при концентрации 10^{-4} М на всхожесть и развитие проростков овса посевного (*Avena sativa* L.) проявлялся в большей степени, чем у бисдесмозид хедерасапонина С [64].

P. Ohana с соавторами установили, что структурной особенностью, обуславливающей специфическую ингибирующую активность бисдесмозид соясапогенола В в отношении растительной дигуанилатциклазы, участвующей в синтезе целлюлозы, является наличие остатка α -D-глюкозы в положении С-22 агликона [4].

На рострегулирующую активность ТГ оказывает влияние также место прикрепления углеводных составляющих к агликону. Если гинзенозид Rh₂ (3-O- β -D-глюкопиранозид 20-(S)-протопанаксадиола) (50 и 100 мкМ) показал сильное ингибирующее действие на прорастание пыльцевых зерен *Nicotinia tabacum* L., то гинзенозид Rh₁ (6-O- α -D-глюкопиранозид 20(S)-протопанаксатриола) при указанных концентрациях существенной ингибирующей активности не проявил (рис. 7) [65].

В некоторых работах показано, что различия в качественном составе углеводной части гликозидов могут оказывать существенное влияние на их активность. W. Oleszek наблюдал более высокий ростингибирующий эффект при повышенных концентрациях гликозидов медакагеновой кислоты, имеющих остаток D-глюкозы в положении С-3, по сравнению с эффектом гликозидов медакагеновой кислоты, замещенных в положении С-3 остатком D-глюкуроновой кислоты [42]. Выявлена также большая ростстимулирующая активность сильфиозида В, бисдиглюкозида олеаноловой кислоты, по сравнению с активностью сильфиозида G, отличающимся от сильфиозидиза В наличием остатка D-глюкуроновой кислоты в положении С-3 (рис. 1) [17, 22]. Имеются также различия в активности бесилвозида V, гликозида байогенина с двумя глюкозидными фрагментами в положении С-28 и свободной гидроксильной группой в положении С-3 и бесилвозида III, в молекуле которого в отличие от бесилвозида V терминальный остаток D-глюкозы заменен на остаток D-ксилозы. Бесилвозид V при концентрации 1 мМ более активно ингибировал рост корня *Aegilops geniculata* Roth., чем бесилвазид III, а при концентрации 1 мкМ и 1 нМ оказал стимулирующее действие на рост листьев, в то время как бесилвозид III стимулирующего эффекта на рост листьев не проявлял [66].

Наличие остатков органических кислот в молекулах ТГ оказывает влияние на их рострегулирующие свойства. Если гинзенозид Rb₁ (50, 100 и 200 мкМ) в значительной степени стимулировал прорастание пыльцевых зерен табака, то малонил-гинзенозид Rb₁ в аналогичных концентрациях проявил более слабую стимулирующую активность (рис. 8) [65]. В то же время сильфиозид С, ацетилированный по углеводной части молекулы, в отличие от своего неацетилированного аналога – сильфиозида Е, в диапазоне низких концентрациях оказал стимулирующее действие прорастание семян салата и активность α -амилазы в прорастающих семенах пшеницы [17, 22].

Ацетилированный по углеводной части бисдесмозид хедерагенина из *Sapindus mukorossi* Gaertn. В концентрации 250 ppm усиливал рост проростков кукурузы (*Zea mays* L.), но оказывал ингибирующее действие на рост проростков риса (*Oryza sativa* L.) [67]. Разнообразной активностью обладал эсцин из *Aesculus hippocastanum* L., монодесмозид, ацилированный по агликоновой части молекулы двумя остатками органических кислот (рис. 9). При повышенных концентрациях эсцин снижал всхожесть семян и замедлял темпы роста некоторых сорных и культурных растений, повышал активность эстераз и резко уменьшал образование хлорофилла при озеленении этиолированной ткани [68], при низких концентрациях – стимулировал прорастание семян [69].

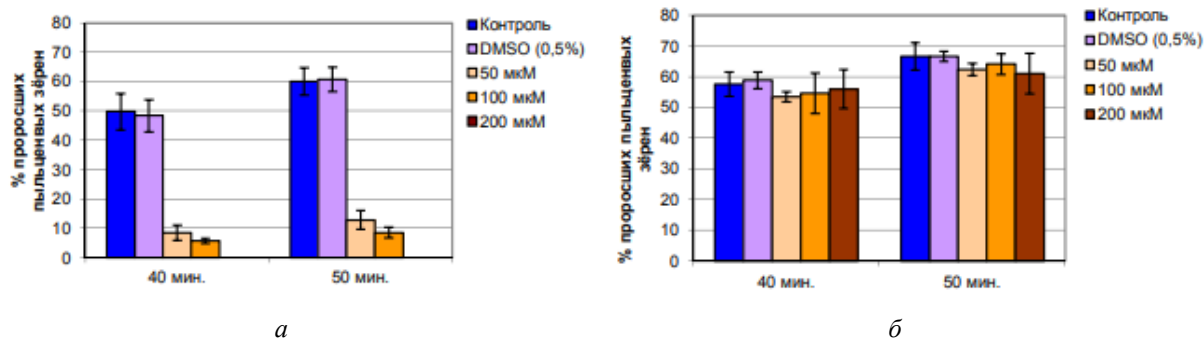
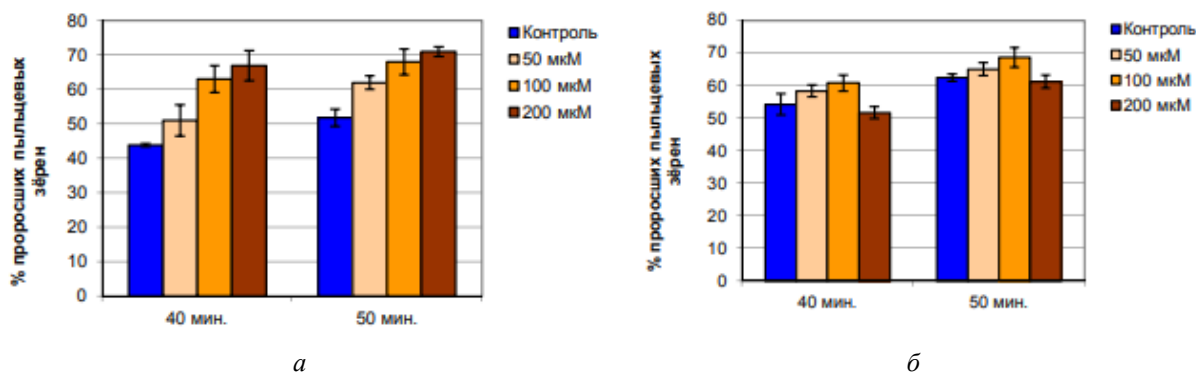
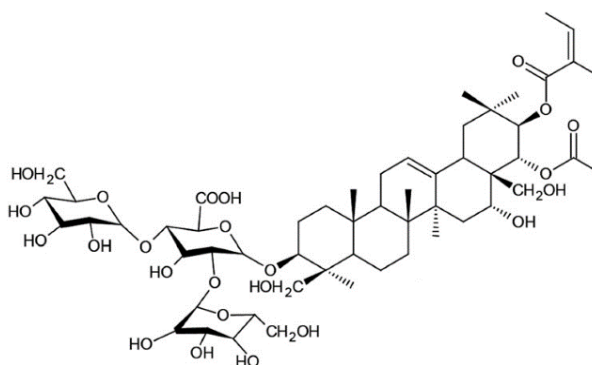
Рис. 7. Влияние гинзенозидов на прорастание пыльцевых зёрен табака: а) Rh₂, б) Rh₁ [65]Рис. 8. Влияние гинзенозидов на прорастание пыльцевых зёрен табака: а) Rb₁, б) малонил- Rb₁ [65]

Рис. 9. Химическая структура эсцина

Влияние экзогенных тритерпеновых гликозидов на рост и метаболизм растений при абиотических стрессах

В последние десятилетия в связи с неблагоприятным состоянием в сфере экологии, снижением почвенного плодородия, недостатка водных ресурсов и резким изменением климата стрессовая нагрузка на растения значительно возросла, поэтому проблема повышения устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды становится все более актуальной. Применение биостимуляторов является важной стратегией в управлении ростом, метаболизмом и продуктивностью агрокультур, подвергшихся стрессовым воздействиям, путем улучшения питательного и гормонального баланса, регулирования содержания стресспротекторов и антиоксидантов, генетического потенциала [14, 70]. С этой точки зрения изучение влияния ТГ на физиолого-биохимические процессы в растениях при действии различных стрессоров представляется весьма важным.

Имеются данные о влиянии ТГ на рост растений в условиях высокотемпературного и солевого стресса. В модельном опыте показано, что у семян озимой пшеницы, подвергшихся действию высокой температуры (100 °С, 2 ч), резко снижалась всхожесть (7%), в то время как семена, предварительно обработанные растворами суммы сильфиозидов (0.01%, 1 мл/ 100 г семян) и абсцизовой кислоты (АБК) (0.001%), в

значительной мере сохранили всхожесть (соответственно 46 и 54%), при этом длина проростков, сформированных из этих семян, превышала длину контрольных проростков в несколько раз [71]. Антистрессовый эффект суммы сильфиозидов в данном случае был сходен с эффектом экзогенной АБК, которая является одним из важнейших стресс-гормонов, регулирующих защитные реакции растений на повышение температуры, обезвоживание, засоление и другие стресс-факторы. Обработка семян агрокультур растворами суммы сильфиозидов (0.01 и 0.1%; 1 мл/100 г семян), проращиваемых во влажном песке при повышенной температуре, повышала относительно контроля (обработка водой) энергию прорастания и грунтовую всхожесть семян озимой и яровой пшеницы, подсолнечника, гороха, гречихи соответственно на 17–40% и 10–26%, а также длину корней и побегов проростков. Эффекты суммы сильфиозидов на параметры прорастания семян и роста проростков были близки к эффектам гумата натрия, применяемого в растениеводстве в качестве регулятора роста. Следует отметить, что в стрессовых условиях были также эффективны повышенные (0.01 и 0.1%) концентрации суммы сильфиозидов по сравнению с применяемыми в нормальных условиях (0.0005 и 0.001%) [23, 72].

Депрессия ростовых процессов наблюдалась у проростков озимой пшеницы, находящихся в солевом растворе (0.98% NaCl с осмотическим давлением 0.707 МПа). Проростки, сформированные из семян, предварительно обработанных экстрактом, обогащенным сильфиозидами, характеризовались более активным ростом и накоплением биомассы по сравнению с контрольными, что свидетельствует о повышении их устойчивости к солевому стрессу [71]. М. Soliman с соавторами установили, что прайминг семян сои (*Glycine max* (L.) Merr.) (замачивание в течение 6 ч) 5%-ным раствором суммарного сапонина, извлеченного из муки квиноа (*Chenopodium quinoa* Wild.), в нормальных условиях усиливал рост проростков и увеличивал в них содержание хлорофилла на (16.4%), каротиноидов (на 12.5%), активность нитратредуктазы (на 14.2%), содержание азота в корнях (на 16.9%) и в побегах (на 18.0%), а при засолении (100 мМ NaCl) уменьшал негативные эффекты солевого стресса, способствуя росту проростков, биосинтезу пигментов и активации азотного метаболизма. В праймированных сапонином проростках значительно повышалась активность антиоксидантных ферментов: каталазы, супероксиддисмутазы, аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы на 19.6, 15.6, 32.8 и 10.3% соответственно, а также содержание аскорбиновой кислоты (на 13.5%) и глутатиона (на 19.2%). Повышенный антиоксидантный метаболизм проростков сопровождался снижением скорости перекисного окисления липидов и повышением индекса стабильности мембран. Аналогичный эффект обработка семян сапонином оказывала на проростки, подвергшиеся солевому стрессу, а также увеличивала в них относительное содержание воды за счет повышения биосинтеза пролина, сахаров и глицинбетаина. Прайминг сапонином значительно снижал абсорбцию ионов натрия и хлора в корнях и побегах проростков как в нормальных, так и стрессовых условиях [73]. Приведенные данные показывают, что прайминг сапонином повышает солеустойчивость растений сои благодаря модуляции антиоксидантной системы, метаболизма осмолитов и снижению ионов натрия (рис. 10).

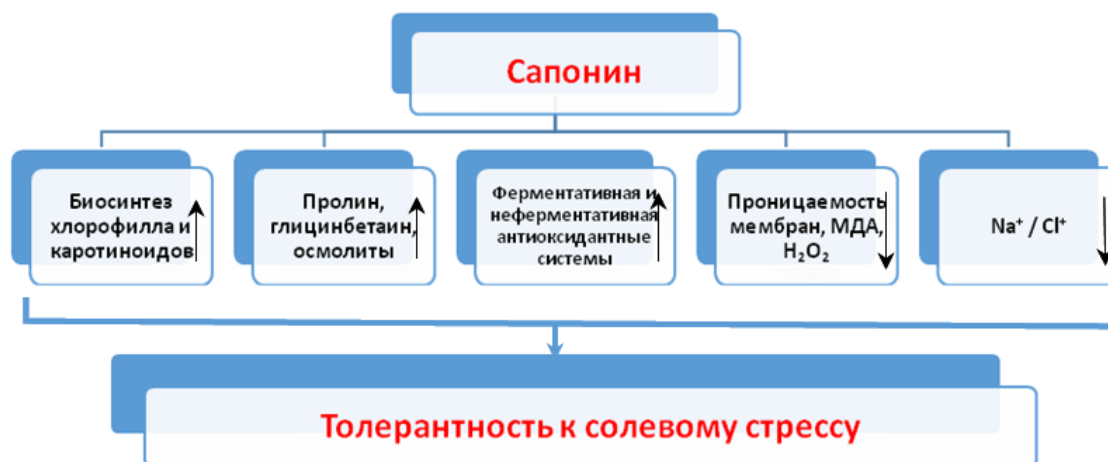


Рис. 10. Модель прайминга (затравки) семян сои сапонином, извлеченным из квиноа (*Chenopodium quinoa*), показывающая регуляцию толерантности к солевому стрессу [73]

A. Yang с соавторами, оценивая влияние прайминга семян сапонином при солевом стрессе (орошение растений 400 Мм NaCl) на рост и урожайность квиноа (*Chenopodium quinoa*), показали, что праймирование сапонином (10, 15 и 25%) усиливало рост, улучшало физиологическое состояние растений и повышало урожайность, что было связано с понижением уровня АБК, повышением водного потенциала, изменениями скорости фотосинтеза и устьичной проводимости, а также понижением содержания Na^+ и повышением K^+ в листьях. Предлагается использовать прайминг семян сапонином в качестве простой и экономичной технологии для повышения устойчивости квиноа к солевому стрессу [74].

