

Обзорная статья / Reviews article

УДК 581.1:661.163

<http://dx.doi.org/10.21285/2227-2925-2019-9-3-461-476>

Физиологические эффекты действия на растения фунгицидов триазольной природы

© Т.П. Побежимова*, А.В. Корсукова*, Н.В. Дорофеев*, О.И. Грабельных*,**

* Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск, Российская Федерация

** Иркутский государственный университет, г. Иркутск, Российская Федерация

Резюме: Интегрированная защита растений от болезней, вредителей и сорняков – важнейший элемент технологии их возделывания. Современное растениеводство предполагает широкое использование фунгицидов, что важно не только для повышения продуктивности растений, но и для получения высококачественного урожая. Такие заболевания, как фузариоз колоса пшеницы, пыльная головня пшеницы и ржи, спорынья ржи и другие при значительном распространении не только снижают продуктивность посевов, но и не позволяют использовать урожай зерна в пищевых или кормовых целях. Кроме защиты растений большое значение в технологии возделывания приобретают мероприятия, направленные на управление посевами. Это обеспечивается различными технологическими приемами, включая применение разнообразных химических веществ – стимуляторов и регуляторов роста и развития растений. Известно, что многие пестициды помимо своего основного целевого воздействия оказывают на растения дополнительные эффекты. Это выражается не только в различной степени фитотоксических проявлениях, но и в стимулирующих и рост-регулирующих воздействиях. Знание о направленности этих воздействий позволит более грамотно применять химические средства защиты растений, получать положительный эффект и избегать их отрицательного действия. Многие современные крупные компании, работающие в области защиты растений, информируют аграриев о возможных дополнительных действиях препарата. Кроме практического применения изучение влияния физиологических эффектов препаратов способствует пониманию механизмов формирования стрессоустойчивости растений. В обзоре рассмотрены физиологические и биохимические эффекты действия на растения фунгицидных препаратов триазольной природы. Показано их ретардантное действие, способность увеличивать содержание фотосинтетических пигментов и сахаров, влияние на дыхание, изменение состава жирных кислот, повышение устойчивости растений к температурным стрессам, водному дефициту, хлоридному засолению и окислительному стрессу. В обзоре также приведены результаты собственных исследований авторов о действии тебуконазола и тебуконазол-содержащего протравителя на механизмы холодо- и морозоустойчивости злаков.

Ключевые слова: фунгициды, триазолы, сельскохозяйственные растения, физиологический эффект, стрессоустойчивость

Информация о статье: Дата поступления 9 августа 2019 г.; дата принятия к печати 5 сентября 2019 г.; дата онлайн-размещения 30 сентября 2019 г.

Для цитирования: Побежимова Т.П., Корсукова А.В., Дорофеев Н.В., Грабельных О.И. Физиологические эффекты действия на растения фунгицидов триазольной природы // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2019. Т. 9, N 3. С. 461–476. DOI: 10.21285/2227-2925-2019-9-3-461-476

Physiological effects of triazole fungicides in plants

© Tamara P. Pobezhimova*, Anna V. Korsukova*,
Nikolay V. Dorofeev*, Olga I. Grabelnych*,**

* Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SBRAS, Irkutsk, Russian Federation

** Irkutsk State University, Irkutsk, Russian Federation

Abstract: The integrated protection of plants from diseases, pests and weeds is an essential element of technologies for their cultivation. Contemporary crop research involves the widespread use of fungicides, which is important not only for increasing plant productivity, but also in order to obtain a high-quality crop. Under conditions of significant spread, diseases such as wheat fusarium head blight, loose smut of wheat and rye, rye spur and others not only reduce the productivity of crops, but also prevent the use of grain crops for human nutrition or animal feed purposes. In addition to plant protection, measures aimed at managing crops are of great importance in cultivation technology. This is ensured by various technological methods, including the use of a variety of chemicals, including stimulants and regulators of plant growth and development. In addition to their main target effect, many pesticides are known to cause additional effects on plants. This is expressed not only in varying degrees of phytotoxic manifestations, but also in stimulating and growth-regulating effects. Knowledge of the direction of these effects will allow for more competent application of chemical plant protection products, as well as for obtaining positive and avoiding negative effects. Many contemporary large companies working in the field of plant protection inform agrarians about possible additional effects of the preparation. In addition to practical application, studying the influence of the physiological effects of preparations helps agriculturalists to understand the formation mechanisms of plant resistance to stress. The review discusses the physiological and biochemical effects of triazole fungicidal preparations on plants. Their retardant effect, ability to increase the content of photosynthetic pigments and sugars, effects on respiration, changes in the composition of fatty acids, increased resistance of plants to temperature stresses, water deficiency, as well as chloride salinity and oxidative stress are also clarified. The review also includes the results of our own research on the effects of tebuconazole and tebuconazole-containing protectants on the mechanisms of cold and frost resistance of cereals.

Keywords: fungicides, triazoles, agricultural plants, physiological effect, stress resistance

Information about the article: Received August 9, 2019; accepted for publication September 5, 2019; available online September 30, 2019.

For citation: Pobezhimova T.P., Korsukova A.V., Dorofeev N.V., Grabelnykh O.I. Physiological effects of triazole fungicides in plants. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya* [Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology]. 2019, vol. 9, no. 3, pp. 461–476. (In Russian). DOI: 10.21285/2227-2925-2019-9-3-461-476

ВВЕДЕНИЕ

Рост численности населения Земли обуславливает увеличивающиеся потребности в продовольствии. Сегодня 2/3 совокупного труда затрачивается на производство продуктов питания. Но несмотря на это проблема обеспечения населения продовольствием еще не решена. Кроме того, особую значимость в настоящее время приобрела проблема производства экологически чистой продукции, обеспечения населения здоровыми и безопасными продуктами питания, что необходимо для предотвращения заболеваний вследствие потребления продовольствия низкого качества. Важнейшим сектором российской экономики, обеспечивающим продовольственную безопасность страны и в значительной степени определяющим социально-экономическое положение в стране, является сельское хозяйство, а растениеводство – одна из первых основополагающих его отраслей.

Эффективность и стабильность выращивания сельскохозяйственных растений определяется многими взаимосвязанными факторами: природно-климатические условия; степень плодородия почвы; соблюдение требований севооборота; внесение оптимальных доз минеральных и органических удобрений; сортовой состав семян; качество выполнения всех технологических операций; наличие профессиональных работников в

отрасли, уровень организации и мотивации их труда.

В целях обеспечения более высокого выхода продукции с единицы площади, снижения затрат труда и себестоимости продукции необходимо применение интенсивных технологий возделывания сельскохозяйственных культур, внедрение высокоурожайных районированных сортов и качественного семенного материала, а также расширение посевных площадей за счет неиспользуемых земельных ресурсов и др.

Таким образом, повышение урожайности сельскохозяйственных культур – основной путь к увеличению производства продукции растениеводства. А одной из важных составляющих технологического процесса выращивания растений является их защита от различных заболеваний, что важно для получения высокопродуктивного доброкачественного урожая.

Защита растений от заболеваний проводится начиная с этапа подготовки семенного материала к посеву и в дальнейшем на протяжении всей вегетации от 1 до 5–7 раз в зависимости от культуры и фитосанитарной ситуации. Решение этих задач возможно различными методами, которые объединяются в интегрированную защиту растений.

Химическая защита растений – применение химических веществ – в настоящее время один из

самых распространенных и эффективных методов, который используется при возделывании сельскохозяйственных культур во всем мире, а также при хранении, транспортировке готовой продукции и в других целях. Особое внимание при выращивании сельскохозяйственных растений уделяется борьбе с многочисленными грибковыми заболеваниями, которые не только приводят к значительным потерям урожайности, но и опасны для человека и животных в связи их способностью развивать грибковые заболевания (например, грибки *Fusarium* spp., продуцирующие микотоксины [1]). В технологии сельского хозяйства для подавления развития грибковых заболеваний из группы пестицидов активно используются такие химические препараты, как фунгициды, которые по месту действия подразделяются на контактные и системные. Обычно их применяют во время вегетации растений. Контактные фунгициды – это вещества, не проникающие в растения и препятствующие проникновению патогена. Системные фунгициды – это мобильные вещества, хорошо проникающие через кутикулу листьев и стеблей растения и передвигающихся по ксилеме и/или флоэме. Системные фунгициды обладают защитным и лечебным действием, то есть могут лечить больные растения [2, 3]. Ряд системных фунгицидов, применяемых для обработки растений в период вегетации, можно использовать и для обработки семян в качестве как простых (с одним действующим веществом), так и комбинированных (содержащих в препарате несколько действующих веществ) протравителей.

Сегодня в широком ассортименте фунгицидов, применяемых в сельскохозяйственном производстве, значительное место занимают препараты, содержащие азолы, в том числе и синтетические препараты, разработанные на основе производных 1,2,4-триазола. Так, согласно приведенного в Государственном каталоге списка пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации фунгицидов, примерно пятая часть действующих веществ относится к группе азолов¹.

Системные фунгициды и протравители семян, как отмечено в ряде публикаций, кроме сво-

его основного назначения – проявлять фунгицидную активность у растений, вызывают еще ряд сопутствующих эффектов, которые отражаются на их урожайности [4–9]. Среди этих эффектов можно выделить следующие: ретардантное действие, обусловленное подавлением биосинтеза гиббереллина [10–13]; проявление эффекта зеленения растений вследствие увеличения содержания хлорофилла [14–18]; повышение содержания белка в зерне [9]; повышение устойчивости растений к различным стрессам (низким и высоким неблагоприятным температурам, водному дефициту и засухе, избыточному увлажнению, хлоридному засолению, УФ-В радиации, окислительному стрессу) [14, 16, 19–29]; влияние на другие физиолого-биохимические процессы растений [7, 29–36].

Внимание на физиологические эффекты, проявляемые некоторыми фунгицидными и инсектицидными препаратами, обратили внимание и многие мировые производители средств защиты растений. Так, у фирмы «BASF» появилась линейка препаратов «AgCelence®». Препараты, входящие в эту группу, защищают растения не только от заболеваний, но и повышают устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды, увеличивают активность нитратредуктазы, повышают содержание фотосинтетических пигментов². Крупнейшая в мире компания по производству средств защиты растений «Сингента» также обращает внимание аграриев на дополнительные положительные стороны некоторых своих фунгицидов, называя эти физиологические эффекты воздействия на растения «эффект жизненной силы – Vigor™ Effect»³. Указывается, что препарат «СЕЛЕКТ МАКС» фирмы «Сингента» увеличивает синтез белков-антистрессантов, способствующих усилению иммунитета растений и соответственно повышению устойчивости к различным стресс-факторам. Об имеющемся физиологическом действии указано также и для препарата «АМИСТАР ТРИО» этой фирмы. Российские производители средств защиты растений также указывают на положительные физиологические воздействия своих препаратов. Так, фирма «Август» указывает на выраженные физиологические воздействия на растения фунгицида «Спирит»⁴. Изучение силы и характера проявления дополнительных физиологических эффектов препаратов для защиты растений, раскрытие механизмов их воздействия на растения, является важным направлением в построении систем защиты и управления посевами сельскохозяйственных культур. Подобный подход позволяет оптимально применять существующие и разрабатывать новые препараты с необходимым комплексным воздействием на растения.

