

УДК 632.11+632.112

## ФІЗИОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ТА СТРЕСПРОТЕКТОРНІ ФУНКЦІЇ СЕЛЕНУ В РОСЛИНАХ

О.Є. ДАВИДОВА,<sup>1</sup> В.А. ВЕШИЦЬКИЙ,<sup>1</sup> П.П. ЯВОРОВСЬКИЙ<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Науково-інженерний центр «АКСО» Національної академії наук України  
02160 Київ, Харківське шосе, 50

<sup>2</sup>Київське комунальне об'єднання зеленого будівництва та експлуатації зелених насаджень міста «Київзеленбуд»  
04053 Київ, вул. Кудрявська, 23

Узагальнено й проаналізовано літературні та власні експериментальні дані стосовно фізіолого-біохімічної ролі селену в рослинах, його адаптогенних і стреспротекторних властивостей.

*Ключові слова:* селен, рослини, стрес-фактори, адаптація, захист.

У зв'язку з природно-кліматичними змінами в останні роки активізувались наукові дослідження та розробки методів і засобів, що сприяють адаптації до нових умов вирощування культурних рослин, на які впливають біотичні (патогени) та абіотичні (температура, посуха, перезволоження, гіпоксія та ін.) стрес-фактори. Особливо актуальними стають розробки із вдосконалення методів виробництва — екологічно безпечних і таких, що відповідають принципам безперервного розвитку.

Одним із перспективних напрямів у цьому аспекті є застосування в рослинництві препаратів фітогормональної дії, деяких мікроелементів, у тім числі селену. Проблеми використання селену в рослинництві й тваринництві висвітлено в нашій праці [9], де основну увагу приділено фізико-хімічним характеристикам селену та його сполук, поширенню селену в ґрунтах, методам коригування дефіциту селену та його надлишку, вмісту і значенню селену в кормах та продуктах харчування, методам їх збагачення на селен. Однак в останні роки виявлено важливу роль селену в біохімічних і фізіологічних процесах самих рослин.

У праці зроблено аналіз літературних джерел, опублікованих після 2000 р., наведено результати наших власних досліджень. Розглянуто фізіолого-біохімічні функції селену, його вплив на продуктивність культур та якість продукції, адаптогенні і стреспротекторні властивості. Через новизну й недостатню вивченість предмета висновки різних авторів з окремих питань не завжди однозначні.

**Фізіологічні функції селену.** У багатьох регіонах світу, в тім числі й в Україні, у ґрунтах сільськогосподарського призначення фіксується дефіцит селену, необхідного для нормальної життєдіяльності людини і тварин [26]. Селенодефіцитними вважаються ґрунти із вмістом селену менш як 0,6 мг/кг. Внесення з добривами сірки, яка заважає надходженню селену в рослини, загострює дефіцит цього мікроелемента. Встановлено, що селен є незамінним елементом для людини, тварин, мікроор-

ганізмів та деяких інших еукаріотів [25]. Хоча селен не обов'язково є незамінним елементом для васкулярних рослин, здатність деяких рослин акумулювати його і трансформувати в біологічно активні речовини (БАР) має важливе значення для харчування і здоров'я людини та стану довкілля.

Дослідженнями останніх років біологічної ролі селену як активного учасника процесів життєдіяльності вищих рослин виявлено, що цей елемент необхідний рослинам у малих дозах (0,05—0,10 мг/кг сухої речовини (с.р.)) і токсичний — у великих (2—5 мг/кг с.р.) [36]. У рослинах він міститься у формі селенату ( $\text{Se}^{6+}$ ), селеніту ( $\text{Se}^{4+}$ ), селеніду і тіоселеніту ( $\text{Se}^{2+}$ ), у складі летких сполук — у формі диметилселеніду (ДМSe), диметилдиселеніду (ДМДSe) та ін. Є рослини-акумулятори селену (РАSe), що накопичують від 100 до кількох тисяч міліграмів Se на 1 кг сухої речовини, тоді як в інших рослинах його вміст в основному становить 0,01—1,0 мг Se/кг с.р. Селен має спільні ознаки із сіркою і транспортується високоспорідненими сульфатними переносниками через плазмолему клітин кореня. Поглинання  $\text{Se}^{4+}$  менше залежить від переносників. На поглинання цього елемента позитивно впливають ризосферні бактерії. За сульфатного засолення РАSe на відміну від інших видів поглинають переважно Se, а не S, з утворенням селеноамінокислот ( $\text{SeAK}$ ). За хлоридного засолення накопичення рослинами селену знижується. У клітинах рослин цей елемент бере участь у синтезі зв'язаної із селеноцистеїном тРНК, білків родини глутаматпероксидаз. Його метаболізм відбувається шляхом обміну сірки, селеноцистеїн та селенометіонін входять до складу білків хлоропластів. Після метилювання селенометіоніну в цитозолі утворюються леткі сполуки селену, звітрювання яких із деяких рослин, наприклад солонцю, сягає 420 мкг Se/м<sup>2</sup> поверхні поля за день.

