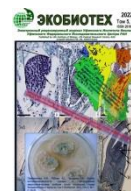




ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



ИЗМЕНЕНИЕ УРОВНЯ СОДЕРЖАНИЯ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ И ЙОДТИРОНИНОВ В ФИТОРЕМЕДИАНТАХ ПРИ ИХ РОСТЕ В УСЛОВИЯХ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВЫ

Сотникова Ю.М.¹, Гарипова М.И.¹,
Федяев В.В.^{1,2}, Григориади А.С.¹,
Фархутдинов Р.Г.^{1*}

¹ Башкирский государственный университет, Уфа

² Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа

*E-mail: frg2@mail.ru

Для оценки особенностей формирования защитных ответных реакций растений в условиях нефтяного загрязнения, было проведено сравнение концентрации фитостероидных гормонов и йодтиронинов в ядрах и цитоплазме клеток растений на фоне применения комплекса биопрепаратов «Ленойл+Елена». В ядрах клеток побега и корня люцерны и ржи, выращенной в условиях нефтяного загрязнения почвы, выявлено достоверное снижение концентрации фитостероидов. Применение комплекса биопрепаратов увеличило содержание фитостероидов в ядрах клеток корней и надземной части до значений близких данным, полученным у контрольного варианта. В цитоплазме клеток побегов и корней люцерны и ржи на фоне загрязнения почвы нефтью и обработки комбинацией микробных препаратов «Ленойл+Елена», выявлено повышение уровня содержания фитостероидов. Загрязнение почвы нефтью приводило к снижению содержанию тетраидотиронина (Т4) в ядрах клеток побега и корня люцерны и ржи. В тоже время в цитоплазме клеток корней и побегов не было обнаружено достоверных различий концентраций тетраидотиронина. Значимого различия концентрации трийодтиронина (Т3) у растений люцерны между контрольным вариантом и выращенным на почве с применением биопрепаратов не было. Установлено, что при росте растений на почве загрязнённой нефтью и применении биопрепаратов происходит изменение уровня содержания фитостероидов и йодтиронинов, что свидетельствует об их активном участии в процессах адаптации растений к факторам среды.

Ключевые слова: нефтяное загрязнение ♦ биопрепараты ♦ фитостероиды ♦ тетраидотиронин ♦ трийодтиронин

CHANGES IN THE LEVEL OF STEROID HORMONES AND IODTHYRONINS IN PHYTOREMEDIANTS DURING THEIR GROWTH IN CONDITIONS OF OIL POLLUTION OF THE SOIL

Sotnikova Yu.M.¹, Garipova M.I.¹,
Fedyayev V.V.^{1,2}, Grigoriadi A.S.¹,
Farkhutdinov R.G.^{1*}

¹ Bashkir State University, Ufa

² Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre
of the Russian Academy of Sciences, Ufa

*E-mail: frg2@mail.ru

To assess the features of the formation of plant defense responses under conditions of oil pollution, a comparison was made of the concentration of phytosteroid hormones and iodothyronines in the nuclei and cytoplasm of plant cells against the background of the use of the Lenoil + Elena complex of biological preparations. In the nuclei of shoot and root cells of alfalfa and rye grown under conditions of oil pollution of the soil, a significant decrease in the concentration of phytosteroids was revealed. The use of a complex of biological preparations increased the content of phytosteroids in the nuclei of the cells of the roots and aerial parts to values close to those obtained in the control variant. In the cytoplasm of cells of shoots and roots of alfalfa and rye against the background of soil pollution with oil and treatment with a combination of microbial preparations "Lenoil + Elena", an increase in the level of phytosteroids was revealed. Soil contamination with oil led to a decrease in the content of tetraiodothyronine (T4) in the nuclei of the shoot and root cells of alfalfa and rye. At the same time, no significant differences in tetraiodothyronine concentrations were found in the cytoplasm of root and shoot cells. However, in plants growing on oil-contaminated soil, a decrease in the content of TK in plant cells was observed. It has been established that when plants grow on soil contaminated with oil and the use of biological preparations, the level of phytosteroids and iodothyronines changes, which indicates their active participation in the processes of plant adaptation to environmental factors.