¹ Справочник пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории РФ за 2019 год. М.: ООО «Издательство Листерра», 2018. 864 с.

² Решения для сельского хозяйства [Электронный ресурс] // BASF. We create chemistry. URL: <https://www.agro.basf.ru/ru/Products/Overview/?yclid=5692889785948998542> (20.05.2019).

³ СЕЛЕКТ® МАКС: готовое решение для максимального результата [Электронный ресурс] // Syngenta. URL: <https://www.yandex.ru/turbo?text=https%3A%2F%2Fwww.syngenta.ru%2Fcrops%2Fcrops-cereals%2F20190624-selest-max-ready-made-solution-for-maximum-results&d=1> (20.05.2019).

⁴ Урожай от всей души [Электронный ресурс] // Avgust. Crop protection. URL: https://www.avgust.com/product/?country=rf&drug_type=72&drug_id=4604 (20.05.2019).

Несмотря на то что научные публикации по изучению влияния системных фунгицидов на рост и развитие растений в литературе имеются, однако они, как правило, специализированы на исследовании одного или нескольких аспектов действия на физиолого-биохимические процессы растений одного химического препарата. В настоящее время накоплен достаточно большой фактический материал, требующий отдельного внимания и систематизации. В связи с этим целью настоящего обзора является обобщение имеющихся на сегодняшний день отечественных и зарубежных данных по изучению физиологических эффектов влияния на растения фунгицидов – производных азота, в том числе и триазолов, как химических средств защиты растений, наиболее активно используемых в сельском хозяйстве.

Химические средства защиты, используемые для борьбы с болезнями растений. Как уже говорилось, системные фунгициды – это большая группа химических средств защиты растений. Их применение во всем мире началось с конца 1960-х гг. Единой классификации системных фунгицидов нет, для лучшего понимания действия и особенностей применения их чаще всего объединяют в группы по химическому строению или по механизму действия. По химическому составу можно выделить следующие: фениламиды, производные бензимидазола, азолы, содержащие в своей молекуле имидазольную (производные имидазола) и триазольную группы (производные триазола); производные пиримидина, производные пиперазина, производные морфолина [2, 3]. Среди групп по механизму действия выделяют фунгициды, подавляющие процессы деления ядра в клетках грибов (производные бензимидазола и тиофанаты) [3], ингибиторы синтеза стерина, являющихся основной внутриклеточных мембран. Последнюю группу фунгицидов условно делят на две подгруппы: ингибиторы C^{14} -деметилирования (узкоспециализированные ингибиторы, нарушающие биосинтез стерина в организме грибов, в частности эргостерина, через блокирование реакции отщепления метильной группы от ланостерина в 14-м положении) и ингибиторы нескольких реакций процесса синтеза стерина. Ингибиторы C^{14} -деметилирования представлены азолами, пиперазинами, пиридинами и пиримидинами, а ингибиторы второй подгруппы представлены морфолинами [2].

В России зарегистрированы препараты на основе следующих действующих веществ: имидазолы – имазалил, прохлораз и ипродион; триазолы – бромконазол, диниконазол, дифеноконазол, ипконазол, метконазол, пенконазол, пропиконазол, протиоконазол, тебуконазол, тетраконазол, триадименол, триадимефон, тритриконазол, флутриафол, ципроконазол, эпоксиконазол [2, 4]. Преимуществами азолов перед другими

противогрибковыми средствами является их относительно невысокая цена и широкий спектр противогрибковой активности [1]. Они эффективны против плесневения семян, гельминтоспориозной и фузариозной корневых гнилей, ржавчины, мучнистой росы, пыльной и твердой головни, септориоза, сетчатой пятнистости, снежной плесени, красно-бурой пятнистости на зерновых культурах, фузариозного увядания, аскохитоза, церкоспороза и плесневения семян на сое, церкоспороза, мучнистой росы и фомоза на сахарной свёкле, альтернариоза, белой и серой гнили, сухой ризопусной гнили корзинки и фомоза подсолнечника и многих других заболеваний. Фунгициды из группы азолов применяются на таких культурах, как озимая и яровая пшеница, озимая рожь, яровой ячмень, овёс, рис, сахарная свёкла, соя, подсолнечник, горох, озимый и яровой рапс, виноград, лён, картофель, яблоня, груша, томат и других [1].

Триазолы и имидазолы входят в состав однокомпонентных и многокомпонентных препаратов для фунгицидной обработки, сочетаются с другими фунгицидами и инсектицидами. Препараты с действующим веществом из группы азолов используются как для протравливания семенного материала при предпосевной обработке семян, так и для обработки вегетирующих растений. Благодаря своему системному действию и высокой эффективности против многих заболеваний сельскохозяйственных культур эти препараты имеют очень широкое применение. В отличие от других доступных фунгицидов они применяются не только для предотвращения заражения растений, но и для лечения [1]. Прохлораз используют как контактный и системный фунгицид для борьбы с болезнями зерновых культур – фузариоза колоса, он перспективен для подавления болезней при промышленном выращивании грибов. Следует заметить, что имидазолы, используемые в производстве химических средств защиты растений, например, имазалил, наряду с исключительно высокой активностью против фузариозной и гельминтоспориозной гнилей зерновых культур, высоко опасны для водного биоценоза, токсичны для млекопитающих [2].

Триазолы – органические соединения класса гетероциклов, имеющие пятичленный цикл с тремя атомами азота и двумя атомами углерода. В зависимости от положения атомов азота в цикле выделяют два изомера триазола: 1,2,3-триазол (вицинальный триазол, озотриазол) и 1,2,4-триазол (симметричный триазол, пирро-диазол) [37]. Фунгицидным эффектом обладают 1,2,4-триазол и его производные [2]. Синтетические препараты, созданные на основе производных триазола, относят к группе системных фунгицидов. В настоящее время эти препараты среди синтетических фунгицидов занимают лидирующую позицию и активно используются в сельском

хозяйстве против болезней растений, вызываемых базидиомицетами (ржавчинные и головнёвые грибы), аскомицетами (парша, мучнистая роса, склеротиния, септориоз) и некоторыми дейтеромицетами [38]. В Государственном каталоге пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации, указано, что действующее вещество тебуконазол (производное 1,2,4-триазола) входит в состав 18 однокомпонентных препаратов, 10 двухкомпонентных, 14 трёхкомпонентных, 1 четырёхкомпонентного и 4 инсекто-фунгицидных протравителей¹. Тебуконазол также входит в состав ряда фунгицидов, применяемых для опрыскивания растений в течение вегетационного периода: 7 – однокомпонентных; 14 – двухкомпонентных и 4 – трёхкомпонентных препаратов¹. В некоторых публикациях отмечено, что для более эффективного фунгицидного действия тебуконазола и снижения его ретардантного эффекта проводят микрокапсулирование [12, 13]. Так, обработка семян кукурузы микрокапсулированным тебуконазолом, по сравнению с обычным тебуконазолом, приводила к некоторому увеличению гиббереллинов и не способствовала накоплению АБК, при этом возрастала сырая масса побегов и корней и увеличивалось содержание хлорофиллов и каротиноидов [12].

Триазолы малотоксичны для пчёл, почвенных организмов, птиц и других животных, имеют слабую фитотоксичность [2, 26, 38]. Однако следует учитывать, что высокие концентрации триазолов могут вызывать генотоксичные, цитотоксичные и фитотоксичные эффекты, степень воздействия которых у разных фунгицидов различна. При исследовании фитотоксического действия протравителей семян, таких как прохлораз, протиоконазол, ципроконазол, оказалось, что наибольшее подавляющее действие на всхожесть и рост побегов яровой пшеницы и ячменя оказывает ципроконазол, он действует в концентрации 125 мкг/10 г семян, а наименее токсичным для растений является прохлораз (выраженное действие только при высокой концентрации – 300 мкг/10 г семян) [39]. Проращивание семян *Allium* *seara* на растворах дифеноконазола и тебуконазола в течение 48 ч приводило к снижению прорастания, снижению роста корней и падению митотического индекса, возрастанию количества хромосомных и ядерных aberrаций. Ингибирующее действие тебуконазола на рост начиналось с концентраций 12,5 мкг/мл, а практически полное прекращение роста происходило при 50–200 мкг/мл, при этом наблюдалось полное отсутствие митоза [40]. Сходно с этими данными – снижение митотического индекса и увеличение хромосомных aberrаций – наблюдали и при действии 10 и 100 мкг/л тебуконазола у водного макрофита *Bidens laevis*, подвергнутого воздействию при концен-

трации от 0,1 до 100 мкг/л в течение 14 дней [41]. Удельная скорость роста для общей длины (длина побега + длина корня) снизилась у растений, подвергшихся воздействию 0,1, 10 и 100 мкг/л. Удельная скорость для корня снизилась у растений при действии 0,1 и 10 мкг/л, достигнув максимального процента ингибирования роста корней 68,8%. Эти результаты показывают, что тебуконазол приводит к цито- и генотоксичности *B. laevis*.

Большинство соединений этой подгруппы относят к 4 классу опасности (малоопасны) по оральной, кожной токсичности и к 3 классу (умеренно опасны) – по ингаляционной токсичности. Триазолы обладают низкой способностью к биоаккумуляции, являются термически и гидролитически стабильными веществами, незначительно растворимыми в воде, вследствие чего долго сохраняются в воде (4 класс опасности) и почве (2 класс опасности) [2]. Тем не менее, они считаются экологически безопасными благодаря высокой биологической активности, эффективности в малых дозах и, следовательно, низким нормам расхода (30–250 г д.в./га) [2, 38].

Триазолы используют для обработки как семян, так и надземных органов растений. Ввиду своей химической стабильности они оказывают длительное защитное действие, а растворимость в воде обеспечивает их передвижение из корней в надземную часть растений (передвигаются по апопласту; в основном преобладает восходящий транспорт; передвижение из обработанных листьев к корням и даже стеблям для большинства представителей класса ограничено) [2, 26, 42]. Однако выращивание томатов и сладкого перца на почвах, загрязненных тебуконазолом совместно с флуопирамом, не сопровождалось накоплением этих химических соединений в плодах изученных растений [43].