Актуальність біологічної ролі селену в рослинах підтверджує широчінь його наукових досліджень у багатьох країнах світу [16, 34], що охоплює такі питання, як біогеохімічний кругообіг селену, в тім числі особливості біогеохімічного циклу, концентрації, розміщення, форми та доступність для рослин селеновмісних ґрунтових сполук, форми сполук селену в атмосфері, воді і рослинах; вплив чинників довкілля на його вміст у ґрунтах. Привертає увагу велика відмінність між видами рослин щодо їх пристосованості до різних рівнів селену в довкіллі та зв'язку з материнськими породами, кліматичними умовами, звітрюванням, вилуженням, леткістю, гранулометричним складом і родючістю ґрунтів. Вивчаються питання вмісту і форми селену в рослинах, різні аспекти й особливості його акумулювання рослинами, взаємодії з іншими елементами, його регульовальна дія у процесах живлення, можливі способи використання сполук селену в сільськогосподарському виробництві. Так, зазначається [16], що ще у 1986 р. Барклай та співавт. встановили прямий зв'язок між вмістом білка і селену в зерні деяких зернових культур. За концентрації Se 0,05 мг/кг с.р. вміст білка в зерні був <12 %; за 0,34 мг Se/кг с.р. — >14 %. Висловлено припущення, що, оскільки зі зростанням рівня азотного живлення в зерні пшениці збільшується вміст білка, вірогідно, між N і Se існує такий же взаємозв'язок.

У ВНДІ добрив і агроґрунтознавства (Москва) ведуться широкі дослідження фізіолого-біологічних властивостей селену в сільськогосподарських культурах, а також його впливу на продуктивність рослин [16—18]. Зокрема, за здатністю засвоювати й накопичувати селен запропоновано класифікувати рослини на три групи. До першої групи належать

рослини-накопичувачі (PAsе), які містять максимальну кількість цього елемента — 1000—15 000 мг Se/кг с.р. Виявлено близько 25 видів рослин родів *Astragalus*, *Onoposis*, *Xylorrhiza*, *Stanleya*, *Brassica*, які ростуть тільки на багатих на селен ґрунтах. Друга група охоплює окремі види рослин родів *Aster*, *Atriplex*, *Cistillija*, *Grindelia*, *Gutieria*, *Penstemon*. Максимальне накопичення селену в них сягає кілька сотень міліграмів на 1 кг с.р. за невисокого його вмісту в ґрунті. Третю групу формують рослини, що містять до 50 мг Se/кг с.р. Це більшість видів (усі культивовані злаки, низка бобових тощо), в яких найчастіше вміст Se становить 0,1—1,0 мг/кг, а щонайменше — 0,05 мг Se/кг, а далі відмічається його дефіцит. У рослин третьої групи вміст селену в біомасі у 1,5—2,0 рази менший, ніж у ґрунті.

Вміст селену в рослинах залежить від погодних умов вегетаційного періоду. Так, зниження суми активних температур і підвищення вологості спричиняють зменшення вмісту мікроелемента в репродуктивних органах ріпаку та пшениці. За порушення умов заготівлі та зберігання зерно злаків втрачає більш як 50 % селену, а в грубих кормах його вміст при цьому зменшується майже втричі. Оптимальним рівнем вмісту селену в рослинах вважають 0,1 мг Se/кг с.р., який є безпечним для тварин. Для пасовищних трав нижня межа концентрації становить 100, верхня — 3000 мкг/кг ґрунту. Чимало авторів нормальною вважає концентрацію селену в листках рослин 0,01—2,0, токсичною — 5—30 мг/кг. Ці інтервали приблизні для конкретних окремих систем ґрунт — рослина. Для різних видів рослин токсичні концентрації селену варіюють у широких межах. Наприклад, люцерна, конюшина, горох, соя, тютюн чутливі до концентрації 20 мкг Se/кг ґрунту. Ріст кормових бобів пригнічується за 100 мкг Se/кг ґрунту, тоді як інші кормові трави і злаки за такої його концентрації розвиваються нормально. Так, пшениця без помітних негативних ознак переносить у кілька разів більшу концентрацію цього елемента.

Голубкіна [6, 7] встановила залежність вмісту селену в рослинах від сортових особливостей культури. За однакових умов найбільшу здатність до накопичення селену в зерні виявили такі сорти ярої пшениці: Родіна (418 мкг/кг); Сибірська-3 (393 мкг/кг); Ленінградська (350 мкг/кг). Сорти Еніта і Приокська, районовані в Московській обл., накопичували до 170—200 мкг Se/кг, мінімальний його вміст — у пшениці Лада (133 мкг/кг). Сортові особливості характерні також для овочевих культур, зокрема солодкого перцю, вирощуваного в умовах захищеного ґрунту.

Результати досліджень із визначення токсичності селену показали, що  $\text{Na}_2\text{SeO}_3$  за низьких концентрацій стимулює, а за високих — інгібує в рослинах біосинтез  $\alpha$ -амінолевулінової кислоти і збільшує вміст АБК, що негативно позначається на рості пшениці [35].

Зазначимо, що через складність існуючих методик кількісного визначення селену в природних об'єктах ще не встановлено межі його токсичного вмісту в продукції рослинництва. Однак у зв'язку з посиленням уваги до збалансованості харчових продуктів і кормів за мікроелементним складом ця проблема вирішуватиметься у комплексі взаємодії Se з іншими елементами, а поки що вона є однією з найскладніших і маловивчених.

У багатьох країнах, насамперед у Росії і Китаї, проводяться широкі дослідження впливу селену на фізіологічні й біохімічні процеси в

рослинах окремих видів. Так, при вивченні впливу внесення у ґрунт різних кількостей селену на активність ферментів глутатіонредуктази (ГР) і каталази в листках проростків сої виявлено, що за концентрацій <math><10 \text{ мг Se/кг ґрунту}</math> активність ГР зростала разом зі збільшенням концентрації селену в ґрунті, а за більших — незначно знижувалась. Активність каталази за концентрацій <math><1 \text{ мг Se/кг ґрунту}</math> позитивно корелювала з концентраціями добавок селену [48].