Keywords: oil pollution ♦ biologics ♦ phytosteroids ♦ tetraiodothyronine ♦ triiodothyronine

Поступила в редакцию: 24.01.2021



ВВЕДЕНИЕ

Известно, что рост растений и процессы их приспособления к факторам среды регулируются не отдельным гормоном, а определенным соотношением фитогормонов [Веселов и др., 2007]. Вместе с тем каждый из фитогормонов играет свою специфическую роль в процессе обмена веществ и регуляции определенных физиолого-биохимических процессов, хотя внешнее проявление их действия может быть одинаковым (например, рост клеток растяжением и ускорение деления клеток). Не всегда бывает просто выяснить, является ли данная, например, ростовая реакция результатом действия определенного фитогормона или косвенным (через уменьшение или увеличение уровня содержания) другого гормона. Кроме того, не всегда удается связать определенную физиологическую реакцию с участием известного фитогормона, поэтому поиск «новых» фитогормонов различной химической природы продолжается [Чумикина и др., 2021].

Молекулярные формы стероидов были выделены и идентифицированы из различных растений, включая покрытосеменные, голосеменные и водоросли. Брассиностероиды по химической структуре обладают сходством со стероидными гормонами животных [Clouse, 1996]. Они проявляют широкий спектр физиологических эффектов, включая ускорение роста растений [Mandava, 1988] и, подобно стероидным гормонам животных, – регуляцию экспрессии определенных генов [Zurek et al., 1994; Xu et al., 1995]. Вместе с этим предполагается, что брассиностероиды могут служить одним из важнейших сигналов, контролирующих рост и развитие растений [Grove et al., 1979]. Молекулярный механизм действия брассиностероидов не до конца определен, но по некоторым данным установлено, что они, вероятно, работают по механизму, аналогичному механизму стероидных гормонов животных [Mangelsdorf et al., 1995]. Так за последние десятилетия накоплены факты, свидетельствующие о существовании у растений структурных аналогов многих гормонов животных [Clouse et al., 2011;; Mondal et al., 2017; Куракин и др., 2018; Gancheva et al., 2019; Lima et al., 2021].

В организме животных йодтиронины представлены 3,5,3'-трийодтиронином и 3,5,3'5'-тетрайодтиронином [Marsili et al., 2011; Giammanco et al., 2020]. Присутствие йодтиронинов в клетках растений до настоящего времени не описано, но выделены соединения, способные взаимодействовать с ядерными тиреоидными рецепторами клеток животных [Clouse et al., 2011]. В исследовании Гариповой М.И. с соавт. [Гарипова и др., 2020] ранее было установлено, что в тканях корня и побега растений присутствует соединения, взаимодействующие с поликлональной сывороткой к 3,5,3'-трийодтирину.

Целью данной работы было установление влияния нефтяного загрязнения почвы на уровень содержания фитостероидов и йодтиронинов в растениях-фиторемедиантах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования являлись растения рожь посевная (*Secale cereale* L.) сорта «Татьяна» и люцерна посевная (*Medicago sativa* L.) сорта «Надежда», произрастающие на серой лесной почве, загрязненной нефтью в концентрации 4%.

В почву вносили товарную нефть в концентрации 4% от сухой массы, увлажняли до 60% полной влагоемкости почвы, перемешивали и поддерживали влажность на протяжении всего периода выращивания. Затем в течение 72 часов вегетационные сосуды с почвой находились при комнатной температуре для полного распределения нефти в почве. После распределения поллютанта в почве, в неё вносили биопрепарат «Ленойл» в виде

суспензии с титром $1 \cdot 10^9$ КОЕ/мл (колониеобразующих единиц в 1 мл), из расчета 0,3 мл на 100 г сухой почвы. Спустя 30 суток биодеградации содержащейся в почве нефти с помощью биопрепарата «Ленойл», добавляли препарат «Елена» в виде суспензии с титром $1 \cdot 10^9$ КОЕ/мл (колониеобразующих единиц в 1 мл), из расчета 0,3 мл на 100 г сухой почвы. В почву вносили семена исследуемых растений в соответствии с рекомендациями для каждой культуры. В контрольном варианте эксперимента растения выращивали без внесения нефти. Растения в течение 30 дней выращивали в сосудах объемом 0,5 л, при 12-часовом светопериоде, интенсивности освещения 30 клк и температуре воздуха 22-25°C.

В состав биопрепарата «Ленойл»® – NORD, СХП (производитель ЗАО НПП «Биомедхим» ТУ 9291-007-33822935-2014) входят бактерии *Pseudomonas turukhanskensis* ИБ 1.1 (титр не менее $1 \cdot 10^8$ КОЕ/г), этот биопрепарат предназначен для биологической обработки нефтезагрязненных почв и восстановления продуктивности рекультивируемых почв [Логинов и др., 2009].