Фунгицидное действие азолов. Фунгицидная активность всех азолов, независимо от особенностей их химической структуры, определяется их способностью нарушать биосинтез стероидов у грибов. Противогрибковое действие основано на нарушении активности грибковой ланостерол-14 α -деметилазы, члена семейства цитохрома P450 [2, 44, 45]. Грибковая ланостерол-14 α -деметилаза отвечает за превращение ланостерола в эргостерол, который является важным компонентом грибковой цитоплазматической мембраны. Так, триазолы, связываясь с железом гема и апопротеиновой частью фермента цитохром P450 зависимой 14- α -деметилазы (P450_{14Dm}), ингибируют ее активность, тем самым препятствуя прохождению реакции отщепления метильной группы в 14-м положении от ланостерола и превращения его в эргостерол [7, 37]. Инактивация P450_{14Dm}, ведущая к подавлению биосинтеза эргостерола, также обуславливает накопление в клетке лано-

стерола и ряда 14-метилированных стеролов. Дефицит эргостерола, включение предшественников эргостерола и продуктов их ферментативных превращений в клеточную мембрану грибов вызывают значительные нарушения структуры, устойчивости, плотности, проницаемости и функций мембраны, влияют на активность связанных с ней ферментов, приводят к дезорганизации грибковых клеточных стенок и к остановке роста грибов. Способ воздействия азолов на грибки скорее фунгистатический, чем фунгицидный [1]. Помимо этого в грибных клетках прекращается синтез ненасыщенных жирных кислот (ННЖК), которые частично заменяются пальмитиновой кислотой [37].

Действие фунгицидов триазольной природы на физиологические процессы растений. Механизмы действия триазолов на растительные организмы не ограничиваются их основной фунгицидной активностью, они способны ингибировать синтез стероидов, терпеноидов и у растений, вследствие чего уменьшается транспирация растений [2, 10, 44, 46, 47].

Показано, что фунгициды являются сильными, но неспецифическими ингибиторами дыхания. Так, было показано, что системные фунгициды (витавакс, плантавакс и байлетон – производное 1,2,4-триазола) оказывают ингибирующий эффект на дыхание корней, связанный с их влиянием на электронтранспортную цепь (ЭТЦ) митохондрий, при этом не затрагивается гликолиз и цикл Кребса. Действие фунгицидов было аналогично действию ротенона (ингибитору комплекса I ЭТЦ) – как и в случае с ротеноном, ингибирование снималось витамином К₃, что позволило авторам предположить, что фунгициды действуют на комплекс I ЭТЦ митохондрий растений [31]. Действие триазолов на дыхание изучалось и для животных клеток, у которых под действием фунгицидов (тебуконазол, эконазол и ципроконазол) наблюдали развитие митохондриального стресса и апоптоз [48, 49].

Известно, что 1,2,4-триазолы обладают мембранотропной активностью, которая определяется наличием липофильного заместителя в положении N-1 триазольного кольца, взаимодействующего с липидными компонентами мембран. В зависимости от структуры данного заместителя изменяется активность ион-транспортных систем плазмалеммы (K⁺-каналов, H⁺-АТФазы). N-1 заместители триазольного кольца пропиконазола, тебуконазола, ципроконазола обуславливают пассивную проницаемость плазмалеммы к ионам натрия и калия [50, 51].

Ряд авторов, изучая влияние триазолов на физиологические процессы растений, выращенных с использованием фунгицидов этой химической природы (обработка растений во время вегетации, либо протравливание семян перед посевом), рассматривают эти препара-

ты как регуляторы роста и стресс-протекторы [44, 47, 52–54]. Отмечено, что триазолы и имидазолы помимо нарушения синтеза стероидов у грибов оказывают на растения физиологический эффект, который в первую очередь проявляется как ретардантный. Так, униконазол, относящийся к азолам, используется в основном как регулятор роста на широком спектре сельскохозяйственных и декоративных культур, выступая в качестве ингибитора синтеза гиббереллинов [54]. Показано, что азолы, в том числе производные триазола, оказывают ретардантное действие на осевые органы (укорачивают длину и увеличивают диаметр побегов, стеблей) плодовых, зерновых (предотвращают полегание), овощных, бобовых, крупяных и декоративных культур; оказывают ростостимулирующее действие на корневую систему многих растений; усиливают образование плодовых почек, ускоряют цветение, улучшают качество плодов [14, 26, 44, 55, 56], вызывают торможение роста проростков [14, 19, 23, 26, 57], увеличивают энергию прорастания и всхожести семян яровой пшеницы, улучшают показатели продуктивности яровой [6] и озимой [9] пшеницы. Производные триазолов увеличивают содержание хлорофилла и других пигментов [14, 16, 19, 23, 26], оказывают влияние на метаболизм углеводов, подавляя активность α -амилазы, фруктанэкзогидролазы, способствуют накоплению крахмала [58].

Ретардантное действие триазолов и их производных обусловлено подавлением биосинтеза гиббереллина (гибберелловой кислоты – ГК₃) в трех его звеньях уже на ранних стадиях развития растений [10, 11]. Кроме того, некоторые производные триазолов способны подавлять действие экзогенного гиббереллина [59, 60].

Применение регуляторов роста в технологии возделывания растений, особенно когда речь идет о ретардантах, важно для культур, склонных к полеганию, таких как зерновые или рапс. Но это не единственное назначение таких веществ. Ретарданты оказывают влияние на ветвление растений, фотосинтетическую активность листьев, повышают устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Так, применение тебуконазола в чистом виде и в смеси с хлорхолинхлоридом в период весенней вегетации озимого рапса кроме уменьшения высоты растений увеличивало содержание фотосинтетических пигментов в листьях и количество стручков на растении [61]. Обработка растений картофеля в фазу бутонизации 0,025%-ным раствором тебуконазола приводила к изменениям мезоструктуры листьев и увеличению содержания фотосинтетических пигментов [18].

Однако ретардантное действие имидазолов (прохлораз) и триазолов (пропиконазол) отмечается не всегда. Так, обработка веге-

тирующих растений златоцвета килеватого (*Ismelia carinata* (Schousb.) Sch. Bip.) этими веществами не приводила к проявлению ретардантного эффекта, что может быть связано как с фазой развития растений, в которую проводили обработку, так и с используемыми концентрациями веществ [62].

Производные триазола не только подавляют биосинтез гиббереллина, оказывая таким образом ингибирующее влияние на рост осевых органов растений, но и увеличивают содержание эндогенной АБК [26, 56, 63], при этом обработка растений арабидопсиса способствовала сохранению высокого уровня АБК и увеличивала устойчивость растений к засухе в сравнении с необработанными. Высокую эффективность в ингибировании катаболизма АБК проявил диниконазол [64]. Добавление эндогенного гиббереллина не снимало эффект униказола-Р на ингибирование катаболизма АБК, что, вероятно, говорит о том, что показанные биохимические эффекты не связаны с дефицитом гиббереллина [65].

Биосинтез гиббереллинов и АБК осуществляется из общего предшественника – мевалоновой кислоты (изопrenoидный путь). Гиббереллины образуются из ацетата и мевалоната через энт-каурен. Синтез ГК₁₂ (общего предшественника других гиббереллинов) из энт-каурена катализируется ферментами группы цитохром Р450-монооксигеназ. Активность ферментов данной группы ингибируется производными триазола, что приводит к подавлению синтеза ГК, а мевалоновая кислота начинает расходоваться на синтез других фитогормонов, в частности на синтез АБК [66].

Имеются сведения, что некоторые соединения триазолов (например, паклбутразол, униканозол, тетраконазол, пропиконазол) повышают устойчивость растений к температурным стрессам (низким/высоким температурам), водному дефициту и засухе (снижают транспирацию и увеличивают водоудерживающую активность листьев), хлоридному засолению, окислительному стрессу (активируют антиоксидантные ферментативные и неферментативные системы, снижают ПОЛ) [26]. Так, при тепловом стрессе у проростков пшеницы, обработанных паклбутразолом, увеличивалась активность целого ряда антиоксидантных ферментов – супероксиддисмутазы, аскорбатпероксидазы, глутатионредуктазы, каталазы и гваяколпероксидазы [21]. При сравнении эффектов от обработок проростков пшеницы паклбутразолом, тетраконазолом и пропиконазолом было выявлено, что наибольшее повышение устойчивости растений к температурным стрессам, водному дефициту и засухе происходит при их обработке паклбутразолом [25]. Вероятно, производные триазола, подавляя биосинтез гиббереллина и увеличивая содержание эндо-

генной АБК [26, 56, 63], основного полифункционального стрессового гормона растений [67, 68], способны повышать уровень устойчивости растений к различным стрессам. Также показано, что обработка семян пшеницы паклбутразолом приводила у выращенных из них растений к более высокому содержанию фотосинтетических пигментов в листьях [25]. Отмечено, что посевы растений яровой пшеницы, выращенные из семян, обработанных протравителями, содержащими производные триазола (диведенд, раксил, раксил ультра, премис 200), имели большую густоту продуктивного стеблестоя и более высокую озерненность, чем в контроле [4, 5].

Физиологические эффекты действия на злаки тебуконазола и тебуконазол-содержащего протравителя. Авторами проводились исследования по влиянию тебуконазол-содержащего протравителя семян «Бункер» (содержание тебуконазола 60 г/л) – системного фунгицида профилактического и лечебного действия – на рост и некоторые физиолого-биохимические параметры проростков злаков (содержание водорастворимых углеводов, жирнокислотный состав, содержание дегидринов, дыхание тканей и изолированных митохондрий) и их холодо- и морозоустойчивость. Данный препарат активно применяется в сельском хозяйстве для протравливания семян зерновых для борьбы с болезнями растений, вызываемых базидиомицетами, аскомицетами и некоторыми дейтеромицетами [2]. В отличие от других препаратов, содержащих несколько действующих веществ одного или разных классов пестицидов, протравитель «Бункер» содержит только одно действующее вещество – тебуконазол.

На этиолированных проростках яровой пшеницы, озимой пшеницы и ржи были выявлены ретардантный эффект препарата, его влияние на углеводный, белковый, жирнокислотный и дыхательный метаболизмы, а также способность повышать устойчивость к низким температурам [32–36]. Протравитель «Бункер» концентрационно-зависимым образом оказывал ростингибирующий эффект на колеоптилю проростков злаков [32, 33]. Судя по данным, полученным по восстановлению 2,3,5-трифенилтетразолий хлорида (ТТХ), в клетках колеоптилей, несмотря на значительное ингибирование роста, препарат не снижал жизнеспособность клеток исследуемых злаков, наоборот, с повышением его концентрации (с рекомендуемой 0,5 мкл/г до 5 мкл/г) степень восстановления ТТХ возрастала [32]. Вероятно, обладая ретардантными свойствами, тебуконазол-содержащий протравитель не только замедляет процессы роста, но и отодвигает сроки естественного старения клеток колеоптиля, что согласуется с данными, имеющимися в литературе о влиянии ретардантов триазольной природы (паклбутразола) на растения [16].