За результатами досліджень ефективності обприскування рослин ячменю у фазу виходу в трубку водним розчином  $\text{Na}_2\text{SeO}_3$  різних концентрацій (0, 50, 150 та 300 мг/л) встановлено, що ця культура має велику здатність до біологічної акумуляції селену: вміст загального Se в оброблених рослинах перевищував 10 мкг/г, що в 60 разів більше, ніж у контролі (обприскування водою). Майже 90 % загального Se містилось у рослинному білку, нуклеїнових кислотах і полісахаридах [40]. Селен сприяв збільшенню вмісту білка й інгібував інтенсивність дихання рослин. Оптимальною для збільшення вмісту нуклеїнових кислот і полісахаридів була концентрація селеніту натрію 10 мг/л. Селен проявив себе як антиоксидант, а в ячмінному солоді підвищував активність пероксидази, поліфенолоксидази та глутаматпероксидази.

У збагачених на селен рослинах ячменю селеніт абсорбувався у листках і трансформувался в органічні селеновмісні метаболіти. У нуклеїнових кислотах, полісахаридах і білках його вміст становив 2,30; 10,95 і 74,54 % загальної кількості. Органічний селен біологічних макромолекул перевищував 87 % загального його вмісту [45].

У тканинах бобової трав'янистої рослини *Melilotus indica* L. виявлено й визначено вміст п'яти SeАК — селеноцистину (SeЦ), селенометіоніну (SeМ), селеноцистеїну (SeЦн), селенометилселеноцистину (SeMSeЦ) та  $\gamma$ -глутамілселенометилселеноцистеїну ( $\gamma$ -ГSeMSeЦн) [41]. Їх вміст становив від 15,3 для рослин, культивованих на селенодефіцитному ґрунті, до 109,8 ммоль/кг — на ґрунті з високим вмістом цього елемента. Виявлений  $\gamma$ -ГSeMSeЦн синтезувався у вкрай малих кількостях, тому не міг перетворюватись на токсичний елемент в поживному ланцюгу. Непротейнові SeАК накопичуються у селенакумулювальних рослинах подібно. Вміст SeЦн в них зростає в разі збільшення загальної концентрації селену з 5,07 до 22,02 мг/кг і залишається без змін за подальшого її зростання з 22,02 до 117,4 мг/кг. Вміст SeМ перевищував 50 % загальної кількості SeАК у рослинах. Тому необхідні подальші дослідження механізмів, що обмежують акумуляцію SeЦн і стимулюють накопичення SeМ.

Частина робіт присвячена вивченню впливу селену на вміст хлоропластових пігментів. У дослідях із рослинами рису й ріпаку встановлено, що в разі підвищення концентрації селену в ґрунті вміст хлорофілу в листках проростків рису й ріпаку збільшувався [46, 47].

Із метою визначення найефективнішого способу застосування селеновмісних сполук в овочівництві вивчали специфічність накопичення селену за кореневого й позакореневого підживлення рослин томатів гібридів Фараон, Фронтеро, Страус, Адмірал, Титанік (індетермінантні гібриди) та Червона стріла (напівдетермінантний гібрид) [7]. Селен у формі селенатів і селенітів вносили із розрахунку 7,5 г/га в систему крапельного зрошення одноразово на початку фази плодоношення або дворазово за позакореневого підживлення. Застосування РРР еліну сприяло накопиченню селену рослинами. При цьому він рівномірніше розподі-

лявся між м'якоттю і шкіркою плоду, забезпечував вищу поживну якість плодів, тоді як за окремого застосування (без РРР) препаратів селен накопичувався переважно у шкірці.

Під час дослідження селену як індуктора утворення сульфгидрильних груп у рослинах їстівного шпинату і ґрунтового томату в культуральне середовище вносили  $\text{Na}_2\text{SeO}_3 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$  і  $\text{Na}_2\text{SeO}_4$ . Різні форми й дози Se по-різному впливали на вміст загального глутатіону (трипептид  $\gamma$ -глутамілцистеїнілгліцин) і небілкових SH-груп (відновлених тіолових груп глутатіону). Важливість глутатіону в клітині пов'язана з його антиоксидантними властивостями. Глутатіон не тільки захищає клітину від таких токсичних агентів, як вільні радикали, а й визначає редокс-статус внутрішньоклітинного середовища загалом. Співвідношення відновлений/окиснений глутатіон всередині клітини є одним із найважливіших параметрів рівня оксидативного стресу. Селеніт сприяє більшому накопиченню SH-груп у коренях, селенат — у пагонах [27].

Зважаючи на специфічність тютюну як сировини для виробництва цигарок, вивчено динаміку селенового статусу цієї рослини залежно від вмісту мікроелемента у ґрунті [38]. У вегетаційному досліді в ґрунт вносили різні дози сполук селену. Його вміст у листках, коренях і стеблах рослин становив відповідно 3,8—310; 2,2—57 та 1,4—42 мкг Se/г і позитивно корелював із внесеною дозою елемента, зростаючи у такій послідовності: стебла < корені < листки. Ця послідовність характеризує здатність органів рослин до акумуляції селену. Виявлено, що накопичення селену в листках, стеблах і коренях може становити відповідно 54,3—70,8; 20,8—37,5 і 5,5—9,5 % загального вмісту елемента. Акумуляція селену в надземній частині рослин тютюну сягала 90 %, у коренях — 10 % загального його вмісту в рослинах. Ефективність використання селенових добрив рослинами тютюну становила 8,9—18,1 %, що відповідає рівню використання фосфорних добрив за тих самих умов.