В ряде исследований продемонстрировано антистрессовое действие тритерпенов и тритерпеноидов.

Установлен ростстимулирующий эффект обработки семян препаратом Na-солей суммы тритерпеновых кислот из хвои пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в концентрациях 10^{-3} – $10^{-4}\%$ на проростки яровой пшеницы (*Triticum aestivum*) в нормальных условиях и в условиях алюмокислого и осмотического стрессов [75]. Показано, что под влиянием обработки тритерпеновым производным 24-метилена-элемо-ланоста-8,24-диен-3-она (100 мкг/мл) черенков винограда, выращенных в гидропонной среде в нормальных условиях, в них повышалось относительное содержание воды, количество хлорофиллов *a* и *b*, активность пероксидазы и полифенолоксидазы, а также содержание пролина, белка, растворимых сахаров, H_2O_2 , каротиноидов и фенольных соединений. В черенках, выращенных в среде, содержащей различные концентрации NaCl, обработка тритерпеном смягчала ингибирующие эффекты солевого стресса на относительное содержание воды, хлорофиллов *a* и *b*, а также в низких дозах успешно снижала содержание Na^+ [76].

Перспективно использование в качестве регуляторов роста растений и индукторов устойчивости к болезням полусинтетических производных тритерпенов из *Euphorbia officinarum* L. – 3 β -ацетокси-норлуп-20-она и 3-хлор-4 α , 14 α -диметил-5- α -холест-8-ена. Опрыскивание листьев проростков томата растворами этих соединений в нормальных условиях значительно улучшало скорость роста, повышало сырую сухую массу проростков, площадь листьев, содержание фотосинтетических пигментов, содержание пролина и активность нитратредуктазы, а также индуцировало накопление H_2O_2 , повышение активности антиоксидантных ферментов, таких как каталаза, аскорбатпероксидаза и гваяколпероксидаза. Кроме того, у обработанных растений повышалась устойчивость к болезням, вызванным *Verticillium dahliae* и *Agrobacterium tumefaciens* [77]. В связи с этим следует отметить, что фитопротекторная роль ТГ против различного рода патогенов, как правило, связывается с их антигрибными и антимикробными свойствами [2, 9, 10, 62], но недавно на примере эсцина из *Aesculus hippocastanum* был установлен двойной механизм защитного действия: как противогрибного агента и индуктора иммунитета, опосредованного салициловой кислотой. Общий защитный эффект эсцина был весьма высок и сравним с эффектом синтетического фунгицида [78]. Известно, что биосинтез ТГ осуществляется конститутивно в процессе нормального роста и развития, как часть системы врожденного иммунитета, но может индуцироваться в ответ на биотический стресс, в том числе на атаки патогенов и травоядных, при этом под влиянием патогенной инфекции происходит образование более активных монодесмозидных форм гликозидов за счет частичного гидролиза менее активных бисдесмозидов [62]. Вместе с тем качественный и количественный состав ТГ может изменяться также под влиянием различных факторов абиотической природы [11]. На возможное участие эндогенных ТГ в формировании устойчивости растений к абиотическим стрессам указывают данные об увеличении продукции ТГ в интактных растениях и суспензионных клеточных культурах при действии низких температур, засухи, света и других стрессоров. Например, мягкий водный стресс увеличивает содержание сайкосапонинов в *Bupleurum chinense* DC. [79], водный стресс приводит также к увеличению содержания сапонинов в *Panax notoginseng* Wall. за счет улучшения экспрессии ключевых генов в путях биосинтеза сапонинов [80], в ответ на осмотический стресс увеличивается продукция сапонинов в клеточной культуре *Panax ginseng* [81], повышается уровень экспрессии ключевых генов биосинтеза ТГ (скваленсинтазы и β -амиринсинтазы) и содержание глицирризина в корнях *Glycyrrhiza glabra* L. [82], при воздействии осмотического стресса, ультразвука, УФ-света, механических повреждений увеличиваются выходы сапонинов из листьев *Quillaja brasiliensis* (A. St.-Hil., Tul.) Mart. [83], при действии низкой температуры и обезвоживании повышаются уровни азиатикозида и мадекассозида в *Centella asiatica* [84]. Увеличение содержания ТГ в ответ на стресс часто опосредуется транскрипционной активацией биосинтетических генов через сложный сигнальный каскад с участием жасмоната и салициловой кислоты. На нескольких видах растений была показана возможность экзогенного

применения этих соединений для индукции биосинтеза и увеличения продукции сапонинов [85]. Использование контролируемого умеренного стресса рассматривается в настоящее время в качестве основной стратегии для получения более высоких выходов биоактивных ТГ из растений [86].

Приведенные данные показывают, что воздействие экзогенных ТГ, тритерпенов и их производных на растения при абиотических стрессах приводит к усилению важных для выживания растения защитных реакций, выражающихся в повышении активности антиоксидантной системы, увеличении содержания низкомолекулярных протекторов, белка и других физиологически активных веществ, в результате чего повышается адаптационный потенциал растительного организма, нормализуются процессы роста, функционирования фотосинтетического аппарата, азотного метаболизма, водного обмена и т.п. Антистрессовое действие ТГ и тритерпенов на растения, по-видимому, опосредуется фитогормонами, такими как АБК, этилен, салициловая кислота и др. Дальнейшие исследования позволят выяснить возможное участие эндогенных ТГ в формировании устойчивости к неблагоприятным абиотическим факторам среды и будут иметь важное значение в понимании функций ТГ в растениях. Выявление высокого антистрессового эффекта экзогенных ТГ на растения открывает возможность их использования в качестве перспективных регуляторов роста и индукторов устойчивости в сельскохозяйственной практике для повышения продуктивности и стрессоустойчивости растений.

Перспективы использования тритерпеновых гликозидов в качестве регуляторов роста растений в растениеводстве

Возросший интерес к изучению фиторегулирующей активности ТГ в значительной мере обусловлен необходимостью создания новых высокоэффективных экологически безопасных регуляторов роста растений полифункционального действия на основе природных соединений. Разработка и использование такого рода биостимуляторов в агротехнологиях рассматривается в настоящее время как важное условие устойчивого развития сельского хозяйства [87, 88].

Первые изыскания в области практического использования ТГ для регуляции роста и развития растений были начаты еще во второй половине прошлого века. Э.П. Кемертелидзе с соавторами предложили способ предпосевной обработки семян с применением в качестве регулятора роста водного раствора сапонины конского каштана (*Aesculus hippocastanum*) эсцина (рис. 9) в концентрации 5–8 мг/л при замачивании семян в течение 4–6 ч. В результате обработки семян пшеницы эсцином их всхожесть увеличивалась на 15–18% по сравнению с семенами, обработанными дистиллированной водой, и на 5–8% – обработанными гиббереллином. Всхожесть семян баклажан при данном способе обработки увеличилась на 40–42 и на 20% соответственно [69].

Запатентован регулятор роста на основе сапонинов, применение которого позволяет улучшить показатели роста и урожайности овощных культур [89]. Показана возможность использования препарата суммы ТГ (10^{-1} – $10^{-2}\%$), выделенного из корней донника лекарственного (*Melilotus officinalis* L. (Lam.), содержащего монодесмозидные гликозиды соясапогенола В, для повышения энергии прорастания и всхожести семян перца (*Capsicum annuum* L.) (44–73% к контролю) [90]. S. Saha с соавторами выявили высокий ростстимулирующий эффект бисдесмозида 16- α -протобассиевой кислоты из *Diploknema butyracea* (Roxb.) H.J. Lam. и ацетилированного по углеводной части бисдесмозида хедерагенина из *Sapindus mukorossi* на рост проростков кукурузы (*Zea mays*). При действии концентрации гликозидов 250 мкг/мл наблюдалась наибольшая стимуляция роста проростков, при этом длина корней проростков увеличилась на 30–33%, под влиянием гликозида хедерагенина длина гипокотилей повысилась (на 23%) по сравнению с контролем. Кроме того, первое соединение (50 мкг/мл) оказало стимулирующее действие на рост проростков риса (*Oryza sativa*), увеличение длины корней относительно контроля составило 34%, гипокотилей – 10% [67]. Значительная ростстимулирующая активность установлена у гинзенозидов, выделенных из *Codonopsis pilosula* Franch., в отношении проростков пшеницы и риса (рис. 11).

При помещении проростков в раствор гинзенозида Rg₁ (бисдигликозид протопанаксатриола) наблюдалось увеличение роста корешков проростков пшеницы (10–25 мкг/мл) и риса (1–50 мкг/мл) с коэффициентом промотирования 20%. Для гинзенозида Re (бистригликозид протопанаксатриола) показана слабая активность в отношении роста проростков пшеницы (ниже 20%), но достаточно высокая – в отношении роста корней и стеблей риса (50 мкг/мл, 35 и 28% соответственно). Максимальный стимулирующий эффект гинзенозида Rb₁ (бистетрагликозид протопанаксадиола) на рост корней пшеницы (10 мкг/мл) составил 32%

и корней риса (100 мкг/мл) – 24% [91]. Выше мы отмечали высокий стимулирующий эффект этого гликозида на прорастание пыльцевых зерен табака [65].

Получены интересные данные о стимулирующем действии тритерпеновых сапонинов на плодоношение съедобных грибов. Введение в агар – среду выращивания *Pleurotus ostreatus* (вешенка обыкновенная) сапонинов из *Quillaja* в концентрациях 0.001–0.01% значительно стимулировало развитие плодовых тел гриба. Аналогичный эффект был обнаружен у ТГ из *Gypsophila* и сайкосапонинов [92]. Возможность использования ТГ в качестве биостимуляторов роста в коммерческом производстве грибов подтверждена и в другом исследовании, в котором показано, что добавление сапонинов сои (*Glycine max*) к субстрату, на котором выращивались грибы, приводило к существенному увеличению плодовых тел *P. cornucopiae* [93].

Однако в практических целях более целесообразно использовать содержащие ТГ растительные экстракты, поскольку их получение менее трудоемко и менее затратно, чем получение индивидуальных соединений. Кроме того, растительные экстракты, как правило, содержат комплекс различных биологически активных соединений и минералов, которые могут усиливать ростстимулирующий эффект основных действующих веществ. Сырьем для получения таких экстрактов могут быть культивируемые сапониноносные растения или богатые сапонинами растительные отходы производств.

С помощью специфического теста с использованием растений стерильной ряски (*Lemna minor* L.) установлена значительная ростстимулирующая активность (20% по отношению к контролю) содержащего ТГ водного экстракта из порошка семян чая (*Camellia* sp.), отхода производства масла-семян чая. Опрыскивание растений свеклы, овса, ячменя, выращиваемых в горшках, экстрактом в дозе 0.15–1.5 г/м² увеличивало биомассу растений на 14–26%. Обработка растений клубники экстрактом повышало выход ягод на 38% [94]. Указывается на возможность использования рострегулирующего эффекта исследованного экстракта в растениеводстве.

Разработан способ регулирования роста растений озимой пшеницы, включающий их обработку экстрактом, полученным водно-этанольной экстракцией из листьев *Silphium perfoliatum*, обогащенным сифиозидами (гликозидами олеаноловой кислоты) (рис. 1) [95]. Опрыскивание разных сортов озимой пшеницы в фазе колошения экстрактом (0.2–0.4%) повышало урожайность зерна (на 2.2–3.5 ц/га), содержание в нем белка (на 1.2–1.6%) и сырой клейковины (1.3–1.9%), индекс деформации клейковины (ИДК) снижался на 8–10 единиц по отношению к контролю. При этом отмечалось увеличение в листьях содержания хлорофиллов *a* и *b*, общего содержания хлорофилла (на 10–30%), водоудерживающей способности листьев, а также сухой массы листьев и колосьев [96, 97]. Обработка семян озимой пшеницы экстрактом ускоряла их набухание, увеличивала в них активность нитратредуктазы и каталазы, повышала лабораторную всхожесть, энергию прорастания, а также длину корней, побегов, сырую и сухую массу проростков по сравнению с контролем [23, 27]. В полевых условиях предпосевная обработка семян экстрактом стимулировала образование побегов кущения и развитие вторичной корневой системы. В фазе кущения высота растений, коэффициент кущения, количество узловых корней, содержание сахаров в узлах кущения превышали эти показатели в контроле соответственно на 8, 20, 17 и 2.7%. От степени развитости растений и содержания в них сахаров зависит зимостойкости озимой пшеницы. Наибольший эффект на урожайность культуры от применения экстракта отмечен при сочетании обработки семян и 2-кратного опрыскивания растений в фазах выхода в трубку и колошения [98].

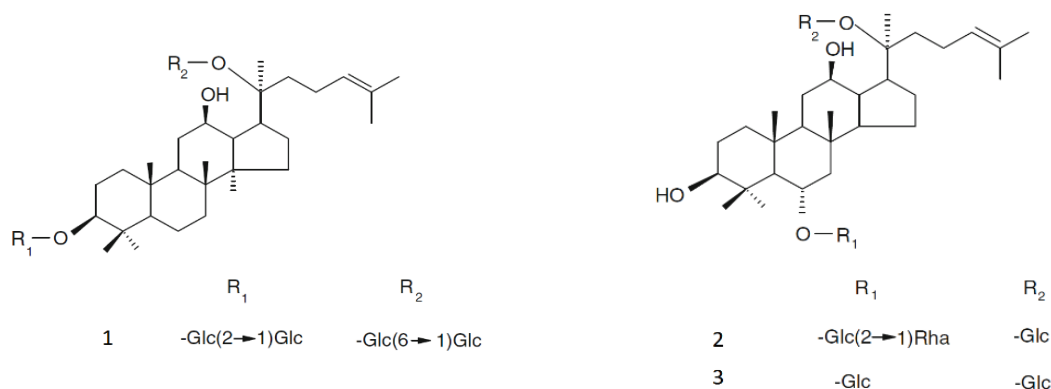


Рис. 11. Химические структуры гинзенозидов: 1 – Rb₁, 2 – Re, 3 – Rg [91]

Экстракт из листьев *S. perfoliatum* является хорошим корнеобразователем и может использоваться в вегетативном размножении многих культур для повышения укореняемости и усиления роста черенков. Обработка черенков актинидии острой, вейгелы ранней, ивы гибридной экстрактом (2 и 4 г/л) стимулировала корнеобразование, рост побегов, площадь листьев, выход укорененных черенков увеличивался относительно контроля в 1.6–1.9 раза [99–100]. Положительные результаты были получены при использовании экстракта при укоренении черенков лаванды узколистной и сортов клематиса [101, 102]. Важно отметить, что экстракт в вышеуказанных концентрациях оказывал фитостимулирующее действие аналогичное действию эффективных концентраций очищенной суммы сальфиозидов (0.0005–0.001%) [23, 27, 99], что свидетельствует о том, что ростстимулирующие свойства экстракта обусловлены присутствием в нем ТГ. Выявлена также стимулирующая активность водных экстрактов из корней и листьев *S. perfoliatum* на всхожесть семян, энергию прорастания и рост проростков некоторых кормовых культур. Так, после обработки семян экстрактом из листьев сальфии всхожесть семян кормовой пшеницы увеличивалась на 7%, люцерны – на 19%, донника желтого – на 7%, костреца безостого – на 26% [103]. Перспективность практического использования экстракта из листьев *S. perfoliatum* в качестве регулятора роста обусловлена также достаточно высоким содержанием ТГ в листьях (3.9–5.8%) [104, 105] и наличием у ТГ [106, 107] и спиртовых экстрактов из листьев [108, 109] антифунгальной активности *in vitro* в отношении ряда фитопатогенных и токсикогенных грибов.