Обработка семян тебуконазол-содержащим протравителем в концентрации 1,5 мкл/г приводила к повышению выживаемости холодо-закаленных (при 2 °С, 7 сут.) проростков озимой пшеницы после их промораживания (от -6 до -10 °С, 24 ч) и раззакаленных (при 4 °С, 12 ч) проростков после промораживания (-6 °С, 24 ч), что было сопряжено с более высоким содержанием водорастворимых углеводов в тканях побегов и менее интенсивным их расходом при раззакаливании [34]. Следует отметить, что действие протравителя при раззакаливании растений было более выражено у менее устойчивой к холоду озимой пшеницы, чем озимой ржи. Повышенное содержание сахаров наблюдали и в тканях побегов яровой пшеницы как при нормальных температурных условиях, так и при низкотемпературном воздействии [33, 34]. Более высокое содержание сахаров в побегах злаков, возможно, было связано как с торможением ростовых процессов проростков, так и с поддержанием интенсивности дыхания тканей побегов при раззакаливании на сходном уровне с закаленными растениями. Действительно, анализ дыхательной активности проростков озимой пшеницы выявил, что дыхание побегов проростков озимой пшеницы из обработанных семян при закаливании и последующем раззакаливании сохранялось на уровне дыхания закаленных растений, тогда как у растений из необработанных семян при раззакаливании оно резко возрастало [69]. Предполагается, что активация дыхания при раззакаливании растений является одной из причин снижения морозоустойчивости [70].

В механизмах адаптации растительных клеток к низким температурам важную роль играют митохондрии [71]. Поскольку ранее было показано, что производные 1,2,4-триазола, в том числе тебуконазол [31, 48, 49], ингибируют дыхание, то авторами изучалось влияние обработки семян тебуконазолом и тебуконазол-содержащим протравителем Бункер на функционирование митохондрий злаков (озимой пшеницы). Было показано, что в контрольных температурных условиях тебуконазол снижает скорость окисления малата, ингибируя цитохромный путь дыхания, в то время как препарат «Бункер» неспецифически ингибирует скорость переноса электронов по электронтранспортной цепи и блокирует как цитохромный, так и альтернативный пути дыхания [72]. Учитывая, что препарат «Бункер» и тебуконазол оказывают ростингибирующее действие на проростки злаков, и при этом митохондрии, изолированные из таких проростков, обладают сниженным дыханием, можно предположить, что такое изменение носит адаптивный характер и направлено на снижение потребления субстратов дыхания, в первую очередь сахаров, и повышение устойчивости незакаленных растений. При хо-

лодовом закаливании, наоборот, тебуконазол вызывал усиление окислительной активности митохондрий, увеличивая цианид-резистентное дыхание главным образом при окислении малата, а препарат «Бункер» снижал скорость окисления экзогенного NADH, ингибируя цитохромный путь. Вероятно, при холодовом закаливании реализуется защитный механизм, направленный на поддержание скоростей дыхания митохондрий и активацию альтернативной оксидазы.

Другим возможным механизмом повышения холодо- и морозоустойчивости злаков при действии тебуконазол-содержащего протравителя являются синтез дегидринов и повышение ненасыщенности жирных кислот. Так, обработка тебуконазол-содержащим протравителем индуцировала в побегах яровой и озимой пшеницы синтез новых дегидринов с молекулярными массами 19, 27, 28,5 кДа и 18,6, 19, 21, 22, 25 кДа соответственно [32]. При закаливании проростков яровой и озимой пшеницы из обработанных семян наблюдали значительное повышение содержания полипептида с молекулярной массой 27 кДа [32, 33]. Этот же полипептид детектировался и после раззакаливании данных злаков. Показано, что препарат «Бункер» увеличивает ненасыщенность жирных кислот в побегах яровых и озимых злаков, главным образом снижая содержание насыщенной пальмитиновой (C16:0) и повышая содержание полиненасыщенной α -линоленовой кислоты (C18:3 (n-3)) [35, 36]. Интересно, что увеличение ненасыщенности жирных кислот под действием препарата у озимых злаков усиливалось при последующем действии закалывающей к холоду температуры (2 °С, 7 сут.), в то время как у яровой пшеницы такого не наблюдалось [35, 36]. Как известно, повышенное содержание α -линоленовой кислоты является маркером криорезистентности растительных клеток [73], поэтому наблюдаемые изменения жирнокислотного состава у проростков злаков под действием препарата, вероятно, являются одной из составляющих механизма эффективного повышения их холодо- и морозоустойчивости.

Исходя из имеющихся в литературе данных и собственных результатов авторов, предполагается следующая цепь событий, происходящих в клетках злаков при обработке тебуконазолом. Тебуконазол, являясь производным триазола, действует на уровне фермента цитохром P450-монооксигеназы, катализирующего синтез ГК₁₂ из энткаурена. Ингибирование данного фермента приводит к подавлению синтеза гиббереллинов и переключению метаболического изопреноидного пути на синтез АБК из мевалоновой кислоты [66]. Подавление синтеза гиббереллинов и увеличение содержания АБК приводят к торможению ростовых процессов осевых органов растений и

запускает синтез стрессовых белков, в том числе АБК-зависимых дегидринов [74], и накопление водорастворимых углеводов [75, 76], которые в свою очередь также могут усиливать синтез дегидринов. АБК может приводить к усилению десатуразной активности и увеличению содержания в клеточных мембранах полиненасыщенных жирных кислот [77]. Являясь ингибитором синтеза стероидов [2, 10, 46], тебуконазол повышает текучесть клеточных мембран, в первую очередь плазмалеммы. Тебуконазол подавляет цитохромный путь дыхания на уровне комплекса I дыхательной цепи митохондрий, при этом снижение дыхания позволяет экономить субстраты – водорастворимые углеводы. Поскольку цианид-резистентная оксидаза при этом не ингибируется, она продолжает вносить вклад в предотвращение окислительного стресса в митохондриях и в растительной клетке. Тебуконазол также может приводить к снижению АФК, образующихся при низкотемпературном стрессе, за счет активации других ферментативных и неферментативных антиоксидантных систем, как было показано для других производных триазола [21, 28–30]. Все рассмотренные механизмы влияния тебукон-азола и препаратов на его основе направлены на повышение устойчивости растительной клетки и растения в целом к неблагоприятным

низким температурам, а возможно, и другим факторам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Широко используемые в сельскохозяйственной практике пестициды с действующими веществами из класса триазолов помимо основного фунгицидного действия оказывают много-стороннее влияние на растения, что выражается в физиологических и биохимических изменениях, происходящих в растениях после обработки данными препаратами. На биохимическом уровне влияние триазолов отмечается в подавлении синтеза гиббереллинов, увеличении содержания АБК, синтезе дегидринов и увеличении содержания в клеточных мембранах полиненасыщенных жирных кислот, ингибировании дыхания митохондрий и других процессах. К наиболее заметным физиологическим проявлениям относятся торможение роста, повышение устойчивости растения к неблагоприятным факторам среды, увеличение продуктивности. Знание об особенностях влияния триазолов на растения позволяет использовать эти препараты не только как средства защиты от грибковых заболеваний, но и как вещества, оказывающие комплексное влияние на рост и развитие растений, повышение их устойчивости и увеличение продуктивности.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Hof H. Critical annotations to the use of azole antifungals for plant protection // *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*. 2001. Vol. 45. No. 11. P. 2987–2990. DOI: 10.1128/AAC.45.11.2987-2990.2001
2. Попов С.Я., Дорожкина Л.А., Калинин В.А. Основы химической защиты растений. М.: Арт-Лион, 2003. 208 с.
3. Зинченко В.К. Химическая защита растений: средства, технология и экологическая безопасность. М.: КолосС, 2005. 232 с.
4. Немченко В.В., Заргарян Н.Ю., Фомина Н.Ю. Целесообразность применения фунгицидов на яровой пшенице // *Защита и карантин растений*. 2012. N 10. С. 47–49.
5. Немченко В.В., Кекало А.Ю., Заргарян Н.Ю., Цыпышева М.Ю. Протравливание семян – первая ступень получения защищенного и продуктивного агроценоза // *Защита и карантин растений*. 2014. N 3. С. 22–24.
6. Гришечкина Л.Д., Долженко В.И., Силаев А.И., Здрожевская С.Д., Оренюк Е.Ф., Милютенкова Т.И. Препараты на основе флудиоксонила для защиты пшеницы яровой от семенной и почвенной инфекции // *Вестник защиты растений*. 2015. Т. 1. N 83. С. 31–35.
7. Tietjen K. Contribution of plant responses to efficacy of fungicides – A respective // *Modern Fungicides and Antifungal Compounds* (Deising H.B., Fraaije B., Mehl A., Oerke E.C., Sierotzki H., Stammer G. eds). Deutsche Phytomedizinische Gesellschaft, Braunschweig, 2017. Vol. VIII. P. 33–50.
8. Tietjen K. Contribution of plant responses to efficacy of fungicides – A respective. In: *Modern Fungicides and Antifungal Compounds*. Ed. by H.B. Deising, B. Fraaije, A. Mehl, E.C. Oerke, H. Sierotzki, G. Stammer. Deutsche Phytomedizinische Gesellschaft, Braunschweig, 2017, vol. VIII, pp. 33–50.
9. Byamukama E., Ali S., Kleinjan J., Yabwalo D. N., Graham Ch., Caffre-Tremi M., Mueller N. D., Riechers J., Berzonsky W.A. Winter wheat grain yield response to fungicide application is influenced by cultivar and rainfall // *Plant Pathology Journal*. 2019. Vol. 35. No. 1. P. 63–70. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.04.2018.0056>
10. Haughan P.A., Lenton J.R., Goad L.J. Sterol requirements and paclobutrazol inhibition of a celery cell culture // *Phytochemistry*. 1988. Vol. 27. No. 8. P. 2491–2500.
11. Kende H., Zeevaart J. The five “classical” plant hormones // *The Plant Cell*. 1997. Vol. 9. No. 7. P. 1197–1210. DOI: 10.1105/tpc.1197
12. Yang D., Wang N., Yan X., Shi J., Zhang M., Wang Sh., Yuan H. Microencapsulation of seed-coating tebuconazole and its effects on physiology and biochemistry of maize seedlings // *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*. 2014. Vol. 114. P. 241–246. <http://dx.doi.org/10.1016/j.colsurfb.2013.10.014>
13. Yang L., Yang D., Yan X., Cui L., Wang Z., Yuan H. The role of gibberellins in improving the resistance of tebuconazole-coated maize seeds to

chilling stress by microencapsulation // Scientific Reports. 2016. Vol. 6. P. 35447. DOI: 10.1038/srep3544

14. Özmen A.D., Özdemir F., Türkan I. Effect of paclobutrazol on response of two barley cultivars to salt stress // *Biologia Plantarum*. 2003. Vol. 46. No. 2. P. 263–268.

