

УДК 577.19:577.152.321

ВЛИЯНИЕ ОБРАБОТКИ СЕМЯН ТРИТЕРПЕНОВЫМИ ГЛИКОЗИДАМИ НА АКТИВНОСТЬ ПЕРОКСИДАЗЫ, ИУК-ОКСИДАЗЫ И ПОЛИФЕНОЛОКСИДАЗЫ В ПРОРОСТКАХ ПШЕНИЦЫ

© Э.С. Давидянц

Ставропольский научно-исследовательский институт сельского хозяйства
Россельхозакадемии, ул. Никонова, 49, Михайловск, Ставропольский край,
356241 (Россия), e-mail: ei_davidyants@mail.ru

Изучено влияние обработки семян пшеницы *Triticum aestivum* L. водными растворами (5; 10 мкМ) гликозидов олеаноловой кислоты, выделенных из *Silphium perfoliatum* L. (сульфиозиды В, С, Е, G и их прогенины) на активность пероксидазы, ИУК-оксидазы и полифенолоксидазы в проростках. Выявлено изменение активности ферментов в обработанных гликозидами прорастающих зерновках, корнях и надземной части проростков. Полученные результаты свидетельствуют о возможном влиянии экзогенных тритерпеновых гликозидов на уровень эндогенного ауксина в проростках пшеницы.

Ключевые слова: *Silphium perfoliatum* L., *Triticum aestivum* L., тритерпеновые гликозиды, пероксидаза, ИУК-оксидаза, полифенолоксидаза.

Введение

В регулировании физиологических и биохимических процессов, лежащих в основе роста и развития растений, наряду с фитогормонами, по-видимому, могут участвовать и другие эндогенные биорегуляторы, роль которых изучена еще недостаточно. К числу таких биорегуляторов можно отнести тритерпеновые гликозиды (ТГ), которые представляют широко распространенную и структурно разнообразную группу вторичных метаболитов растений.

Особенность рострегулирующей активности ТГ заключается в проявлении ими эффектов, характерных для разных групп фитогормонов, в том числе и для ауксинов (стимуляция роста корней, индукция корнеобразования у черенков) [1]. Высокая активность ТГ в ряде биотестов явилась предпосылкой для разработки способов возможного практического использования этих соединений в растениеводстве в качестве регуляторов роста [2, 3].

Для понимания механизма рострегулирующего действия ТГ немаловажное значение имеет выяснение их влияния на активность ферментов, участвующих в метаболизме фитогормонов, в частности индол-3-уксусной кислоты (ИУК).

Важнейшая роль в процессе окисления ИУК принадлежит пероксидазе (ПО, КФ. 1.11.1.7), оксидоредуктазе с высокой ферментативной активностью и широкой субстратной специфичностью [4]. ИУК можно рассматривать как специфический субстрат пероксидаз растений, поскольку в молекуле фермента обнаружены специфические центры связывания гормона [5]. Определенные изоферменты ПО, функционирующие как ИУК-оксидазы (ИУКО), окисляют ИУК до соединений, не содержащих индольной группы, и тем самым регулируют уровень гормона в тканях. Выявлено также участие ПО в метаболизме другого фитогормона – этилена [6].

Выполняя важные функции в общем метаболизме клетки, ПО катализируют окисление субстратов (фенолов, индофенолов, ароматических аминов, аминокислот, аскорбиновой кислоты, НАДН, НАДФН и др.) за счет кислорода перекисей, преимущественно

пероксида водорода (пероксидазное окисление) или молекулярного кислорода (оксидазное, оксигенозное окисление [7].

Функционально близким ПО ферментом является *o*-дифенолоксидаза (*o*-дифенол: кислород-оксидоредуктаза, КФ 1.10.3.1, катехолоксидаза, полифенолоксидаза, ПФО), катализирующая окисление орто-дифенолов, в присутствии молекулярного кислорода. Донорами водорода могут быть различные клеточные метаболиты: аскорбиновая кислота, аминокислоты, органические кислоты, каротиноиды, восстановленный цитохром С, НАДН, НАДФН, некоторые алкалоиды [8].

Кроме того, установлено, что ПФО и ИУКО имеют общий активный центр на апоферменте [9], и высказано предположение, что они оказывают сходное действие и регулируют содержание ИУК [10].