Показана возможность использования в качестве регулятора роста для предпосевной обработки семян водного экстракта из надземной части люцерны (*Medicago sativa*). При намачивании семян в экстракте (концентрация 0.05–0.1%) наблюдалось повышение энергии прорастания и всхожести семян яровой пшеницы и ярового рапса [110]. Опрыскивание растений свеклы в полевых условиях разбавленным на 50% водным экстрактом привело к значительному увеличению длины корней и урожайности [111]. Следует заметить, что у сапонинов из листьев и корней люцерны выявлена антифунгальная активность против многих фитопатогенных грибов [50].

Экстракты других бобовых культур, богатых сапонинами, таких как соя (*Glycine max*), вигна (маш) (*Vigna radiata*), фасоль (*Phaseolus vulgaris*) также были испытаны в качестве биостимуляторов роста на ряде сельскохозяйственных культур. Экстракты из проростков сои и вигны оказывали стимулирующее действие на рост и урожайность картофеля, причем эффект экстракта из проростков вигны носил более выраженный характер [112]. При применении экстракта из проростков вигны и фасоли (концентрация 5 ppm) для обработки саженцев картофеля наблюдалось увеличение длины корней, высоты растений, площади листьев и их количества [113]. V. Veegarap с соавторами показали, что опрыскивание растений риса в фазах кущения и налива зерна экстрактами из проростков вигны (концентрация 2%) и проростков конских бобов (концентрация 3%) значительно повышало показатели роста и урожайность зерна [114]. Jang S.J. и Kuk Y.I. в результате скрининга ростстимулирующего действия экстрактов из 31 растения, включая бобовые культуры (соя, вигна, фасоль), на растениях салата (*Lactuca sativa*) установили наибольшую активность у водных экстрактов из листьев и стеблей сои [115]. Обработка растений салата экстрактом из листьев сои (концентрация 5%) повышала в них уровень содержания свободных аминокислот, сахаров, Mg и Ca [116]. После опрыскивания посевов лекарственного растения *Peucedanum japonicum* Thunb. 3% водным экстрактом из стеблей сои усиливался рост растений (сырая масса побегов увеличивалась на 16–49%), повышалось в них содержание минеральных веществ, общее содержание фенолов, флавоноидов (на 23–36%) и антиоксидантная активность (по удалению радикалов DPPH) [117].

В некоторых странах Ближнего Востока в качестве биостимулятора роста растений изучается экстракт из корней солодки голой (*Glycyrrhiza glabra*). Основным сапонином корней солодки является глицирризин, содержание которого в корнях колеблется от 5 до 20% в зависимости от сорта и климатических условий места произрастания, в российских сортах его содержание составляет 10–14% [118]. Было установлено, что применение водного экстракта корня солодки (1–25 г/л) для обработки растений значительно усиливало вегетативный рост, цветение, урожайность и качество плодов многих овощных и плодовых культур [119, 120]. В ряде работ показано влияние экстракта корней солодки на растения в условиях различных абиотических стрессов. Отмечается снижение негативного действия солевого стресса на растения пшеницы после обработки их экстрактом – повышение урожайности зерна, содержания в растениях белка, макро- и микроэлементов (N, P, K, Fe, Zn, Mo) по сравнению с контролем [121]. Сообщается, что предварительная обработка семян гороха (замачивание) усиливала рост стрессированных проростков, выращенных при засолении

(150 mM NaCl), активизировала системы фотосинтеза, повышала содержание аскорбата, глутатиона, пролина, растворимых сахаров, α -токоферола и активность антиоксидантных ферментов, а также уровни транскриптов генов, кодирующих эти ферменты, снижая окислительный стресс, содержание Na^+ и Cl^- , и увеличивала содержание K^+ [122]. Применяя экстракт корней солодки для замачивания семян и опрыскивания листьев фасоли, выращиваемой в условиях засоления, М.М. Rady с соавторами установили увеличение параметров роста и урожайности растений, повышение в листьях фотосинтетических пигментов, микроэлементов, включая селен, соотношения K^+/Na^+ , относительного содержания воды, индекса стабильности мембран, активности всех антиоксидантных ферментов, значительное снижение утечки электролитов, содержания малонового диальдегида, Na^+ , H_2O_2 и супероксидного радикала [123]. Под влиянием экстракта корня солодки, внесенного в почву с поливной водой и использованного для опрыскивания растений перца, выращенного на засоленной почве, загрязненной тяжелыми металлами, наблюдалось усиление роста растений, увеличение урожайности, содержания фотосинтетических пигментов и антиоксидантов, а также снижение содержания Na^+ , Cd, Cu, Pb и Ni [124]. N. Pourghasemian с соавторами показали, что 4-кратное опрыскивание растений кунжута экстрактом корней солодки снижало негативные последствия вызванного засухой окислительного стресса за счет эффективного использования воды, регулирования содержания осмопротекторов и системы антиоксидантной защиты, повышения уровня минерального питания, улучшения работы фотосинтетического аппарата, что в итоге приводило к повышению урожайности [125].

Большим потенциалом для использования в качестве биостимулятора роста растений обладает экстракт листьев моринги (*Moringa oleifera* Lam.). Экстракт богат различными биологически активными веществами – аминокислотами, витаминами, вторичными метаболитами, а также макро- и микроэлементами. Содержание сапонинов в высушенных листьях моринги составляет примерно 50 г/кг, в лиофилизированных – 64–81 г/кг сухой массы [126]. Применение экстракта листьев моринги для обработки многих агрокультур, включая зерновые, зернобобовые, масличные, кормовые, волокнистые и другие способствовало улучшению роста и повышению урожайности на 10–45% [127], а также повышению устойчивости к вредителям, болезням и абиотическим стрессам [128]. F. Zulficar с соавторами отмечают перспективность использования экстракта листьев моринги для улучшения прорастания семян, роста и урожайности, эффективности использования питательных веществ, повышения качественных характеристик урожая (или продукции) (до и после сбора), а также устойчивости к абиотическим стрессам многих овощных, плодовых, эфиромасличных, цветочно-декоративных культур [120]. В исследованиях, проведенных в последние годы, отмечается повышение под влиянием исследуемого экстракта морфологических, физиолого-биохимических показателей растений, урожайности, качества зерна и толерантности к стрессам таких культур как пшеница [129], кукуруза [130], рис [131], перец [124].

Стимулирующее действие экстракта из листьев в моринги некоторые авторы связывают с наличием в листьях значительного количества фитогормонов, особенно цитокинина зеатина [120, 127, 128]. Однако стоит учитывать, что зеатин и другие фитогормоны слаборастворимы в воде, а экстракт из листьев моринги как биостимулятор получают экстракцией водой и используют в виде разбавленного водного раствора с концентрацией 2–3% [120]. В связи с этим фитогормоны, по-видимому, не присутствуют в экстракте в эффективных концентрациях. На наш взгляд, рострегулирующие свойства экстракта листьев моринги, как и экстракта корней солодки, могут быть обусловлены содержанием в них тритерпеновых сапонинов, обладающих ростстимулирующей активностью.

В результате изучения действия некоторых растительных экстрактов в качестве биостимуляторов роста растений K. Godlewska с соавторами установили положительное влияние экстракта листьев сапониноносного растения золотарника гигантского (*Solidago gigantea* Aiton) на рост, сухую массу, общую урожайность, содержание фотосинтетических пигментов, витамина С и других биохимических показателей растений капусты [132], сельдерея [133], редьки [134].

Обнаружен стимулирующий эффект экстракта листьев и стеблей *Centella asiatica* (25 мг/л) на вегетативный рост растений сои, обработка которых экстрактом приводила к значительному повышению по сравнению с контролем высоты растений (на 22.77%) и площади листьев [135].

P.E. Zida с соавторами сообщили об увеличении урожайности сорго и проса при обработке семян водным экстрактом из сапонинсодержащего растения *Eclipta alba* L. (Hassk.) [136]. В недавнем исследовании эти же авторы показали, что в увеличении общей урожайности сорго при гидропраймировании семян экстрактом существенный вклад может вносить противогрибное действие экстракта, которое было установлено путем определения уровня грибной инфекции непосредственно в растениях классическим методом

(подсчет грибных образований из растительной ткани на картофельно-декстрозном агаре), так и молекулярным методом (ампликонное секвенирование грибной 18S рибосомальной ДНК из рассады) [137].

Установлен эффект фертигации корневой системы растений банана растительным экстрактом на основе водных извлечений из *Yucca schidigera* Roezl. ex Ortgies., *Quillaja saponaria* и *Tagetes* spp., содержащих сапонины, в сочетании с гуминовыми веществами, выражающийся в более активном росте корней, чем при внесении только гуминовых веществ [138]. Кроме того, применение растительного экстракта в дополнение к гуматам увеличивало урожайность кисти, длину и диаметр плодов на 6.53, 5.69 и 3.78% соответственно по отношению к изолированному применению гуминовых веществ [139].

Известен способ регулирования роста растений, предусматривающий их обработку эффективными концентрациями экстракта или фракций из *Vasopa monnieri* L., содержащих сапонины даммаранового ряда, гликозиды ююбогенина (бакопасапонины А, В, С и D). Использование изобретения позволяет усилить рост, повысить урожайность и уменьшить скорость старения сельскохозяйственных культур (кукурузы, риса, томата, баклажан, арахиса, гибискуса), а также предотвратить порчу плодов – овощей и фруктов [140].

Изучено действие экстракта корней женьшеня (*Panax ginseng*), также содержащего гликозиды даммаранового ряда, гинзенозиды (панаксозиды) [81], на рост и урожайность растений яровой пшеницы. После 3-кратной обработки растений в фазах кущения, выхода в трубку и колошения-цветения экстрактом (0.05%) зарегистрировано увеличение урожайности зерна на 8.9 ц/га, сухой биомассы – на 30% и устойчивости к полеганию – на 18%. Установлено мембраностабилизирующее и антиоксидантное действие экстракта по активности перекисного окисления липидов (снижение содержания малонового диальдегида) и повышению активности пероксидазы в листьях растений [141].

В качестве регулятора роста и развития растений может использоваться биологически активный комплекс экстрактивных веществ, полученных из бересты березы (*Betula* L.), содержащий преимущественно бетулин (рис. 6) в виде 2–15% тонкодисперсной суспензии. Препарат рекомендуется использовать для обработки вегетирующих растений [142].

Выявление высокой ростстимулирующей активности у группы тритерпеновых кислот ланостанового ряда и разработка способов их получения из хвои пихты сибирской (*Abies sibirica*), побочного продукта переработки древесины, позволили производить в промышленных масштабах ряд рострегулирующих препаратов. Получение действующих веществ (смесь тритерпеновых кислот) препаратов с торговыми названиями «Силк», «Новосил» и «Биосил» основано на экстракции измельченной хвои пихты алифатическими спиртами с последующим выделением целевого продукта, который используется в виде 10% водной эмульсии [143, 144]. Способ получения препарата «Вэрва» включает обработку сырья 0.5–20% водным раствором гидроксида или 1–20% водным раствором карбоната щелочного металла, препарат используется также в эмульсионной форме [145]. Тритерпеновые кислоты пихты сибирской являются также действующими веществами нового многокомпонентного регулятора роста растений «Альфасти́м», состав которого дополнительно усилен аминокислотами, витаминами и другими биологически активными веществами [146].

Благодаря разнообразной биологической активности (ростстимулирующей, фунгицидной, иммуностимулирующей, стресспротекторной) препараты на основе тритерпеновых кислот оказывают на растения комплексное положительное действие: ускоряют прорастание семян, повышают их всхожесть и активность начального роста, ускоряют рост корневой системы и увеличивают ее массу в 1.2–1.8 раза, активизируют процессы фотосинтеза при увеличении содержания хлорофилла, повышают морозостойкость и засухоустойчивость, снижают бактериальную и грибную заболеваемость растений (на 30–40%), что в целом приводит к увеличению урожайности (на 10–30%), при этом ускоряется созревание, наступление биологической и технологической спелости (на 3–6 дней), улучшается качество плодов и семян, уменьшаются потери при хранении, увеличивается лежкость плодов, овощей. Препараты прошли государственную регистрацию и внесены в Список пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации [144, 147]. На сегодняшний день эти препараты являются первыми и пока единственными официальными биостимуляторами роста растений, содержащими в качестве активных компонентов тритерпеновые соединения, которые успешно используются при возделывании сельскохозяйственных культур.

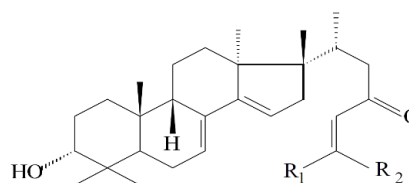
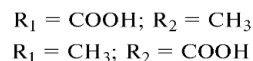


Рис. 12. Химические структуры тритерпеновых кислот из хвои пихты сибирской (*Abies sibirica*) [143]



Заключение

Приведенные в настоящем обзоре данные наглядно демонстрируют, что многие ТГ и свободные тритерпеноиды при экзогенном применении при низких концентрациях являются эффективными стимуляторами роста растений, потенциал которых в достаточной мере не оценен. Особенность фиторегулирующей активности ТГ при экзогенном воздействии на растения заключается в их способности проявлять ауксино-гиббереллино- и цитокининоподобные эффекты, то есть стимулировать ростовые и биохимические процессы, регулируемые различными группами фитогормонов, а также нормализовать рост и метаболизм растений в условиях абиотических стрессов, взаимодействуя, по-видимому, с антистрессовыми гормонами (АБК, этилен и др.). Механизм ростстимулирующей активности ТГ предположительно осуществляется путем модулирования действия фитогормонов за счет влияния на транспорт, внутриклеточное содержание или (и) на передачу гормональных сигналов. Регулирующее действие на клетки может быть обусловлено также мембранотропной активностью ТГ, в основе которой лежит механизм увеличения ионной проницаемости мембран. Значительный вклад в общее положительное влияние ТГ на растения может вносить антифунгальное, антибактериальное и инсектицидное действие этих соединений, приводящее к снижению пораженности растений фитопатогенами и насекомыми-вредителями.