Під час вивчення впливу  $\text{NaHSeO}_3$  і фітогормону ІОК на поглинання рослинами кукурудзи іонів  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$  і  $\text{Ca}^{2+}$  у поживне середовище Хогленда з мікроелементами на 8—9-ту добу проростання додавали ІОК і  $\text{NaHSeO}_3$ . Ці компоненти достовірно змінювали поглинання й акумуляцію катіонів  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$  і  $\text{Ca}^{2+}$  у листках і тканинах мезокотилія й кореня. Отже, зміна транспортування деяких елементів живлення, вірогідно, є одним із перших симптомів впливу селену на рослини [32].

Фізіологічну активність селену підтверджують також результати дослідження стимуляції селенметіоніном проростання насіння тропічної кормової рослини *Stylosanthes humilis* Н.В.К. із тривалим періодом спокою (12—15 міс), який може скорочуватись під дією суміші етефону (етиленпродуцента) та бензиладеніну [23]. Спокій стратифікованого насіння знімався частково або повністю під впливом SeM залежно від його концентрації ( $10^{-5}$ — $10^{-3}$  М). Цей реактив сприяв також продукуванню етилену за вмісту в поживному середовищі бензиладеніну. SeM знімав спокій насіння стимуляцією утворення етилену через його попередника — 1-аміноциклопропан-1-карбонової кислоти (АЦК). Такий механізм підтверджено усуванням впливу SeM на проростання насіння в разі додавання у середовище інгібітору АЦК-синтази — аміноетоксивінілгліцину; при цьому відсоток проростання насіння знижувався із 40 до 2 %. За подальшого додавання в середовище АЦК проростання насіння відновлювалось до 50 %. За спільної дії SeM й етефону (або SeM і бензиладеніну) частка проростання насіння збільшувалась.

Доведена численними дослідженнями важливість селену для багатьох сільськогосподарських культур обумовила потребу визначення стабільності органічних селеновмісних сполук у рослинах і вплив на неї умов зберігання й переробки рослинницької продукції. З цією метою було проведено досліди зі збагаченими на селен часником і цибулею у процесі їх тривалого зберігання. З'ясовано, що за сублімаційного висушування в часнику не порушуються хімічні властивості селеновмісних БАР. Однак у разі тривалого зберігання часнику за кімнатної температури вміст SeMSeЦ у ньому знижується. Синтетичний інгібітор алінази гідроксиламін ефективно запобігає втратам SeMSeЦ, що підтверджує припущення про розкладання SeMSeЦ під впливом алінази. У цибулі також виявлено аліназу і SeMSeЦ, однак останній в аналогічних умовах зберігання стабільніший, ніж у часнику [42].

**Вплив селену на продуктивність рослин та якість продукції.** Під час розробки способів збагачення на селен овочів у МСГА вивчено вплив селену у формі  $\text{Na}_2\text{SeO}_3$  на продуктивність та якість салату (*Lactuca sativa* var. *secatina* і *Lactuca sativa* var. *capitata*) сортів Московський парниковий, Зеленолистяний, Берлінський жовтий та Лолло Росса. У вегетаційних дослідах на фоні NPK у ґрунт вносили 0,75; 1,5 і 3,0 мг Se/кг; для передпосівної обробки насіння протягом 3 год замочували в 0,0001; 0,001 та 0,01 %-х водних розчинах  $\text{Na}_2\text{SeO}_3$ ; для позакореневого підживлення застосовували 0,00025; 0,005 та 0,001 %-ні розчини цього препарату. У рослинах сорту Московський парниковий за всіх способів обробки селеном підвищувався вміст вітаміну С. У результаті передпосівної обробки насіння салату сорту Зеленолистяний розчинами селеніту концентрацією 0,001 і 0,01 % урожай підвищувався на 17,5—19 %. Замочування насіння сприяло значному зниженню вмісту в рослинах нітратів. У листках рослин усіх сортів за винятком Лолло Росса збільшувався вміст хлорофілу й аскорбінової кислоти (АК). Найпридатнішими за впливом на урожай та якість продукції способами визнано обробку насіння 0,01 %-м або позакореневу обробку рослин 0,001 %-м розчином селеніту натрію [14, 15].

Як уже згадувалось, у ВНДІ добрив і агроґрунтознавства (Москва) вивчають вплив селену на продуктивність рослин. Згідно з результатами досліджень Серьогіної та співавт. [16—18], Se у низьких концентраціях необхідний багатьом культурам, однак потреба в ньому визначається видовими і сортовими особливостями рослин. Експериментально доведено, що навіть низькі концентрації Se не завжди позитивно впливають на ріст, розвиток і продуктивність рослин. Ці роботи проаналізовані нами раніше [9], тут наведемо лише висновки:

- оптимальна концентрація селеніту натрію для передпосівної обробки насіння пшениці — 5 г/ц незалежно від умов водозабезпечення;
- існує сортова специфічність дії Se на ріст і розвиток рослин та їх продуктивність як за оптимальних умов, так і за нестачі водозабезпечення; так, селен позитивно впливає на ріст, розвиток і продуктивність пшениці сорту Іволга за різних рівнів азотного живлення, найбільший ефект відмічено на фоні високої забезпеченості рослин елементами мінерального живлення; навпаки, обробка селеном насіння пшениці сорту Московська 35 недоцільна через його негативний вплив на ріст, розвиток і продуктивність рослин цього сорту;
- фотосинтетичні показники і донорно-акцепторні відносини між колосом та асиміляційним апаратом рослин поліпшуються в разі обробки насіння сполуками селену, але ступінь цього поліпшення залежить від умов зволоження.