Таким образом, ПО, ИУКО и ПФО способны изменять активность ИУК в тканях, влиять на баланс фитогормонов, следовательно, участвовать в регуляции ростовых процессов. Действие ПО и ПФО на рост может осуществляться также опосредованно через их участие в процессах дыхания и фотосинтеза.

Целью настоящей работы явилось изучение влияния обработки семян тритерпеновыми гликозидами на пероксидазную, ИУК-оксидазную и полифенолоксидазную активность в проростках озимой пшеницы.

Экспериментальная часть

В качестве объектов исследований использовали 3- β -D-глюкопиранозид олеаноловой кислоты (I), 3- β -D-глюкопиранозил (1 \rightarrow 2)-0- β -D-глюкопиранозид олеаноловой кислоты (3- β -D-софорозид олеаноловой кислоты, II); 3,28-ди-0- β -D-глюкопиранозид олеаноловой кислоты (сильфиозид В, III); 3-0-[β -D-глюкопиранозил (1 \rightarrow 2)-(6-0-ацетил)- β -D-глюкопиранозид]; 28-0- β -D-глюкопиранозид олеаноловой кислоты (сильфиозид С, IV); 3-0-[β -D-глюкопиранозил (1 \rightarrow 2)-0- β -D-глюкопиранозид]; 28-0- β -D-глюкопиранозид олеаноловой кислоты (сильфиозид Е, V); 3-0- β -D-глюкопиранозид – 28-0- β -D-глюкопиранозид олеаноловой кислоты (сильфиозид G, VI).

Сильфиозиды (III–VI) получали из надземной части сильфияума (сильфии) пронзеннолистного *Silphium perfoliatum* L. (*Asteraceae*), собранной в фазу цветения в Ставропольском ботаническом саду.

Выделение и подтверждение идентичности веществ проводили как описано в работах [11, 12]. Гликозиды I и II получали омылением соответственно сильфиозидов В (III) и Е (V) [11, 13].

Опыты проводили на семенах озимой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Авеста. Обработку семян исследуемыми веществами осуществляли по общепринятой методике, «полусухим» способом. Для этого семена интенсивно встряхивали с водными растворами гликозидов из расчета 1 мл/100 г семян. В контроле семена обрабатывали дистиллированной водой.

Обработанные семена сушили при комнатной температуре. Затем проращивали в течение 7 сут в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной 6 мл дистиллированной воды в термостате при температуре 22–24 °С. Семисуточные проростки использовали для определения активности ферментов.

Активность ПО определяли по методу Бояркина [14]. Экстракт фермента получали после гомогенизации растительного материала в ацетатном буфере с pH 5.4. О скорости окисления бензидина пероксидазой в присутствии пероксида водорода судили по степени увеличения оптической плотности при 590 нм, рассчитывая активность в единицах, отнесенных к 1 г сырой ткани в минуту.

Активность ИУКО определяли по методу Гамбурга [15]. Для получения ферментного экстракта навеску свежей растительной ткани растирали в охлажденной ступке с добавлением охлажденного 0,02 М фосфатного буфера pH 6,1. После 30-минутного настаивания в холодильнике гомогенат (общий объем 10 мл) центрифугировали при 8000 г в течение 10 мин и супернатант использовали как экстракт фермента. Реакционная смесь (общий объем 10 мл) содержала: 1 мл 10^{-3} М 2,4-дихлорфенола, 1 мл 10^{-3} М $MnCl_2$, 2 мл 10^{-3} М ИУК (Serva, Германия), 4 мл 0,02 М фосфатного буфера pH 6,1 и 2 мл экстракта фермента. Смесь встряхивали на шейкере (Erap, Польша) в течение 1 ч. Активность ИУКО определяли по убыли ИУК в реакционной среде, которая давала с реактивом Сальковского малиновое окрашивание. Оптическую плотность растворов измеряли при 490 нм. Для определения концентрации ИУК в среде использовали стандартный раствор ИУК известной концентрации (10 мг/л). Активность фермента рассчитывали в микрограммах разрушенной ИУК на единицу сырой массы в минуту.