Необходимы дальнейшие углубленные исследования по выяснению участия ТГ в биологических процессах в растениях, а также исследования по использованию этих соединений и экстрактов сапониноносных растений для стимуляции роста и повышения продуктивности сельскохозяйственных культур. Есть основания полагать, что в будущем препараты на основе ТГ займут достойное место среди биостимуляторов роста растений, используемых в растениеводстве.

Список литературы

1. Hostettmann K. Saponins (Chemistry and pharmacology of natural products). Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 564 p.
2. Sparg S.G., Light M.E., Staden J. Biological activities and distribution of plant saponins // J. Ethnopharmacology. 2004. Vol. 94. Pp. 219–243. DOI: 10.106/j.jep.2004.05.016.
3. Vinken Y.P., Heng Z., De Groot A., Gruppen H. Saponins classification and occurrence in the plant kingdom // Phytochemistry. 2007. Vol. 68. N3. Pp. 278–297. DOI: 10.1016/j.phytochem.2006.10.008.
4. Ohana P., Delmer D.R., Carlson R.W., Glushka J., Azadi P., Bacic T., Benziman M. Identification of a novel triterpenoid saponin from *Pisum sativum* as a specific inhibitor of the diguanylate cyclase of *Acetobacter xylinum* // Plant Cell Physiol. 1998. Vol. 39. N2. Pp. 144–152. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a029351.
5. Garai S. Advances in triterpenoid saponins research 2007–2012 // Herb. Med. 2016. Vol. 2. N3. Article 14. DOI: 10.21767/2472-0151.100020.
6. El Aziz M.M.A., Ashour A.S., Melad A.S.G. A review on saponins from medicinal plants: chemistry, isolation and determination // Journal of Nanomedicine Research. 2019. Vol. 7 (4). Pp. 282–288.
7. Güglü-Üstündag O., Mazza G. Saponins: properties, applications and processing // Crit. Rev. Food Sci. Natur. 2007. N3. Pp. 231–258.
8. Roopashree K.M., Naik D. Saponins: properties, applications and as insecticides: a review // Trends in Biosci. 2019. Vol. 12(1). Pp. 1–14.
9. Moses T., Papandopoulou K.K., Osbourn A. Metabolic and functional diversity of saponins, biosynthetic intermediates and semi-synthetic derivatives // Crit. Rev. Biochem. Molec. Biol. 2014. Vol. 49. N6. Pp. 439–462. DOI: 10.31009/10409238.2014.953628.
10. Faizal A., Geelen D. Saponins and their role in biological processes in plants // Phytochem. Rev. 2013. Vol. 12. Pp. 877–893. DOI: 10.1007/s11101-013-9322-4.
11. Szakiel A., Paczkowski C., Henry M. Influence of environmental abiotic factors on the content of saponins in plants // Phytochem. Rev. 2011. Vol. 10. Pp. 471–491. DOI: 10.1007/s11101-010-9177-x.

12. Curini-Galletti A. The action of saponin upon the germination of oleaginous seeds // *Stazioni Sperimentali agrarie italiane*. 1924. Pp. 147–152.
13. Helmkamp G., Bonner J. Some relationships of sterols to plant growth // *Plant Physiology*. 1953. Vol. 28. N3. Pp. 428–436.
14. Колмыкова Т.С., Лукаткин А.С. Эффективность регуляторов роста растений при действии абиотических стрессовых факторов // *Агрохимия*. 2012. №1. С. 83–94.
15. Давидянц Э.С. Биохимические аспекты фиторегулирующего действия тритерпеновых гликозидов // *Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья: материалы VIII Всероссийской конференции*. Барнаул, 2020. С. 146–148.
16. Тариков С., Тимбекова Н.К., Абубакиров Н.К., Коблов Р.К. Рострегулирующая активность тритерпеновых гликозидов, выделенных из корней люцерны (*Medicago sativa*) // *Узбекский биологический журнал*. 1988. №6. С. 24–26.
17. Давидянц Э.С. Рострегулирующая активность тритерпеновых гликозидов *Silphium perfoliatum* (Asteraceae) // *Растительные ресурсы*. 2006. Т. 42, вып. 1. С. 127–136.
18. Mahmoud S.E.D. Comparative study between saponin and natural auxin on root growth of rosemary (*Rosmarinus officinalis* L.) // *Acta Horticulturae: Inter. Symp. on Medicinal and Aromatic plants*. 1995. Pp. 426–428.
19. Давидянц Э.С., Нешина Л.П., Нешин И.В. Влияние тритерпеновых гликозидов *Silphium perfoliatum* L. на рост проростков гороха и пшеницы // *Растительные ресурсы*. 2001. Т. 37, вып. 3. С. 93–96.
20. Давидянц Э.С. Влияние обработки семян тритерпеновыми гликозидами на активность пероксидазы, ИУК-оксидазы и полифенолоксидазы в проростках пшеницы // *Химия растительного сырья*. 2013. №4. С. 225–231.
21. Ахов Л.С., Олешек В., Мусиенко М.М. Влияние сапонинов на активность полифенолоксидазы // *Украинский ботанический журнал*. 2001. Т. 58. №2. С. 206–209.
22. Davidyants E.S. Effect of triterpenoid glycosides on α - and β -amylase activity and total protein content in wheat seedlings // *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2011. Vol. 47. N5. Pp. 480–486. DOI: 10.1134/S0003683811050048.
23. Давидянц Э.С. Влияние очищенной суммы тритерпеновых гликозидов и обогащенного ими экстракта из листьев *Silphium perfoliatum* L. на прорастание семян озимой пшеницы и активность в них каталазы // *Химия растительного сырья*. 2021. №2. С. 353–360. DOI: 10.14258/jcprm.2021028275.
24. Balansard J., Pellissier F. Action of saponins on formation of chlorophyll pigment // *Compt. Rend. Soc. Biol*. 1943. Vol. 137. Pp. 763–764.
25. Boiteau P., Ratsimamanga A.R. Asiaticoside extracted from *Centella asiatica* and its therapeutic uses in cicatrization of experimental and refractory wounds (leprosy, cutaneous tuberculosis and lupus) // *Therapie*. 1956. Vol. 11. Pp. 125–149.
26. Стригина Л.И., Ходаковская М.В., Булгаков В.П. Влияние некоторых тритерпеновых и стероидных соединений на рост каллусных культур *Panax ginseng* С.А. Меу. // *Растительные ресурсы*. 1993. Т. 24, вып. 4. С. 96–99.
27. Давидянц Э.С. Влияние очищенной суммы тритерпеновых гликозидов и обогащенного ими экстракта из листьев *Silphium perfoliatum* L. на рост и активность нитратредуктазы в проростках озимой пшеницы // *Химия растительного сырья*. 2019. №4. С. 441–448. DOI: 10.14258/jcprm.2019045482.
28. Gark S.K. Role and hormonal regulation of nitrate reductase activity in higher plants: a review // *Plant Sci. Feed*. 2013. Vol. 3. Pp. 13–20.
29. Давидянц Э.С. Влияние суммы тритерпеновых гликозидов из *Silphium perfoliatum* на некоторые показатели метаболизма проростков пшеницы // *Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования: материалы IX Международного симпозиума, Пушино, 14–18 июня 2011 г. М., 2011. Т. 2. С. 58–62.*
30. Шуканов В.П., Вольнец А.П., Полянская С.Н. Гормональная активность стероидных гликозидов. Минск, 2012. 244 с.
31. Вольнец А.П., Шуканов В.П., Полянская С.Н. О физиологическом статусе некоторых стероидных гликозидов растений // *Доклады Национальной академии наук Беларуси*. 2017. Т. 61. С. 73–77.
32. Tsurumi S.A., Tsujino Y. Chromosaponin I stimulates the growth of lettuce roots // *Physiologia Plantarum*. 1992. Vol. 93(4). Pp. 785–789. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1995.tb05132.x.
33. Tsurumi S.A., Wada S. Chromosaponin I stimulates the elongation of cortical cells in lettuce roots // *Plant Cell Physiology*. 1995. Vol. 36. Pp. 925–929. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a078840.
34. Tsurumi S.A., Watanabe R., Kamisaka S. Chromosaponin I increases mechanical extensibility of lettuce root cell walls // *Physiologia Plantarum*. 1996. Vol. 97. Pp. 740–746. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1996.tb00539.
35. Tsurumi S.A., Ishizawa K. Involvement of ethylene in chromosaponin I – induced stimulation of growth in lettuce roots // *Plant Cell Physiology*. 1997. Vol. 38. Pp. 668–675. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a029219.
36. Rahman A., Tsurumi S.A., Amakawa T., Soga K., Hoson T., Goto N., Kamisaka S. Involvement of ethylene and gibberellin signaling in chromosaponin I – induced cell division and cell elongation in the roots of *Arabidopsis* seedlings // *Plant Cell Physiology*. 2000. Vol. 41(1). Pp. 1–9. DOI: 10.1093/pcp/41.1.1.
37. Rahman A., Ahamed A., Amakawa T., Goto N., Tsurumi S. Chromosaponin I specifically interacts with AUX1 protein in regulating the gravitropic response of *Arabidopsis* roots // *Plant Physiology*. 2001. Vol. 125(2). Pp. 990–1000. DOI: 10.1104/pp125.2.990.
38. Rahman A., Tsurumi S.A. The unique auxin influx modulator chromosaponin I: a physiological overview // *Plant Tissue Cult*. 2002. Vol. 12. Pp. 181–194.
39. Rahman A., Hosokawa S., Oono V., Amakawa T., Goto N., Tsurumi S.A. Auxin and ethylene response interactions during *Arabidopsis* root hair development dissected by auxin influx modulators // *Plant Physiology*. 2002. Vol. 130. Pp. 1908–1917. DOI: 10.1104/pp.010546.

40. Tsujino Y., Tsurumi S., Yoshido Y., Niki E. Antioxidative effects of dihydro- γ -pyronyl-triterpenoid saponin (chromosaponin I) // *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*. 1994. Vol. 58. Pp. 1731–1732. DOI: 10.1271/bbb.58.1731.
41. Konomi K., Furuya M., Yamamoto K.T., Yokota T., Takahashi N. Effects of a triterpenoid saponin on spectral properties of undegraded pea phytochrome // *Plant Physiology*. 1982. Vol. 70. Pp. 307–310. DOI: 10.1104/pp70.1.307.
42. Oleszek W. Allelopathic potentials of alfalfa (*Medicago sativa* L.) saponins: their relation to antifungal and hemolytic activities // *J. Chem. Ecol.* 1993. Vol. 19. Pp. 1063–1074. DOI: 10.1007/BF00987369.
43. Waller G.R., Yang C.F., Chen L.F., Su C.H., Liou R.M., Wu S.C., Young C.C., Lee M.R., Lee J.S., Chou C.H., Kim D. Can soyasaponin I and mono- and bidesmosides isolated from mungbeans serve as growth enhancers in mungbeans and lettuce? // *Adv. Exp. Med. Boil.* 1996. Vol. 405. Pp. 123–139. DOI: 10.1007/978-1-4613-0413-5_11.
44. Macias F.A., Simonet A.M., Galindo J.C.G. Bioactive steroids and triterpenes from *Melilotus messanensis* and their allelopathic potential // *J. Chem. Ecol.* 1997. Vol. 23. Pp. 1781–1803. DOI: 10.1023/B:JOEC.0000006451.19649.aO.
45. Evidente A., Cimmino A., Fernandez-Aparicio M., Rubiales D., Andolfi A., Melck D. Soyasapogenol B and trans-22-dehydrocampesterol from common vetch (*Vicia sativa* L.) root exudates stimulate broomrape seed germination // *Pest. Manag. Sci.* 2011. Vol. 67. Pp. 1015–1022. DOI: 10.1002/ps.2153.
46. Ohana P., Delmer D.P., Volman G., Benziman M. Glycosylated triterpenoid saponin: a specific inhibitor of diguanylate cyclase from *Acetobacter xylinum*. Biological activity and distribution // *Plant Cell. Physiology*. 1998. Vol. 39. Pp. 153–159. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a029352.
47. Лихацкая Г.Н. Механизмы взаимодействия тритерпеновых и стероидных гликозидов с липидными мембранами: автореф. дисс. ... канд. физ.-мат. наук. Владивосток, 2006. 23 с.
48. Bai Y., Fernandez-Calvo P., Ritter A., Huang A.C., Bicalho K.U., Karady M., Pauwels L., Buyst D., Nja M., Ljung K. et al. Modulation of *Arabidopsis* root growth by specialized triterpenes // *New Phytologist*. 2021. Vol. 230. Pp. 228–243. DOI: 10.1111/nph.17144.
49. Huang A.C., Jiang T., Liu Y.-X., Bai Y.-C., Reed J., Qu B., Goossens A., Nützmann H.-W., Bai Y., Osbourn A. A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota // *Science*. 2019. Vol. 364 (6440). eaau6389. DOI: 10.1126/science.aau6389.
50. Tava A., Avato P. Chemical and biological activity of triterpene saponins from *Medicago* species // *Natural Product Communications*. 2006. Vol. 1. N12. Pp. 1159–1180. DOI: 10.1177/1934578X0600101217.
51. Gorski P.M., Miersh J., Ploszynski M. Production and biological activity of saponins and canavanine in alfalfa seedlings // *J. Chem. Ecol.* 1991. Vol. 17(6). Pp. 1135–1143. DOI: 10.1007/BF01402939.
52. Gumnika O., Oleszek W. Triterpene saponins from the aerial parts of *Dianthus coryophyllus* var *remontant* Hort. // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 1991. Vol. 67. Pp. 65–68.
53. Hernandez-Carlos B., Gonzales-Coloma A., Orozco-Valencia A.U., Ramirez-Mares M.V., Andres-Yeves M.F., Joseph-Nathan P. Bioactive saponins from *Microsechium helleri* and *Sicyos bulbosus* // *Phytochemistry*. 2011. Vol. 72(8). Pp. 743–751. DOI: 10.1016/j.phytochem.2011.02.022.
54. Perez A.J., Simonet A.M., Pecio L., Kowalczyk M., Calle J.M., Macias F.A., Oleszek W., Stochmal A. Triterpenoid saponins from the aerial parts of *Trifolium argutum* Sol. and their phytotoxic evaluation // *Phytochemistry Letters*. 2015. Vol. 13. Pp. 165–170. DOI: 10.1016/j.phytol.2015.05.020.
55. Анисимов М.М., Логачев В.В., Демина Е.А., Самошина Н.Ф., Денисенко М.В., Уварова Н.И. Структурно-функциональные свойства тритерпеноидов ряда лапа. 4. Влияние бетулина и его структурных аналогов на рост корня проростков *Cucumis sativus* (*Cucurbitaceae*) // *Растительные ресурсы*. 2006. Т. 42, вып. 3. С. 74–81.
56. Ohara S., Ohira T. Plant growth regulation effects of triterpenoid saponins // *Journal of Wood Science*. 2003. Vol. 49. Pp. 0059–0064. DOI: 10.1007/s100860300010.
57. Стехова С.И., Анисимов М.М., Атопкина Л.Н., Уварова Н.И. Структурно-функциональные свойства панаксидов *Panax ginseng* С.А. Меу. и их аналогов. Влияние 20(S)-протопанаксадиола и его гликозидов на рост корня проростков *Cucumis sativus* L. // *Растительные ресурсы*. 2001. Т. 37, вып. 1. С. 82–87.
58. Стехова С.И., Атопкина Л.Н., Анисимов М.М., Уварова Н.И. Структурно-функциональные свойства гликозидов *Panax ginseng* (*Araliaceae*) их аналогов. VII Влияние бетулафолиентриола и родственных соединений на рост корня проростков *Cucumis sativus* L. // *Растительные ресурсы*. 2005. Т. 41, вып. 3. С. 80–86.
59. Magae Y., Ohara S. Structure-activity relationships of triterpenoid saponins on fruiting body induction in *Pleurotus ostreatus* // *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*. 2006. Vol. 70(8). Pp. 1979–1982. DOI: 10.1271/bbb.60050.
60. Стехова С.И., Самошина Н.Ф., Денисенко М.В., Денисенко В.А., Логачев В.В., Анисимов М.М., Уварова Н.И. Структурно-функциональные свойства тритерпеноидов ряда лупана. I. Влияние бетулиновой и 3-О-глюкозидов бетулиновой и дигидробетулиновой кислот на рост корня проростков *Cucumis sativus* L. // *Растительные ресурсы*. 2002. Т. 38, вып. 2. Pp. 92–98.
61. Chavasiri W., Prukhareon W., Sawasdee P., Zungsontiporn S. Allelochemicals from *Hydrocotyle umbellata* Linn. // *Proceedings of the 4th World Congress on Allelopathy, "Establishing the Scientific Base"*. Wagga Wagga, New South Wales, Australia, 2005. Pp. 339–342.
62. Szakiel A., Paczkowski C., Henry M. Influence of environmental biotic factors on the content of saponins in plant // *Phytochem. Rev.* 2011. Vol. 10. Pp. 493–502. DOI: 10.1007/s11101-010-9164-2.
63. Анисимов М.М., Чайкина Е.Л. Влияние гликозидов хедерагенина из *Caulophyllum robustum* Max. на рост корней проростков *Cucumis sativus* L. // *Химия растительного сырья*. 2014. №4. С. 183–188. DOI: 10.14258/jcprm.201404285.

