



Научная статья  
УДК 631.811.98  
doi: 10.55186/25876740\_2024\_67\_6\_692

## ВЛИЯНИЕ МЕЛАТОНИНА НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОГО СТРЕССА У КУКУРУЗЫ

О.А. Шаповал, М.Т. Мухина, Р.А. Боровик

Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии  
имени Д.Н. Прянишникова, Москва, Россия

**Аннотация.** В исследовании проведено изучение влияния листового применения мелатонина на способность кукурузы адаптироваться к низкотемпературному стрессу. В рамках вегетационного опыта испытаны рабочие растворы мелатонина концентрацией 0,5 и 1,0 мМоль/л в условиях двух типов режимов динамики температуры — проращивание семян при повышенной и при пониженной температуре. Обработка мелатонином проводилась трижды — по полному входу, перед и после низкотемпературной экспозиции. Вегетационный опыт выполнен дважды с полным повторением всех условий. Получены результаты, указывающие на то, что обработка мелатонином позволяет повысить устойчивость растений к краткосрочному низкотемпературному стрессу, что выражается в увеличении индекса стабильности клеточных мембран, повышении осмотического давления клеточного сока, увеличении устойчивости и эффективности работы фотосинтетического аппарата. На фоне обработки усиливался рост растений. Установлен положительный дозозависимый эффект от обработки мелатонином по листу.

**Ключевые слова:** мелатонин, удобрения, низкотемпературный стресс, кукуруза, регулятор роста

Original article

## INFLUENCE OF MELATONIN ON PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL INDICATORS OF LOW TEMPERATURE STRESS IN CORN

O.A. Shapoval, M.T. Mukhina, R.A. Borovik

All-Russian Research Institute of Agrochemistry  
named after D.N. Pryanishnikov, Moscow, Russia

**Abstract.** The study examined the effect of foliar application of melatonin on the ability of corn to adapt to low-temperature stress. As part of the growing season experiment, working solutions of melatonin with a concentration of 0.5 and 1.0 mMol/l were tested under two types of temperature dynamics regimes — seed germination at high and low temperatures. Melatonin treatment was carried out three times — at full entrances, before and after low-temperature exposure. The vegetation experiment was performed twice with complete repetition of all conditions. Results were obtained indicating that treatment with melatonin can increase the resistance of plants to short-term low-temperature stress, which is expressed in an increase in the stability index of cell membranes, an increase in the osmotic pressure of cell sap, and an increase in the stability and efficiency of the photosynthetic apparatus. Plant growth increased against the background of treatment. A positive dose-dependent effect of melatonin treatment on the leaf was established.

**Keywords:** melatonin, fertilizers, low temperature stress, corn, growth regulator

**Введение.** Одним из главных трендов в сельском хозяйстве является постепенное освоение земель в северных регионах с неблагоприятным климатом. Главными драйверами этого процесса служат как развитие технологий выращивания растений, так и достижения селекции и генной инженерии, позволяющие получать холодоустойкие сорта сельскохозяйственных культур. В северных регионах растения неизбежно чаще подвергаются действию неблагоприятных погодных условий, что ведет к снижению качества и количества урожая, а в наиболее крайних случаях к гибели растений. Данная проблема касается не только северных регионов, где весенние заморозки или ночные понижения температуры являются нормой, но, в связи с глобальным изменением климата, неустойчивость погодных явлений все чаще наблюдается в южных регионах, что увеличивает риски, связанные с возделыванием теплолюбивых культур.

Среди теплолюбивых сельскохозяйственных культур важное место занимает кукуруза. В Российской Федерации за последние 20 лет валовые сборы кукурузы в хозяйствах всех категорий имели тенденцию к росту, в 2019 г. сбор составил почти 14 млн т зерна. Около 50% всех площадей

посевов кукурузы в России расположены в Центральном, Приволжском, Северо-Западном, Уральском, Сибирском и Дальневосточном федеральных округах, то есть в тех регионах, где нередко наблюдаются значительные понижения температуры воздуха в период вегетации [1]. Кукуруза предъявляет высокие требования к теплу. Биологический минимум для прорастания семян составляет 8-10°C. Дневная температура 22-25°C наиболее благоприятна для этой культуры [2]. Негативные физиологические изменения у кукурузы наблюдаются уже при температуре ниже 10-15°C [3].

Понижение температуры вызывает целый ряд физиологических и биохимических реакций у растений. Различают низкотемпературный стресс (0-10°C) и стресс, вызванный заморозками (<0°C). Понижение температуры, в первую очередь, меняет текучесть клеточных мембран и приводит к конформационным изменениям мембранных белков. Предполагается, что именно эти изменения являются триггером начала физиологического ответа растений на воздействие холода. Далее происходит снижение активности ряда ферментов, в том числе отвечающих за обезвреживание активных форм

кислорода и азота. К этим формам относятся супероксидный радикал, радикалы оксида азота, пероксидные соединения и т.п. Накопление в клетках этих соединений ведет к повреждению их внутренних компонентов и мембран, и, как следствие, к нарушению процесса фотосинтеза и других биохимических процессов. Подобные изменения в растениях проявляются уже спустя 48-72 часа после воздействия низких температур. В конечном итоге низкотемпературный стресс угнетает рост растений, приводит к пожелтению листьев, снижает репродуктивность, тормозит накопление питательных веществ в семенах, что приводит к снижению урожайности и его качества [3-5].