15. Gopi R., Sridharan R., Somasundaram R., Alagulakshmanan G.M. Growth and photosynthetic characteristics as affected by triazoles in *Amorphophallus campanulatus* Blume // *Gen. Appl. Plant Physiology*. 2005. Vol. 31. No. 3–4. P. 171–180.

16. Bora K.K., Ganesh R., Mathur S.R. Paclobutrazol delayed dark-induced senescence of mung bean leaves // *Biologia, Bratislava*. 2007. Vol. 62. No. 2. P. 185–188, Section Botany. DOI: 10.2478/s11756-007-0027-2

17. Курьята В.Г., Ходаницкая Е.А. Влияние хлормекватхлорида на формирование фотосинтетического аппарата и продуктивность льна масличного в условиях Правобережной лесостепи Украины // *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2013. N 4 (8). С. 88–93.

18. Rogach V.V., Poprotska I.V., Kuryata V.G. Effect of gibberellin and retardants on morphogenesis, photosynthetic apparatus and productivity of the potato // *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Ser. Biology, ecology*. 2016. Vol. 24. No. 2. P. 416–420. DOI: 10.15421/011656

19. Wang C.Y. Modification of chilling susceptibility in seedlings of cucumber and zucchini squash by the bioregulator paclobutrazol (PP333) // *Scientia Horticulturae*. 1985. Vol. 26. No. 4. P. 293–298.

20. Fletcher R.A., Hofstra G. Improvement of uniconazole-induced protection in wheat seedlings // *Journal of Plant Growth Regulation*. 1990. Vol. 9. P. 207–212.

21. Kraus T.E., Fletcher R.A. Paclobutrazol protects wheat seedlings from heat and paraquat injury. Is detoxification of active oxygen involved? // *Plant and Cell Physiology*. 1994. Vol. 35. No. 1. P. 45–52.

22. Kraus T.E., Pauls K.P., Fletcher R.A. Paclobutrazol- and hardening-induced thermotolerance of wheat: are heat shock proteins involved? // *Plant and Cell Physiology*. 1995. Vol. 36. No. 1. P. 59–67.

23. Kraus T.E., Fletcher R.A., Evans R.C., Pauls K.P. Paclobutrazol enhances tolerance to increased levels of UV-B radiation in soybean (*Glycine max*) seedlings // *Canadian Journal of Botany*. 1995. Vol. 73. No. 6. P. 797–806. <https://doi.org/10.1139/b95-088>

24. Webb J.A., Fletcher R.A. Paclobutrazol protects wheat seedlings from injury due to waterlogging // *Plant Growth Regulation*. 1996. Vol. 18. P. 201–206.

25. Gilley A., Fletcher R.A. Relative efficacy of paclobutrazol, propiconazole and tetraconazole as stress protectants in wheat seedlings // *Journal of Plant Growth Regulation*. 1997. Vol. 21. No. 3. P. 169–175.

26. Прусакова Л.Д., Чижова С.И. Применение производных триазола в растениеводстве // *Агрохимия*. 1998. N 10. С. 37–44.

27. Sopher C.R., Król M., Huner N.P.A., Moore A.E., Fletcher R.A. Chloroplastic changes associated with

paclobutrazol-induced stress protection in maize seedlings // *Canadian Journal of Botany*. 1999. Vol. 77. No. 2. P. 279–290. <https://doi.org/10.1139/b98-236>

28. Lin K.-H., Pai F.-H., Hwang S.-Y., Lo H.-F. Pre-treating paclobutrazol enhanced chilling tolerance of sweet potato // *Plant Growth Regulation*. 2006. Vol. 49. P. 249–262.

29. Soumya P.R., Kumar P., Pal M. Paclobutrazol: a novel plant growth regulator and multi-stress ameliorant // *Indian Journal of Plant Physiology*. 2017. Vol. 22. No. 3. P. 267–278. DOI 10.1007/s40502-017-0316-x

30. Sankhla N., Upadhyaya A., Davis T.D., Sankhla D.D. Hydrogen peroxide-scavenging enzymes and antioxidants in *Echinochloa frumentacea* as affected by triazole growth regulators // *Plant Growth Regulation*. 1992. Vol. 11. P. 441–443.

31. Сафина-Осташевская Г.Ф., Гордон Л.Х. Действие фунгицидов на дыхательный газообмен корней пшеницы // *Физиология растений*. 1984. Т. 31. N 5. С. 896–901.

32. Korsukova A.V., Borovik O.A., Grabelnykh O.I., Voinikov V.K. The tebuconazole-based protectant of seeds “Bunker” induces the synthesis of dehydrins during cold hardening and increases the frost resistance of wheat seedlings // *Journal Stress Physiology and Biochemistry*. 2015. Vol. 11. No. 4. P. 118–127.

33. Корсукова А.В., Боровик О.А., Грабельных О.И., Дорофеев Н.В., Побежимова Т.П., Войников В.К. Повышение холодостойкости проростков яровой пшеницы при обработке семян тебуконазолом // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2015. N 4 (15). С. 30–36.

34. Корсукова А.В., Грабельных О.И., Боровик О.А., Дорофеев Н.В., Побежимова Т.П., Войников В.К. Влияние обработки семян тебуконазолом на содержание сахаров и морозоустойчивость проростков озимых пшеницы и ржи // *Агрохимия*. 2016. N 7. С. 52–58.

35. Korsukova A.V., Gornostai T.G., Grabelnykh O.I., Dorofeev N.V., Pobezhimova T.P., Sokolova N.A., Dudareva L.V., Voinikov V.K. Tebuconazole regulates fatty acid composition of etiolated winter wheat seedlings // *Journal Stress Physiology and Biochemistry*. 2016. Vol. 12. No. 2. P. 72–79.

36. Корсукова А.В., Горностай Т.Г., Грабельных О.И., Дорофеев Н.В., Побежимова Т.П., Дударева Л.В., Войников В.К. Жирнокислотный состав проростков озимых и яровых злаков после обработки семян тебуконазол-содержащим препаратом бункер // *Агрохимия*. 2018. N 11. С. 70–76. DOI: 10.1134/S0002188118110078

37. Навашин П.С. Антифунгальная химиотерапия. Успехи и проблемы // *Антибиотики и химиотерапия*. 1998. Т. 43. N 8. С. 3–6.

38. Мельников Н.Н., Новожилов К.В., Белан С.Р. Пестициды и регуляторы роста растений. М.: Химия, 1995. 575 с.

39. Байбакова Е.В., Нефедьева Е.Э., Белопухов С.Л. Исследование влияния современных протравителей на всхожесть и рост проростков зерновых культур // *Известия вузов. Прикладная*

химия и биотехнология. 2016. Т. 6. N 3. С. 57–64. DOI: 10.21285/2227-2925-2016-6-3-57-64

40. Bernardes P.M., Andrade-Vieira L.F., Araújo F.B., Ferreira A., da Silva Ferreira M.F. Toxicity of difenoconazole and tebuconazole in *Allium cepa* // Water Air and Soil Pollution. 2015. Vol. 226. P. 207. DOI: 10.1007/s11270-015-2462-y

41. Moreyra L.D., Garanzini D.S., Medici S., Menone M.L. Evaluation of growth, photosynthetic pigments and genotoxicity in the wetland macrophyte *Bidens laevis* exposed to tebuconazole // Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology. 2019. Vol. 102. No. 3. P. 353–357. DOI: 10.1007/s00128-019-02539-8

42. Wang S.Y., Sun T., Faust M. Translocation of paclobutrazol, a gibberellin biosynthesis inhibitor, in apple seedlings // Plant Physiology. 1986. Vol. 82. No. 1. P. 11–14.

43. Matadha N.Y., Mohapatra S., Siddamalailah L., Udupi V.R., Gadigeppa S., Raja D.P. Uptake and distribution of fluopyram and tebuconazole residues in tomato and bell pepper plant tissues // Environmental Science and Pollution Research International. 2019. Vol. 26. No. 6. P. 6077–6086. DOI: 10.1007/s11356-018-04071-4.

44. Davis T.D., Steffens G.L., Sankhla N., Janick J. Triazole plant growth regulators // Horticultural Reviews. 1988. Vol. 10. P. 63–105. <https://doi.org/10.1002/9781118060834.ch3>

45. Ji H., Zhang W., Zhou Y., Zhang M., Zhu J., Song Y., Lu J. A three-dimensional model of lanosterol 14 alpha-demethylase of *Candida albicans* and its interaction with azole antifungals // Journal of Medicinal Chemistry. 2000. Vol. 43. P. 2493–2505.

46. Benton J.M., Cobb A.H. The modification of phytosterol profiles and *in vitro* photosynthetic electron transport of *Galium aparine* L. (cleavers) treated with the fungicide, epoxiconazole // Journal of Plant Growth Regulation. 1997. Vol. 22. No. 2. P. 93–100.

47. Лукаткин А.С., Семенова А.С., Лукаткин А.А. Влияние регуляторов роста на проявления токсического действия гербицидов на растения // Агрохимия. 2016. N 1. С. 73–95.

48. Petricca S., Flati V., Celenza G., Di Gregorio J., Lizzi A.R., Luzi C., Cristiano L., Cinque B., Rossi G., Festuccia C., Iorio R. Tebuconazole and econazole act synergistically in mediating mitochondrial stress, energy imbalance, and sequential activation of autophagy and apoptosis in mouse Sertoli TM4 cells: possible role of AMPK/ULK1 axis // Toxicological Sciences. 2019. Vol. 169. No. 1. P. 209–223. DOI: 10.1093/toxsci/kfz031.

49. Cao F., Souders C.L. 2nd, Li P., Pang S., Qiu L., Martyniuk C.J. Developmental toxicity of the triazole fungicide cyproconazole in embryo-larval stages of zebrafish (*Danio rerio*) // Environmental Science and Pollution Research International. 2019. Vol. 26. No. 5. P. 4913–4923. DOI: 10.1007/s11356-018-3957-z.

50. Дитченко Т.И., Юрин В.М., Голубович В.П., Кудряшов А.П. Молекулярные механизмы мембранотропного действия производных 1,2,4-триа-

зола // Ученые записки. 2002. N 1 (4). С. 11–18.

51. Юрин В.М., Дитченко Т.И. Механизмы модификации ион-транспортных свойств плазматической мембраны растительной клетки под действием фунгицида пропиконазола // Агрохимия. 2009. N 9. С. 43–53.

52. Fletcher R.A., Hofstra G. Triadimefon – a plant multiprotectant // Plant Cell Physiology. 1985. Vol. 26. No. 4. P. 775–780.

53. Fletcher R.A., Gilley A., Sankhla N., Davis T.D. Triazoles as plant growth regulators and stress protectants // Horticultural Reviews. 2000. Vol. 24. P. 55–138.

