

УДК 581.1

КОНЦЕНТРАЦИОННЫЕ ЭФФЕКТЫ ДЕЙСТВИЯ САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТЫ И ЗЕАТИНА НА РОСТ КОРНЯ И ГИПОКОТИЛЯ ПРОРОСТКОВ ТОМАТОВ И РАПСА

© 2013 г.

А.В. Бабоша, Г.И. Комарова

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

phimmunitet@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.02.2013

Исследован рост корня и гипокотыля проростков рапса и томатов в присутствии салициловой кислоты и зеатина. Концентрационные зависимости активности обоих веществ представлены многофазными немонотонными кривыми. Форма кривых одного вещества изменялась в присутствии различных концентраций другого. Высказано предположение о том, что биологическая роль сложности концентрационных зависимостей состоит в генерации физиологического разнообразия у генетически сходных особей.

Ключевые слова: томаты (*Lycopersicon esculentum*), рапс (*Brassica napus*), корень, гипокотиль, салициловая кислота, зеатин, цитокинины, концентрационная зависимость.

Введение

Цитокинины играют важную роль в морфогенезе растений [1]. При обработке цитокининами происходит уменьшение числа делящихся клеток, размеров меристемы и, соответственно, длины корня [2]. Чувствительность роста корней и гипокотылей к цитокининам у проростков арабидопсиса связана с функционированием генов-регуляторов транскрипции ARR В-типа [3].

Действие неблагоприятных абиотических факторов и контакт растения с элиситорами фитопатогенов приводят к индукции защитных процессов, в норме способствующих повышению адаптации. Очевидно, что эндогенные вещества, синтезированные в ответ на предшествующие биотические и абиотические стрессы, оказывают влияние на метаболизм эндогенных цитокининов. Одним из таких веществ является салициловая кислота, которая регулирует защитные реакции растения, выполняя гормоноподобные функции [4].

Действие салициловой кислоты на устойчивость обычно связывают с инактивацией каталазы и соответствующим увеличением количества пероксида водорода [5, 6]. Инкубация растения в присутствии салициловой или 2,6-дихлороизоникотиновой кислот усиливала синтез пероксида водорода, индуцируемый при контакте с элиситорами [7]. Добавление салициловой кислоты способно частично восстанавливать рост корня проростков пшеницы после ингибирования цитокинином [8]. Эти данные свидетельствуют о сложном характере регуляции роста гормональными веществами, кото-

рый может изменяться в условиях стресса. Это должно находить отражение в сложных концентрационных эффектах. В связи с этим изучение концентрационных зависимостей достаточно актуально для понимания процессов, происходящих при адаптации растений к условиям окружающей среды, а также и при практическом использовании регуляторов роста.

Исследования роста корней в присутствии экзогенных цитокининов обычно ограничиваются констатацией преобладающего ингибирующего действия, а получаемые концентрационные зависимости представлены монотонно убывающими кривыми. Однако в некоторых работах в их средней части заметен платообразный участок [9–11]. Прирост ингибирования при увеличении концентрации в этой области заметно меньше по сравнению с аналогичными изменениями при более высоких и более низких концентрациях или вовсе отсутствует. Ингибирующая кривая с хорошо заметным минимумом при 0.2 мкМ кинетина получена при использовании проростков арабидопсиса [12]. Ранее нами было показано, что концентрационная кривая действия зеатина и тидиазулона на рост корня у проростков рапса не является монотонной и наряду с общим трендом усиления ингибирования при увеличении концентрации может иметь, по крайней мере, один выраженный минимум [13]. Добавление пероксида водорода приводит к существенным изменениям действия зеатина в данной модельной системе [14].

Цель данной работы – изучение формы концентрационной зависимости действия салициловой кислоты и зеатина на рост корня проростков томатов и рапса.