Активность ПФО определяли спектрофотометрически по изменению оптической плотности реакционной смеси при 420 нм, содержащей 0,5 мл фосфатного буфера с pH 7,4, 0,5 мл 0,05 М пирокатехина и 0,5 мл экстракта фермента, полученного гомогенизацией растительного материала в 1/15 М фосфатном

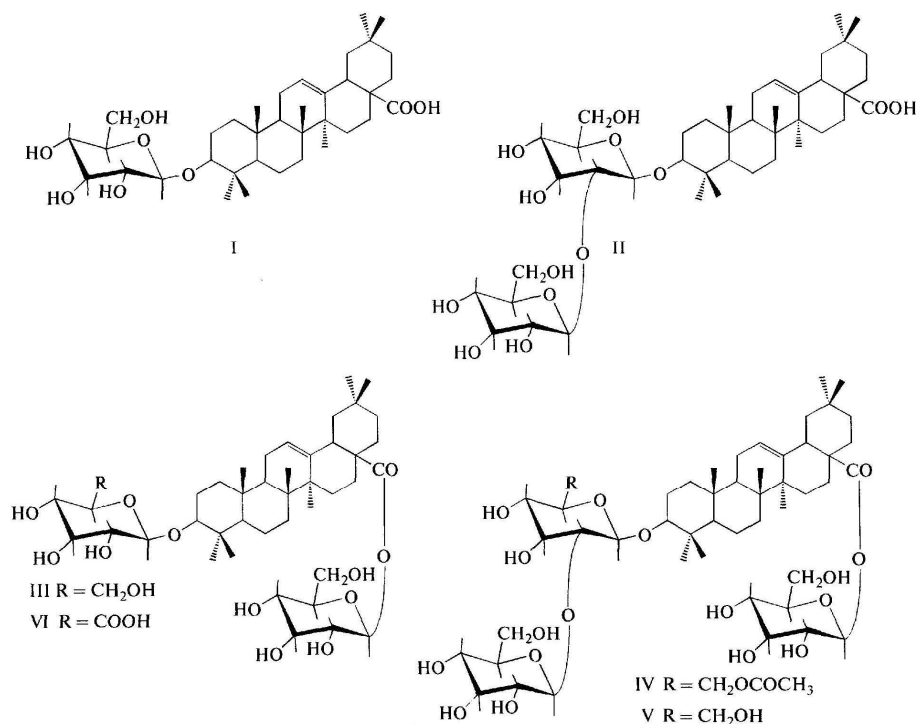
буфере с pH 7,4 в присутствии полиамида [14]; активность рассчитывали в относительных единицах на 1 г сырой ткани за 1 мин.

Измерение оптической плотности растворов в экспериментах проводили на спектрофотометре Spekol (Carl Zeiss, Германия).

В таблице и на графиках представлены средние значения опытов, каждый из которых состоял из 2–3 независимых экспериментов при трех аналитических повторностях, и их стандартные ошибки.

Обсуждение результатов

Взятые для исследования гликозиды олеаноловой кислоты различались строением углеводной части. Моносахаридный состав гликозидов представлен преимущественно остатками D-глюкозы, за исключением гликозида G (VI), содержащего также остаток D-глюкуроновой формулы кислоты.

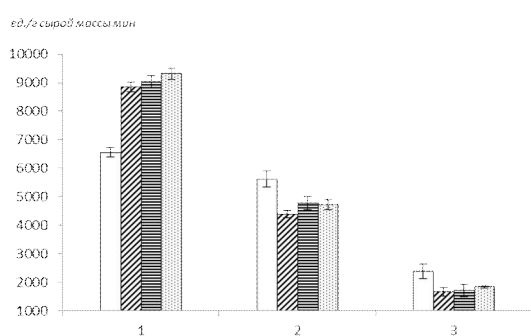


Обработка семян озимой пшеницы оптимальными ростстимулирующими концентрациями исследуемых веществ вызвала увеличение активности ПО в прорастающих зерновках в 1,4–1,8 раза относительно контроля (табл.). Существенных отличий в активности гликозидов не установлено, но отмечается несколько больший эффект триозидов (сульфиозидов С и Е) по сравнению с биозидами (II, III, VI). Действие концентрации сульфидозид Е 0,5 мкМ было практически таким же эффективным, как и действие концентрации 5,0 мкМ, в то время как понижение концентрации сульфидозид С до 0,5 мкМ приводило к заметному снижению его активности.