54. Ergin S., Ozgur M. Effect of uniconazole and gibberellic acid on height control of pansy // 2012 4th International Conference on Agriculture and Animal Science IPCBEE. 2012. Vol. 47. Issue 8. P. 36–40. DOI: 10.7763/PCBEE.2012.V47.8

55. Прусакова Л.Д., Чижова С.И. Синтетические регуляторы онтогенеза растений // Итоги науки и техники. Сер.: Физиология растений. Т. 7 / Природные и синтетические регуляторы онтогенеза растений. М.: ВИНТИ АН СССР, 1990. С. 84–124.

56. Павлова В.В., Чижова С.И., Прусакова Л.Д. Действие триазолиевых соединений на содержание абсцизовой кислоты у растений ячменя // Регуляторы роста и развития растений: материалы III Междунар. науч. конф. М., 1995. С. 72.

57. Steinbach H.S., Benesh-Arnold R.L., Sanchez R.A. Hormonal regulation of dormancy in developing sorghum seeds // Plant Physiology. 1997. Vol. 113. No. 1. P. 149–154.

58. Yim K.-O., Kwon Y.W., Bayer D.E. Growth responses and allocation of assimilates of rice seedlings by paclobutrazol and gibberellin treatment // Journal of Plant Growth Regulation. 1997. Vol. 16. No. 1. P. 35–41.

59. Hradilík J., Fišerová H. Interakce mezi gibberelinem (GA₃) a paclobutrazolem (PP 333) u salátu, hrachu a lnu // Acta Universitatis Agriculturae. (Brno). Facultas agronomica. 1986. Vol. 35. No. 4. P. 5–11.

60. Lucangeli C.D., Bottini R. Effects of *Azospirillum* spp. on endogenous gibberellin content and growth of maize (*Zea mays* L.) treated with uniconazole // Symbiosis. 1997. Vol. 23. No. 1. P. 63–72.

61. Matysiak K., Kaczmarek S. Effect of chlorocholine chloride and triazoles – tebuconazole and flusilazole on winter oilseed rape (*Brassica napus* var. *oleifera* L.) in response to the application term and sowing density // Journal of plant protection research. 2013. Vol. 53. No. 1. P. 79–88. DOI: <https://doi.org/10.2478/jppr-2013-0012>

62. Kobli V., Honfi P., Felszner Z., Tilly-mandy A. The influence of fungicides as growth retardant on the growth and flowering of *Ismelia carinata* Schousb // Bulletin UASVM Horticulture. 2010. Vol. 67. No. 1. P. 359–363. <https://www.researchgate.net/publication/260287781>

63. Чижова С.И., Павлова В.В., Прусакова Л.Д. Содержание абсцизовой кислоты и рост растений ярового ячменя под действием триазолов // Физиология растений. 2005. Т. 52. N 1. С. 108–114.

64. Kitahata N., Saito S., Miyazawa Y., Umezawa T., Shimada Y., Min Y.-K., Mizutani M., Hirai N., Shinozaki K., Yoshida S., and Asami T. Chemical regulation of abscisic acid catabolism in plants by cytochrome P450 inhibitors // *Bioorganic and Medicinal Chemistry*. 2005. Vol. 13. P. 4491–4498.

65. Saito S., Okamoto M., Shinoda S., Kushihiro T., Koshihara T., Kamiya Y., Hirai N., Todoroki Y., Sakata K., Nambara E., Mizutani M. A plant growth retardant, uniconazole, is a potent inhibitor of ABA catabolism in *Arabidopsis* // *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*. 2006. Vol. 70. No. 7. P. 1731–1739.

66. Vettakkorumakankav N.N., Falk D., Saxena P., Fletcher R.A. A crucial role for gibberellins in stress protection of plants // *Plant Cell Physiology*. 1999. Vol. 40. No. 5. P. 542–548.

67. Кефели В.И. Природные ингибиторы роста // *Физиология растений*. 1997. Т. 44. N 3. С. 471–480.

68. Титов А.Ф., Таланова В.В. Устойчивость растений и фитогормоны / отв. ред. Н.Н. Немова. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2009. 206 с.

69. Корсукова А.В., Грабельных О.И., Боровик О.А., Дорофеев Н.В., Побежимова Т.П., Войников В.К. Влияние тебуконазол-содержащего препарата Бункер на морозоустойчивость яровой и озимой пшеницы // *Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Петрозаводск, 21–26 сентября 2015 г.)*. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 277.

70. Поморцев А.В., Грабельных О.И., Дорофеев Н.В., Пешкова А.А., Войников В.К. Связь морозостойкости озимых зерновых с интенсивностью дыхания и содержанием водорастворимых углеводов в течение осенне-весеннего периода // *Журнал стресс-физиологии и биохимии*. 2013. Т. 9. N 4. С. 115–121.

71. Грабельных О.И., Боровик О.А., Таусон Е.Л., Побежимова Т.П., Катышев А.И., Павловская Н.С., Королева Н.А., Любушкина И.В., Башмаков В.Ю.,

Попов В.Н., Боровский Г.Б., Войников В.К. Митохондриальные энергорассеивающие системы (альтернативная оксидаза, разобщающие белки и «внешняя» NADH-дегидрогеназа) вовлечены в развитие морозоустойчивости проростков озимой пшеницы // *Биохимия*. 2014. Т. 79. Вып. 6. С. 647–662. DOI: 10.1134/S0006297914060030

72. Корсукова А.В., Боровик О.А., Побежимова Т.П., Забанова Н.С., Дорофеев Н.В., Грабельных О.И. Различия в механизмах действия тебуконазола и тебуконазол-содержащего протравителя на активность митохондрий озимой пшеницы // *Механизмы регуляции функций органелл эукариотической клетки: материалы докл. II Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Иркутск, 22–24 мая 2018 г.)*. Иркутск: Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН. 2018. С. 58–60. DOI: 10.31255/978-5-94797-318-1-58-60

73. Верещагин А.Г. Липиды в жизни растений. М.: Наука, 2007. 76 с.

74. Шакирова Ф.М., Аллагулова Ч.Р., Безрукова М.В., Авальбаев А.М., Гималов Ф.Р. Роль эндогенной АБК в индуцируемой холодом экспрессии *TADHN* гена дегидрина в проростках пшеницы // *Физиология растений*. 2009. Т. 56. N 5. С. 796–800. DOI: 10.1134/S1021443709050203

75. Kerepesi I., Bányai-Stefanovits E., Galiba G. Cold acclimation and abscisic acid induced alterations in carbohydrate content in calli of wheat genotypes differing in frost tolerance // *Plant Physiology*. 2004. Vol. 161. No. 1. P. 131–133.

76. Liu L., Cang J., Yu J., Wang X., Huang R., Wang J. and Lu B. Effects of exogenous abscisic acid on carbohydrate metabolism and the expression levels of correlative key enzymes in winter wheat under low temperature // *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*. 2013. Vol. 77. No. 3. P. 516–525. DOI: 10.1271/bbb.120752

77. Bakht J., Bano A., Dominy P. The role of abscisic acid and low temperature in chickpea (*Cicer arietinum*) cold tolerance. II. Effects on plasma membrane structure and function // *Journal of Experimental Botany*. 2006. Vol. 57. No. 14. P. 3707–3715.

REFERENCES

1. Hof H. Critical annotations to the use ofazole antifungals for plant protection. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*. 2001, vol. 45, no. 11, pp. 2987–2990. DOI: 10.1128/AAC.45.11.2987-2990.2001

2. Popov S.Ya., Dorozhkina L.A., Kalinin V.A. *Osnovy khimicheskoi zashchity rastenii* [Fundamentals of chemical plants protection]. Moscow: Art-Lion Publ., 2003, 208 p.

3. Zinchenko V.K. *Khimicheskaya zashchita rastenii: sredstva, tekhnologiya i ekologicheskaya bezopasnost'* [Chemical protection of plants: tools, technology and environmental safety]. Moscow: KolosS Publ., 2005, 232 p.

4. Nemchenko V.V., Zargaryan N.Yu., Fomina N.Yu. Applicability of Fungicides in spring wheat. *Zashchita i karantin rastenii*. 2012, no. 10, pp. 47–49. (In Russian)

5. Nemchenko V.V., Kekalo A.Yu., Zargaryan N.Yu., Tsypysheva M.Yu. Seed dressing – first step to obtain a protected and productive agrocenosis. *Zashchita i karantin rastenii*. 2014, no. 3, pp. 22–24. (In Russian)

6. Grishechkina L.D., Dolzhenko V.I., Silaev A.I., Zdrozhevskaya S.D., Korenyuk E.F., Milyutenkova T.I. Fludioxonils Application for Spring Wheat Protection Against Seed and Soil Infection. *Vestnik zashchity rastenii*. 2015, vol. 1, no. 83, pp. 31–35. (In Russian)

7. Tietjen K. Contribution of plant responses to efficacy of fungicides – A respective. In: *Modern Fungicides and Antifungal Compounds*. Ed. by H.B. Deising, B. Fraaije, A. Mehl, E.C. Oerke, H. Sierotzki, G. Stammler. Deutsche Phytomedizinische Gesellschaft, Braunschweig, 2017, vol. VIII, pp. 33–50.