Традиционным способом противостояния негативному воздействию холода является закалка растений. В ответ на постепенное понижение температуры в клетках активируется ряд адаптационных механизмов, включающих увеличение осмотического давления клеточного сока за счет накопления в цитоплазме растворимых сахаров, калия и других веществ, синтез ферментов, действующих в обезвреживании активных форм кислорода и азота, синтез ферментов, участвующих в стабилизации и защите



клеточных мембран [5-7]. Одним из важнейших медиаторов некоторых описанных процессов является мелатонин.

Присутствие мелатонина в сосудистых растениях впервые было установлено в 1995 г. Примерно в это же время появились первые данные о его роли в обезвреживании активных форм кислорода у животных. Дальнейшие исследования подтвердили аналогичные функции мелатонина и в растительных клетках. Сходство химической структуры с индолил-3-уксусной кислотой (ауксином) заставило ученых предположить, что спектр его свойств гораздо шире, и, в результате недавних исследований, были найдены рецепторы к мелатонину. Этот факт позволяет отнести мелатонин к группе фитогормонов и регуляторов роста, однако из-за полифункциональности этого вещества вопрос до сих пор остается дискуссионным [8, 9]. В 2004 г. была опубликована первая статья о защитной роли мелатонина в клетках моркови (*Daucus carota* L.) при холодовом стрессе [9].

На фоне абиотического и биотического стресса — жары, холода, засухи, засоленности, присутствия тяжелых металлов, гербицидов, паразитов и т.д. — мелатонин действует как биостимулятор. Один из механизмов его функционирования заключается в регуляции экспрессии генов, кодирующих антиоксидантные ферменты (каталаза, супероксиддисмутаза, полифенол оксидаза, аскорбат пероксидаза и др.). Кроме того, сам по себе мелатонин, а также некоторые его метаболиты, обладают антиоксидантными свойствами. Например, установлена способность 3-гидроксимелатонина обезвреживать гидроксильные (ОН<sup>\*</sup>), супероксидные (O<sub>2</sub><sup>-\*</sup>) радикалы и NO<sup>\*</sup>-радикалы. Мелатонин действует как протектор фотосинтеза, связан с регуляцией жизнедеятельности устьичных клеток, электронного транспорта в хлоропластах и генах, кодирующих АТФ-азу. Установлена способность мелатонина регулировать экспрессию генов, кодирующих некоторые элементы ферментов рибулозобисфосфаткарбоксилазы (RuBisCO) и глицеральдегид-3-фосфат дегидрогеназы, играющих ключевую роль в цикле Кальвина. Показана вовлеченность мелатонина в цикл Кребса и биосинтез некоторых жирных кислот [8-10].

В проведенном нами исследовании изучалось влияние листового применения мелатонина на физиолого-биохимические показатели низкотемпературного стресса у кукурузы в условиях контролируемого температурного режима. Изучение этих показателей позволит сделать выводы об устойчивости растений к низким температурам и способности мелатонина повышать эту устойчивость.

**Методика проведения опыта.** Изучение влияния мелатонина на физиолого-биохимические показатели низкотемпературного стресса у кукурузы проводили в рамках вегетационного опыта в фитотроне в условиях контролируемого температурного режима. Исследование проводилось дважды в 2021 и 2022 гг. Техника постановки и условия эксперимента во второй год были идентичны условиям первого года. В качестве объекта исследования использовали кукурузу (*Zea mays* L.) сорта Сахарный початок (раннеспелый гибрид — 72-75 дней от всходов до начала технической спелости).

Для выращивания кукурузы использовались пластиковые сосуды объемом 1 л с перфорированным дном. Каждый сосуд предварительно набивали 450 г заправленного нейтрализованного торфяного субстрата (табл. 1) с исходной влажностью 60%, а затем поливали 150 мл дистиллированной воды. Предварительно определив полную влагоемкость торфяного субстрата по экспресс-методу Кабаевой, рассчитали массу набитого сосуда, соответствующую влажности субстрата 65-75%. Эта влажность поддерживалась на протяжении всего эксперимента путем полива дистиллированной водой до установленной массы. При каждом поливе масса сосудов выравнивалась.

Семена кукурузы равномерно высаживали в торфяной субстрат на глубину 3-4 см по 12 шт. После появления всходов растения прореживали таким образом, чтобы в каждом сосуде оставалось ровно 7 здоровых жизнеспособных растений. Растения росли при 8-часовом цикле освещенности (7500 лк). Установка температурного режима и обработка мелатонином проводилась согласно схеме опыта.

Таблица 1. **Агрохимическая характеристика торфяного субстрата**  
Table 1. **Agrochemical characteristics of peat substrate**

Показатель	Значение
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> + NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (водорастворимые формы)	120 мг/л
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> (водорастворимые формы)	140 мг/л
K <sub>2</sub> O (водорастворимые формы)	230 мг/л
pH солевой	5,8-6,8

Схема опыта включала контроль и 2 блока вариантов с разным температурным режимом:

Абсолютный контроль (К) — на протяжении всего времени эксперимента поддерживался постоянный температурный режим 25/23°C (день/ночь). Обработка растений мелатонином не проводилась.