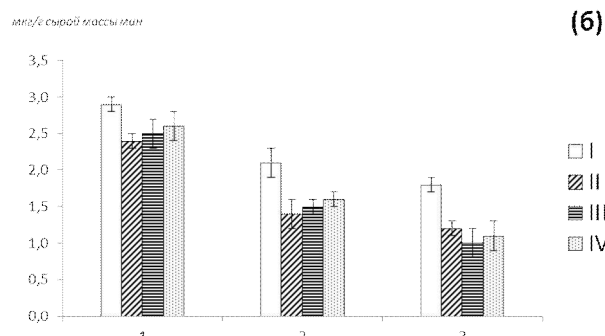
Если под влиянием ТГ наблюдалось повышение активности ПО в зерновках по сравнению с контролем, то в корнях и надземной части проростков, напротив, понижение (рис., а). После обработки семян пшеницы растворами моно-, би- и триозидов олеаноловой кислоты (I, II, V) активность ПО в корнях снижалась соответственно на 22, 15 и 16%, в надземной части проростков – соответственно на 30, 35 и 23% по сравнению с контролем. Аналогичное действие оказала обработка семян растворами этих соединений на активность ИУКО в корнях и в надземной части проростков, активность фермента в корнях была соответственно на 33, 29 и 24%, а в надземной части – на 33, 44 и 39% ниже, чем в контроле, причем наблюдалось более заметное понижение ауксиноксидазной активности по сравнению с пероксидазной. В зерновках повышение активности ПО, вызванное действием исследуемых концентраций ТГ, не сопровождалось повышением активности ИУКО, а отмечалась тенденция к ее понижению (табл., рис., б).

Влияние экзогенных тритерпеновых гликозидов на активность пероксидазы, ИУК-оксидазы и полифенолоксидазы в прорастающих зерновках пшеницы

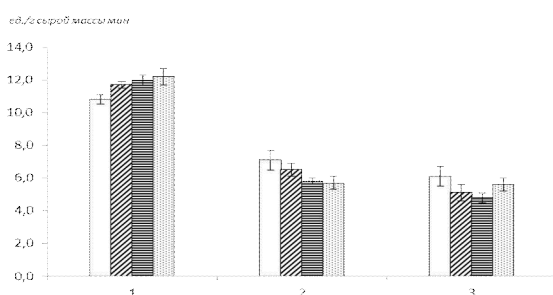
Вещество	Концентрация, мкМ	Пероксидаза, ед./г сырой массы мин	ИУК-оксидаза, мкг/г сырой массы мин	Полифенол-оксидаза, ед./г сырой массы мин
Дистиллированная вода (контроль)	–	6977±195	2,9±0,1	11,5±0,3
3-О-β-D-глюкопиранозид олеаноловой кислоты (I)	10,0	9840±263	2,6±0,2	13,3±0,5
3-О-β-D-софорозид олеаноловой кислоты (II)	5,0	10404±318	2,4±0,1	13,5±0,2
Сильфиозид В (III)	5,0	10186±145	2,7±0,2	13,8±0,3
Сильфиозид С (IV)	10,0	11233±287	2,6±0,3	13,2±0,5
	0,5	8093±215	3,0±0,2	11,0±0,4
Сильфиозид Е (V)	5,0	12628±185	2,6±0,2	14,1±0,1
	0,5	12279±252	2,7±0,3	12,8±0,2
Сильфиозид G (VI)	5,0	10294±173	2,8±0,1	13,7±0,5



(a)



(б)



(в)

Влияние обработки семян озимой пшеницы (сорт Авеста) оптимальными ростстимулирующими концентрациями ТГ на активность пероксидазы (а), ИУК-оксидазы (б) и полифенолоксидазы (в) в зерновках (1), корнях (2), надземной части (3) проростков: I – дистиллированная вода (контроль), II – 3-О-β-D-глюкопиранозид олеаноловой кислоты (10 мкМ), III – 3-О-β-D-софорозид олеаноловой кислоты (5 мкМ), IV – сильфиозид Е (5 мкМ)

Изменение уровня активности ПФО в различных частях проростков после обработки семян пшеницы растворами ТГ носило такой же характер, как и у ПО, но было менее выражено. В зерновках активность фермента превышала контроль на 15–23%, в корнях и в надземной части была ниже, чем в контроле, соответственно на 8–20% и на 18–21% (табл., рис., в).

Известно, что активность ПО и ПФО в зерне пшеницы существенно возрастает при прорастании [16]. Так, активность ПО в прорастающих зерновках на 7-й день проращивания повышалась в 4,5 раза по сравнению с покоящимися и коррелировала с показателями всхожести [17], в связи с чем авторами было выдвинуто предположение о возможном участии фермента в иницировании дыхательной активности митохондрий в начальный период прорастания зерен, когда их энергетические возможности резко понижены.