Биопрепарат «Елена» Ж, (*Pseudomonas aureofaciens* ИБ 51 титр 2-3 10^9 КОЕ/мл) рекомендуется производителем для повышения урожайности, ускорения созревания урожая, стимулирования роста корней и образования зелёной массы, повышения устойчивости растений к заболеваниям, засухе, заморозкам, оздоровления и восстановления плодородия земли и для защиты от корневых, стеблевых и плодовых инфекций [Коршунова и др., 2016].

Выделение ядер из растительных клеток и получение цитоплазмы проводили как описано у Дрейпера с коллегами (1991). Определение содержания фитостероидов и йодтиронинов в ядрах и цитоплазме клеток побегов и корней растений ржи и люцерны проводили с применением иммуноферментных наборов производства АО «Вектор-Бест» [Гарипова и др., 2020].

Статистическую обработку полученных результатов проводили с использованием пакета прикладных программ Statistica 10.0, рассчитывали средние значения, стандартные отклонения и доверительный интервал при $P \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее нами было установлено, что использование биопрепаратов приводило к усилению ростовых процессов у растений-фиторемедиантов в условиях нефтяного загрязнения [Сотникова и др., 2020; 2021a]. Применение комплексов микробных препаратов на основе разных видов микроорганизмов, которые применяются для активации роста в неблагоприятных условиях за счет участия фитогормонов (ауксинов и цитокининов), может повышать устойчивость растений и активировать рост [Сотникова и др., 2021б]. В данной серии экспериментов по определению активности веществ с гормоноподобным действием, мы использовали эту апробированную схему, в которой первоначальную деградацию нефти проводили с помощью препарата «Ленойл», а затем дополнительно в почву были внесены биопрепарат «Елена» (таб. 1).

У растений люцерны росших на почве после последовательного внесения биопрепаратов «Ленойл+Елена» длина побегов и корней практически не отличалась от контрольного варианта – почва без нефти (ПБН) и была значительно выше варианта – почва с нефтью (ПСН) (таб. 1). В варианте с препаратом сырая масса побегов была ненамного выше контрольного варианта ПБН, но в 2,5 раза выше варианта ПСН. Сырая масса надземной части в варианте с препаратами «Ленойл+Елена» была ниже

контрольного варианта ПБН в 1,67 раза, но была выше варианта с нефтью, но без бактериальных удобрений в 1,72 раза. Сырая масса корней у варианта «Ленойл+Елена» была больше, чем у растений, росших на почве без нефти в 1,76 раза, по сравнению с вариантом с нефтью без применения бактериальных удобрений – в 4 раза (табл. 1).

Таблица 1. Сравнительная оценка морфометрических показателей растений люцерны и ржи на фоне применения комплексов биопрепаратов

Исследуемые части	Показатели	Почва без нефти (ПБН)	Почва с нефтью (ПСН)	Почва с нефтью+ Ленойл+Елена
Люцерна				
Надземная часть	Длина, см	4,5±0,3 ^б	3,6±0,2 ^а	4,2±0,4 ^б
	Сырая масса, г	3,1±0,1 ^б	1,1±0,05 ^а	1,9±0,1 ^б
Корневая часть	Длина, см	6,1±0,4 ^б	1,9±0,2 ^а	5,44±0,6 ^б
	Сырая масса, г	0,75±0,09 ^б	0,33±0,05 ^а	1,32±0,2 ^б
Рожь				
Надземная часть	Длина, см	18,5±1,8 ^б	8,2±0,5 ^а	23,2±2,8 ^б
	Сырая масса, г	8,8±0,7 ^б	2,8±0,2 ^а	9,6±0,7 ^б
Корневая часть	Длина, см	9,4±0,3 ^б	7,1±0,5 ^а	15,4±1,3 ^б
	Сырая масса, г	1,25±0,02 ^б	0,6±0,01 ^а	1,92±0,03 ^б

Примечание: представлены средние значения ± стандартная ошибка; достоверно различающиеся средние ($p \leq 0,05$, t-критерий) по каждому показателю отмечены разными буквами.

У растений ржи по длине надземной части, наблюдалась несколько иная реакция на внесение препарата «Ленойл+Елена», чем у люцерны. Длина побегов превышала в 1,25 раза вариант почва без нефти и в 2,83 раза вариант с нефтью без бактерий. Сырая масса надземной части была в 3,4 превышала вариант ПСН и практически не отличалась от контрольного варианта ПБН. Зато при сравнении показателей длины и сырой массы корней вариантов ПБН и ПСН видно, что комплекс препаратов «Ленойл+Елена» оказал значительное ростстимулирующее действие (табл. 1). Таким образом, комплексное применение биопрепаратов «Ленойл+Елена» для поддержания роста растений-фиторемедиантов в условиях нефтяного загрязнения показало, что их применение приводило к активации ростовой реакции у растений люцерны и у ржи, причем у последней морфометрические показатели были больше, чем в контроле (в варианте без нефти – ПБН).