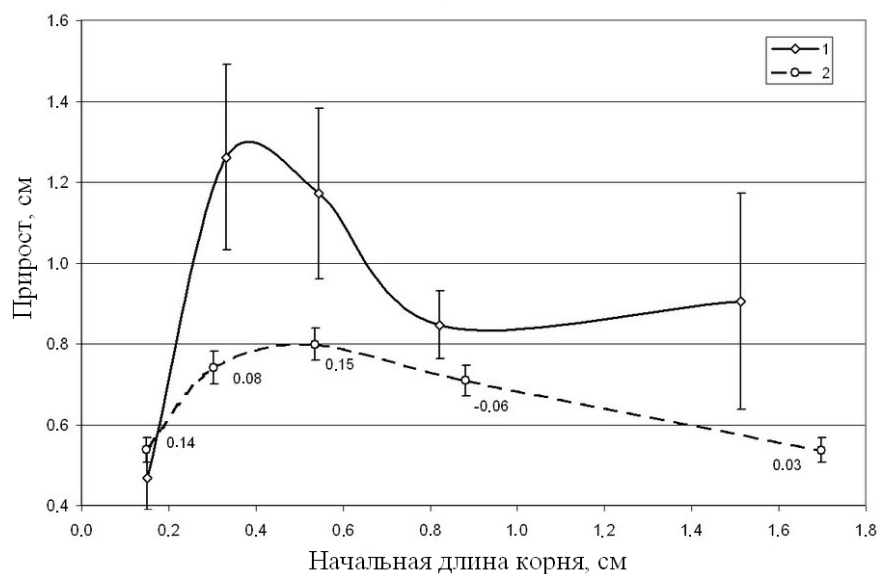


Рис. 1. Зависимость прироста от начальной длины корня. При построении пунктирной кривой использованы проростки 3 экспериментов всех вариантов, которые были разделены на 5 равных по численности групп по величине начальной длины корня. Абсцисса каждой точки – средняя величина начальной длины корня, ордината – средняя величина прироста. Цифрами указан коэффициент корреляции между длиной корня в начале эксперимента и приростом внутри каждой группы (критическое значение при повторности 200 и $p < 0.05$ равно 0.14). Сплошной линией даны средние, полученные с использованием только контрольного варианта без добавок

Методика исследования

Семена рапса (*Brassica napus* L. ssp. *oleifera* Metzg.) и томатов (*Lycopersicon esculentum*, сорт Персей) проращивали в течение 2 и 5 суток соответственно, в термостате при комнатной температуре (24°C), в темноте. От 15 до 20 или более проростков рапса и томатов помещали в чашки Петри на фильтровальную бумагу, пропитанную водными растворами исследуемых соединений, и инкубировали при комнатной температуре в темноте в течение 1 (рапс) и 2 суток (томаты). По окончании срока инкубации измеряли конечную длину корня и гипокотыля. Проростки томатов дополнительно фотографировали до и после инкубации. Прирост длины корня в этих экспериментах рассчитывали по цифровым фотографиям с использованием программы *Image J* как разность между начальной длиной корня и значением, полученным после инкубации.

Свежеприготовленный исходный раствор салициловой кислоты (6 мг/мл) в дистиллированной воде перед употреблением нейтрализовали 0.5 М NaOH до получения pH 6. Раствор 1 мг/мл *транс*-зеатина (*Sigma*) в 96%-ном этиловом спирте хранили при –20°C.

Результаты исследований

Очевидно, что подобрать для эксперимента большое число проростков растений с одинако-

вой начальной длиной представляется достаточно сложной задачей. Можно предположить, что длина проростка в момент начала эксперимента связана со стадией развития растения и должна оказывать влияние на величину прироста длины корня в последующий период и чувствительность корня к физиологически-активным веществам. Так, у проростков кукурузы с изначально различной интенсивностью роста наблюдали различия также и в содержании фитогормонов и гормональном балансе в целом [15]. Наличие в эксперименте с растениями томатов 2 измерений длины корня каждого проростка (до и после инкубации) дало возможность оценить влияние на ростовые процессы начальной длины корня. Кривая прироста после инкубации в зависимости от начальной длины корня для объединенных данных всех концентраций (рис. 1, кривая 2) имела максимум в области 0.3–0.9 см с достоверным превышением значений по сравнению с приростом корня у растений с меньшими и большими начальными показателями ($p < 0.0002$). Величина корреляции между начальной длиной и последующим приростом корня (рис. 1), хотя в 2 случаях и превышала критическое значение, была достаточно мала, что свидетельствует об относительно небольшой взаимозависимости параметров. Зависимости, построенные по данным только контрольного варианта (рис. 1, кривая 1), а также для различных вариантов сочетания зеатина и салициловой кислоты, тоже имели форму в

Таблица

Дисперсионный анализ влияния зеатина и салициловой кислоты (СК) на величину прироста корня проростков томатов

Источник вариации	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
А. Повторение эксперимента	2	1.38	14.7	0.000*
Б. Концентрация зеатина	6	1.77	18.9	0.000
В. Концентрация салициловой кислоты	3	0.51	5.5	0.001
Взаимодействие А×Б	12	0.11	1.18	0.294
Взаимодействие А×В	6	0.27	2.85	0.009
Взаимодействие Б×В	18	0.16	1.75	0.027
Взаимодействие А×Б×В	34	0.18	1.92	0.001
Ошибка	987	0.09	–	–

Примечание: *df* – число степеней свободы и *MS* – среднеквадратичные отклонения для соответствующих категорий изменчивости. *F* и *p* – *F*-критерий и соответствующая вероятность ошибки. Величины прироста корня преобразованы путем извлечения квадратного корня.

* Значения *p* указаны с точностью до 3 знака.