Если повышение активности ПО и ПФО при прорастании семян можно связать с активизацией дыхания и метаболизма фенолов, то в корнях и в надземной части проростков функциональная активность этих ферментов, по-видимому, в значительной мере обусловлена их участием в катаболизме ИУК. Наличие обратной корреляции между активностью ПО, ИУКО, количественным содержанием ИУК и ростом [7] дает основание полагать, что понижение под действием ТГ пероксидазной, ауксиноксидазной и полифенолоксидазной активности в проростках сопровождается повышением содержания эндогенной ИУК и интенсификацией ростовых процессов.

В регуляции активности ферментов в прорастающих семенах ведущая роль отводится гиббереллинам [18, 19]. Обработка семян гиббереллином А₃ (ГА₃) повышала активность ПО в алейроновом слое семян ячменя и ПФО – в эндосперме пшеницы, причем с помощью ингибиторов биосинтеза белка и РНК было показано, что происходило активирование уже существующих ферментов [20].

ГА₃ оказывает существенное влияние на ауксиновый обмен, способствуя различными путями увеличению ИУК в тканях. После обработки ГА₃ наблюдалось повышение содержания ИУК в растениях и понижение активности ИУКО [21].

Анализ полученных данных позволяет выявить сходство в действии экзогенных ТГ и ГА₃ на активность исследуемых ферментов. Гиббереллиноподобное действие ТГ оказывали также на прорастание семян и рост гипокоты салата, активность α-амилазы в проростках пшеницы [1, 22]. Однако при этом наблюдалась зависимость биологической активности гликозидов от их структуры, а именно от количества углеводных фрагментов, увеличение которых до трех в молекуле бис-триглокозида (сульфиозида Е) приводило к потере стимулирующего эффекта. Что касается действия экзогенных ТГ на активность ПО, ИУКО, ПФО в проростках пшеницы, то такой закономерности не обнаружено. Это, по-видимому, обусловлено различным механизмом действия ТГ в случае α-амилазы, когда происходила стимуляция новообразования фермента, и в случае ПО, ИУКО и ПФО, когда наблюдалась активация ферментов путем перевода латентной формы в активную.

Механизм ауксиноподобного действия ТГ, возможно, включает и другие пути воздействия на активность ИУК.

Выводы

1. Обработка семян пшеницы оптимальными рострегулирующими (5; 10 мкМ) концентрациями тритерпеновых гликозидов повышала в прорастающих зерновках активность пероксидазы (в 1,4–1,8 раза) и полифенолоксидазы (в 1,2 раза), что свидетельствует об активизации метаболических и, следовательно, ростовых процессов, при этом активность ИУК-оксидазы не увеличилась.

2. Тритерпеновые гликозиды, введенные в растения пшеницы путем обработки семян, способны понижать в корнях и надземной части проростков уровень активности пероксидазы, ИУК-оксидазы и полифенолоксидазы и тем самым способны регулировать активность эндогенной ИУК.

3. Существенных отличий в действии эндогенных моно- би- и триозидов олеаноловой кислоты на активность исследуемых ферментов не установлено.

4. На основе анализа данных литературы и полученных в результате исследования выявлено сходство в действии экзогенных тритерпеновых гликозидов и гиббереллина А₃ на активность пероксидазы, ИУК-оксидазы и полифенолоксидазы в проростках пшеницы.