Висновки інших дослідників дещо різняться від наведених вище. В умовах вегетаційного дослідження на дерново-підзолистому ґрунті Родіонова [12, 13] вивчала вплив мікроелементів Zn, Se і Cr (передпосівна обробка насіння, внесення у ґрунт, обприскування рослин) на продуктивність і вміст білка в зерні ярої пшениці сорту Іволга та квасолі сорту Рант. Насіння квасолі обробляли ризоторфіном. Селен під квасолі вносили у ґрунт у формі  $\text{NaHSeO}_3$  в дозі 1 мг Se/кг ґрунту, для обробки насіння брали 5 мг Se/100 г насіння, для позакореневого підживлення —  $5 \cdot 10^{-4}$  %-й розчин у фазі колосіння пшениці та бутонізації квасолі; цинк у формі  $\text{ZnSO}_4$  — відповідно 1 мг/кг, 60 мг/100 г та  $5 \cdot 10^{-2}$  %-й розчин; хром (калієво-хромовий галун) — 1 мг/кг, 5 мг/100 г та  $5 \cdot 10^{-2}$  %-й розчин. Цинк стимулював ріст і розвиток рослин пшениці, внаслідок чого збільшувалась озерненість колоса й урожай зростав на 18 %. Селен і хром не вплинули на продуктивність цих культур, а селен сприяв підвищенню вмісту білка в обох культурах. За всіх способів застосування  $\text{NaHSeO}_3$  селен накопичувався у репродуктивних органах рослин. У разі підвищення рівня азотного живлення пшениці й інокуляції насіння квасолі вміст селену, хрому і цинку в зерні цих культур знижувався.

Досліджували [8] вплив бактеріального препарату екстрасолу, макро- та мікроелементів, у тім числі селеновмісних, на продуктивність ячменю. Насіння перед висіванням обробляли водними розчинами солей мікроелементів: 0,05 %-ми  $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$  і  $\text{MnSO}_4$ , та  $10^{-6}$  М  $\text{Na}_2\text{SeO}_4$  й екстрасолу. В усіх варіантах польова схожість насіння підвищувалась на 12—19 %; найбільшою вона була у варіанті з  $\text{Na}_2\text{SeO}_4$ . За врожаю в контролі (без мікродобрих) 18,4 ц/га приріст на фоні внесених макродобрих сягав 16 ц/га, а за внесення макродобрих із передпосівною обробкою насіння екстрасолом і мікроелементами — 20 ц/га.

У процесі розробки способу збагачення зерна рису на селен під час дослідження взаємодії селену з фосфором за вирощування в умовах вегетаційного дослідження в ґрунт вносили по 0,08 і 0,4 г  $\text{P}_2\text{O}_5$ /кг ґрунту та по 0,3 і 6 мг Se/кг. Вивчали взаємодію різних кількісних комбінацій P і Se в ґрунті та їх вплив на надходження селену в рослини. За дози 0,3 мг Se/кг ґрунту він стимулював ріст рослин, а надлишковий його вміст приводив до збільшення маси рослин незалежно від доз фосфору. Зі збільшенням доз Se його загальний вміст у рослинах стрімко зростав у ряду: корені < солома < полова < зерно. Вміст Se в соломі за внесення 0,08 г  $\text{P}_2\text{O}_5$ /кг був нижчим, ніж у варіанті без фосфору, і збільшувався за дози 0,4 г  $\text{P}_2\text{O}_5$ /кг. Відмінність дії доз фосфору була істотною у фазу куціння, а під час дозрівання зерна — нечіткою [31].

Досліджено вплив селену на фізіологічні й біохімічні процеси в рослинах конопель *Cannabis sativa* L. на ранніх етапах онтогенезу [20—22]. Насіння на 1 добу замочували в розчині  $\text{Na}_2\text{SeO}_4$  ( $10^{-6}$ — $10^{-4}$  %) і пророщували за 18—20 °С. У польових дослідженнях за обробки насіння  $10^{-4}$  %-м розчином  $\text{Na}_2\text{SeO}_4$  схожість насіння сортів Кубанська рання, Зіниця і Слов'янка збільшилась відповідно на 19,4; 11,2 і 12,5 %. На ранніх етапах значно посилювався ріст рослин у висоту, швидше накопичувалась надземна біомаса, активніше формувалась коренева система. Оптимальна концентрація Se для різних сортів рослин була різною. У подальших дослідженнях було виявлено вплив селенату натрію на фітогормональний статус дводомних рослин конопель [22], зокрема посилювалась жіноча сексуалізація, що, як припускають, реалізується через вплив селену на баланс фітогормонів — гібереліну і зеатину.

Описано [5] збільшення під впливом селену репродуктивних можливостей козлятників східного і лікарського. Замочування насіння в розчині  $\text{Na}_2\text{SeO}_4$  ( $10^{-3}$ — $10^{-5}$  %) і внесення селенату в ґрунт (0,25—0,50 мг/кг) не тільки інтенсифікували ріст рослин, а й істотно поліпшували їх здатність до розмноження, особливо вегетативного, яке в обох видів є домінуючим. У козлятнику східного сорту Гале кількість паростків збільшилась на 6—28 %, а їх довжина за 5 міс — на 9—94 %, збільшилась дружність весняного відростання. У козлятнику лікарського сорту Салют кількість паростків зросла на 26—55 %, насіннева продуктивність — на 20—28 %.