разной степени выраженного пологого максимума, сходного с суммарной кривой (кривая 2).

Обработка данных методом двухфакторного дисперсионного анализа с использованием в качестве одного фактора начальной длины корня, а в качестве другого – концентрации зеатина или салициловой кислоты подтвердила достоверное влияние начальной длины корня на величину прироста (данные не представлены). Вместе с тем величина взаимодействия фактора начальной длины с факторами концентрации зеатина и салициловой кислоты была несущественной. Таким образом, варьирование начальной длины корня не оказывает существенного влияния на характер активности исследуемых веществ, хотя его результатом и может быть некоторое повышение дисперсии конечного прироста.

Дисперсионный анализ объединенных данных 3 экспериментов с проростками томатов (таблица) показал достоверное влияние на величину прироста корня фактора концентрации салициловой кислоты. Действие 2 других факторов (номера эксперимента и концентрации зеатина) является выражением хорошо известных явлений временного дрейфа и ингибирования роста корня зеатином. Достоверными являются и взаимодействие двух веществ, а также взаимодействие всех 3 факторов, что свидетельствует о существенном изменении активности одного вещества в присутствии разных концентраций другого, а также варьировании характера этих закономерностей в независимых экспериментах. Добавление салициловой кислоты в присутствии относительно высоких концентраций зеатина существенно ингибировало рост корня томатов (рис. 2), однако оказывало стимулирующее действие при низких концентрациях цитокинина. В последнем случае концен-

трационная зависимость визуально не была монотонной, а при 0.01 мМ наблюдали стимуляцию роста корня. В целом заметное преобладание стимуляции роста наблюдали при изучении роста гипокотилия. Однако и в этом случае в присутствии некоторых концентраций зеатина концентрационные кривые салициловой кислоты не были монотонными.

Очевидно, что для визуально немонотонных концентрационных кривых важно установить неслучайность наличия минимума или максимума. Будем считать, что экстремальная точка является достоверной, если ее ордината имеет достоверные однонаправленные отличия от величин ординат точек при более высоких и более низких концентрациях изучаемого вещества. Для определения отличий воспользуемся вариантами *t*-теста, а также более жестким критерием Ньюмена–Кейлса [16], который учитывает эффект множественных сравнений, возникающий при наличии в эксперименте более 2 вариантов. Как следует из концентрационных кривых, представленных ниже, положение экстремума по оси концентраций, а, следовательно, и выбор сравнений, которые используются для доказательства его существенности, не являются совсем случайными. Поэтому критерий Ньюмена–Кейлса, основанный на учете всех возможных парных сравнений, представляется излишне строгим. В соответствии с предложенными критериями, в отсутствие зеатина на концентрационной кривой прироста корня имеется хорошо выраженный максимум при 0.01 мМ салициловой кислоты, а на кривой гипокотилия, полученной при добавлении 0.3 мкМ зеатина, – минимум при той же концентрации.

Основные тенденции действия салициловой кислоты в эксперименте с проростками рапса (рис. 3) были сходны с полученными на про-