1 блок вариантов (ОТ) — с момента посева до 10-го дня после появления первых всходов поддерживался постоянный температурный режим 25/23°C (день/ночь). Далее в течение 3 суток растения подвергались воздействию низких температур (10/6°C). Затем температура в камере фитотрона повышалась до 25/23°C и поддерживалась на этом уровне в течение 4 суток.

2 блок вариантов (ПТ) — в течение 10 дней со дня посева температура в камере фитотрона плавно повышалась с 12/10°C до 25/23°C и далее поддерживалась на постоянном уровне до 10-го дня после появления всходов. После этого растения кукурузы подвергались воздействию низких температур (10/6°C) в течение 3 суток. Затем температура повышалась до 25/23°C и поддерживалась на этом уровне в течение 4 суток. Данный температурный режим предполагает имитацию естественной динамики температуры при прорастании семян кукурузы весной в поле.

Внутри первого и второго блока выделено по 3 варианта:

(M<sub>0</sub>) Вариант без обработок.

(M<sub>0,5</sub>) Вариант, при котором обработка мелатонином проводилась по листу трижды: через 5 дней после появления всходов, перед началом воздействия пониженных температур (10-й день после всходов) и после окончания

воздействия (13-й день после всходов). Концентрация рабочего раствора мелатонина составляла 0,5 мМ. Расход рабочего раствора составлял 10 мл/сосуд.

(M<sub>1</sub>) Вариант, аналогичный предыдущему. Концентрация рабочего раствора составляла 1 мМ.

Повторность опыта 3-кратная.

**Определяемые показатели.** Для оценки влияния мелатонина на состояние кукурузы в конце опыта проводилось определение уровня стресса, эффективности фотосинтеза и прироста надземной биомассы. Уровень низкотемпературного стресса у кукурузы оценивали по следующим физиолого-биохимическим показателям.

Содержание калия определяли методом ICP-AES в воздушно-сухих образцах после мокрого озоления по Гинзбургу.

Осмотическое давление клеточного сока определяли методом подбора изотонического раствора: кусочки серединной части листовых пластин выдерживали в серии растворов хлорида калия с возрастающей концентрации в течение 30 минут, после чего микроскопировали и определяли минимальную концентрацию, при которой начинается плазмолиз. Осмотическое давление рассчитывали по формуле: P<sub>осм.</sub> [кПа] = RT*c*, где R — газовая постоянная, T — температура (°K), *c* — изотоническая концентрация (моль/л), *i* — изотонический коэффициент [11].

Индекс стабильности клеточных мембран определяли кондуктометрическим методом. Для этого к навеске растительного материала в 1 г приливали 20 мл дистиллированной воды. Навеску настаивали в течение суток при температуре 25°C, после чего измеряли электропроводность настоя (C<sub>25°C</sub>) портативным кондуктометром. Далее настой с навеской выдерживали на кипящей водяной бане в течение 10 минут и повторно измеряли электропроводность (C<sub>100°C</sub>). Индекс стабильности мембран определяли по формуле: ИСКМ[%] = C<sub>25°C</sub>/C<sub>100°C</sub> [12].

Активность каталазы определяли методом перманганатометрического титрования по скорости разложения перекиси водорода [13].

Изучение фотосинтеза проводили методом РАМ-флуориметрии. Измерение выполняли с помощью флуориметра марки Junior-PAM. Расчет параметров проводили в прилагающейся программе WinControl-3.29 при естественном внешнем освещении в режиме «Act.-Yield».

Измерение флуоресценции проводили в серединной части адаксиальной стороны второго листа. Определялись следующие параметры: Y(II) — эффективный выход флуоресценции, соответствующий доле световой энергии, расходующейся на протекание фотохимических процессов в фотосистеме II, Y(NPQ) — нефотохимическое регулируемое тушение флуоресценции — доля нефотохимических потерь световой энергии, связанная с работой защитного механизма отвода избыточной солнечной энергии в хлоропластах, Y(NO) — нефотохимическое нерегулируемое тушение флуоресценции — доля нефотохимических потерь световой энергии, связанная с иными небихимическими механизмами, ETR — скорость работы электрон-транспортной цепи [14].



Надземную биомассу определяли при естественной влажности и в воздушно-сухом состоянии на технических весах.

Статистическую обработку полученных данных проводили в программе MS Excel 2019 с использованием описательной статистики, дисперсионного и корреляционного анализа.

**Результаты исследований эффективности мелатонина на физиолого-биохимические показатели низкотемпературного стресса у кукурузы.** При понижении температуры в клетках растений начинают работать комплексные механизмы адаптации, переназначенные для защиты клеточных структур от повреждения в результате кристаллизации цитоплазмы

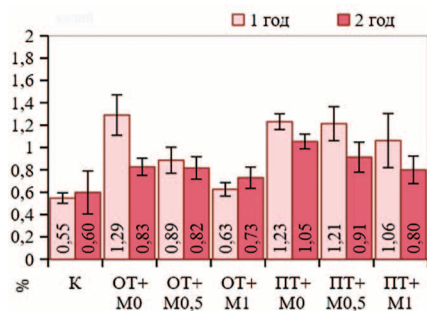


Рисунок 1. Содержание калия (K<sub>2</sub>O) в листьях кукурузы (указано среднее ± стандартное отклонение; НСР<sub>05</sub> = 0,32 % в 1-й год, 0,27 % во 2-й год)  
Figure 1. Potassium content (K<sub>2</sub>O) in corn leaves (mean ± standard deviation indicated; NSR<sub>05</sub> = 0.32 % in the 1st year, 0.27 % in the 2nd year)