Для оценки особенностей формирования защитных ответных реакций растений, культивируемых в условиях загрязнения почвы нефтью, было проведено сравнение концентрации фитостероидных гормонов и йодтиронинов в ядрах и цитоплазме клеток опытных (вариант «Ленойл+Елена») и контрольных растений, реализующих свое действие, предположительно, за счет регуляции активности целевых генов [Гарипова и др., 2020].

Первая группа фитогормонов, изученных нами, представляет собой комплекс фитостероидных соединений, идентифицированных по кросс-реактивности по отношению к антителам, полученным против стероидов животного происхождения, и, вероятно, включающих соединения с активностью брасиностероидов. Известно, что брасиностероиды индуцируют устойчивость растений к абиотическим и биотическим стрессорам [Avalbaev et al. 2020].

По полученным нами данным, в ядрах клеток побега и корня люцерны, выращенной в условиях загрязнения почвы нефтью, выявлено достоверное снижение концентрации фитостероидов, по сравнению с их концентрацией в ядрах клеток контрольных растений,

выращенных на почве, не загрязненной нефтью (табл. 2). Применение комплекса биопрепаратов увеличило содержание фитостероидов, как в корнях, так и надземной части.

Аналогичная закономерность выявлена в ядрах клеток побега и корня ржи (табл. 2). В ядрах побега и корнях ржи, выращенной в условиях загрязнения почвы нефтью, выявлено достоверное снижение концентрации фитостероидов по сравнению с концентрацией фитостероидов в ядрах побега и корня ржи, выращенной на почве, не загрязненной нефтью. И также под действием биопрепаратов, увеличивалось содержание фитостероидов, до значений близких к контрольному варианту (табл. 2).

Таблица 2. Содержание фитостероидов в ядрах клеток побега и корня люцерны и ржи на фоне применения комплексов биопрепаратов (нмоль/л)

Исследуемые части	Почва без нефти (ПБН)	Почва с нефтью (ПСН)	Почва с нефтью+ Ленойл+Елена
Люцерна			
Надземная часть	162±18 ^б	102±8 ^а	142±14 ^б
Корневая часть	212±28 ^б	79±7 ^а	154±12 ^б
Рожь			
Надземная часть	178±14 ^б	82±7 ^а	168±22 ^б
Корневая часть	152±13 ^б	71±6,5 ^а	134±13 ^б

Примечание: представлены средние значения ± стандартная ошибка; достоверно различающиеся средние ($p \leq 0,05$, t-критерий) по каждому показателю отмечены разными буквами

В цитоплазме побегов люцерны и ржи, выращенных в условиях загрязнения почвы нефтью и обработки комбинацией препаратов «Ленойл+Елена», выявлено повышение содержания фитостероидов по сравнению с их содержанием в цитоплазме побегов контрольных растений, росших на почве без нефти (табл. 3). В цитоплазме клеток корней наблюдалась та же закономерность. Рост растений люцерны и ржи на почве с нефтью приводил резкому снижению уровня содержания фитостероидов во всех частях растения.

Таблица 3. Содержание фитостероидов в цитоплазме клеток побега и корня люцерны и ржи на фоне применения комплексов биопрепаратов

Исследуемые части	Почва без нефти (ПБН)	Почва с нефтью (ПСН)	Почва с нефтью+ Ленойл+Елена
Люцерна			
Надземная часть	42±3,2 ^б	22±1,5 ^а	66±4,3 ^б
Корневая часть	58±7,4 ^б	39±2,3 ^а	74±8,1 ^б
Рожь			
Надземная часть	48±2,4 ^б	19±1,7 ^а	56±4,4 ^б
Корневая часть	67±5,3 ^б	17±1,5 ^а	76±6,9 ^б

Примечание: представлены средние значения ± стандартная ошибка; достоверно различающиеся средние ($p \leq 0,05$, t-критерий) по каждому показателю отмечены разными буквами.