64. Яковичин Л.А., Гришковец В.И., Лекарь А.В., Ветрова Е.В., Борисенко Н.И., Борисенко С.Н. Молекулярное комплексообразование α -хедерина с хедерасапонином С // Химия растительного сырья. 2012. №3. С. 73–79.
65. Суханова Е.С., Кочкин Д.В., Титова М.В., Сергеев Р.В., Носов А.М. Разработка экспресс-системы определения биологической активности тритерпеновых гликозидов с использованием теста по прорастанию пыльцевых зерен табака // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2014. №2(22). С. 77–83.
66. Scognamiglio M., D'Abroska B., Fiumano V., Chambery A., Severino V., Tsafantakis N., Pacifico S., Esposito A., Fiorentino A. Oleanane saponins from *Bellis sylvestris* Cyr. and evaluation of their phytotoxicity on *Aegilops geniculata* Roth. // Phytochemistry. 2012. Vol. 84. Pp. 125–134. DOI: 10.1016/j.phytochem.2012.08.006.
67. Saha S., Walia S., Kumar J., Parmar B.S. Triterpenic saponins as regulator of plant growth // Journal of Applied Botany and Food Quality. 2010. Vol. 83. Pp. 189–195.
68. Hoagland R.E., Zabolotowicz R.M., Reddy K.N. Studies of phytotoxicity of saponins on weed and crop plants. Saponins used in Food and Agriculture // Advances in Experimental Medicine and Biology. 1996. Vol. 405. Pp. 57–73. DOI: 10.1007/978-1-4613-0413-5_6.
69. А.с. 1729314 (СССР). Способ предпосевной обработки семян / Э.П. Кемертелидзе, П.А. Явич, Г.Е. Деканосидзе, Г.И. Данелия, М.Д. Канделаки. – 1992.
70. Van Oosten M. J., Pepe O., De Pascale S., Silletti S., Magio A. The role of biostimulants and bioeffectors as alleviators of abiotic stress in crop plant // Chemical and Biological Technologies in Agriculture. 2017. Vol. 4. Article 5. DOI: 10.1186/s40538-017-0089-5.
71. Давидянц Э.С. Действие суммы тритерпеновых гликозидов и экстракта из *Silphium perfoliatum* на ростовые процессы в условиях высокотемпературного и солевого стресса // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования: материалы X Международного симпозиума. Пушино, 17-20 июня 2013. М., 2013. Т. 1. С. 88–90.
72. Давидянц Э.С. Влияние тритерпеновых гликозидов *Silphium perfoliatum* L. (*Asteraceae*) на прорастание семян и рост проростков в условиях теплового стресса // Растительные ресурсы. 2006. Т. 42, вып. 2. С. 20–25.
73. Soliman M.H., Abdulmajeed A.M., Alhaithloul H., Alharbi B.M., El-Esawi M.A., Hasanuzzaman M., Elkelish A. Saponin bioprimer positively stimulates antioxidants defense, osmolytes metabolism and ionic status to confer salt stress tolerance in sobian // Acta Physiologia Plantarum. 2020. Vol. 42. N7. Pp. 1–13. DOI: 10.1007/s11738-020-03098-w.
74. Yang A., Akhtar S.S., Iqbal S., Qi Z., Saddiq M.S., Jacobsen S-E. Saponin seed priming improves salt tolerance in quinoa // Journal of Agronomy and Crop Science. 2017. Vol. 204. Pp. 31–39. DOI: 10/1111/jac.12229.
75. Широких И.Г., Абубакирова Р.И., Карпова Е.М., Кучин А.В. Оценка Na-солей тритерпеновых кислот *Abies sibirica* L. в качестве регулятора роста и стресспротектора яровой пшеницы // Агрохимия. 2007. №1. С. 52–56.
76. Rifai L.A., Mazoir N., Koussa T., El Ghali M., Smaili A., Makroum K., Belfaiza M., Benharref A., Faize M. Foliar application of the triterpene derivative 24-methyl-elemo-lanosta-8, 24-dien-3-one alleviates salt toxicity in grapevine // Acta Physiologia Plantarum. 2018. Vol. 40. N3. Pp. 1–16. DOI: 10.1007/s11738-018-2636-5.
77. Smaili A., Rifai L.A., Mazoir N., Koussa T., Faize L., Alburquerque N., Burgos L., Makroum K., Belfaiza M., Benharref A., Faize M. Semisynthetic triterpenes derived from *Euphorbia officinarum* as plant growth promoters and inducers of disease resistance // J. Plant Growth Regulation. 2019. Vol. 38. Pp. 262–272. DOI: 10.1007/s0044-018-9838-3.
78. Trda L., Janda M., Mackova D., Pospichalova R., Dobrev P.I., Burketova L., Matusinsky P. Dual mode of the saponin aescin in plant protection: antifungal agent and plant defense elicitor // Front. Plant Sci. 2019. Vol. 10. 1448. DOI: 10.3389/fpls.2019.01448.
79. Zhu Z., Liang Z., Han R., Wang X. Impact of fertilization on drought response in the medicinal herb *Buplerum chinense* DC: growth and saikosaponin production // Industrial Crops and Products. 2009. Vol. 29. Pp. 629–633. DOI: 10.1016/j.indcrop.2008.08.002.
80. Liao P., Liu D., Xu T.-R., Yang Y., Cui X. Soil water stress attenuate the growth and development but enhance the saponin synthesis of *Panax notoginseng* during flowering stage // Industrial Crops and Products. 2017. Vol. 108. Pp. 95–105. DOI: 10.1016/j.indcrop.2017.05.052.
81. Wu J.Y., Wong K., Ho K.P., Zhou L.G. Enhancement of saponin production in *Panax ginseng* cell culture by osmotic stress and nutrient feeding // Enzyme and Microbial. Technology. 2005. Vol. 36. Pp. 133–138. DOI: 10.1016/j.enzmictec.2004.07.010.
82. Nasrollahi V., Mirzaie-Asl A., Piri K., Nazeri S., Mehrabi R. The effect of drought stress on the expression of key genes involved in the biosynthesis of triterpenoid saponins in liquorice (*Glycyrrhiza glabra*) // Phytochemistry. 2014. Vol. 103. Pp. 32–37. DOI: 10.1016/j.phytochem.2014.03.004.
83. De Costa F., Yendo A.C.A., Fleck J.D., Gosmann G., Fett-Neto A.G. Accumulation of a bioactive triterpene saponin fraction of *Quillaja brasiliensis* leaves is associated with abiotic and biotic stresses // Plant Physiology and Biochemistry. 2013. Vol. 66. Pp. 56–62. DOI: 10.1016/j.plaphy.2013.02.003.
84. Plengmuankhae W., Tantitadapitak C. Low temperature and water dehydration increase the levels of asiaticoside and madecassoside in *Centella asiatica* (L.) Urban. // South African Journal of Botany. 2015. Vol. 97. Pp. 196–209. DOI: 10.1016/j.sajb.2015.01.013.
85. Shabani L., Ehsanpour A.A., Asghari G., Emami J. Glycyrrhizin production by in vitro cultured *Glycyrrhiza glabra* elicited by methyl jasmonate and salicylic acid // Russian Journal of Plant Physiology. 2009. Vol. 56. Pp. 621–626. DOI: 10.1134/S1021443709050069.

86. Yendo A.C., De Costa F., Gosmann G., Fett-Neto A.G. Production of bioactive triterpenoid saponins: elicitation strategies and target genes to improve yields // *Molecular Biotechnology*. 2010. Vol. 46. Pp. 94–104. DOI: 10.1007/s12033-010-9257-6.
87. Bhupenchandra I., Devi S.H., Basumatary A., Dutta S., Singh L.K., Kalita P., Bora S.S., Devi S.R., Saikia A., Sharma P. et al. Biostimulants: potential and prospects in agriculture // *International Research Journal of Pure Applied Chemistry*. 2020. Vol. 21(14). Pp. 20–35. DOI: 10.9734/IRJPAC/2020/v21i1430244.
88. Рябчинская Т.А., Зими́на Т.В. Средства, регулирующие рост и развитие растений, в агротехнологиях современного растениеводства // *Агрохимия*. 2017. №12. С. 62–92.
89. Patent 200011911898 (JP). Vegetable growth regulator / Y. Yamauchi, K. Katsunori, H. Hideki. – 2000.
90. Хо́даков Г.В. Тритерпеновые и стероидные гликозиды некоторых представителей рода донник (*Melilotus*), произрастающих в Крыму: автореф. дисс. ... канд. хим. наук. Одесса, 1995. 20 с.
91. Xie M., Liu J., Yan Z., Li X., Jin H., Su A., Qin B. Bio-guided isolation of plant growth regulators from allopathic plant – *Codonopsis pilosula*: phyto-selective activities and mechanisms // *RSC Adv*. 2018. Vol. 8. Pp. 13649–13655. DOI: 10.1039/C7RA072A.
92. Magae Y. Saponin stimulates fruiting of the edible basidiomycete *Pleurotus ostreatus* // *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*. 1999. Vol. 63(10). Pp. 1840–1842. DOI: 10.1271/bbb.63.1840.
93. Hirata R., Tanaka N., Sano M., Kawagishi H., Sugawara F. The effects of saponin on fruit body formation on *Pleurotus cornucopiae* var *citrinopilestus* // *Proceedings of the VIIth Meeting, Japanese Society of Mushroom Science and Biotechnology*. 2003. P. 73.
94. Andersen M., Cedergreen N. Plant growth is stimulated by tea-seed extract: a new natural growth regulator? // *Hort. Science*. 2010. Vol. 45(112). Pp. 1848–1853. DOI: 10.21273/HORTSCI.45.12.184.
95. Патент №2200409 (РФ). Способ регулирования роста растений пшеницы / Э.С. Давидянц, И.В. Нешин. – 2003.
96. Давидянц Э.С., Нешин И.В. Рострегулирующее действие экстракта *Silphium perfoliatum* L. при выращивании озимой пшеницы // *Агрохимия*. 2004. №11. С. 54–57.
97. Давидянц Э.С. Применение регуляторов роста тритерпеновой природы при выращивании озимой пшеницы // *Агрохимия*. 2006. №8. С. 30–33.
98. Давидянц Э.С. Влияние экстракта из *Silphium perfoliatum* на физиолого-биохимические показатели и зерновую продуктивность озимой пшеницы // *Биолог*. 2014. №3. С. 61–64.
99. Патент №2273996 (РФ). Способ стимулирования укоренения и роста черенков / Э.С. Давидянц, А.Ф. Кольцов. 2006.
100. Давидянц Э.С. Эффективность экстракта сильфияума пронзеннолистного (*Silphium perfoliatum* L.) как регулятора роста при укоренении черенков // *Агрохимия*. 2006. №7. С. 29–32.
101. Пещанская Е.В., Давидянц Э.С. Применение регуляторов роста растений при размножении лаванды узколистной (*Lavandula angustifolia* Mill.) одревесневшими черенками // *Вестник АПК Ставрополя*. 2017. №1(25). С. 139–143.
102. Давидянц Э.С., Чебанная Л.П. Влияние экстракта из *Silphium perfoliatum* на укореняемость черенков различных сортов клематиса // *Новые нетрадиционные растения и перспективы их использования: материалы VIII Международного симпозиума*. М., 2009. Т. 2. С. 106–109.
103. Прокудина О.С., Степанов А.Ф., Чупина М.П. Действие экстрактов из нетрадиционных растений на прорастание семян, рост и развитие сельскохозяйственных культур // *Вестник Красноярского государственного аграрного университета*. 2017. №2(125). С. 21–27.
104. Davidyants E.S., Putieva Zh. M., Bandyukova V.A., Abubakirov N.K. Triterpene glycosides of *Silphium perfoliatum* // *Chemistry of Natural Compounds*. 1984. Vol. 20(1). Pp. 121–122. DOI: 10.1007/BF00574824.
105. Kowalski R. Ocena zawartosci oleanozydow w organach nadziemnych i podziemnych roznika przerosnietego *Silphium perfoliatum* L. // *Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus*. 2002. Vol. 1-2. Pp. 5–15.
106. Давидянц Э.С. Карташева И.А., Нешин И.В. Влияние тритерпеновых гликозидов *Silphium perfoliatum* L. на фитопатогенные грибы // *Растительные ресурсы*. 1997. Т. 33, вып. 4. С. 93–97.
107. Карташева И.А., Давидянц Э.С. Оценка антифунгального действия суммы тритерпеновых гликозидов, выделенных из двух видов сильфии // *Защита растений и карантин*. Ставрополь, 1998. С. 17–20.
108. Zabka M., Pavela R., Cabrielova-Slezakova L. Promising antifungal effect of some euro-asiatic plants against dangerous pathogenic and toxicogenic fungi // *Science Food Agriculture*. 2011. Vol. 91. Pp. 492–495.
109. Jamiolkowska A., Kowalski R. Estimate of influence of *Silphium perfoliatum* L. leaves extract on some funge colonizing the pepper plants // *Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus*. 2012. Vol. 11. Pp. 43–55.
110. Патент №2032301 (РФ). Способ предпосевной обработки семян / Р.Р. Кабиров, О.Ф. Садыков, А.П. Мороз, А.Ю. Попков. – 1995.
111. Shikur T.K. Effect of alfalfa (*Medicago sativa* L.) extract on yield and yield components of lettuce (*Latuca sativa*), beet-root (*Betta vulgaris*) and pepper (*Capsicum annum*) // *World J. Agricultural Sciences*. 2015. Vol. 11(2). Pp. 89–93.
112. Maharani A. Effect of various sources of natural PGR and frequency of application of the growth and yield potato (*Solanum tuberosum* L.) Grandola varieties. Malang, Indonesia, 2003.
113. Ulfa F., Sengin E.L., Baharuddin B., Syaiful A.S., Sennang N.R., Rafiuddin R., Nurfaida N., Ifayanti I. Potential of plant extracts as growth exogenous regulators of potato seeds // *International Journal of Agriculture System*. 2013. Vol. 1. Pp. 98–103.