Список литературы

1. Давидянц Э.С. Рострегулирующая активность тритерпеновых гликозидов *Silphium perfoliatum* (Asteraceae) // Растительные ресурсы. 2006. Т. 42, вып. 1. С. 127–136.
2. Патент 2200409 (РФ). Способ регулирования роста растений пшеницы / Э.С. Давидянц, И.В. Нешин // Б.И. 2000. №8.
3. Патент 2273996 (РФ). Способ стимулирования и роста черенков / Э.С. Давидянц, А.Ф. Кольцов // Б.И. 2006. №11.
4. Карташова Е.Р., Руденская Г.Н., Юрина Е.В. Полифункциональность растительных пероксидаз и их практическое использование // Сельскохозяйственная биология. 2000. №1. С. 62–70.
5. Газарьян И.Г., Хушпульян Д.М., Тишков В.И. Особенности структуры и механизма действия пероксидаз растений // Успехи биологической химии. 2006. Т. 46. С. 303–322.
6. Савич И.М. Пероксидазы – стрессовые белки растений // Успехи современной биологии. 1989. Т. 107, вып. 3. С. 406–417.
7. Садвакасова Г.Г., Кунаева Р.М. Некоторые физико-химические и физиологические свойства пероксидазы растений // Физиология и биохимия культурных растений. 1987. Т. 19, №2. С. 107–117.
8. Mayer A.M. Polyphenoloxidases in plant and fungi : Going places? // Phytochemistry. 2006. Vol. 67, N21. Pp. 2318–2331.
9. Srivastava O.P., van Huystee R.B. An Interrelationship among Peroxidase, JAA Oxigase and Polyphenol Oxigase from Peanut Cells // Can. J. Bot. 1977. Vol. 55. Pp. 2630–2635.
10. Mohamed-Vassen V., Splittstoesser W.E. The Relationship of Several Enzymes with JAA and Phenol on Flower germination in Endive // Plant Growth Regul. 1990. Vol. 18. Pp. 133–139.

11. Давидянц Э.С., Путиева Ж.М., Бандюкова В.А., Абубакиров Н.К. Тритерпеновые гликозиды *Silphium perfoliatum* // Химия природных соединений. 1984. №1. С. 120–121.
12. Давидянц Э.С. Химическое строение тритерпеновых гликозидов *Silphium perfoliatum*: автореф. дисс. ... канд. хим. наук. Ташкент, 1985. 21 с.
13. Давидянц Э.С., Путиева Ж.М., Бандюкова В.А., Абубакиров Н.К. Тритерпеновые гликозиды *Silphium perfoliatum*. III. Строение сальфиозида Е // Химия природных соединений. 1985. №6. С. 750–753.
14. Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П., Перуанский Ю.В., Луковникова Г.А., Иконникова М.И. Методы биохимического исследования растений: под ред А.И. Ермакова, 3-е изд. перераб. и доп. Л., 1987. 430 с.
15. Гамбург К.З. Определение активности оксидазы индолилуксусной кислоты и ее ингибитора // Методы определения регуляторов роста и гербицидов. Л., 1966. С. 57–66.
16. Singh R., Singh D. Isoenzyme pattern of peroxidase, polyphenoloxidase and catalase during germination and early plant development of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Biochem, Physiol. Pflanz. 1974. Vol. 167, N3. Pp. 233–237.
17. Рогожин В.В., Курилюк Т.Т. Роль пероксидазы в механизмах покоя и прорастания зерновок некоторых злаковых культур // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2010. Вып. 4. С. 22–31.
18. Jacobson J.V., Higgins T.J. The influence of phytohormones on replication and transcription // Phytohormones and related compounds : A comprehensive treatise. 1978. Vol. 1. Pp. 515–582.
19. Муромцев Г.С., Чкаников Д.И., Кулаева О.А., Гамбург К.З. Основы химической регуляции роста и продуктивности растений. М., 1987. 383 с.
20. Физиология и биохимия покоя и прорастания семян: пер. с англ., под ред. М.Г. Николаевой и Н.В. Обручевой. М., 1982. 495 с.
21. Полевой В.В. Фитогормоны. Л., 1982. 248 с.
22. Давидянц Э.С. Влияние тритерпеновых гликозидов на активность α - и β -амилаз и содержание суммарного белка в проростках пшеницы // Прикладная биохимия и микробиология. 2011. Т. 47, №5. С. 530–536.

Поступило в редакцию 26 января 2013 г.

Davidyants E.S. EFFECT OF THE TREATMENT OF SEEDS OF TRITERPENOID GLYCOSIDES ON PEROXIDASE, JAA-OXIDASE. POLYPHENOLOXIDASE ACTIVITIES IN WHEAT SEEDLINGS

Stavropol Research Institute of Agriculture, Russian Academy of Agricultural Sciences, Nikonova 49, Mikhailovsk, Stavropol krai, 356241 (Russia), e-mail: ei_davidyants@mail.ru

The effect of the treatment of the *Triticum aestivum* L. seeds with 5; 10 μ M water solutions of oleanolic acid glycosides from *Silphium perfoliatum* L. (silphioside B, C, E, G and their progenins) on the activities peroxidase, JAA-oxidase and polyphenoloxidase in seedlings was studied. Changes in enzymes activities were revealed in glycosides – treated germinated seeds, roots and above-ground part seedlings. The results obtained showed an influence of the exogenic triterpenoid glycosides on the endogenous level of auxin in wheat seedlings.