Таким образом, рост растений на почве загрязненной нефтью приводил к снижению концентрации стероидных гормонов в ядрах клеток корня и побега исследованных растений, росших на в загрязненной нефтью почве без обработки бактериальным препаратом (табл. 2). Известно, что 24-эпибрассинолид играет важную роль в регуляции активации белкового метаболизма, лежащего в основе проявления его протекторного эффекта в условиях засухи, что в целом отражается в предотвращении резких стресс-индуцированных сдвигов в протеоме [Avalbaev et al., 2020]. Следовательно, снижение содержания фитостероидов свидетельствует о возможном торможении процессов синтеза белка и соответственно

к угнетению ростовых процессов. Применение комплекса биопрепаратов приводило к восстановлению содержания фитостероидов до «нормальных» значений в ядре (табл. 2), а цитоплазме клеток люцерны их было даже больше, чем у растений контрольного варианта (табл. 3) У растений ржи можно говорить только об восстановлении уровня содержания в ядрах и цитоплазме клеток в варианте с обработкой почвы микробным препаратом (табл. 3) Установленные изменения концентрации фитостероидов в ядрах клеток растений люцерны и ржи с одновременным повышением их концентрации в цитоплазме, возможно, связанным с интенсификацией их биосинтеза [Kester et.al., 2003; Bianco et. al., 2005; Clouse et al., 2011; Mondal et al., 2017; Куракин и др., 2018; Gancheva et.al., 2019; Marsili et. al., 2011; Giammanco et. al., 2020; Lima et al., 2021].

Роль йодтиронинов в растениях изучена недостаточно, хотя есть данные о положительном влиянии экзогенных обработок самим йодом на всхожесть семян и ростовые процессы [Панасин и др., 2019]. Хорошо известно, что у животных йодтиронины повышают скорость обмена веществ, ускоряют синтез белка, дифференцировку тканей [Mullur et al., 2014]. В связи с этим нам представлялось интересным установить возможную роль йодтиронинов в ответной реакции растения на нефтяное загрязнение почвы.

Как видно из табл. 4, рост растений на почве с нефтью приводит к резкому снижению содержанию тетраiodтиронина (Т4) в ядрах клеток побега и корня люцерны и ржи. Обработка почвы с нефтью, биопрепаратами приводила к увеличению уровня содержания Т4 в ядрах клеток.

Таблица 4. Содержание тетраiodтиронина в ядрах клеток побега и корня люцерны и ржи на фоне применения комплексов биопрепаратов (нмоль/л)

Исследуемые части	Почва без нефти (ПБН)	Почва с нефтью (ПСН)	Почва с нефтью + Ленойл+Елена
Люцерна			
Надземная часть	447,43±9,99 ⁰	322±38 ^a	420,31±10,89 ^{a0}
Корневая часть	544,12±13,2 ^b	279±47 ^a	436,71±16,05 ⁰
Рожь			
Надземная часть	577,74±11,56 ⁰	382±37 ^a	527,74±12,27 ⁰
Корневая часть	625,9±13,37 ⁰	371±46 ^a	567,48±10,99 ⁰

Примечание: представлены средние значения ± стандартная ошибка; достоверно различающиеся средние ($p \leq 0,05$, t-критерий) по каждому показателю отмечены разными буквами.

Не было обнаружено достоверных различий концентраций тетраiodтиронина (Т4) в цитоплазме клеток ржи и люцерны между опытными и контрольными вариантами и в варианте ПБН и ПСН (табл. 5).

Таблица 5. Содержание тетраiodтиронина в цитоплазме клеток побега и корня люцерны и ржи на фоне применения комплексов биопрепаратов (нмоль/л)

Исследуемые части	Почва без нефти (ПБН)	Почва с нефтью (ПСН)	Почва с нефтью+ Ленойл+Елена
Люцерна			
Надземная часть	27,32±1,43	25,06±2,04	27,49±4,02
Корневая часть	28,52±2,68	22,37±3,71	24,4±2,23
Рожь			
Надземная часть	24,39±0,43	22,44±3,01	26,49±1,36
Корневая часть	27,32±0,42	25,67±2,56	27,19±1,96

Примечание: представлены средние значения ± стандартная ошибка;

По полученным данным, значимого различия концентрации трийодтиронина (Т3) в пробах контрольных растений (ПБН) и у растений люцерны, росших на почве, обработанной микробными препаратами, не было (табл. 6). У растений ржи была подобная же картина, только в корнях установлено незначительное снижение концентрации гормона. Однако, если сравнивать эти данные с результатами, полученными у растений, росших на ПСН, то мы видим более низкое содержание Т3 в клетках растений.