8. Mabvongwe O., Manenji B.T., Gwazane M., Chandiposha M. The effect of paclobutrazol application time and variety on growth, yield, and quality of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Advances in Agriculture*. 2016, vol. 2016, ID 1585463, 5 p. <http://dx.doi.org/10.1155/2016/1585463>
9. Byamukama E., Ali S., Kleinjan J., Yabwalo D.N., Graham Ch., Caffé-Tremi M., Mueller N. D., Ricrertsen J., Berzonsky W.A. Winter wheat grain yield response to fungicide application is influenced by cultivar and rainfall. *Plant Pathology Journal*. 2019, vol. 35, no. 1, pp. 63–70. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.04.2018.0056>
10. Haughan P.A., Lenton J.R., Goad L.J. Sterol requirements and paclobutrazol inhibition of a celery cell culture. *Phytochemistry*. 1988, vol. 27, no. 8, pp. 2491–2500.
11. Kende H., Zeevaart J. The five “classical” plant hormones. *The Plant Cell*. 1997, vol. 9, no. 7, pp. 1197–1210. DOI: 10.1105/tpc.1197
12. Yang D., Wang N., Yan X., Shi J., Zhang M., Wang Sh., Yuan H. Microencapsulation of seed-coating tebuconazole and its effects on physiology and biochemistry of maize seedlings. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*. 2014, vol. 114, pp. 241–246. <http://dx.doi.org/10.1016/j.colsurfb.2013.10.014>
13. Yang L., Yang D., Yan X., Cui L., Wang Z., Yuan H. The role of gibberellins in improving the resistance of tebuconazole-coated maize seeds to chilling stress by microencapsulation. *Scientific Reports*. 2016, vol. 6, pp. 35447. DOI: 10.1038/srep3544
14. Özmen A.D., Özdemir F., Türkan I. Effect of paclobutrazol on response of two barley cultivars to salt stress. *Biologia Plantarum*. 2003, vol. 46, no. 2, pp. 263–268.
15. Gopi R., Sridharan R., Somasundaram R., Alagulakshmanan G.M. Growth and photosynthetic characteristics as affected by triazoles in *Amorophallus campanulatus* Blume. *Gen. Appl. Plant Physiology*. 2005, vol. 31, no. 3–4, pp. 171–180.
16. Bora K.K., Ganesh R., Mathur S.R. Paclobutrazol delayed dark-induced senescence of mung bean leaves. *Biologia (Bratislava)*. 2007, vol. 62, no. 2, pp. 185–188, Section Botany. DOI: 10.2478/s11756-007-0027-2
17. Kur'yata V.G., Khodanitskaya E.A. Influence of chlormequat-chloride on the formation of photosynthetic apparatus and productivity of oil flax in the right bank of forest-steppe of Ukraine. *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*. 2013, vol. 4, no. 8, pp. 88–93. (In Russian)
18. Rogach V.V., Poprotska I.V., Kuryata V.G. Effect of gibberellin and retardants on morphogenesis, photosynthetic apparatus and productivity of the potato. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Ser. Biology, Ecology*. 2016, vol. 24, no. 2, pp. 416–420. (In Ukrainian). DOI: 10.15421/011656
19. Wang C.Y. Modification of chilling susceptibility in seedlings of cucumber and zucchini squash by the bioregulator paclobutrazol (PP333). *Scientia Horticulturae*. 1985, vol. 26, no. 4, pp. 293–298.
20. Fletcher R.A., Hofstra G. Improvement of uniconazole-induced protection in wheat seedlings. *Journal of Plant Growth Regulation*. 1990, vol. 9, pp. 207–212.
21. Kraus T.E., Fletcher R.A. Paclobutrazol protects wheat seedlings from heat and paraquat injury. Is detoxification of active oxygen involved? *Plant and Cell Physiology*. 1994, vol. 35, no. 1, pp. 45–52.
22. Kraus T.E., Pauls K.P., Fletcher R.A. Paclobutrazol- and hardening-induced thermotolerance of wheat: are heat shock proteins involved? *Plant and Cell Physiology*. 1995, vol. 36, no. 1, pp. 59–67.
23. Kraus T.E., Fletcher R.A., Evans R.C., Pauls K.P. Paclobutrazol enhances tolerance to increased levels of UV-B radiation in soybean (*Glycine max*) seedlings. *Canadian Journal of Botany*. 1995, vol. 73, no. 6, pp. 797–806. <https://doi.org/10.1139/b95-088>
24. Webb J.A., Fletcher R.A. Paclobutrazol protects wheat seedlings from injury due to waterlogging. *Plant Growth Regulation*. 1996, vol. 18, pp. 201–206.
25. Gilley A., Fletcher R.A. Relative efficacy of paclobutrazol, propiconazole and tetraconazole as stress protectants in wheat seedlings. *Journal of Plant Growth Regulation*. 1997, vol. 21, no. 3, pp. 169–175.
26. Prusakova L.D., Chizhova S.I. Application of triazole derivatives in plant cultivation. *Agrokhiimiya*. 1998, no. 10, pp. 37–44. (In Russian)
27. Sopher C.R., Król M., Huner N.P.A., Moore A.E., Fletcher R.A. Chloroplastic changes associated with paclobutrazol-induced stress protection in maize seedlings. *Canadian Journal of Botany*. 1999, vol. 77, no. 2, pp. 279–290. <https://doi.org/10.1139/b98-236>
28. Lin K.-H., Pai F.-H., Hwang S.-Y., Lo H.-F. Pre-treating paclobutrazol enhanced chilling tolerance of sweet potato. *Plant Growth Regulation*. 2006, vol. 49, pp. 249–262.
29. Soumya P.R., Kumar P., Pal M. Paclobutrazol: a novel plant growth regulator and multi-stress ameliorant. *Indian Journal of Plant Physiology*. 2017, vol. 22, no. 3, pp. 267–278. DOI 10.1007/s40502-017-0316-x
30. Sankhla N., Upadhyaya A., Davis T.D., Sankhla D.D. Hydrogen peroxide-scavenging enzymes and antioxidants in *Echinochloa frumentacea* as affected by triazole growth regulators. *Plant Growth Regulation*. 1992, vol. 11, pp. 441–443.
31. Safina-Ostashevskaya G.F., Gordon L.Kh. Effect of fungicides on respiratory gas exchange of wheat roots. *Fiziologiya rastenii*. 1984, vol. 31, no. 5, pp. 896–901. (In Russian)
32. Korsukova A.V., Borovik O.A., Grabelnykh O.I., Voinikov V.K. The tebuconazole-based protectant of seeds “Bunker” induces the synthesis of dehydrins during cold hardening and increases the frost resistance of wheat seedlings. *Journal Stress Physiology and Biochemistry*. 2015, vol. 11, no. 4, pp. 118–127. (In Russian)
33. Korsukova A.V., Borovik O.A., Grabelnykh O.I., Dorofeev N.V., Pobezhimova T.P., Voinikov V.K.

Increase of cold resistance of spring wheat seedlings by the tebuconazole treatment of the seeds. *Izvestiya vuzov. Prikladnaya khimiya i biotekhnologiya*. 2015, no. 4, pp. 30–36. (In Russian)

34. Korsukova A.V., Grabel'nykh O.I., Borovik O.A., Dorofeev N.V., Pobezhimova T.P., Voinikov V.K. The Influence of the treatment of Seeds by Tebuconazole on the Carbohydrates Content and Frost Resistance of Winter Wheat and Winter Rye. *Agrokhiimiya*. 2016, no. 7, pp. 52–58. (In Russian)

35. Korsukova A.V., Gornostai T.G., Grabel'nykh O.I., Dorofeev N.V., Pobezhimova T.P., Sokolova N.A., Dudareva L.V., Voinikov V.K. Tebuconazole regulates fatty acid composition of etiolated winter wheat seedlings. *Journal Stress Physiology and Biochemistry*. 2016, vol. 12, no. 2, pp. 72–79.

36. Korsukova A.V., Gornostai T.G., Grabel'nykh O.I., Dorofeev N.V., Pobezhimova T.P., Dudareva L.V., Voinikov V.K. Fatty Acid Composition of Growths of Winter and Spring Cereals after Processing Seed of Tebuconazole-Based Protectant Bunker. *Agrokhiimiya*. 2018, no. 11, pp. 60–66. (In Russian). DOI: 10.1134/S0002188118110078

37. Navashin P.S. *Antifungal chemotherapy. Success and challenges. Antibiotiki i khimioterapiya*. 1998, vol. 43, no. 8, pp. 3–6. (In Russian)

38. Mel'nikov N.N., Novozhilov K.V., Belan S.R. *Pestitsidy i regulatory rosta rastenii* [Pesticides and plant growth regulators]. Moscow: Khimiya Publ., 1995, 575 p.

39. Baybakova E.V., Nefed'eva E.E., Belopukhov S.L. Assessment of the influence of modern protectants on the germination of seeds and growth of seedlings of grain crops. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya*. 2016, vol. 6, no. 3, pp. 57–64. (In Russian). DOI: 10.21285/2227-2925-2016-6-3-57–64

40. Bernardes P.M., Andrade-Vieira L.F., Aragão F.B., Ferreira A., da Silva Ferreira M.F. Toxicity of difenoconazole and tebuconazole in *Allium cepa*. *Water Air and Soil Pollution*. 2015, vol. 226, pp. 207. DOI: 10.1007/s11270-015-2462-y

41. Moreyra L.D., Garanzini D.S., Medici S., Menone M.L. Evaluation of growth, photosynthetic pigments and genotoxicity in the wetland macrophyte *Bidens laevis* exposed to tebuconazole. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 2019, vol. 102, no. 3, pp. 353–357. DOI: 10.1007/s00128-019-02539-8

42. Wang S.Y., Sun T., Faust M. Translocation of paclobutrazol, a gibberellin biosynthesis inhibitor, in apple seedlings. *Plant Physiology*. 1986, vol. 82, no. 1, pp. 11–14.

43. Matadha N.Y., Mohapatra S., Siddamallaiha L., Udipi V.R., Gadigeppa S., Raja D.P. Uptake and distribution of fluopyram and tebuconazole residues in tomato and bell pepper plant tissues. *Environmental Science and Pollution Research International*. 2019, vol. 26, no. 6, pp. 6077–6086. DOI: 10.1007/s11356-018-04071-4

44. Davis T.D., Steffens G.L., Sankhla N., Janick J.

Triazole plant growth regulators. *Horticultural Reviews*. 1988, vol. 10, pp. 63–105. <https://doi.org/10.1002/9781118060834.ch3>

45. Ji H., Zhang W., Zhou Y., Zhang M., Zhu J., Song Y., Lu J. A three-dimensional model of lanosterol 14 α -demethylase of *Candida albicans* and its interaction with azole antifungals. *Journal of Medicinal Chemistry*. 2000, vol. 43, pp. 2493–2505.

46. Benton J.M., Cobb A.H. The modification of phytosterol profiles and *in vitro* photosynthetic electron transport of *Galium aparine* L. (cleavers) treated with the fungicide, epoxiconazole. *Journal of Plant Growth Regulation*. 1997, vol. 22, no. 2, pp. 93–100.

47. Lukatkin A.S., Semenova A.S., Lukatkin A.A. The influence of growth regulators on the existence of toxic effects of herbicides on plants. *Agrokhiimiya*. 2016, no. 1, pp. 73–95. (In Russian)

48. Petricca S., Flati V., Celenza G., Di Gregorio J., Lizzi A.R., Luzi C., Cristiano L., Cinque B., Rossi G., Festuccia C., Iorio R. Tebuconazole and econazole act synergistically in mediating mitochondrial stress, energy imbalance, and sequential activation of autophagy and apoptosis in mouse Sertoli TM4 cells: possible role of AMPK/ULK1 axis. *Toxicological Sciences*. 2019, vol. 169, no. 1, pp. 209–223. DOI: 10.1093/toxsci/kfz031

49. Cao F., Souders C.L. 2nd, Li P., Pang S., Qiu L., Martyniuk C.J. Developmental toxicity of the triazole fungicide cyproconazole in embryo-larval stages of zebrafish (*Danio rerio*). *Environmental Science and Pollution Research International*. 2019, vol. 26, no. 5, pp. 4913–4923. DOI: 10.1007/s11356-018-3957-z

50. Ditchenko T.I., Yurin V.M., Golubovich V.P., Kudryashov A.P. Molecular mechanisms of the membranotropic action of 1,2,4-triazole derivatives. *Uchenye zapiski*. 2002, no. 4, pp. 11–17. (In Russian)

51. Yurin V.M., Ditchenko T.I. Modification Mechanisms of the Ion-Transport Properties of Plant Cell Plasma Membrane under the Effect of the Fungicide Propiconazole. *Agrokhiimiya*. 2009, no. 9, pp. 43–53. (In Russian)

52. Fletcher R.A., Hofstra G. Triadimefon – a plant multiprotectant. *Plant Cell Physiology*. 1985, vol. 26, no. 4, pp. 775–780.