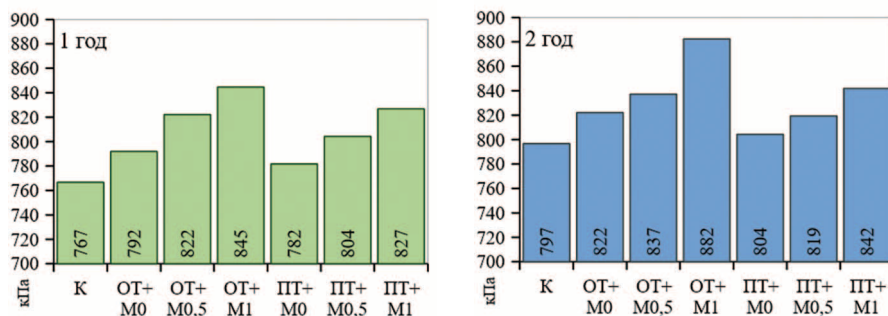


Рисунок 2. Осмотическое давление клеточного сока в тканях листьев кукурузы  
Figure 2. Osmotic pressure of cell sap in the tissues of corn leaves

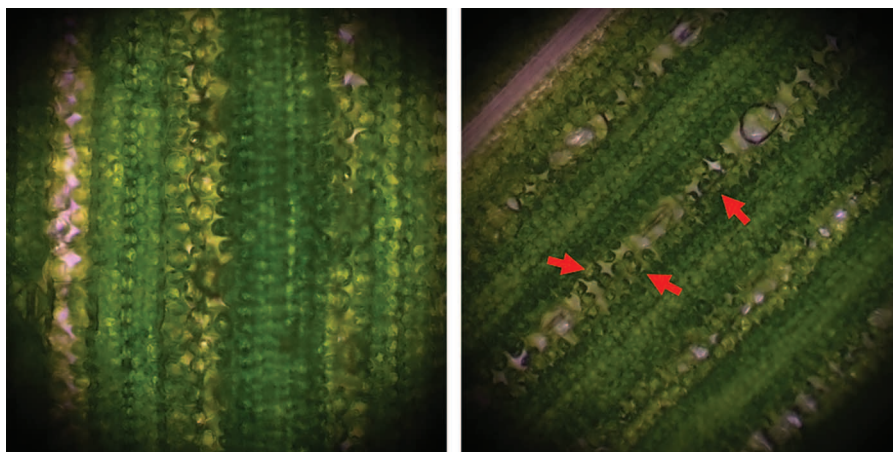


Рисунок 3. Поверхность листа кукурузы под микроскопом (вариант «ОТ»)  
Figure 3. The surface of a corn leaf under a microscope ("OT" option)

при достижении 0°C. Известно, что калий — биогенный элемент, тесно связанный с низкотемпературной толерантностью у растений. Это элемент, как непосредственно, так и принимая участие в регуляции углеводного обмена, влияет на концентрацию растворенных веществ в клеточном соке и тем самым способен понижать температуру замерзания цитоплазмы [7].

Опытные растения кукурузы, которые подвергались воздействию низкотемпературного стресса, в целом имели достоверно более высокое содержание калия в листьях (рис. 1), чем контрольные (НСР<sub>05</sub>=0,32 и 0,27 % в 1-й и 2-й год исследования). При уровне калия в контроле 0,55-0,60% на фоне стресса содержание этого элемента возрастало до 1,29%. При этом в блоке вариантов, где семена прорастали при температуре 25/23°C, на фоне обработки мелатонином содержание калия в листьях значимо снижалось до значений, сопоставимых с контролем. В другом блоке вариантов, где растения прорастивались при пониженной температуре, снижение содержания калия на фоне обработки, при том менее незначительное, наблюдалось лишь при концентрации рабочего раствора 1 мМ.

Хотя калий и является важной частью механизма адаптации растений к холоду, все же в качестве интегрального показателя следует рассматривать осмотическое давление клеточного сока, которое зависит от всей совокупности растворенных веществ в цитоплазме (главным образом углеводов). Значения осмотического давления в клетках листьев в оба

года исследования были сопоставимы и колебались от 767 до 882 кПа (рис. 2). У растений, которые подверглись воздействию низкотемпературного стресса, отмечается достоверное увеличение этого показателя. Кроме того, на фоне обработки растений мелатонином с ростом концентрации рабочего раствора также возрастает значение осмотического давления. Наибольший эффект достигался на варианте с применением раствора мелатонина 1 мМ. Вследствие большого шага определения значения осмотического давления представляется затруднительным ответить на вопрос о наличии статистических различий по вариантам, однако обнаруженные тенденции были выявлены в двух независимых исследованиях, что указывает на высокую достоверность полученных результатов.

На рисунке 3 слева — образец в растворе 170 мМ КСl (Росм ~ 767 кПа), плазмолиз отсутствует; справа — образец в растворе 180 мМ КСl (Росм ~ 812 кПа). Стрелками отмечены плазмолизирующиеся клетки.