Таблица 6. Содержание трийодтиронина в ядрах клеток побега и корня люцерны и ржи на фоне применения комплексов биопрепаратов (нмоль/л)

Исследуемые части	Почва без нефти (ПБН)	Почва с нефтью (ПСН)	Почва с нефтью+ Ленойл+Елена
Люцерна			
Надземная часть	38,17 ± 1,42 ^o	30,2±3,82 ^a	38,61±1,51 ^o
Корневая часть	40,5 ± 1,9 ^o	27,9±1,76 ^a	39,74 ± 1,36 ^o
Рожь			
Надземная часть	41,27 ± 2,05 ^o	32±1,57 ^a	44,22±2,31 ^o
Корневая часть	41,1 ± 3,74 ^o	21±1,35 ^a	35,57 ± 3,93 ^o

Примечание: представлены средние значения ± стандартная ошибка; достоверно различающиеся средние ($p \leq 0,05$, t-критерий) по каждому показателю отмечены разными буквами.

Анализ данных, полученных при определении содержания трийодтиронина в цитоплазме клеток побега и корня люцерны и ржи на фоне применения комплексов биопрепаратов, показал, что у растений контрольного варианта ПБН и опытных растений отсутствует достоверная разница между ними (табл. 7). Также, как и в ядрах клеток (табл. 6), мы установили более низкие значения в варианте растений, росших на почве с нефтью и без обработки бактериальным препаратом.

Нами не было установлено достоверного влияния стресса, связанного с загрязнением почвы нефтью, на концентрацию трийодтиронина в ядрах и цитоплазме клеток корня и побега ржи и люцерны, которые росли на обработанной бактериальным препаратом почве. Следовательно, можно предположить, что использование комплекса биопрепаратов «Ленойл+Елена», направленных на биодеструкцию нефти и стимуляцию роста и развития растений, позволяет адаптироваться растениям к стрессовым условиям.

Таблица 7. Содержание трийодтиронина в цитоплазме клеток побега и корня люцерны и ржи на фоне применения комплексов биопрепаратов (нмоль/л)

Исследуемые части	Почва без нефти (ПБН)	Почва с нефтью (ПСН)	Почва с нефтью+ Ленойл+Елена
Люцерна			
Надземная часть	2,54±0,45 ^o	1,9±0,02 ^a	2,62 ± 0,6 ^o
Корневая часть	2,28 ± 0,25 ^o	1,5±0,06 ^a	1,88±0,32 ^{ab}
Рожь			
Надземная часть	1,62±0,37 ^o	1,25±0,09 ^a	1,68 ± 0,71 ^o
Корневая часть	2,04 ± 0,19 ^o	1,1±0,1 ^a	1,86±0,29 ^o

Примечание: представлены средние значения ± стандартная ошибка; достоверно различающиеся средние ($p \leq 0,05$, t-критерий) по каждому показателю отмечены разными буквами.

Так как известно, что Т4 – это предшественник Т3, представляющего собой биологически активную форму гормона, можно предположить, что в условиях стресса депо Т4 истощается, обеспечивая нормальный уровень Т3 в ядрах клеток, как это происходит в животных клетках [Kester et al., 2003; Bianco et al., 2005; Clouse et al., 2011; Marsili et al.,

2011; Giammanco et al., 2020]. Можно предположить, что показанное нами в табл. 4 снижение концентрации Т4 и поддержание одинакового уровня содержания Т3 у растений люцерны, росших на почве с биопрепаратами и контрольных растений выращиваемых на ПБН (табл. 6), может быть связано с подобным перераспределением.