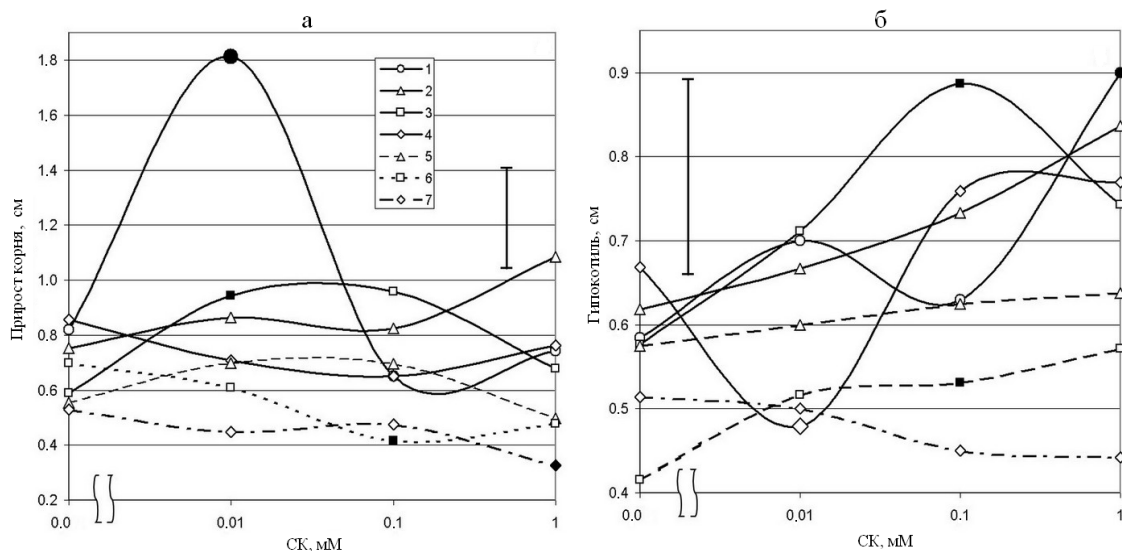


Рис. 2. Влияние салициловой кислоты (СК) на величину прироста за время инкубации (2 сут) корней (а) и конечную длину гипокотилей (б) проростков томатов в присутствии различных концентраций зеатина. 1 – контроль без зеатина, 2 – 0.04; 3 – 0.1; 4 – 0.3; 5 – 1; 6 – 3 и 7 – 9 мкМ зеатина. Вертикальные отрезки – НСР при $p < 0.05$. Более крупным заполненным маркером отмечены экстремумы, достоверные по критерию Ньюмена–Кейлса, более крупными незаполненными – по t -критерию. Мелким заполненным маркером отмечены точки, достоверно отличающиеся от контроля в соответствии с t -критерием

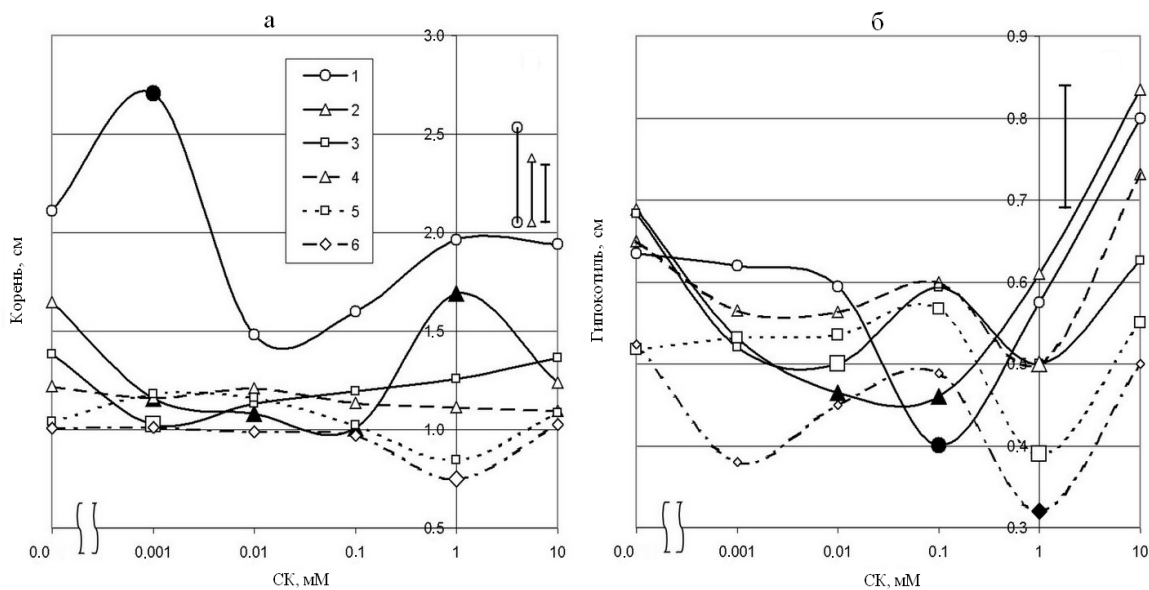


Рис. 3. Влияние салициловой кислоты (СК) на рост корней (а) и гипокотилей (б) проростков рапса (конечная длина после инкубации) в присутствии различных концентраций зеатина. 1 – контроль без зеатина, 2 – 0.25; 3 – 0.5; 4 – 1; 5 – 2; 6 – 4 мкМ зеатина. Вертикальные отрезки – НСР при $p < 0.05$. Для кривых 1 и 2 на панели НСР указан дополнительными отрезками с соответствующими обозначениями. Более крупным заполненным маркером отмечены экстремумы, достоверные по критерию Ньюмена–Кейлса, более крупными незаполненными – по t -критерию

ростках томатов (рис. 2). В обеих модельных системах преобладало ингибирование роста корня в присутствии данного вещества. Преобладающее стимулирование роста гипокотыля, которое наблюдали на томатах, в опыте с проростками рапса также заметно, но при более высоких концентрациях. Сходные кривые длины корня с хорошо выраженным максимумом

получены в отсутствие зеатина, а значительное число кривых гипокотыля у обоих видов имеет минимум. На проростках рапса получены более сложные по форме концентрационные кривые с большим числом статистически значимых разнонаправленных экстремальных точек, что, вероятно, обусловлено использованием более дробных градаций концентрации салициловой