114. Veerappan V., Rangnathan U., Mannar J. Effect of organic foliar spray with pulse sprout extract on seed yield and quality of rice (*Oryza sativa*) // Journal of Plant Nutrition. 2018. Vol. 42. Pp. 900–914. DOI: 10.1080/01904167.2019.1567764.
115. Jang S.J., Kuk Y.J. Growth promotion effect of plant extract on various leafy vegetable crops // Horticultural Science and Technology. 2019. Vol. 37. N3. Pp. 322–336. DOI: 10.7235/HORT.20190033.
116. Jang S.J., Kuk Y.J. Effect of biostimulants on primary and secondary substance contents in lettuce plants // Sustainability. 2021. Vol. 13. 2441. DOI: 10.3390/su13052441.
117. Jang S.J., Park H.H., Kuk Y.J. Growth promotion, nutrition levels and antioxidant activity in *Peucedanum japonicum* Thunb. under various plant extracts // Agronomy. 2020. Vol. 10. 1494. DOI: 10.3390/agronomy10101494.
118. Bahmani M., Sarrafchi A., Shirzad H., Shahinfard N., Rafieian-Kopaei M., Shahsavari S., Baharvand-Ahmadi B., Taherikalani M., Ghafourian S. Pharmaceutical, phytochemical and economical potentials of *Glycyrrhiza glabra* L.: a review // Journal of Chemical and Pharmaceutical Sciences. 2015. Vol. 8. Pp. 683–692.
119. El-Gochary A.E., Wahba H.E.-S., Hendawy S.F., Hussein M.S. Effect of licorice root and cabbage leaf extracts as a natural fertilizer on growth productivity of *Cynara cardunculus* L. // Egyptian Pharmaceutical Journal. 2021. Vol. 20. Pp. 17–22.
120. Zulfiqar F., Casadesus A., Brockman H., Munne-Bosch S. An overview of plant-based natural biostimulants for sustainable horticulture with a particular focus on moringa leaf extracts // Plant Science. 2020. Vol. 295. 110194. DOI: 10.1016/j.plantsci.2019.110194.
121. Merwad A.-R.M.A. Mitigation of salinity stress effects on growth, yield and nutrient uptake of wheat by application of organic extracts // Communications in Soil Science and Plant Analysis. 2020. Vol. 51. Pp. 1150–1160. DOI: 10.1080/00103624.2020.1751188.
122. Desoky E.S.M., El Sayed A.I., Merwad A.R.M., Rady M.M. Stimulating antioxidant defenses, antioxidant gene expression and salt tolerance in *Pisum sativum* seedling by pretreatment using licorice root extract (LRE) as an organic biostimulant // Plant Physiology and Biochemistry. 2019. Vol. 142. Pp. 292–302. DOI: 1016/j.plaphy.2019.07.020.
123. Rady M.M., Desoky E.-S.M., Elrys A.S., Boghadady M.S. Can licorice root extract be used as an effective natural biostimulant for salt-stressed common bean plants? // South African Journal of Botany. 2018. Vol. 121. Pp. 294–305. DOI: 10.1016/j.sajb.2018.11.019.
124. Desoky E.M., Elrys S.A., Rady M.M. Integrative moringa and liquorice extracts application improves *Capsicum annum* fruit yield and declines its contaminant contents on a heavy metals-contaminated saline soil // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2019. Vol. 169. Pp. 50–60.
125. Pourghasemian N., Morandi R., Naghizadeh M., Landberg T. Mitigating drought stress in sesame by foliar application of salicylic acid, beeswax waste and licorice extract // Agricultural Water Management. 2020. Vol. 231(4). 105997. DOI: 10.1016/j.agwat.2019.105997.
126. Leone A., Spada A., Battezzati A., Schiraldi A., Aristil J., Bertoli S. Cultivation, genetic, ethnopharmacology, phytochemistry and pharmacology of *Moringa oleifera* leaves: an overview // International Journal of Molecular Sciences. 2015. Vol. 16(6). 12791. DOI: 10.3390/ijms160612791.
127. Iqbal M.A. Role of Moringa, Brassica and Sorghum water extracts in increasing crops growth and yield: a review // Am-Euras J. Agric. Environ. Sci. 2014. Vol. 14(11). Pp. 1150–1158. DOI: 10.5829/idosi.ajeaes.2014.14.1112436.
128. Hussain M., Farooq M., Shahzad M.A., Basra S.M.A., Lee D. Application of moringa allelopathy in crop sciences // Allelopathy. Heidelberg: Springer-Verlag, 2013. Pp. 469–484.
129. Farhat F., Arfan M., Wang X., Tariq A., Kamran M., Tabassum H.N., Tariq I., Mora-Poblete F., Iqbal R., El-Sabraut A.M., Elansary H.O. The impact of biostimulants on Cd-stressed wheat (*Triticum aestivum* L.): insights into growth, chlorophyll fluorescence, Cd accumulation and osmolyte regulation // Frontiers in Plant Science. 2022. Vol. 8. 850567. DOI: 10.3389/fpls.2022.850567.
130. Bashir S., Elshikh M.S., Alwahibi M.S., Gulshan A., Iqbal J., Hussain A., Bakhsh A., Ahmed N., Khan M.J., Fahad Sh., Datta R., Danish S. Comparative role of compost, press mud and moringa leaf extract to eliminate the stress and growth of maize in cadmium polluted soil // Res. Square. 2021. DOI: 10.21203/rs.3.rs-142834/v1.
131. Khan S., Basit A., Hafeez M.B., Irshad S., Bashir S., Bashir S., Maqbool M.M., Saddiq M.S., Hasnain Z., Aljuaid B.S., El-Shehawi A.M., Li Y. Moringa leaf extract improves biochemical attributes, yield and grain quality of rice (*Oryza sativa* L.) under drought stress // PLoS ONE. 2021. Vol. 16(7). e0254452. DOI: 10.1371/journal.pone.0254452.
132. Godlewska K., Biesiada A., Michalak I., Pacyga P. The effect of botanical extracts obtained through ultrasound-assisted extraction on white head cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.) seedlings grown under controlled conditions // Sustainability. 2020. Vol. 12. 1871. DOI: 10.3390/su12051871.
133. Godlewska K., Pacyga P., Michalak I., Biesiada A., Szumny A., Pachura N., Piszcz U. Field-scale evaluation of botanical extracts effect on the yield, chemical composition and antioxidant activity of celeriac (*Apium graveolens* L. var. *rapaceum*) // Molecules. 2020. Vol. 25(18). 4212. DOI: 10.3390/molecules25184212.
134. Godlewska K., Pacyga P., Michalak I., Biesiada A., Szumny A., Pachura N., Piszcz U. Systematic investigation of the effects of seven plant extracts on the physiological parameters, yield and nutritional quality of radish (*Raphanus sativus* var. *sativus*) // Frontiers in Plant Science. 2021. Vol. 17. 651152. DOI: 10.3389/fpls.2021.651152.
135. Zulfa Z., Irfan S., Mansyurdin. Effect of crude extracts of six plants on vegetative growth of soybean (*Glycine max.* Merr.) // International Journal of Advances in Agricultural Science and Technology. 2017. Vol. 4. Pp. 1–12.

136. Zida P.E., Sereme P., Leth V., Sankara P. Effect of aqueous extracts of *Acacia gourmaensis* A. Chev. and *Eclipta alba* (L.) Hassk. on seed health, seedling vigour and grain yield of sorghum and pearl millet // Asian Journal Plant Pathology. 2008. Vol. 2(1). Pp. 40–47.
137. Zida P.E., Neya B.J., Stokholm M.S., Jensen S.M., Soalla W.R., Sereme P., Lund O.S. Increasing sorghum yields by seed treatment an aqueous extract of the plant *Eclipta* may involve a dual mechanism of hydropriming and suppression of fungal pathogens // Crop Protection. 2018. Vol. 107. Pp. 48–55. DOI: 10.1016/j.cropro.2018.01.001.
138. Coelho E.F., De Melo D.M., Da Silva Pereira B.L., Barbosa dos Santos D., Castro Carriello Rosa R. Roots of «BRS Princesa» banana fertigated with humic substances and saponin-based plant extracts // Acta Scientiarum Agronomy Maringa. 2016. Vol. 38. Pp. 521–528. DOI: 10.4025/actasciagron.v38i4.30790.
139. De Melo D.M., Coelho E.F., Castro Carriello Rosa R., Borges A.L., Barbosa dos Santos D., Da Silva Pereira B.L. Fertigation of «BRS Princesa» banana with humic substances and saponin-based plant extracts // Revista Ceres. 2017. Vol. 64(4). Pp 392–398. DOI: 10.1590/0034-737X201764040008.
140. Patent WO02/03803 A1 (IN). Methods and compositions for modulating plant growth and senescence / R. Kumar, Ch. Krishnan. – 17.01.2002.
141. Пахомова В.М., Даминова А.И. Антиоксидантное действие препарата женьшеня при некорневой обработке яровой пшеницы // Сигнальные системы растений: от рецептора до ответной реакции организма: материалы научной конференции с международным участием. СПб., 2016. С. 175–176.
142. Патент №2657743 (РФ) Способ регулирования роста и развития растений / А.М. Камирная, К.А. Мальцев, С.Г. Русаков. – 2018.
143. Патент №2108803 (РФ). Способ получения биологически активной суммы тритерпеновых кислот / В.А. Ралдугин, А.Г. Друганов, В.П. Климов, А.Н. Шубин, В.М. Чекуров. – 1998.
144. Ралдугин В.А. Тритерпеноиды пихты и высокоэффективный регулятор роста на их основе // Российский химический журнал. 2004. №3. С. 84–88.
145. Патент №2298327 (РФ). Регулятор роста растений с фунгицидным действием «Вэрва» / Н.Н. Скрипова, А.В. Кучин, Т.В. Хуршкайнен, В.А., Кучин. – 2007.
146. Давидянц Э.С. Влияние регуляторов роста растений на урожайность и качество зерна озимой пшеницы на фоне ранневесенней азотной подкормки // Агрохимия. 2022. №6. С. 45–50. DOI: 10.31857/S0002188122060047.
147. Список пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации // Защита и карантин растений. 2022. №4. С. 778–787.

Поступила в редакцию 13 мая 2022 г.

После переработки 26 октября 2022 г.

Принята к публикации 3 ноября 2022 г.

Для цитирования: Давидянц Э.С. Тритерпеновые гликозиды как регуляторы роста растений: потенциал и перспективы использования (обзор) // Химия растительного сырья. 2023. №1. С. 5–34. DOI: 10.14258/jcrpm.20230111368.

Davidyants E.S. TRITERPENE GLYCOSIDES AS PLANT GROWTH REGULATORS: POTENTIAL AND PROSPECTS FOR USE (REVIEW)

North Caucasus Federal Agricultural Research Centre, ul. Niconova, 49, Mikhailovsk, Stavropol Territory, 356241 (Russia), e-mail: ei_davidyants@mail.ru

The increased interest in the study of the growth-regulating activity of triterpene glycosides (TG) in recent years is largely due to the need to create new highly effective environmentally friendly plant growth biostimulants, the use of which is considered as an important strategy in managing the productivity and stress resistance of agricultural crops. The review presents information available in the literature on phyto regulatory activity TG with an emphasis on their growth-stimulating properties. The physiological effects of TG in bioassays on phytohormonal activity are considered. The auxin- gibberellin- and cytokinin-like effect of TG on growth and metabolism (changes in the activity of enzymes: α -amylase, peroxidase, catalase, polyphenol oxidase, IAA oxidase, nitrate reductase, chlorophyll and protein content), was shown depending on the structure of TG, concentration and the tested plant. The issues of the mechanism of the growth-stimulating action and the possible involvement of TG and free triterpenes in physiological processes in plants are discussed. The relationships between the structure and phyto regulatory activity of TG was analyzed. The effect of exogenous TG and triterpenoids on plants under abiotic stresses, as well as the possibility of using some TG, extracts of saponin-bearing plants (*Camellia* sp., *Silphium perfoliatum*, *Medicago sativa*, *Glycine max*, *Vigna radiata*, *Glycyrrhiza glabra*, *Moringa oleifera*, *Solidago gigantea*, *Centella asiatica*, *Eclipta alba*, *Quillaja saponaria*, *Bacopa monnieri* et al.) and plant extracts containing triterpenoids (*Abies sibirica*, *Betula* sp.) in crop production as plant growth regulators, is considered.