Вплив селену на ріст і розвиток рослин ріпаку, його кореневої системи досліджували на стадії проростків при культивуванні рослин у ґрунті та в умовах гідропоніки. За внесення в поживний розчин  $\text{Na}_2\text{SeO}_3$  (9; 12; 15; 18; 21 та 24 мг Se/л) інтенсивність росту рослин підвищувалась порівняно з контролем (вода). При доведенні концентрації до 21 мг Se/л біопродуктивність коренів зростала, а подальше її підвищення зменшувало потужність кореневої системи. За найвищої концентрації Se частка клітин кореневого чохла, а також їх біопродуктивність зменшувались [48].

Є роботи, присвячені вивченню ефективності дії селеновмісних сполук і препаратів у комплексі з іншими, зокрема бактеріальними. Досліджено вплив екстрасолу (препарат ризосферних азотфіксувальних бактерій) та селену на продуктивність і якість урожаю ярої пшениці сорту Землячка. Насіння перед висіванням обробляли екстрасолом, селенатом і селенітом (препарат неоселен) натрію та їх комбінаціями. У результаті на 11—27 % підвищилась польова схожість насіння та чиста продуктивність фотосинтезу; збільшився урожай зерна і вміст у ньому клейковини. Для підвищення врожаю ефективнішим виявився екстрасол, а для поліпшення якості зерна — неоселен. Синергізм дії цих двох препаратів не спостерігався [10].

Для рослин-накопичувачів Se, які можна вирощувати на високому фоні селену й використовувати для збагачення ним раціонів, важливо вивчити вплив високих фонів Se на насінневу продуктивність та якість насіння таких культур. У зв'язку з цим досліджено вплив селену на насінневу продуктивність, якість і схожість насіння капустиної культури — накопичувача Se *Brassica oleracea* [29]. Рослини вирощували у 38-літрових посудинах, у поживний розчин вносили  $\text{Na}_2\text{SeO}_4$  — 0; 1; 2; 3; 4; 5; 6 і 7 мг/л. В міру підвищення концентрації  $\text{Na}_2\text{SeO}_4$  вміст Se в листках і переважно в насінні збільшувався лінійно. За концентрації солі цього елемента 5 мг/л і вище схожість насіння дещо спадала, однак була не нижчою за 94 %. Отже, за високих рівнів селену в ґрунті він накопичується в капустяних рослинах, але не чинить негативного впливу на якість насіння.

Під час розрахунків доз внесення селену в ґрунт як добрива або елемента підживлення треба враховувати можливість зміни валентності доданого селену у ґрунтовому розчині, що може впливати на кількісний склад селеновмісних речовин у тканинах рослини. Так, дослідженнями в інкубаційних посудинах із перезволоженням за різних значень окисно-відновного потенціалу (*Eh*) ґрунту доведено, що за двох значень *Eh* 20 % селенату трансформується у нерозчинну фазу, а 80 % — залишається у ґрунтовому розчині [30]. За низького *Eh* (175 мВ) 90 % селену в ґрунтовому розчині знаходиться у стійкій органічній формі. Близько 10 % селенату



відновлюється до селеніту в першу добу. За високого  $Eh$  (450 мВ) 70,9 % селену в першу добу міститься у вигляді селенату, який є стійкою формою, і 20 % — в органічній формі. З подовженням інкубації органічний селен окиснюється до селеніту, а останній, у свою чергу, швидко окиснюється до селенату.

**Адаптогенні та стреспротекторні властивості селену.** Численними дослідженнями останніх років підтверджено адаптогенні та стреспротекторні властивості селену, його здатність коригувати негативний вплив на рослини різних стрес-факторів — як біотичних, так і абіотичних. Так, досліджено зв'язок між здатністю рослин накопичувати селен на різних стадіях вегетації та його роллю в рослинах на прикладі видів бобових (Fabaceae) [1, 3—5]. При цьому виходили з того, що інтенсивний ріст рослин завжди супроводжується утворенням у тканинах великої кількості вільних радикалів, які є причиною, зокрема, пероксидного стресу. Оскільки в період найінтенсивнішого росту рослина накопичує Se у більших кількостях, ніж за помірного росту, надлишок вільних радикалів може усуватись селеном. Дослідженнями на шести видах бобових, у тім числі й сої, виявлено, що у фази формування стебел і гілок у рослинах міститься максимальна кількість Se на одиницю маси; у фази цвітіння, бутонізації та в період наливання бобів вміст Se різко знижується, тобто його концентрація на різних стадіях змінюється, що вірогідно обумовлено різною потребою рослини в ньому як захисному агенті в процесі онтогенезу [4].