кислоты. Следует отметить достаточно большое число минимумов и максимумов на рис. 3, выделяемых с применением критерия Ньюмена–Кейлса, или экстремумов, которые заметны сразу на нескольких кривых, что практически исключает их случайное появление. При этом кривая 2 длины корня, полученная при минимальной концентрации зеатина, имела одновременно 2 хорошо выраженные экстремальные точки: минимум и максимум. На кривой на рис. 2а, полученной в отсутствие зеатина, в качестве достоверного отмечен только один максимум при концентрации 0.001 мМ. Точки визуального заметного минимума при 0.01 и 0.1 мМ в соответствии с приведенными выше критериями имеют существенные различия только со стороны меньших концентраций. Однако при объединении данных обеих точек минимума в одну выборку или при использовании метода объединенной вероятности для соответствующих парных сравнений в обоих случаях различия со стороны больших концентраций также являются существенными с вероятностью ошибки $p < 0.014$, что свидетельствует и о достоверности минимума. Сходство формы кривых длины корня, полученных в отсутствие зеатина и при его минимальной концентрации, позволяет предположить, что обе являются модификациями кривой с 2 максимумами и минимумом, а отсутствие одного из крайних максимумов справа или слева можно объяснить их непопаданием в исследованный диапазон концентраций при изменении чувствительности к салициловой кислоте. В целом, при наличии сильно различающихся концентрационных кривых, небольшие различия концентрации экзогенного цитокинина как для рапса, так и томатов, как правило, соответствовали постепенным изменениям формы.

Особенности активности цитокинина лучше заметны, если среднюю длину корня или гипокотилия при определенной концентрации салициловой кислоты выразить в процентах от соответствующей величины варианта без нее при той же концентрации зеатина (рис. 4). Полученная величина отражает изменение относительной активности одной и той же концентрации салициловой кислоты при различных концентрациях цитокинина. Ошибки вычисляли по формуле ошибки частного 2 случайных величин, а затем использовали их для парных сравнений в *t*-тесте и при вычислении наименьшего существенного различия. На рис. 4 представлены результаты 2 независимых экспериментов. Как видно из рисунка, величина относительной активности одной и той же концентрации салициловой кислоты претерпевает существенные (иногда почти в 2 раза) изменения в зависимо-

сти от количества дополнительно присутствующих цитокининов. Форма концентрационных кривых для разных концентраций салициловой кислоты в пределах одного эксперимента имела заметное сходство. Почти все кривые имели визуально заметный минимум при 0.25 и (или) 0.5 мкМ зеатина: одиночный (рис. 4а) или окруженный 2 максимумами (рис. 4в). При этом на 3 из 4 панелей рис. 4 имеются кривые с хорошо выраженными экстремальными точками, имеющими существенные отличия с 2 сторон. Так, кривая на рис. 4в, полученная при концентрации салициловой кислоты 1 мМ, имеет достоверный минимум при 0.5 мкМ зеатина и 2 достоверных максимума (0.25–0.37 и 1 мкМ). Наоборот, отсутствие достоверности в соответствии с предложенными выше критериями у визуальных минимумов на рис. 4б имеет разумное объяснение в отсутствие необходимых точек нисходящей ветви при имеющихся существенных различиях на предполагаемой восходящей ветви.

Различия формы у большинства кривых наиболее простым способом можно интерпретировать как смещение по оси концентраций, что может быть следствием изменения чувствительности к цитокинину. Если такое смещение действительно имеет место, кривые рис. 4в при смещении влево будут терять левый максимум, а затем и минимум, приобретая сходство с кривыми рис. 4а и, затем, рис. 4г. Аналогичные вариации концентрационной кривой для корня и гипокотилия с 2 максимумами и минимумами были получены в 3 экспериментах в модельной системе проростков томатов (данные не представлены).

Обсуждение результатов

Таким образом, в обеих модельных системах концентрационные зависимости рост-регулирующей активности зеатина и салициловой кислоты были представлены немонотонными кривыми достаточно сложной формы. На концентрационных кривых наблюдали экстремальные точки: минимумы и максимумы, неслучайность появления которых была подтверждена методами математической статистики.