Keywords: triterpene glycosides, triterpenoids, saponins, plant growth regulators, growth stimulating activity, extracts of saponin-bearing plants.

References

1. Hostettmann K. *Saponins (Chemistry and pharmacology of natural products)*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005, 564 p.
2. Sparg S.G., Light M.E., Staden J. *J. Ethnopharmacology*, 2004, vol. 94, pp. 219–243. DOI: 10.106/j.jep.2004.05.016.
3. Vinken Y.P., Heng Z., De Groot A., Gruppen H. *Phytochemistry*, 2007, vol. 68, no. 3, pp. 278–297. DOI: 10.1016/j.phytochem.2006.10.008.
4. Ohana P., Delmer D.R., Carlson R.W., Glushka J., Azadi P., Bacic T., Benziman M. *Plant Cell Physiol.*, 1998, vol. 39, no. 2, pp. 144–152. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a029351.
5. Garai S. *Herb. Med.*, 2016, vol. 2, no. 3, article 14. DOI: 10.21767/2472-0151.100020.
6. El Aziz M.M.A., Ashour A.S., Melad A.S.G. *Journal of Nanomedicine Research*, 2019, vol. 7 (4), pp. 282–288.
7. Güglü-Üstündag O., Mazza G. *Crit. Rev. Food Sci. Natur.*, 2007, no. 3, pp. 231–258.
8. Roopashree K.M., Naik D. *Trends in Biosci.*, 2019, vol. 12(1), pp. 1–14.
9. Moses T., Papandopoulou K.K., Osbourn A. *Crit. Rev. Biochem. Molec. Biol.*, 2014, vol. 49, no. 6, pp. 439–462. DOI: 10.31009/10409238.2014.953628.
10. Faizal A., Geelen D. *Phytochem. Rev.*, 2013, vol. 12, pp. 877–893. DOI: 10.1007/s11101-013-9322-4.
11. Szakiel A., Paczkowski C., Henry M. *Phytochem. Rev.*, 2011, vol. 10, pp. 471–491. DOI: 10.1007/s11101-010-9177-x.
12. Curini-Galletti A. *Stazioni Sperimentali agarie italiane*, 1924, pp. 147–152.
13. Helmkamp G., Bonner J. *Plant Physiology*, 1953, vol. 28, no. 3, pp. 428–436.
14. Kolmykova T.S., Lukatkin A.S. *Agrokimiya*, 2012, no. 1, pp. 83–94. (in Russ.).
15. Davidyants E.S. *Novyye dostizheniya v khimii i khimicheskoy tekhnologii rastitel'nogo syr'ya: materialy VIII Vse-rossiyskoy konferentsii*. [New achievements in chemistry and chemical technology of plant raw materials: materials of the VIII All-Russian Conference]. Barnaul, 2020, pp. 146–148. (in Russ.).
16. Tarikov S., Timbekova N.K., Abubakirov N.K., Koblov R.K. *Uzbekskiy biologicheskij zhurnal*, 1988, no. 6, pp. 24–26. (in Russ.).
17. Davidyants E.S. *Rastitel'nyye resursy*, 2006, vol. 42, no. 1, pp. 127–136. (in Russ.).
18. Mahmoud S.E.D. *Acta Horticulturae: Inter. Symp. on Medicinal and Aromatic plants*, 1995, pp. 426–428.
19. Davidyants E.S., Neshina L.P., Neshin I.V. *Rastitel'nyye resursy*, 2001, vol. 37, no. 3, pp. 93–96. (in Russ.).
20. Davidyants E.S. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2013, no. 4, pp. 225–231. (in Russ.).
21. Akhov L.S., Olezhek V., Musiyenko M.M. *Ukrainskiy botanicheskiy zhurnal*, 2001, vol. 58, no. 2, pp. 206–209. (in Russ.).
22. Davidyants E.S. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2011, vol. 47, no. 5, pp. 480–486. DOI: 10.1134/S0003683811050048.
23. Davidyants E.S. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2021, no. 2, pp. 353–360. DOI: 10.14258/jcprm.2021028275. (in Russ.).
24. Balansard J., Pellissier F. *Compt. Rend. Soc. Biol.*, 1943, vol. 137, pp. 763–764.
25. Boiteau P., Ratsimamanga A.R. *Therapie*, 1956, vol. 11, pp. 125–149.
26. Strigina L.I., Khodakovskaya M.V., Bulgakov V.P. *Rastitel'nyye resursy*, 1993, vol. 24, no. 4, pp. 96–99. (in Russ.).
27. Davidyants E.S. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2019, no. 4, pp. 441–448. DOI: 10.14258/jcprm.2019045482. (in Russ.).
28. Gark S.K. *Plant Sci. Feed.*, 2013, vol. 3, pp. 13–20.
29. Davidyants E.S. *Novyye i netraditsionnyye rasteniya i perspektivy ikh ispol'zovaniya: materialy IX Mezhdunarodnogo simpoziuma, Pushchino, 14-18 iyunya 2011 g.* [New and non-traditional plants and prospects for their use: materials of the IX International Symposium, Pushchino, June 14-18, 2011]. Moscow, 2011, vol. 2, pp. 58–62. (in Russ.).

30. Shukanov V.P., Volynets A.P., Polyanskaya S.N. *Gormonal'naya aktivnost' steroidnykh glikozidov*. [Hormonal activity of steroid glycosides]. Minsk, 2012, 244 p. (in Russ.).
31. Volynets A.P., Shukanov V.P., Polyanskaya S.N. *Doklady Natsional'noy akademii nauk Belarusi*, 2017, vol. 61, pp. 73–77. (in Russ.).
32. Tsurumi S.A., Tsujino Y. *Physiologia Plantarum*, 1992, vol. 93(4), pp. 785–789. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1995.tb05132.x.
33. Tsurumi S.A., Wada S. *Plant Cell Physiology*, 1995, vol. 36, pp. 925–929. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a078840.
34. Tsurumi S.A., Watanabe R., Kamisaka S. *Physiologia Plantarum*, 1996, vol. 97, pp. 740–746. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1996.tb00539.
35. Tsurumi S.A., Ishizawa K. *Plant Cell Physiology*, 1997, vol. 38, pp. 668–675. DOI: 10.1093/oxfdjournals.pcp.a029219.
36. Rahman A., Tsurumi S.A., Amakawa T., Soga K., Hoson T., Goto N., Kamisaka S. *Plant Cell Physiology*, 2000, vol. 41(1), pp. 1–9. DOI: 10.1093/pcp/41.1.1.
37. Rahman A., Ahamed A., Amakawa T., Goto N., Tsurumi S. *Plant Physiology*, 2001, vol. 125(2), pp. 990–1000. DOI: 10.1104/pp125.2.990.
38. Rahman A., Tsurumi S.A. *Plant Tissue Cult*, 2002, vol. 12, pp. 181–194.
39. Rahman A., Hosokawa S., Oono V., Amakawa T., Goto N., Tsurumi S.A. *Plant Physiology*, 2002, vol. 130, pp. 1908–1917. DOI: 10.1104/pp.010546.
40. Tsujino Y., Tsurumi S., Yoshido Y., Niki E. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 1994, vol. 58, pp. 1731–1732. DOI: 10.1271/bbb.58.1731.
41. Konomi K., Furuya M., Yamamoto K.T., Yokota T., Takahashi N. *Plant Physiology*, 1982, vol. 70, pp. 307–310. DOI: 10.1104/pp70.1.307.
42. Oleszek W. *J. Chem. Ecol.*, 1993, vol. 19, pp. 1063–1074. DOI: 10.1007/BF00987369.
43. Waller G.R., Yang C.F., Chen L.F., Su C.H., Liou R.M., Wu S.C., Young C.C., Lee M.R., Lee J.S., Chou C.H., Kim D. *Adv. Exp. Med. Boil.*, 1996, vol. 405, pp. 123–139. DOI: 10.1007/978-1-4613-0413-5_11.
44. Macias F.A., Simonet A.M., Galindo J.C.G. *J. Chem. Ecol.*, 1997, vol. 23, pp. 1781–1803. DOI: 10.1023/B:JOEC.0000006451.19649.aO.
45. Evidente A., Cimmino A., Fernandez-Aparicio M., Rubiales D., Andolfi A., Melck D. *Pest. Manag. Sci.*, 2011, vol. 67, pp. 1015–1022. DOI: 10.1002/ps.2153.
46. Ohana P., Delmer D.P., Volman G., Benziman M. *Plant Cell. Physiology*, 1998, vol. 39, pp. 153–159. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a029352.
47. Likhatskaya G.N. *Mekhanizmy vzaimodeystviya triterpenovykh i steroidnykh glikozidov s lipidnymi membranami: avtoref. diss. ... kand. fiz.-mat. nauk*. [Mechanisms of interaction of triterpene and steroid glycosides with lipid membranes: author. diss. ... cand. Phys.-Math. Sciences]. Vladivostok, 2006, 23 p. (in Russ.).
48. Bai Y., Fernandez-Calvo P., Ritter A., Huang A.C., Bicalho K.U., Karady M., Pauwels L., Buyst D., Nja M., Ljung K. et al. *New Phytologist*, 2021, vol. 230, pp. 228–243. DOI: 10.1111/nph.17144.
49. Huang A.C., Jiang T., Liu Y.-X., Bai Y.-C., Reed J., Qu B., Goossens A., Nützmann H.-W., Bai Y., Osbourn A. *Science*, 2019, vol. 364 (6440), eaau6389. DOI: 10.1126/science.aau6389.
50. Tava A., Avato P. *Natural Product Communications*, 2006, vol. 1, no. 12, pp. 1159–1180. DOI: 10.1177/1934578X0600101217.
51. Gorski P.M., Miersh J., Ploszynski M. *J. Chem. Ecol.*, 1991, vol. 17(6), pp. 1135–1143. DOI: 10.1007/BF01402939.
52. Gumnika O., Oleszek W. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 1991, vol. 67, pp. 65–68.
53. Hernandez-Carlos B., Gonzales-Coloma A., Orozco-Valencia A.U., Ramirez-Mares M.V., Andres-Yeves M.F., Joseph-Nathan P. *Phytochemistry*, 2011, vol. 72(8), pp. 743–751. DOI: 10.1016/j.phytochem.2011.02.022.
54. Perez A.J., Simonet A.M., Pecio L., Kowalczyk M., Calle J.M., Macias F.A., Oleszek W., Stochmal A. *Phytochemistry Letters*, 2015, vol. 13, pp. 165–170. DOI: 10.1016/j.phytol.2015.05.020.
55. Anisimov M.M., Logachev V.V., Demina Ye.A., Samoshina N.F., Denisenko M.V., Uvarova N.I. *Rastitel'nyye resursy*, 2006, vol. 42, no. 3, pp. 74–81. (in Russ.).
56. Ohara S., Ohira T. *Journal of Wood Science*, 2003, vol. 49, pp. 0059–0064. DOI: 10.1007/s100860300010.
57. Stekhova S.I., Anisimov M.M., Atopkina L.N., Uvarova N.I. *Rastitel'nyye resursy*, 2001, vol. 37, no. 1, pp. 82–87. (in Russ.).
58. Stekhova S.I., Atopkina L.N., Anisimov M.M., Uvarova N.I. *Rastitel'nyye resursy*, 2005, vol. 41, no. 3, pp. 80–86. (in Russ.).
59. Magae Y., Ohara S. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 2006, vol. 70(8), pp. 1979–1982. DOI: 10.1271/bbb.60050.
60. Stekhova S.I., Samoshina N.F., Denisenko M.V., Denisenko V.A., Logachev V.V., Anisimov M.M., Uvarova N.I. *Rastitel'nyye resursy*, 2002, vol. 38, no. 2, pp. 92–98. (in Russ.).
61. Chavasiri W., Prukchareon W., Sawasdee P., Zungsontiporn S. *Proceedings of the 4th World Congress on Allelopathy, "Establishing the Scientific Base"*. Wagga Wagga, New South Wales, Australia, 2005, pp. 339–342.
62. Szakiel A., Paczkowski C., Henry M. *Phytochem. Rev.*, 2011, vol. 10, pp. 493–502. DOI: 10.1007/s11101-010-9164-2.
63. Anisimov M.M., Chaykina Ye.L. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2014, no. 4, pp. 183–188. DOI: 10.14258/jcprm.201404285. (in Russ.).
64. Yakovishin L.A., Grishkovets V.I., Lekar' A.V., Vetrova Ye.V., Borisenko N.I., Borisenko S.N. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2012, no. 3, pp. 73–79. (in Russ.).