За наявності  $Na_2SeO_4$  в разі вирощування козлятника в екстремальних умовах (висока інтенсивність світла, низькі температури) активність процесів пероксидного окиснення ліпідів мембран знижується. При цьому змінюється активність супероксиддисмутази (СОД) і ГР, що підтверджує вплив селену на окисно-відновний статус клітин [3]. У разі обробки насіння і рослин козлятника східного сорту Гале  $10^{-5}$  %-м водним розчином  $Na_2SeO_4$  або внесення препарату в ґрунт (0,25—1,0 мг/кг) він забезпечував підвищення схожості насіння, поліпшення виживаності проростків у стресових ситуаціях (гіпо- й гіпертермія, гіпоксія, засоленість і закислення ґрунтів тощо). Менше утворювалось продуктів пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ) біомембран, зростала активність ГР, протейназ, швидше ділились клітини. Внесення селенату в ґрунт сприяло утворенню ендогенних РРР у рослинах і ризосфері [5]. Крім того, у польових дослідженнях забезпечувався кращий симбіоз рослини з бульбочковими бактеріями, збільшились число бульбочок на  $1\text{ м}^2$  та їх маса. При цьому частка неактивних бульбочок різко зменшувалась, що підтверджує здатність селену підвищувати резистентність бульбочкових бактерій за несприятливих для їх життєдіяльності умов [1].

У Китаї досліджено вплив селену на окисно-відновний потенціал рослин капусти (*Brassica campestris* cv. Chiba), яку обробляли водними розчинами селеновмісних сполук. Високі концентрації розчинів (500 мкг/л) діоксиду селену, селеніту і селенату інгібували приріст (65—70 % контролю) маси сирової речовини одномісячних рослин. Органічні форми — SeM і SeЦ на їх ріст істотно не впливали. Активності глутатіонпероксидази, ГР і СОД були вищими за низької концентрації селену. Його застосування сприяло підвищенню вмісту відновленого глутатіону, значним змінам активності окисно-відновних ферментів. Інакше кажучи, надмірний вміст у субстраті неорганічного селену виявляється як стрес-фактор, а в помірних дозах він ослаблює дію стресу [28].

Селен, що міститься в оболонці насіння, виконує захисну функцію. Встановлено, що його вміст в оболонці може бути більшим ніж у перикарпії у 2—20 разів залежно від виду рослини. Дослідженням 7 видів багаторічних цибулин *Allium* L. (10 сортозразків) і 15 сортів капусти *Brassica* L. виявлено, що вміст Se в насінні й оболонці пропорційний їхнім масам. Позитивний вплив селену оболонки на проростання насіння пояснюють наявністю особливої форми ендogenous регулювання, що виявляється в його захисній функції, яка забезпечує інтенсивний розвиток проростків [6].

Безперервне вирощування сої без сівозміни спричинює погіршення стану рослин та якості врожаю, тому в Китаї у польових і вегетаційних дослідах вивчали дію селену на рослини за цих умов. За доз <0,50 мг/кг ґрунту у вегетаційних дослідах та до 300 г/га — у польових селен сприяв підвищенню вмісту в листках рослин Mg, Fe і Mn. Встановлено, що в умовах безперервного вирощування сої застосуванням селену можна підтримувати будову мембран хлоропластів у нормальному стані. За відсутності селену хлоропласти набрякали, їхні грани зникали і навіть трансформувались у етіопласт. Низькі дози селену запобігають пероксидному стресу, підтримують нормальний ріст рослин [43].

Доведено, що селен зберігає підвищену обводненість рослинних тканин за посухи, не зменшуючи при цьому інтенсивність транспірації [11]. В умовах водного дефіциту захисна дія селену спрямована не на зменшення втрат води внаслідок транспірації, а на інтенсивніше надходження з ґрунту за стимуляції водопоглинальної діяльності кореня. Селен різко інгібує стресіндуковану акумуляцію проліну і гальмує активність пероксидази (ПОД), що побічно підтверджує антиоксидантні функції селену.

Чимало робіт присвячено виявленню дії селену на стан рослин за стресів, спричинених опромінюванням. Зокрема, досліджували вплив селену на стійкість рослин ячменю до оксидного стресу, зумовленого світлом підвищеної інтенсивності й дефіцитом цинку [19]. Одним із показників розвитку оксидного стресу в клітині є збільшення вмісту маломолекулярного діальдегіду (МДА) — продукту пероксидного окиснення ліпідів. Згідно з результатами дослідів, за додавання у поживне середовище селену вміст МДА в рослинах зменшувався на 25 %, що підтверджує протекторну дію цього мікроелемента щодо збереження цілісності мембран. Додавання селену сприяло підвищенню стійкості фотосинтетичного апарату дослідних рослин, що виявлялось вищим вмістом хлорофілу *a* і *b* (відповідно на 44 і 27 % порівняно з контролем). Після падіння обводненості тканин за оксидного стресу відбувалась індукція акумуляції проліну — одного з основних осмопротекторів у рослин. Відомо, що крім функції осморегуляції пролін може також виконувати антиоксидантні функції з утилізації гідроксильних радикалів. Тому зменшення його вмісту в рослинах більш як на 25 % у разі додавання в поживне середовище селену може свідчити про зниження інтенсивності перебігу пероксидних процесів, спричинених оксидним стресом. Отже, наявність захисних функцій селену підтверджує зокрема його вплив на антиоксидантну систему рослин, у тім числі на активність низки ферментів і накопичення низькомолекулярних антиоксидантних сполук [19].

Досліджували також комбінований вплив на два види гречки — посівної (*Fagopyrum esculentum* Moench) і татарської (*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaerth) УФ-В випромінювання з довжиною хвилі 280—320 нм

та обробки рослин селенатом [24]. Рослини вирощували на трьох фонах УФ-В. На сьомому тижні їх обприскували водним розчином  $\text{Na}_2\text{SeO}_4$  концентрацією  $1 \text{ г/м}^3$  для ослаблення впливу УФ-стресу. За підвищеного фону УФ-В випромінювання синтезувались УФ-В абсорбувальні компоненти, у листках зменшувався вміст хлорофілу *a*. Ефективний квантовий вихід фотосистеми II в обох видів гречки знижувався під впливом УФ-В випромінювання і відновлювався після застосування селену.