Добавление салициловой кислоты сопровождалось снижением или увеличением роста корня и гипокотилия в зависимости от количества одновременно добавленного цитокинина. При этом форма кривых варьировала от монотонных возрастающих или убывающих до кривых с одним или двумя экстремумами, положение которых на оси концентрации также могло меняться. Эти данные согласуются с вариабельностью активности салициловой кислоты в

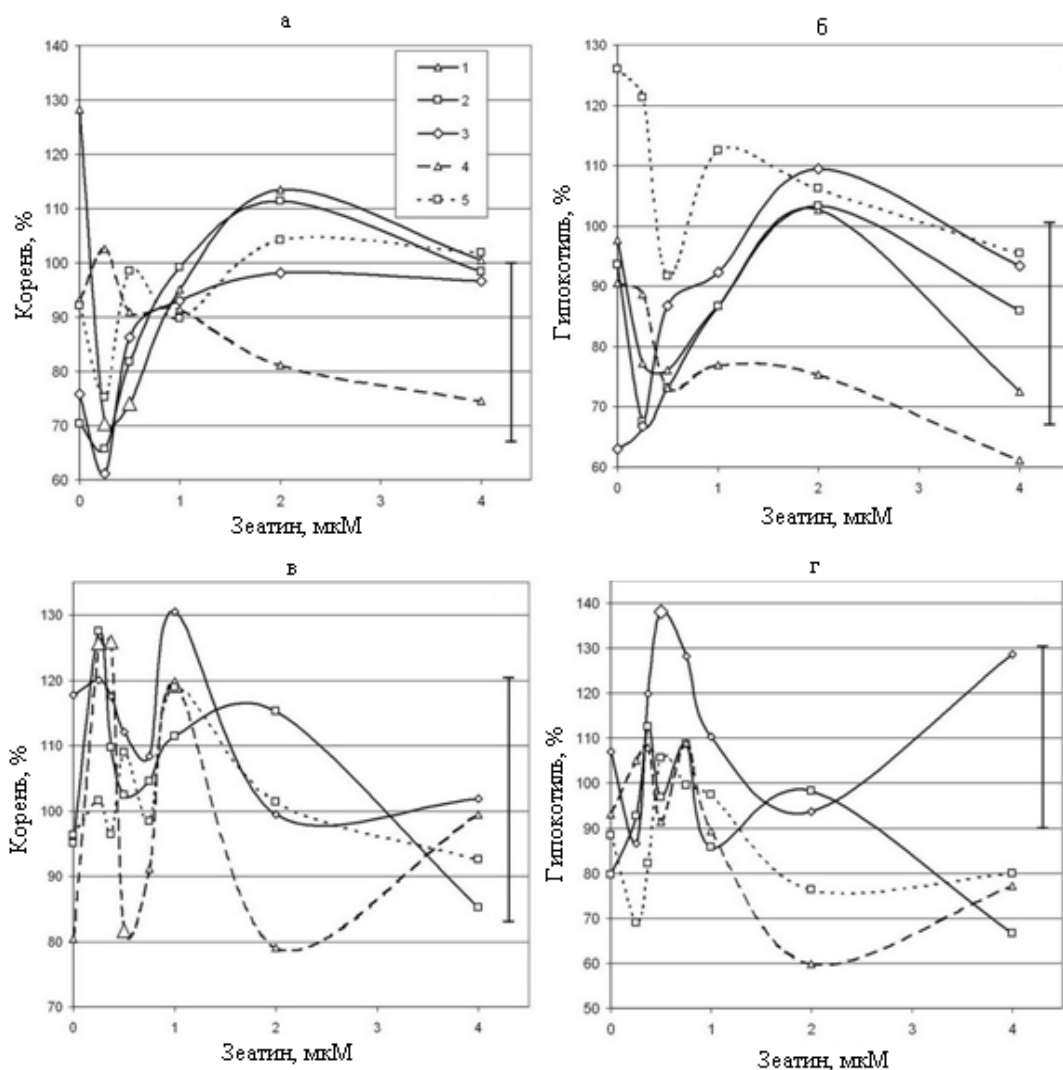


Рис. 4. Относительная активность (%) салициловой кислоты на рост корней (а, в) и гипокотилей (б, г) проростков рапса в присутствии различных концентраций зеатина. Концентрация салициловой кислоты: 1 – 0.001, 2 – 0.01; 3 – 0.1; 4 – 1 и 5 – 10 мМ. а, б и в, г – результаты независимых экспериментов. Вертикальные отрезки – наименьшее существенное различие (НСР) при $p < 0.05$. Более крупным маркером отмечены экстремумы, достоверные по t -критерию

качестве иммуномодулирующего соединения. Так, превышение концентрации данного вещества, которое считается классическим индуктором устойчивости, выше определенного предела увеличивало восприимчивость к фитотрофу, более того, даже индукция устойчивости у обработанных растительных тканей через определенное время сменялась индукцией восприимчивости [17]. Изменение физиологического состояния клубней картофеля при хранении вызывало изменения иммунизирующего диапазона концентраций данного вещества на несколько порядков [17]. На концентрационной кривой степени развития патогена такие изменения соответствуют смещению положения минимума. В связи с этим, отмеченная в литературе неоднозначность действия иммуномодуляторов [18], например снижение адаптивного потенциала при опрыскивании типичными адап-

тогенами вместо его увеличения [19], – вполне закономерное явление. Аналогичная неоднозначность иммуномодулирующей активности отмечена и для цитокининов [20].