53. Fletcher R.A., Gilley A., Sankhla N., Davis T.D. Triazoles as plant growth regulators and stress protectants. *Horticultural Reviews*. 2000, vol. 24, pp. 55–138.

54. Ergin S., Ozgur M. Effect of uniconazole and gibberellic acid on height control of pansy. *2012 4th International Conference on Agriculture and Animal Science IPCBEE*. 2012, vol. 47, issue 8, pp. 36–40. DOI: 10.7763/IPCBEE.2012.V47.8

55. Prusakova L.D., Chizhova S.I. Synthetic regulators of plant ontogenesis. In: *Itogi nauki i tekhniki. Ser. Fiziologiya rastenii. T. 7. Prirodnye i sinteticheskie regulatory ontogeneza rastenii* [Resume of science and technology. Series Plant Physiology. Vol. 7. Natural and synthetic regulators of plant ontogenesis]. Moscow: VINITI AN SSSR Publ., 1990, pp. 84–124.

- 56.** Pavlova V.V., Chizhova S.I., Prusakova L.D. Effect of triazolium compounds on the content of abscisic acid in barley plants. *Materialy III Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii "Regulatory rosta i razvitiya rastenii"* [Proc. III Int. Conf. "Regulators of plant growth and development"]. Moscow, 1995, p. 72. (In Russian)
- 57.** Steinbach H.S., Benesh-Arnold R.L., Sanchez R.A. Hormonal regulation of dormancy in developing sorghum seeds. *Plant Physiology*. 1997, vol. 113, no. 1, pp. 149–154.
- 58.** Yim K.-O., Kwon Y.W., Bayer D.E. Growth responses and allocation of assimilates of rice seedlings by paclobutrazol and gibberellin treatment. *Journal of Plant Growth Regulation*. 1997, vol. 16, no. 1, pp. 35–41.
- 59.** Hradilík J., Fišerová H. Interakce mezi giberelinem (GA₃) a paclobutrazolem (PP 333) u salátu, hrachu a lnu. *Acta Universitatis Agriculturae. (Brno). Facultas agronomica*. 1986, vol. 35, no. 4, pp. 5–11.
- 60.** Lucangeli C.D., Bottini R. Effects of *Azospirillum* spp. on endogenous gibberellin content and growth of maize (*Zea mays* L.) treated with uniconazole. *Symbiosis*. 1997, vol. 23, no. 1, pp. 63–72.
- 61.** Matysiak K., Kaczmarek S. Effect of chlorocholine chloride and triazoles – tebuconazole and flusilazole on winter oilseed rape (*Brassica napus* var. *oleifera* L.) in response to the application term and sowing density. *Journal of plant protection research*. 2013, vol. 53, no. 1, pp. 79–88. DOI: <https://doi.org/10.2478/jppr-2013-0012>
- 62.** Kobli V., Honfi P., Felszner Z., Tilly-mandy A. The influence of fungicides as growth retardant on the growth and flowering of *Ismelia carinata* Schousb. *Bulletin UASVM Horticulture*. 2010, vol. 67, no. 1, pp. 359–363. <https://www.researchgate.net/publication/260287781>
- 63.** Chizhova S.I., Pavlova V.V., Prusakova L.D. Abscisic acid content of and growth of spring barley plants treated with triazoles. *Fiziologiya rastenii*. 2005, vol. 52, no. 1, pp. 108–114. (In Russian)
- 64.** Kitahata N., Saito S., Miyazawa Y., Umezawa T., Shimada Y., Min Y.-K., Mizutani M., Hirai N., Shinozaki K., Yoshida S., and Asami T. Chemical regulation of abscisic acid catabolism in plants by cytochrome P450 inhibitors. *Bioorganic and Medicinal Chemistry*. 2005, vol. 13, pp. 4491–4498.
- 65.** Saito S., Okamoto M., Shinoda S., Kushiro T., Koshiba T., Kamiya Y., Hirai N., Todoroki Y., Sakata K., Nambara E., Mizutani M. A plant growth retardant, uniconazole, is a potent inhibitor of ABA catabolism in *Arabidopsis*. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*. 2006, vol. 70, no. 7, pp. 1731–1739.
- 66.** Vettakkorumakankav N.N., Falk D., Saxena P., Fletcher R.A. A crucial role for gibberellins in stress protection of plants. *Plant Cell Physiology*. 1999, vol. 40, no. 5, pp. 542–548.
- 67.** Kefeli V.I. Natural growth Inhibitors. *Fiziologiya rastenii*. 1997, vol. 44, no. 3, pp. 471–480. (In Russian)
- 68.** Titov A.F., Talanova V.V. *Ustoichivost' rastenii i fitogormony* [Resistance of plants and phytohormones]. Ed. by N.N. Nemova. Petrozavodsk: Karelian Scientific Center RAS Publ., 2009, 206 p.
- 69.** Korsukova A.V., Grabel'nykh O.I., Borovik O.A., Dorofeev N.V., Pobezhimova T.P., Voinikov V.K. Effect of tebuconazole-containing preparation Bunker on frost resistance of spring and winter wheat. *Materialy Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem "Rasteniya v usloviyakh global'nykh i lokal'nykh prirodno-klimaticheskikh i antropogennykh vozdeistvii"* [Proc. All-Rus. Sci. Conf. Int. Part. "Plants under global and local climatic and anthropogenic impacts"]. Petrozavodsk: Karelian Scientific Center RAS Publ., 2015, p. 277. (In Russian)
- 70.** Pomortsev A.V., Grabel'nykh O.I., Dorofeev N.V., Peshkova A.A., Voinikov V.K. Relation between frost-resistance of winter grains, their respiration rate and water – soluble carbohydrates content in autumn – spring period. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 2013, vol. 9, no. 4, pp. 115–121. (In Russian)
- 71.** Grabel'nykh O.I., Borovik O.A., Tauson E.L., Pobezhimova T.P., Katyshev A.I., Pavlovskaya N.S., Koroleva N.A., Lyubushkina I.V., Bashmakov V.Yu., Popov V.N., Borovskii G.B., Voinikov V.K. Mitochondrial energy-dissipating systems (alternative oxidase, uncoupling proteins, and external NADH dehydrogenase) are involved in development of frost-resistance of winter wheat seedlings. *Biochemistry*. 2014, vol. 79, issue 6, pp. 645–660. (In Russian). DOI: 10.1134/S0006297914060030
- 72.** Korsukova A.V., Borovik O.A., Pobezhimova T.P., Zabanova N.S., Dorofeev N.V., Grabel'nykh O.I. Differences in the mechanisms of the action of tebuconazole and the tebuconazole-based protectant on the activity of winter wheat mitochondria. *Materialy dokladov II Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem "Mekhanizmy regulyatsii funktsii organell eukarioticheskoi kletki"* [Proc. II All-Rus. Sci. Conf. Int. Part. "Mechanisms for regulating functions of eukaryotic cell organelles"]. Irkutsk: Publishing House of the Institute of Geography named after V.B. Sochava SB RAS. 2018, pp. 58–60. (In Russian). DOI: 10.31255/978-5-94797-318-1-58-60
- 73.** Vereshchagin A.G. *Lipidy v zhizni rastenii* [Lipids in plant life]. Moscow: Nauka Publ., 2007, 76 p.
- 74.** Shakirova F.M., Allagulova Ch.R., Bezrukova M.V., Aval'baev A.M., Gimalov F.R. The role of endogenous ABA in cold-induced expression of the TADHN dehydrin gene in wheat seedlings. *Fiziologiya rastenii*. 2009, vol. 56, no. 5, pp. 796–800. DOI: 10.1134/S1021443709050203
- 75.** Kerepesi I., Bányai-Stefanovits E., Galiba G. Cold acclimation and abscisic acid induced alterations in carbohydrate content in calli of wheat genotypes differing in frost tolerance. *Plant Physiology*. 2004, vol. 161, no. 1, pp. 131–133.
- 76.** Liu L., Cang J., Yu J., Wang X., Huang R., Wang J. and Lu B. Effects of exogenous abscisic acid on carbohydrate metabolism and the expression

levels of correlative key enzymes in winter wheat under low temperature. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*. 2013, vol. 77, no. 3, pp. 516–525. DOI: 10.1271/bbb.120752

77. Bakht J., Bano A., Dominy P. The role of

abscisic acid and low temperature in chickpea (*Cicer arietinum*) cold tolerance. II. Effects on plasma membrane structure and function. *Journal of Experimental Botany*. 2006, vol. 57, no. 14, pp. 3707–3715.

Критерии авторства

Побежимова Т.П., Корсукова А.В., Дорофеев Н.В., Грабельных О.И. выполнили экспериментальную работу, на основании полученных результатов провели обобщение и написали рукопись. Побежимова Т.П., Корсукова А.В., Дорофеев Н.В., Грабельных О.И. имеют на статью равные авторские права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Побежимова Тамара Павловна,
д.б.н., доцент, главный научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
✉ e-mail: pobezhimova@sifibr.irk.ru

Корсукова Анна Викторовна,
к.б.н., ведущий инженер,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
e-mail: avkorsukova@gmail.com

Дорофеев Николай Владимирович,
к.б.н., зам. директора по прикладной
и инновационной работе,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
e-mail: nicdoro@gmail.ru

Грабельных Ольга Ивановна,
д.б.н., доцент, главный научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН;
профессор,
Иркутский государственный университет;
e-mail: grolga@sifibr.irk.ru

Contribution

Tamara P. Pobezhimova, Anna V. Korsukova, Nikolay V. Dorofeev, Olga I. Grabelnych carried out the experimental work, on the basis of the results summarized the material and wrote the manuscript. Tamara P. Pobezhimova, Anna V. Korsukova, Nikolay V. Dorofeev, Olga I. Grabelnych have equal author's rights and bear equal responsibility for plagiarism.

Conflict of interests

The authors declare no conflict of interests regarding the publication of this article.

AUTHORS' INDEX

Tamara P. Pobezhimova,
Dr. Sci. (Biology), Associate Professor,
Principal research scientist,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SBRAS
✉ e-mail: pobezhimova@sifibr.irk.ru

Anna V. Korsukova,
Ph. D. Sci. (Biology), leading engineer,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SBRAS,
e-mail: avkorsukova@gmail.com

Nikolay V. Dorofeev,
Ph. D. Sci. (Biology), Vice-Director,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SBRAS,
e-mail: nicdoro@gmail.ru

Olga I. Grabelnych,
Dr. Sci. (Biology), Associate Professor,
Principal research scientist,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS;
Professor,
Irkutsk State University;
e-mail: grolga@sifibr.irk.ru