Стресс, вызванный понижением температуры, индуцирует образование свободных радикалов кислорода и азота, которые повреждают клеточные структуры и мембраны, снижая их стабильность. Низкотемпературная экспозиция растений кукурузы, семена которых прорастивались при пониженной температуре, дала ярко выраженный отрицательный эффект по отношению к стабильности мембран (рис. 4). Значение индекса стабильности в контроле в оба года исследования находилось на уровне 83,5-86,9%. Краткосрочный низкотемпературный стресс привел к достоверному снижению этого показателя до 66,1-78,8% у растений, семена которых прорастивались при повышенной температуре (варианты ОТ) и до 48,7-58,9% у растений, семена которых прорастивались при пониженной температуре (варианты ПТ). Обработка кукурузы растворами мелатонина в обеих концентрациях позволила сгладить негативный эффект и повысить стабильность мембран. При этом наиболее выраженный эффект от обработки наблюдался на тех вариантах, где семена прорастивались при пониженной температуре — в отсутствие обработок значение индекса стабильности составляло 48,7-58,9%, при использовании раствора мелатонина с концентрацией 0,5 мМ — 61,9-86,7%, а с концентрацией 1 мМ — 63,3-91,6%.

Влияние низких температур на фотосинтетический аппарат имеет комплексный характер и связано как с целостностью мембран, так и с активностью ферментов. Воздействие краткосрочного низкотемпературного стресса не привело к снижению эффективности работы фотосистем II типа (рис. 5) — растения на варианте без обработки мелатонином, которые прорастивались при повышенной температуре +25/+23°C (первый блок — ОП), значимо не отличались от контроля по параметру Y(II). В то же время у растений на вариантах в блоке, где прорастивание проходило при пониженной температуре (второй блок — ПТ), эффективность работы фотосистем II типа была ниже, чем на аналогичных вариантах первого блока. Однако данная тенденция наблюдалась только в 1-м году исследования.



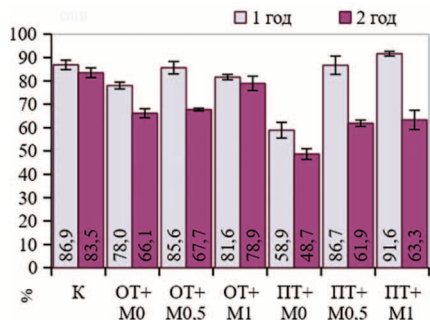


Рисунок 4. Индекс стабильности клеточных мембран в тканях листьев кукурузы (указано среднее ± стандартное отклонение; НСР<sub>05</sub> = 5,6 % в 1-й год, 5,7 % во 2-й год)  
Figure 4. Index of stability of cell membranes in corn leaf tissues (mean ± standard deviation indicated; NSR<sub>05</sub> = 5.6 % in the 1st year, 5.7 % in the 2nd year)

Обработка мелатонином в каждом блоке вариантов позволила значимо увеличить эффективный выход флуоресценции (Y(II)) в обоих блоках вариантов, причем большая доза дала больший эффект. Данная закономерность наблюдалась в 1-й и 2-й год исследования. Похожее распределение значений отмечено и для скорости электрон-транспортной цепи (рис. 6), где отчетливо прослеживается положительное влияние обработки мелатонином.

Параметр Y(NPQ), отражающий способность фотосинтетического аппарата отводить избыточную световую энергию, продемонстрировал значимое снижение на всех вариантах первого блока по отношению к контролю. Вероятно, низкие температуры ингибируют защитные фотохимические реакции. Аналогично, но менее выражено, параметр Y(NPQ) снижался и по отношению к контролю на вариантах второго блока. Судя по всему, у растений, прошедших адаптацию в период входов, низкотемпературный стресс в меньшей степени ингибирует защиту фотосинтетического аппарата. Между дозировкой мелатонина и значением параметра Y(NPQ) прослеживается слабовыраженная тенденция, которая имела статистическую значимость только во 2-м году исследования.

Растения в контроле, которые росли при постоянном температурном режиме (25/23°C), характеризовались наибольшей биомассой по сравнению с остальными вариантами опыта (табл. 2). Трехдневное воздействие низких температур значительно затормозило рост растений — снижение надземной биомассы по отношению к контролю на вариантах без обработки мелатонином отмечается в обоих блоках вариантов. Выраженные различия в приросте биомассы непосредственно между блоками отмечены только на 2-й год исследования — растения, которые прошли на этапе всходов адаптацию к холоду характеризовались меньшим количеством надземной биомассы. Так, во 2-м году исследования на вариантах первого блока сырая биомасса достигала 15,98-21,23 г, а на вариантах второго блока — 13,32-17,48 г. Кроме того, во 2-й год исследования отмечена более выраженная положительная взаимосвязь между дозировкой мелатонина и массой растений на вариантах обоих блоков. Обработка мелатонином и особенности температурного режима во время