Keywords: Silphium perfoliatum L., *Triticum aestivum* L., triterpenoid glycosides, peroxidase, JAA-oxidase, polyphenoloxidase.

References

1. Davidiants E.S. *Rastitel'nye resursy*, 2006, vol. 42, no. 1, pp. 127–136. (in Russ.).
2. Patent 2200409 (RU). 2000. (in Russ.).
3. Patent 2273996 (RU). 2006. (in Russ.).
4. Kartashova E.R., Rudenskaia G.N., Iurina E.V. *Sel'skokhoziaistvennaia biologii*, 2000, no. 1, pp. 62–70. (in Russ.).
5. Gazar'ian I.G., Khushpul'ian D.M., Tishkov V.I. *Uspekhi biologicheskoi khimii*, 2006, vol. 46, pp. 303–322. (in Russ.).
6. Savich I.M. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 1989, vol. 107, no. 3, pp. 406–417. (in Russ.).
7. Sadvakasova G.G., Kunaeva R.M. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii*, 1987, vol. 19, no. 2, pp. 107–117. (in Russ.).
8. Mayer A.M. *Phytochemistry*, 2006, vol. 67, no. 21, pp. 2318–2331.
9. Srivastava O.P., van Huystee R.B. *Can. J. Bot.*, 1977, vol. 55, pp. 2630–2635.
10. Mohamed-Vassen V., Splittstoesser W.E. *Plant Growth Regul.*, 1990, vol. 18, pp. 133–139.
11. Davidiants E.S., Putieva Zh.M., Bandiukova V.A., Abubakirov N.K. *Khimiya prirodnykh soedinenii*, 1984, no. 1, pp. 120–121. (in Russ.).
12. Davidiants E.S. *Khimicheskoe stroenie triterpenovykh glikozidov Silphium perfoliatum: avtoref. diss. ... kand. khim. nauk*. [Chemical structure of triterpene glycosides *Silphium perfoliatum*: author's Ph.D. in Chemistry dissertation.]. Tashkent, 1985, 21 p. (in Russ.).
13. Davidiants E.S., Putieva Zh.M., Bandiukova V.A., Abubakirov N.K. *Khimiya prirodnykh soedinenii*, 1985, no. 6, pp. 750–753. (in Russ.).
14. Ermakov A.I., Arasimovich V.V., Iarosh N.P., Peruanskii Iu.V., Lukovnikova G.A., Ikonnikova M.I. *Metody biokhimicheskogo issledovaniia rastenii*. [Methods for biochemical study of plants]. Leningrad, 1987, 430 p. (in Russ.).
15. Gamburg K.Z. *Metody opredeleniia regulatorov rosta i gerbitsidov*. [Methods for determination of growth regulators and herbicides]. Leningrad, 1966, pp. 57–66. (in Russ.).
16. Singh R., Singh D. *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 1974, vol. 167, no. 3, pp. 233–237.
17. Rogozhin V.V., Kuriliuk T.T. *Izvestiia Timiriazevskoi sel'skokhoziaistvennoi akademii*, 2010, no. 4, pp. 22–31. (in Russ.).
18. Jacobson J.V., Higgins T.J. *Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise*, 1978, vol. 1, pp. 515–582.
19. Muromtsev G.S., Chkanikov D.I., Kulaeva O.A., Gamburg K.Z. *Osnovy khimicheskoi reguliatsii rosta i produktivnosti rastenii*. [Fundamentals of chemical regulation of plant growth and productivity.]. Moscow, 1987, 383 p. (in Russ.).
20. *Fiziologiya i biokhimiya pokoia i prarastaniia semian*: Ed. M.G. Nikolaeva, N.V. Obrucheva. [Physiology and biochemistry of dormancy and germination of seeds]. Moscow, 1982, 495 p. (in Russ.).
21. Polevoi V.V. *Fitogormony*. [Phytohormones]. Leningrad, 1982, 248 p. (in Russ.).
22. Davidiants E.S. *Prikladnaia biokhimiya i mikrobiologiya*, 2011, vol. 47, no. 5, pp. 530–536. (in Russ.).

Received January 26, 2013