Таким образом, установлено, что при росте растений на почве загрязнённой нефтью и применении биопрепаратов для рекультивации земли происходит изменение уровня содержания фитостероидов и йодтиронинов, что свидетельствует об участии данных БАВ в процессах адаптации растений к факторам среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гарипова М.И., Федяев В.В., Фархутдинов Р.Г., Сотникова Ю.М. Выявление соединения, антигенподобного трийодтирону, в клетках высших растений. Известия вузов // Прикладная химия и биотехнология. 2020. Т. 10, № 4. С. 639–646.
2. Веселов Д.С., Веселов С.Ю., Высоцкая Л.Б., Кудоярова Г.Р., Фархутдинов Р.Г. Гормоны растений. Регуляция концентрации и связь с ростом и водным обменом. М.: Наука, 2007. 157 с.
3. Дрейпер Дж., Скотт Р., Армитидж Ф., Уолден Р. Генная инженерия растений. Лабораторное руководство. М.: Мир, 1991. 408 с.
4. Коршунова Т.Ю., Четвериков С.П., Валиуллин Э.Г., Логинов О.Н. Биотехнологический потенциал бактерии *Pseudomonas* sp. ИБ-1.1 как основы полифункционального биопрепарата. Известия вузов // Прикладная химия и биотехнология. 2016. Т. 10, № 1. С. 93-99.
5. Куракин Г.Ф., Лопина Н.П., Бордина Г.Е. Анализ механизма действия жасмонатов методами вычислительной химии // Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии. 2018. Т. 21, № 4. С. 23–29. DOI: 10.29296/25877313-2018-04-05
6. Логинов О.Н., Силищев Н.Н., Бойко Т.Ф., Галимзянова Н.Ф. Биорекультивация: микробиологические технологии очистки нефтезагрязненных почв и техногенных отходов. М.: Наука, 2009. 112 с.
7. Панасин В.И., Рымаренко Д.А., Вихман М.И., Чечулин Д.С. Действие йодных микроудобрений на урожай и качество озимого рапса // Агрехимический вестник, 2019. № 2. С. 39–41. DOI: 10.24411/0235-2516-2019-10025
8. Сотникова Ю.М., Федяев В.В., Григориади А.С., Гарипова М.И., Галин И.Р., Габидуллина Г.Ф., Фархутдинов Р.Г. Роль фитогормонов в формировании устойчивости растений-фиторемедиантов в условиях почвенного нефтяного загрязнения на фоне комплексного применения биопрепаратов // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. 2021. № 4. С. 52-60.
9. Сотникова Ю.М., Григориади А.С., Фархутдинов Р.Г., Хисамов Р.Р. Влияние предпосевной обработки семян люцерны посевной препаратом Елена на повышение её устойчивости к загрязнению почвы нефтепродуктами // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2020. № 5 (85). С. 79–83.
10. Сотникова Ю.М., Федяев В.В., Григориади А.С., Гарипова М.И., Махмутов А.Р., Галин И.Р., Новоселова Е.И., Ямалеева А.А., Фархутдинов Р.Г. Оценка фиторемедиационного потенциала сельскохозяйственных растений при нефтяном загрязнении почвы // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2021. №3. С. 99–109. DOI: 10.21685/2307-9150-2021-3-9
11. Чумикина Л.В., Арапова Л.И., Колпакова В.В., Топунов А.Ф. Фитогормоны и абиотические стрессы (обзор) // Химия растительного сырья. 2021. №4. С. 5–30. DOI: 10.14258/jcprm.2021049196
12. Avalbaev A., Bezrukova M., Allagulova S., Lubyanova A., Fedorova K., Maslennikova D., Yuldashev R., Shakirova F., Kudoyarova G. Wheat germ agglutinin is involved in the protective action of 24-epibrassinolide on the roots of wheat seedlings under drought conditions // Plant