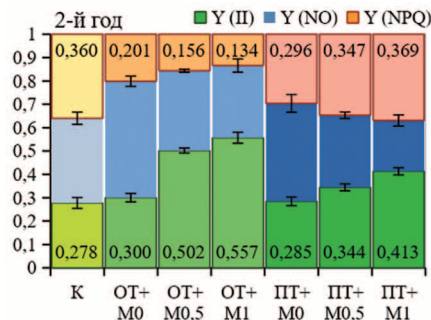


Рисунок 5. Параметры протекания фотосинтеза в листьях кукурузы (для параметров Y(II), Y(NPQ) указано среднее ± стандартное отклонение, для Y(NO) — среднее; НСР<sub>05</sub> = Y(II): 0,050, Y(NPQ): 0,087; Y(NO): 0,083 в 1-й год и НСР<sub>05</sub> = Y(II): 0,042, Y(NPQ): 0,067; Y(NO): 0,056 во 2-й год)  
Figure 5. Parameters of photosynthesis in corn leaves (for parameters Y(II), Y(NPQ) the average ± standard deviation is indicated, for Y(NO) — the average; NSR<sub>05</sub> = Y(II): 0.050, Y(NPQ): 0.087; Y(NO): 0.083 in the 1st year and NSR<sub>05</sub> = Y(II): 0.042, Y(NPQ): 0.067; Y(NO): 0.056 in the 2nd year)

проращивания семян существенно не повлияли на влажность растений.

Основываясь на полученных данных, можно говорить о том, что ростовая динамика и изменения в работе фотосинтетического аппарата связаны с мобилизацией адаптационных механизмов как в результате воздействия низких температур, так и поступления экзогенного мелатонина. Повышение активности антиоксидантных ферментов и стабильности мембран положительно сказывается на работе фотосинтетического аппарата, в результате чего возрастает интенсивность углеводного обмена, увеличивается концентрация углеводов, растворенных в цитоплазме, усиливается рост растений и повышается их толерантность к стрессовым условиям. Возникает процесс с положительной обратной связью, который подстегивается эффектами экзогенного мелатонина.

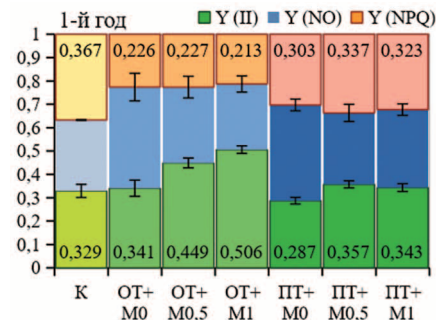


Рисунок 5. Параметры протекания фотосинтеза в листьях кукурузы (для параметров Y(II), Y(NPQ) указано среднее ± стандартное отклонение, для Y(NO) — среднее; НСР<sub>05</sub> = Y(II): 0,050, Y(NPQ): 0,087; Y(NO): 0,083 в 1-й год и НСР<sub>05</sub> = Y(II): 0,042, Y(NPQ): 0,067; Y(NO): 0,056 во 2-й год)  
Figure 5. Parameters of photosynthesis in corn leaves (for parameters Y(II), Y(NPQ) the average ± standard deviation is indicated, for Y(NO) — the average; NSR<sub>05</sub> = Y(II): 0.050, Y(NPQ): 0.087; Y(NO): 0.083 in the 1st year and NSR<sub>05</sub> = Y(II): 0.042, Y(NPQ): 0.067; Y(NO): 0.056 in the 2nd year)

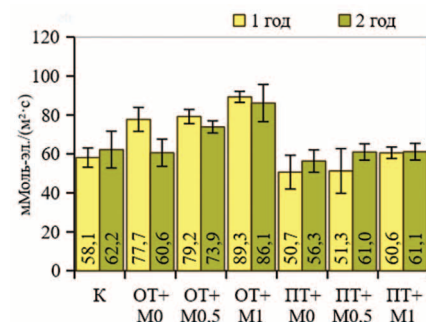


Рисунок 6. Скорость ЭТЦ в тканях листьев кукурузы (указано среднее ± стандартное отклонение; НСР<sub>05</sub> = 14,8 ммоль эл./м<sup>2</sup>·с в 1-й год, 15,0 ммоль эл./м<sup>2</sup>·с во 2-й год)  
Figure 6. ETC rate in corn leaf tissues (mean ± standard deviation indicated; NSR<sub>05</sub> = 14.8 mmol e/(m<sup>2</sup>·s) in the 1st year, 15.0 mmol e/(m<sup>2</sup>·s) in the 2nd year)

Таблица 2. Надземная биомасса и влажность кукурузы  
Table 2. Aboveground biomass and moisture content of corn