65. Sukhanova Ye.S., Kochkin D.V., Titova M.V., Sergeev R.V., Nosov A.M. *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Ser.: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovaniye*, 2014, no. 2(22), pp. 77–83. (in Russ.).
66. Scognamiglio M., D'Abroska B., Fiumano V., Chambery A., Severino V., Tsafantakis N., Pacifico S., Esposito A., Fiorentino A. *Phytochemistry*, 2012, vol. 84, pp. 125–134. DOI: 10.1016/j.phytochem.2012.08.006.
67. Saha S., Walia S., Kumar J., Parmar B.S. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 2010, vol. 83, pp. 189–195.
68. Hoagland R.E., Zabolotowicz R.M., Reddy K.N. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 1996, vol. 405, pp. 57–73. DOI: 10.1007/978-1-4613-0413-5_6.
69. Patent 1729314 (USSR). 1992. (in Russ.).
70. Van Oosten M. J., Pepe O., De Pascale S., Silletti S., Magio A. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, 2017, vol. 4, article 5. DOI: 10.1186/s40538-017-0089-5.
71. Davidyants E.S. *Novyye i netraditsionnyye rasteniya i per-spektivy ikh ispol'zovaniya: materialy X Mezhdunarodnogo simpoziuma. Pushchino, 17-20 iyunya 2013*. [New and non-traditional plants and prospects for their use: materials of the X International Symposium. Pushchino, June 17-20, 2013]. Moscow, 2013, vol. 1, pp. 88–90. (in Russ.).
72. Davidyants E.S. *Rastitel'nyye resursy*, 2006, vol. 42, no. 2, pp. 20–25. (in Russ.).
73. Soliman M.H., Abdulmajeed A.M., Alhaithloul H., Alharbi B.M., El-Esawi M.A., Hasanuzzaman M., Elkelish A. *Acta Physiologia Plantarum*, 2020, vol. 42, no. 7, pp. 1–13. DOI: 10.1007/s11738-020-03098-w.
74. Yang A., Akhtar S.S., Iqbal S., Qi Z., Saddiq M.S., Jacobsen S-E. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2017, vol. 204, pp. 31–39. DOI: 10/1111/jac.12229.
75. Shirokikh I.G., Abubakirova R.I., Karpova Ye.M., Kuchin A.V. *Agrokimiya*, 2007, no. 1, pp. 52–56. (in Russ.).
76. Rifai L.A., Mazoir N., Koussa T., El Ghali M., Smaili A., Makroum K., Belfaiza M., Benharref A., Faize M. *Acta Physiologia Plantarum*, 2018, vol. 40, no. 3, pp. 1–16. DOI: 10.1007/s11738-018-2636-5.
77. Smaili A., Rifai L.A., Mazoir N., Koussa T., Faize L., Albuquerque N., Burgos L., Makroum K., Belfaiza M., Benharref A., Faize M. *J. Plant Growth Regulation*, 2019, vol. 38, pp. 262–272. DOI: 10.1007/s0044-018-9838-3.
78. Trda L., Janda M., Mackova D., Pospichalova R., Dobrev P.I., Burketova L., Matusinsky P. *Front. Plant Sci.*, 2019, vol. 10, 1448. DOI: 10.3389/fpls.2019.01448.
79. Zhu Z., Liang Z., Han R., Wang X. *Industrial Crops and Products*, 2009, vol. 29, pp. 629–633. DOI: 10.1016/j.indcrop.2008.08.002.
80. Liao P., Liu D., Xu T.-R., Yang Y., Cui X. *Industrial Crops and Products*, 2017, vol. 108, pp. 95–105. DOI: 10.1016/j.indcrop.2017.05.052.
81. Wu J.Y., Wong K., Ho K.P., Zhou L.G. *Enzyme and Microbial. Technology*, 2005, vol. 36, pp. 133–138. DOI: 10.1016/j.enzymtec.2004.07.010.
82. Nasrollahi V., Mirzaie-Asl A., Piri K., Nazeri S., Mehrabi R. *Phytochemistry*, 2014, vol. 103, pp. 32–37. DOI: 10.1016/j.phytochem.2014.03.004.
83. De Costa F., Yendo A.C.A., Fleck J.D., Gosmann G., Fett-Neto A.G. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, vol. 66, pp. 56–62. DOI: 10.1016/j.plaphy.2013.02.003.
84. Plengmuankhae W., Tantitadapitak C. *South African Journal of Botany*, 2015, vol. 97, pp. 196–209. DOI: 10.1016/j.sajb.2015.01.013.
85. Shabani L., Ehsanpour A.A., Asghari G., Emami J. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2009, vol. 56, pp. 621–626. DOI: 10.1134/S1021443709050069.
86. Yendo A.C., De Costa F., Gosmann G., Fett-Neto A.G. *Molecular Biotechnology*, 2010, vol. 46, pp. 94–104. DOI: 10.1007/s12033-010-9257-6.
87. Bhupenandra I., Devi S.H., Basumatary A., Dutta S., Singh L.K., Kalita P., Bora S.S., Devi S.R., Saikia A., Sharma P. et al. *International Research Journal of Pure Applied Chemistry*, 2020, vol. 21(14), pp. 20–35. DOI: 10.9734/IRJPAC/2020/v21i1430244.
88. Ryabchinskaya T.A., Zimina T.V. *Agrokimiya*. 2017, no. 12, pp. 62–92. (in Russ.).
89. Patent 200011911898 (JP). 2000.
90. Khodakov G.V. *Triterpenovyye i steroidnyye glikozidy nekotorykh predstaviteley roda donnik (Melilotus), proizrastayushchikh v Krymu: avtoref. diss. ... kand. khim. nauk*. [Triterpene and steroid glycosides of some representatives of the genus Melilotus growing in the Crimea: Abstract of the thesis. diss. ... cand. chem. Sciences]. Odessa, 1995, 20 p. (in Russ.).
91. Xie M., Liu J., Yan Z., Li X., Jin H., Su A., Qin B. *RSC Adv.*, 2018, vol. 8, pp. 13649–13655. DOI: 10.1039/C7RA072A.
92. Magae Y. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 1999, vol. 63(10), pp. 1840–1842. DOI: 10.1271/bbb.63.1840.
93. Hirata R., Tanaka N., Sano M., Kawagishi H., Sugawara F. *Proceedings of the VIIth Meeting, Japanese Society of Mushroom Science and Biotechnology*, 2003, p. 73.
94. Andersen M., Cedergreen N. *Hort. Science*, 2010, vol. 45(112), pp. 1848–1853. DOI: 10.21273/HORTSCI.45.12.184.
95. Patent 2200409 (RU). 2003. (in Russ.).
96. Davidyants E.S., Neshin I.V. *Agrokimiya*, 2004, no. 11, pp. 54–57. (in Russ.).
97. Davidyants E.S. *Agrokimiya*, 2006, no. 8, pp. 30–33. (in Russ.).
98. Davidyants E.S. *Biolog*, 2014, no. 3, pp. 61–64. (in Russ.).
99. Patent 2273996 (RU). 2006. (in Russ.).
100. Davidyants E.S. *Agrokimiya*, 2006, no. 7, pp. 29–32. (in Russ.).
101. Peshchanskaya Ye.V., Davidyants E.S. *Vestnik APK Stavropol'ya*, 2017, no. 1(25), pp. 139–143. (in Russ.).

102. Davidyants E.S., Chebannaya L.P. *Novyye netraditsionnyye rasteniya i perspektivy ikh ispol'zovaniya: materialy VIII Mezhdunarodnogo simpoziuma*. [New non-traditional plants and prospects for their use: materials of the VIII International Symposium]. Moscow, 2009, vol. 2, pp. 106–109. (in Russ.).
103. Prokudina O.S., Stepanov A.F., Chupina M.P. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2017, no. 2(125), pp. 21–27. (in Russ.).
104. Davidyants E.S., Putieva Zh. M., Bandyukova V.A., Abubakirov N.K. *Chemistry of Natural Compounds*, 1984, vol. 20(1), pp. 121–122. DOI: 10.1007/BF00574824.
105. Kowalski R. *Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus*, 2002, vol. 1-2, pp. 5–15.
106. Davidyants E.S. Kartasheva I.A., Neshin I.V. *Rastitel'nyye resursy*, 1997, vol. 33, no. 4, pp. 93–97. (in Russ.).
107. Kartasheva I.A., Davidyants E.S. *Zashchita rasteniy i karantin*. [Plant Protection and Quarantine]. Stavropol', 1998, pp. 17–20. (in Russ.).
108. Zabka M., Pavela R., Cabrielova-Slezakova L. *Science Food Agriculture*, 2011, vol. 91, pp. 492–495.
109. Jamiolkowska A., Kowalski R. *Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus*, 2012, vol. 11, pp. 43–55.
110. Patent 2032301 (RU). 1995. (in Russ.).
111. Shikur T.K. *World J. Agricultural Sciences*, 2015, vol. 11(2), pp. 89–93.
112. Maharani A. *Effect of various sources of natural PGR and frequency of application of the growth and yield potato (Solanum tuberosum L.) Grandola varieties*. Malang, Indonesia, 2003.
113. Ulfa F., Sengin E.L., Baharuddin B., Syaiful A.S., Sennang N.R., Rafiuddin R., Nurfaida N., Ifayanti I. *International Journal of Agriculture System*, 2013, vol. 1, pp. 98–103.
114. Veerappan V., Ranganathan U., Mannar J. *Journal of Plant Nutrition*, 2018, vol. 42, pp. 900–914. DOI: 10.1080/01904167.2019.1567764.
115. Jang S.J., Kuk Y.J. *Horticultural Science and Technology*, 2019, vol. 37, no. 3, pp. 322–336. DOI: 10.7235/HORT.20190033.
116. Jang S.J., Kuk Y.J. *Sustainability*, 2021, vol. 13, 2441. DOI: 10.3390/su13052441.
117. Jang S.J., Park H.H., Kuk Y.J. *Agronomy*, 2020, vol. 10, 1494. DOI: 10.3390/agronomy10101494.
118. Bahmani M., Sarrafchi A., Shirzad H., Shahinfard N., Rafieian-Kopaei M., Shahsavari S., Baharvand-Ahmadi B., Taherikalani M., Ghafourian S. *Journal of Chemical and Pharmaceutical Sciences*, 2015, vol. 8, pp. 683–692.
119. El-Gochary A.E., Wahba H.E.-S., Hendawy S.F., Hussein M.S. *Egyptian Pharmaceutical Journal*, 2021, vol. 20, pp. 17–22.
120. Zulfiqar F., Casadesus A., Brockman H., Munne-Bosch S. *Plant Science*, 2020, vol. 295, 110194. DOI: 10.1016/j.plantsci.2019.110194.
121. Merwad A.-R.M.A. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2020, vol. 51, pp. 1150–1160. DOI: 10.1080/00103624.2020.1751188.
122. Desoky E.S.M., El Sayed A.I., Merwad A.R.M., Rady M.M. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, vol. 142, pp. 292–302. DOI: 10.1016/j.plaphy.2019.07.020.
123. Rady M.M., Desoky E.-S.M., Elrys A.S., Boghadady M.S. *South African Journal of Botany*, 2018, vol. 121, pp. 294–305. DOI: 10.1016/j.sajb.2018.11.019.
124. Desoky E.M., Elrys S.A., Rady M.M. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, vol. 169, pp. 50–60.
125. Pourghasemian N., Morandi R., Naghizadeh M., Landberg T. *Agricultural Water Management*, 2020, vol. 231(4), 105997. DOI: 10.1016/j.agwat.2019.105997.
126. Leone A., Spada A., Battezzati A., Schiraldi A., Aristil J., Bertoli S. *International Journal of Molecular Sciences*, 2015, vol. 16(6), 12791. DOI: 10.3390/ijms160612791.
127. Iqbal M.A. *Am-Euras J. Agric. Environ. Sci.*, 2014, vol. 14(11), pp. 1150–1158. DOI: 10.5829/idosi.ae-jaes.2014.14.1112436.
128. Hussain M., Farooq M., Shahzad M.A., Basra S.M.A., Lee D. *Allelopathy*. Heidelberg: Springer-Verlag, 2013, pp. 469–484.
129. Farhat F., Arfan M., Wang X., Tariq A., Kamran M., Tabassum H.N., Tariq I., Mora-Poblete F., Iqbal R., El-Sabraut A.M., Elansary H.O. *Frontiers in Plant Science*, 2022, vol. 8, 850567. DOI: 10.3389/fpls.2022.850567.
130. Bashir S., Elshikh M.S., Alwahibi M.S., Gulshan A., Iqbal J., Hussain A., Bakhsh A., Ahmed N., Khan M.J., Fahad Sh., Datta R., Danish S. *Res. Square*, 2021, DOI: 10.21203/rs.3.rs-142834/v1.
131. Khan S., Basit A., Hafeez M.B., Irshad S., Bashir S., Bashir S., Maqbool M.M., Saddiq M.S., Hasnain Z., Aljuaid B.S., El-Shehawi A.M., Li Y. *PLoS ONE*, 2021, vol. 16(7), e0254452. DOI: 10.1371/journal.pone.0254452.
132. Godlewska K., Biesiada A., Michalak I., Pacyga P. *Sustainability*, 2020, vol. 12, 1871. DOI: 10.3390/su12051871.
133. Godlewska K., Pacyga P., Michalak I., Biesiada A., Szumny A., Pachura N., Piszcz U. *Molecules*, 2020, vol. 25(18), 4212. DOI: 10.3390/molecules25184212.
134. Godlewska K., Pacyga P., Michalak I., Biesiada A., Szumny A., Pachura N., Piszcz U. *Frontiers in Plant Science*, 2021, vol. 17, 651152. DOI: 10.3389/fpls.2021.651152.
135. Zulfah Z., Irfan S., Mansyurdin. *International Journal of Advances in Agricultural Science and Technology*, 2017, vol. 4, pp. 1–12.
136. Zida P.E., Sereme P., Leth V., Sankara P. *Asian Journal Plant Pathology*, 2008, vol. 2(1), pp. 40–47.
137. Zida P.E., Neyah B.J., Stokholm M.S., Jensen S.M., Soalla W.R., Sereme P., Lund O.S. *Crop Protection*, 2018, vol. 107, pp. 48–55. DOI: 10.1016/j.cropro.2018.01.001.

138. Coelho E.F., De Melo D.M., Da Silva Pereira B.L., Barbosa dos Santos D., Castro Carriello Rosa R. *Acta Scientiarum Agronomy Maringa*, 2016, vol. 38, pp. 521–528. DOI: 10.4025/actasciagron.v38i4.30790.
139. De Melo D.M., Coelho E.F., Castro Carriello Rosa R., Borges A.L., Barbosa dos Santos D., Da Silva Pereira B.L. *Revista Ceres*, 2017, vol. 64(4), pp. 392–398. DOI: 10.1590/0034-737X201764040008.
140. Patent WO02/03803 A1 (IN). 17.01.2002.
141. Pakhomova V.M., Daminova A.I. *Signal'nyye sistemy rasteniy: ot retseptora do otvetnoy reaktsii organizma: materialy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem*. [Plant signaling systems: from receptor to body response: materials of a scientific conference with international participation]. St. Petersburg, 2016, pp. 175–176. (in Russ.).
142. Patent 2657743 (RU) 2018. (in Russ.).
143. Patent 2108803 (RU). 1998. (in Russ.).
144. Raldugin V.A. *Rossiyskiy khimicheskiy zhurnal*, 2004, no. 3, pp. 84–88. (in Russ.).
145. Patent 2298327 (RU). 2007. (in Russ.).
146. Davidyants E.S. *Agrokimiya*, 2022, no. 6, pp. 45–50. DOI: 10.31857/S0002188122060047. (in Russ.).
147. *Zashchita i karantin rasteniy*, 2022, no. 4, pp. 778–787. (in Russ.).

Received May 13, 2022

Revised October 26, 2022

Accepted November 3, 2022

For citing: Davidyants E.S. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2023, no. 1, pp. 5–34. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcprm.20230111368.