Наиболее часто наблюдаемые в эксперименте зависимости доза-эффект представляют собой монотонную кривую или кривую оптимума с одним экстремумом. Такие многофазные концентрационные зависимости с U-образными участками встречаются в токсикологических исследованиях на животных и растениях [21]. В качестве примера кривой оптимума можно привести зависимость активности кинетина и его рибозида в амарантус-тесте [22]. В тесте задержки пожелтения листьев ячменя на свету такую форму имела кривая для 6-фурфуриламино-9-метилпурина – метилированного аналога кинетина [23, с. 49]. Более сложную концентрационную зависимость с 2

максимумами роста корней пшеницы получили при обработке 24-эпибрассинолидом [24]. При исследовании действия цитокининов – БАП и кинетина – на содержание хлорофилла в листьях ячменя вместо гладкой концентрационной кривой также наблюдали воспроизводимые локальные экстремумы [25].

Примеры варибельности формы концентрационных кривых также могут быть обнаружены в литературе. Так, уменьшение чувствительности к экзогенному изопентениладенозину в трансгенных растениях табака с дополнительным геном цитокиноксидазы сопровождалось исчезновением платообразных элементов концентрационной кривой при низких концентрациях цитокинина [6]. Наоборот, у мутантов арабидопсиса с отключением одновременно, по крайней мере 2 ингибиторных генов ARR 3 и ARR 4, чувствительность к цитокинину существенно повышалась, а концентрационные кривые ингибирования роста корня цитокининами приобретали платообразный участок, который отсутствовал у растений дикого типа [26]. В присутствии 4-фенилкиназолина – неконкурентного ингибитора цитокининового рецептора CRE1 – исходная концентрационная зависимость с выраженным ингибированием роста первичного корня проростков арабидопсиса в диапазоне 0.04–0.1 мкМ БАП становилась стимулирующей с максимумом в области 0.04 мкМ [27]. Сравнение данных этих 2 работ дает разнообразие формы концентрационной зависимости ингибирования роста корня проростков арабидопсиса цитокининами от монотонной ингибирующей, ингибирующей кривой с плато или минимумом до максимума с увеличением роста корня в присутствии цитокинина. Анализ концентрационных кривых влияния зеатина на восприимчивость к мучнистой росе пшеницы также дал диапазон зависимостей от единственного минимума до единственного максимума с наиболее многочисленными промежуточными кривыми с 2 максимумами и минимумом между ними [20]. Все эти 3 типа кривых можно обнаружить на рис. 4, который показывает изменение активности салициловой кислоты в ее действии на ростовые процессы у проростков рапса в зависимости от концентрации зеатина. В свете всего вышесказанного различия формы кривых, полученные в 2 независимых экспериментах, или кривых, соответствующих росту корня и гипокотыля, не имеют качественного характера и отражают действие одной и той же закономерности. Подобная варибельность достаточно хорошо воспроизводится математической моделью, построенной для иммуномодулирующей активности цитокинина как последовательное

(продукт одного является субстратом другого) соединение 2 процессов с субстратным ингибированием, при изменении параметров притока и расходования цитокининов [20]. В числе прочих в данной модели часто возникают и кривые с небольшой амплитудой изменений. Обнаружить статистическую значимость экстремальных точек у подобных кривых в реальном эксперименте практически невозможно. В этом плане полученные экспериментальные результаты рис. 4 с кривыми, сходными по форме, но с очень различной выраженностью экстремумов, не противоречат математической модели. Таким образом, регуляция цитокининами очень разных процессов, по всей вероятности, может определяться сходными механизмами.

Концентрационные кривые салициловой кислоты для проростков томатов и рапса также достаточно разнообразны по форме (рис. 2 и 3). Наличие кривых с 2 экстремумами (1 и 2 на рис. 3а) позволяет сделать предположение о том, что характер варибельности концентрационных кривых салициловой кислоты сходен с таковой для цитокининов. В этом случае многочисленные кривые с единственным минимумом или монотонные кривые с наклоном разной величины и направления, по всей вероятности являются производными более сложной зависимости с 2 максимумами и минимумом, которые возникают при модификации последней или являются ее фрагментами, получаемыми в более узком диапазоне концентрации. Таким образом, регуляция ростовых процессов при участии салициловой кислоты имеет определенные черты сходства с действием цитокининов.

Достаточно очевидно, что регуляция реакции организма на изменение окружающей среды в значительной мере осуществляется при помощи гормоноподобных физиологически активных веществ, а регуляторные свойства последних – при изменении их концентрации. Если закономерности, обнаруженные нами для экзогенных веществ, адекватно отражают особенности активности эндогенных веществ, сложная концентрационная кривая может способствовать возникновению высокой физиологической гетерогенности даже при небольших естественных вариациях их концентрации. Функционирование подобного механизма могло бы приводить к разнообразию ответных реакций при действии стрессоров, увеличивающему шансы на выживание популяции при неизменности ее генетической структуры.