Вариант	Сырая масса, г		Воздушно-сухая масса, г		Влажность, %
	среднее ± стандартное отклонение	% к контролю	среднее ± стандартное отклонение.	% к контролю	среднее ± стандартное отклонение
<b>1-й год</b>					
Контроль	16,24±1,78	—	2,02±0,42	—	87,6±1,3
OT+M <sub>0</sub>	8,69±0,35	-46,5	0,86±0,03	-57,5	90,1±0,4
OT+M <sub>0,5</sub>	11,47±0,81	-29,4	1,28±0,18	-36,9	88,9±1,4
OT+M <sub>1</sub>	13,99±1,22	-13,9	1,37±0,23	-32,1	90,1±2,2
ПТ+M <sub>0</sub>	11,87±0,77	-26,9	1,25±0,34	-38,4	89,6±2,1
ПТ+M <sub>0,5</sub>	13,50±1,91	-16,9	1,22±0,26	-39,8	91,0±1,1
ПТ+M <sub>1</sub>	11,36±1,26	-30,1	1,06±0,16	-47,8	90,7±0,8
НСР <sub>05</sub>	2,88		0,59		3,3
<b>2-й год</b>					
Контроль	23,15±1,87	—	2,54±0,23	—	89,0±0,5
OT+M <sub>0</sub>	15,98±1,26	-30,9	1,64±0,31	-35,3	89,8±1,3
OT+M <sub>0,5</sub>	21,23±3,00	-8,3	2,28±0,46	-10,1	89,3±0,7
OT+M <sub>1</sub>	21,07±1,84	-9,0	2,07±0,48	-18,3	90,2±1,4
ПТ+M <sub>0</sub>	13,32±3,05	-42,4	1,34±0,19	-47,3	89,8±1,2
ПТ+M <sub>0,5</sub>	16,01±1,65	-30,8	1,63±0,18	-35,7	89,8±0,8
ПТ+M <sub>1</sub>	17,48±0,74	-24,5	1,73±0,19	-31,9	90,1±0,8
НСР <sub>05</sub>	4,70		0,71		2,3





В отношении показателей стресса в ряде случаев отмечается положительный дозозависимый эффект, который максимально себя проявляет при концентрации рабочего раствора мелатонина 1 мМ.

Отрицательный дозозависимый эффект отмечался только в случае с калием, однако существенный вклад в его динамику может вносить эффект ростового разбавления, который, по-видимому, присутствовал в рамках текущего опыта. Так, коэффициент корреляции между количеством сырой надземной биомассы и содержанием калия составлял -0,70 в оба года исследования. Усиление роста растений на фоне повышения дозы мелатонина может быть не только следствием стресс-протекторного эффекта. Наличие индольного кольца в молекуле может обуславливать ее ауксиноподобные росторегулирующие свойства.

**Заключение.** Действие низких температур на растительный организм имеет сложный системный характер. В проведенном исследовании показано, что краткосрочное воздействие низких температур на кукурузу вызывает физиологические изменения, выражающиеся в мобилизации адаптационных механизмов, среди которых зафиксировано увеличение концентрации калия и осмотического давления клеточного сока. В то же время низкотемпературный стресс повреждает клеточные мембраны, снижая их индекс стабильности и ингибируя процессы отведения избыточной световой энергии.

Сравнение двух температурных режимов не позволяет однозначно судить о возникновении стойкого эффекта от закалки проростков. С одной стороны, растения, которые проращивались при пониженной температуре, имели большую каталазную активность, но, с другой стороны, не наблюдалось устойчивого повышения осмотического давления клеточного сока, и, как ни удивительно, стабильность клеточных мембран после стрессовой экспозиции оказалась ниже.

Обработка кукурузы растворами мелатонина по листу имела положительный эффект по отношению почти ко всем показателям стресса на фоне воздействия низких температур. Статистическая значимость различий в значениях показателей стресса по вариантам внутри каждого блока с разным температурным режимом различна, но, тем не менее, общая тенденция вырисовывается однозначно — действие мелатонина можно охарактеризовать как защитное. На фоне обработки усилился рост растений, повысилась

стабильность мембран, увеличилось осмотическое давление клеточного сока, что, вероятно всего, связано с накоплением в цитоплазме растворимых углеводов. Также повысилась эффективность работы фотосистем II. Основываясь на современных представлениях о мелатонине разумно предположить, что его положительное воздействие на фотосинтетический аппарат связано именно со стабилизацией клеточных мембран за счет подавления активных форм кислорода и азота в растительной клетке [8].

В рамках эксперимента отмечено положительное дозозависимое влияние мелатонина, а наилучший стресс-протекторный эффект отмечен при концентрации рабочего раствора 1 мМ.

#### Список источников

1. Кукуруза: площади, сборы и урожайность в 2001-2019 гг. URL: <https://ab-centre.ru/news/kukuruzaploschadi-sbory-i-urozhaynost-v-2001-2019-gg> (дата обращения: 06.04.2021).
2. Посыпанов Г.С., Долгодворов В.Е., Жеруков Б.Х. Растениеводство: учебник / ред. Г.С. Посыпанов. М.: ИНФРА-М, 2019. 612 с.
3. Yadav, S.K. (2010). Cold stress tolerance mechanisms in plants. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, vol. 30, no. 3, pp. 515-527.
4. Ahammed, G.J., Yu, J.-Q. (eds.) (2016). *Plant Hormones under Challenging Environmental Factors*. Springer, Netherlands.
5. Ding, Y., Shi, Y., Yang S. (2019). Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants. *New Phytologist*, vol. 222, no. 4, pp. 1690-1704.
6. Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю. Физиология растений. М.: Валдос, 2005. 463 с.
7. Минеев В.Г., Сычев В.Г., Гамзиков Г.П. Агрехимия: учебник. М.: Изд-во ВНИИА им. Д.Н. Прянишникова, 2017. 854 с.
8. Arnao, M.B., Hernández-Ruiz, J. (2014). Melatonin: plant growth regulator and/or biostimulator during stress? *Trends in Plant Science*, vol. 19. Melatonin, no. 12, pp. 789-797.
9. Шиббаева Т.Г., Марковская Е.Ф., Мамаев А.В. Фитомелатонин: обзор // Журнал общей биологии. 2017. Т. 78. № 5. С. 46-62.
10. Baluška, F., Mukherjee, S., Ramakrishna, A. (eds.) (2020). *Neurotransmitters in Plant Signaling and Communication: Signaling and Communication in Plants*. Springer International Publishing.
11. Третьяков Н.Н., Карнаухова Т.В., Паничкин Л.А. Практикум по физиологии растений / ред. Е.В. Кирсанова; 3-е изд., перераб. и доп. М.: Агрпроимиздат, 1990. 271 с.
12. Huang, Y. et al. (2006). Differences in Physiological Traits Among Salt-Stressed Barley Genotypes. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, vol. 37, no. 3-4, pp. 557-570.