- Physiology and Biochemistry. 2020. V. 146. P. 420–427. DOI: [10.1016/j.plaphy.2019.11.038](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.11.038)
13. Bharthi V., Shubhashree M., Bhat S. Herbal approach to management of thyroid disease – a review // Journal of Ayurvedic and Herbal Medicine. 2017. V. 3 (1). P. 48–52.
 14. Bianco A.C., Maia A.L., da Silva W.S., Christoffolete M.A. Adaptive activation of thyroid hormone and energy expenditure // Bioscience Reports. 2005. V. 25 (3-4). P. 191–208, DOI: [10.1007/s10540-005-2885-6](https://doi.org/10.1007/s10540-005-2885-6)
 15. Clouse S.D. Brassinosteroid Signal Transduction: From Receptor Kinase Activation to Transcriptional Networks Regulating Plant Development // The Plant Cell. 2011. V. 23 (4). P. 1219–1230. DOI: [10.1105/tpc.111.084475](https://doi.org/10.1105/tpc.111.084475)
 16. Clouse S.D. Plant hormones: brassinosteroids in the spotlight // Current Biology. 1996. V. 6 (6). P. 658–661. DOI: [10.1016/s0960-9822\(09\)00442-4](https://doi.org/10.1016/s0960-9822(09)00442-4)
 17. De Souza dos Santos M.C., Gonçalves C.F.L., Vaisman M., Ferreira A.C., de Carvalho D.P. Impact of flavonoids on thyroid function // Food and Chemical Toxicology. 2011. V. 49 (10). P. 2495–2502. DOI: [10.1016/j.fct.2011.06.074](https://doi.org/10.1016/j.fct.2011.06.074)
 18. Gancheva M.S., Malovichko Y.V., Poliushkevich L.O., Dodueva I.E., Lutova L.A. Plant peptide hormones // Russian Journal of Plant Physiology. 2019. V. 66 (2). P. 171–189. DOI: [10.1134/S1021443719010072](https://doi.org/10.1134/S1021443719010072)
 19. Giammanco M., di Liegro C.M., Schiera G., di Liegro I. Genomic and non-genomic mechanisms of action of thyroid hormones and their catabolite 3,5-diiodo-L-thyronine in mammals // International Journal of Molecular Sciences. 2020. V. 21 (11). P. 4140–4149. DOI: [10.3390/ijms21114140](https://doi.org/10.3390/ijms21114140)
 20. Gonçalves C.F.L., de Freitas M.L., Ferreira A.C.F. Flavonoids, thyroid iodide uptake and thyroid cancer – a review // International Journal of Molecular Science. 2017. V. 18 (6). P. 1247–1252. DOI: [10.3390/ijms18061247](https://doi.org/10.3390/ijms18061247)
 21. Grove M.D., Spencer F.G., Rohwedder W.K., Mandava N.B., Worley J.F., Warhen J.D., Steffens G.L., Flippen-Anderson J.L., Cook J.C. A unique plant growth promoting steroid from *Brassica napus* pollen // Nature. 1979. P. 216–217.
 22. Gupta A., Wamankar S., Gidwani B., Kaur C.D. Herbal drugs for thyroid treatment // International Journal of Pharmacy and Biological Sciences. 2016. V. 6 (1). P. 62–70.
 23. Kester M.H.A., de Mena R.M., Obregon M.J., Marinkovic D., Howatson A., Visser T.J., et al. Iodothyronine levels in the human developing brain: major regulatory roles of iodothyronine deiodinases in different areas // The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism. 2003. V. 89 (7). P. 3117–3128. DOI: [10.1210/jc.2003-031832](https://doi.org/10.1210/jc.2003-031832)
 24. Lima S.T.C., Merrigan T.L., Rodrigues E.D. Synthetic and plant derived thyroid hormone analogs. In: Ward LS. (ed.) Thyroid and parathyroid diseases – new insights into some old and some new issues. In Tech, 2012. Chapter 15. P. 221–235.
 25. Mandava N.B. Plant growth-promoting brassinosteroids // Annu Rev Plant Physiol Plant MolBiol. 1988. V. 39: P. 23–52. DOI: [10.1146/annurev.pp.39.060188.000323](https://doi.org/10.1146/annurev.pp.39.060188.000323)
 26. Mangelsdorf D.J., Thummel C., Beato M., Herrlich P., Schutz G., Umesono K., Blumber B., Kastner P., Mark M., Chambon P., Evans R.M. The nuclear receptor superfamily: the second decade // Cell 1995. V. 83. P. 835–839. DOI: [10.1016/0092-8674\(95\)90199-x](https://doi.org/10.1016/0092-8674(95)90199-x)
 27. Marsili A., Zavacki A.M., Harney J.W., Larsen P.R. Physiological role and regulation of iodothyronine deiodinases: a 2011 update // Journal of Endocrinological Investigation. 2011. V. 34 (5). P. 395–407. DOI: [10.1007/BF03347465](https://doi.org/10.1007/BF03347465)
 28. Mondal S., Mugesh G. Novel thyroid hormone analogues, enzyme inhibitors and mimetics, and their action // Molecular and Cellular Endocrinology. 2017. V. 458. P. 91–104. DOI: [10.1016/j.mce.2017.04.006](https://doi.org/10.1016/j.mce.2017.04.006)
 29. Mullur R., Liu Y.Y., Brent G.A. Thyroid hormone regulation of metabolism // Physiol. Rev. 2014. V. 94 (2). P. 355–382. DOI: [10.1152/physrev.00030.2013](https://doi.org/10.1152/physrev.00030.2013)
 30. Xu W., Purugganan M.M., Polisensky D.H., Antosiewicz D.M., Fry S.C., Braam J. Arabidopsis TCH4, regulated by hormones and the environment, encodes a xyloglucanendotransglycosylase. Plant Cell 1995, 7: P. 1555–1567.
 31. Zurek D.M., Clouse S.D. Molecular cloning and characterization of a brassinosteroid-regulated gene from elongating soybean epicotyls. Plant Physiol 1994, 104: P. 161–170.