Список литературы

1. Skoog F., Miller C.O. // Symp. Soc. Exp. Biol. 1957. V. 54. № 11. P. 118–131.

2. Beemster G.T., Baskin T.I. // *Plant Physiol.* 2000. V. 124. № 4. P. 1718–1727.
3. Ishida K., Yamashino T., Yokoyama A., Mizuno T. // *Plant Cell Physiol.* 2008. V. 49. № 1. P. 47–57.
4. Raskin I. // *Plant Physiol.* 1992. V. 99. P. 799–803.
5. Chen Z., Silva G., Klessig D.F. // *Science.* 1993. V. 262. P. 1883–1886.
6. Durner J., Klessig D.F. // *J. Biol. Chem.* 1996. V. 271. P. 28492–28501.
7. Kauss H., Jeblick W. // *Plant Physiol.* 1996. V. 111. P. 755–763.
8. Stenlid G. // *Physiol. Plant.* 1982. V. 56. № 4. P. 500–506.
9. Plakidou-Dymock S., Dymock D., Hooley R. // *Current Biol.* 1998. V. 8. P. 315–324.
10. Werner T., Motyka V., Strnad M., Schmulling T. // *PNAS.* 2001. V. 98. № 18. P. 10487–10492.
11. Kuroha T., Kato H., Asami T. et al. // *J. Exp. Bot.* 2002. V. 53. № 378. P. 2193–2200.
12. Smalle J., Kurepa J., Yang P. et al. // *Plant Cell.* 2002. V. 14. P. 17–32.
13. Комарова Г.И., Бабоша А.В. // *Авиакосм. и экол. мед.* 2010. Т. 44. № 2. С. 61–65.
14. Бабоша А.В., Комарова Г.И. // *Авиакосм. и экол. мед.* 2010. Т. 44. № 3. С. 46–50.
15. Bourquin M., Pilet P.-E. // *Physiol. Plant.* 1990. V. 80. № 3. P. 342–349.
16. Гланц С. *Медико-биологическая статистика.* М.: Практика, 1998. 459 с.
17. Васюкова Н.И., Герасимова Н.Г., Чаленко Г.И., Озерецковская О.Л. // *Докл. АН.* 1996. Т. 347. № 3. С. 418–420.
18. Озерецковская О.Л., Васюкова Н.И. // *Прикл. биохим. микробиол.* 2002. Т. 38. № 10. С. 322–325.
19. Гудковский В.А., Каширская Н.Я., Цуканова Е.М. // *Прикл. биохим. микробиол.* 2002. Т. 38. № 10. С. 326–332.
20. Babosha A.V. // *J. Plant Physiol.* 2009. V. 166. P. 1892–1903.
21. Calabrese E.J., Blain R.B. // *Environ. Pollut.* 2009. V. 157. № 1. P. 42–48.
22. Vallon U., Graf J. A., Kull U. // *J. Plant Growth Regul.* 1989. V. 8. P. 81–92.
23. Кулаева О.Н. *Цитокинины, их структура и функции.* М: Наука, 1973. 264 с.
24. Шакирова Ф.М., Безрукова М.В., Авальбаев А.М., Гималов Ф.Р. // *Физиол. раст.* 2002. Т. 49. № 2. С. 253–256.
25. Schistad I.J., Nissen P. // *Physiol. Plant.* 1984. V. 61. № 4. P. 566–570.
26. To J.P.C., Haberer G., Ferreira F.J. et al. // *Plant Cell.* 2004. V. 16. P. 658–671.
27. Arata Y., Nagasawa-Iida A., Uneme H., Nakajima H., Kakimoto T., Sato R. // *Plant Cell Physiol.* 2010. V. 51. № 12. P. 2047–2059.

DOSE-RESPONSE EFFECTS OF SALICYLIC ACID AND ZEATIN ON ROOT AND HYPOCOTYL GROWTH OF TOMATO AND RAPE SEEDLINGS

A.V. Babosha, G.I. Komarova

Root and hypocotyl growth of tomato and rape seedlings under the action of salicylic acid and zeatin was investigated. The dose-response dependences for both substances are presented by multi-phase non-monotonic curves. The shape of the curves of one substance changed in the presence of various concentrations of the other substance. It is suggested that the biological role of complexity in the dose-response dependences consists in generation of physiological diversity of genetically similar individuals.

Keywords: tomato (*Lycopersicum esculentum*), rape (*Brassica napus*), root, hypocotyl, salicylic acid, zeatin, cytokinins, dose-response dependence.