13. Воскресенская О.Л. Большой практикум по биоэкологии: учебное пособие. Ч. 1. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2006. 107 с.

14. Schreiber, U. (2004). Pulse-Amplitude-Modulation (PAM) Fluorometry and Saturation Pulse Method: An Overview. *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*. Dordrecht, Springer Netherlands, vol. 19, pp. 279-319.

#### References

1. Kukuruz: ploshchadi, sbory i urozhainost' v 2001-2019 gg. [Corn: areas, harvests and yields in 2001-2019]. Available at: <https://ab-centre.ru/news/kukuruzaploschadi-sbory-i-urozhaynost-v-2001-2019-gg> (accessed: 06.04.2021).
2. Posypanov, G.S., Dolgodvorov, V.E., Zherukov, B.Kh. (2019). *Rastenievodstvo: uchebnik* [Plant growing: textbook]. Moscow, INFRA-M Publ., 612 p.
3. Yadav, S.K. (2010). Cold stress tolerance mechanisms in plants. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, vol. 30, no. 3, pp. 515-527.
4. Ahammed, G.J., Yu, J.-Q. (eds.) (2016). *Plant Hormones under Challenging Environmental Factors*. Springer, Netherlands.
5. Ding, Y., Shi, Y., Yang S. (2019). Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants. *New Phytologist*, vol. 222, no. 4, pp. 1690-1704.
6. Yakushkina, N.I., Bakhtenko, E.Yu. (2005). *Fiziologiya rastenii* [Plant physiology]. Moscow, Valdost Publ., 463 p.
7. Mineev, V.G., Sychev, V.G., Gamzikov, G.P. (2017). *Agrokimiya: uchebnik* [Agrochemistry: textbook]. Moscow, Publishing house of VNIIA named after D.N. Pryanishnikov, 854 p.
8. Arnao, M.B., Hernández-Ruiz, J. (2014). Melatonin: plant growth regulator and/or biostimulator during stress? *Trends in Plant Science*, vol. 19. Melatonin, no. 12, pp. 789-797.
9. Shibaeva, T.G., Markovskaya, E.F., Mamaev, A.V. (2017). Fitolmelatonin: obzor [Phytomelatonin: review]. *Zhurnal obshchei biologii* [Journal of general biology], vol. 78, no. 5, pp. 46-62.
10. Baluška, F., Mukherjee, S., Ramakrishna, A. (eds.) (2020). *Neurotransmitters in Plant Signaling and Communication: Signaling and Communication in Plants*. Springer International Publishing.
11. Tret'yakov, N.N., Karnaukhova, T.V., Panichkin, L.A. (1990). *Praktikum po fiziologii rastenii* [Workshop on plant physiology]. Moscow, Agropromizdat Publ., 271 p.
12. Huang, Y. et al. (2006). Differences in Physiological Traits Among Salt-Stressed Barley Genotypes. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, vol. 37, no. 3-4, pp. 557-570.
13. Voskresenskaya, O.L. (2006). *Bol'shoi praktikum po bioekologii: uchebnoe posobie. Ch. 1* [Large workshop on bioecology: textbook. Part 1]. Yoshkar-Ola: Mari State University, 107 p.
14. Schreiber, U. (2004). Pulse-Amplitude-Modulation (PAM) Fluorometry and Saturation Pulse Method: An Overview. *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*. Dordrecht, Springer Netherlands, vol. 19, pp. 279-319.

#### Информация об авторах:

**Шаповал Ольга Александровна**, доктор сельскохозяйственных наук, главный научный сотрудник, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-3375-527X>, shapoval.olga@yandex.ru

**Мухина Мария Тимофеевна**, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией испытаний элементов агротехнологий, агрохимикатов и пестицидов, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-6210-592X>, mtmasm@mail.ru

**Боровик Роман Андреевич**, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории испытаний элементов агротехнологий, агрохимикатов и пестицидов, to.roman@yahoo.com

#### Information about the authors:

**Olga A. Shapoval**, doctor of agricultural sciences, chief researcher, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-3375-527X>, shapoval.olga@yandex.ru

**Maria T. Mukhina**, candidate of biological sciences, head of the laboratory of testing elements of agricultural technologies, agrochemicals and pesticides, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-6210-592X>, mtmasm@mail.ru

**Roman A. Borovik**, candidate of biological sciences, researcher of the laboratory of testing elements of agricultural technologies, agrochemicals and pesticides, to.roman@yahoo.com