В іншій роботі зазначено, що селен підвищує антиоксидантний потенціал і стресозахисну здатність рослин, стимулює їх ріст за короткочасного впливу епізодичного УФ випромінювання [33]. Досліджено можливість отримання цих ефектів у рослин салату посівного, що росте на субстраті без селену та на фонах 0,01 і 0,05 мг Se/кг ґрунту за тривалого опромінювання УФ-В з малою дозою короткохвильового УФ-С (довжина хвилі 280—100 нм) або без опромінювання. За відсутності УФ-випромінювання молоді рослини використовували селен для створення енергетичних запасів — підвищення врожаю біомаси. УФ-стрес змінював структуру, руйнував клітини і зменшував урожай. За низького рівня стресу потовщені стінки клітин захищали їх механічно внаслідок зниження пероксидного окиснення ліпідів, а за жорсткого УФ-стресу пероксидне окиснення посилювалось і проявлялась захисна функція селену у зв'язку з підвищенням антиоксидантного потенціалу. Захист хлоропластних ферментів сполуками селену стимулював ріст рослин [33].

В умовах *in vitro* досліджували радіопротекторну роль селеноамінокислот (SeAK), виходячи з того, що в дослідженнях засобів зниження радіаційної загрози в біології достатньо вивчена роль сульфгідрильних сполук (СГС). Ці сполуки відомі тим, що вони здатні вступати в реакції за участю вільних радикалів з відновленням пошкоджених молекул, здатні формувати змішані дисульфіди. Встановлено специфічний вплив СГС на зниження радіаційного пошкодження амінокислот (гістидин, метіонін, фенілаланін, цистин), цитохрому, гемоглобіну та альбуміну в розчинах за анаеробних умов. У розчинах амінокислот, пептидів і білків радіаційно індуковані непарні електрони решіт-решт локалізуються на атомах сірки. Оскільки, як стверджують, ідеальним радіопротектором є молекула з атомами сірки, яка здатна легко вивільняти і приймати електрони та атоми водню без дисоціації, то SeAK будуть кращими радіопротекторами, ніж сірковмісні амінокислоти, тому що іонізаційний потенціал і енергія зв'язків у селену менші, ніж у сполук сірки, і селен виявляє сильніші металічні властивості, ніж сірка. Біологічну функцію селену як мікроелемента, що входить до складу амінокислот і протеїнів, пояснюють його високими окисно-відновними властивостями. У результаті встановлено, що серед механізмів біологічної функції SeAK найважливішими є такі, як дезактивація вільних радикалів та відновлення пошкоджених ділянок молекулярних ланцюгів [35].

У зв'язку з тим що гербіцидна обробка посівів часто призводить до стресового стану через появу в листках пошкоджувальних активних форм кисню (АФК), досліджено вплив селену на їх нейтралізацію в рослинах рису, оброблених мефеноцетом. Селен зумовлював збільшення висоти рослин, довжини їх коренів, підвищення вмісту білка, глутатіону, активував антиоксидантні ферменти, знижував рівні АФК, МДА, уповільнював процес пероксидації. Всі ці чинники допомогли ослабити негативний вплив мефеноцету на рослини й істотно вплинули на реакції системи нейтралізації АФК [44].

За сольового стресу селен позитивно впливає на накопичення біомаси й осморегуляцію, що показано на прикладі вирощування солестійкого виду гвоздики перистої *Dianthus plumarius* L. на субстраті з додаванням до поживного розчину 0,5 % NaCl та 0,1–0,6 мг Se/л. Позитивний вплив селену проявився в накопиченні маси сирової речовини рослин (за максимуму 0,2 мг Se/л), підвищенні вмісту проліну й активності ПОД (за максимуму 0,2 мг Se/л), вмісту  $K^+$  і  $Na^+$  (за максимуму 0,4 мг Se/л), зростанні відношення  $K^+/Na^+$  (внаслідок більшого накопичення  $K^+$ , ніж  $Na^+$ ), активності  $H^+$ -АТФази тонопласту в клітинах листків. Водночас негативний вплив селену відмічено на проникність клітинних мембран і вміст розчинних цукрів. Останній показник мав мінімальне значення за концентрації селену 0,2 мг/л [39].

У Науково-інженерному центрі «АКСО» НАН України досліджують захисні властивості РРР, антиоксидантів, мікроелементів, у тім числі сполук селену, при вирощуванні пшениці в умовах гострого дефіциту фосфору, що для рослин є стресом, не менш небезпечним, ніж посуха, фітозахворювання тощо. Проведено вегетаційні досліді з озимою пшеницею сортів Смуглянка і Сирена одеська. Рослини вирощували на піщаному субстраті (кварцовий пісок) із внесенням у нього як джерела фосфорного живлення рослин важкорозчинних фосфатів (фосфату кальцію або гліцерофосфату кальцію). Передпосівну обробку насіння проводили протруйником і  $10^{-4}$  %-м водним розчином  $Na_2SeO_4$ . У результаті застосування селенату натрію інтенсифікувався розвиток кореневої системи: довжина основних коренів збільшилась на 25–50 %, кількість бічних коренів — на 15–30 %, їх сумарна довжина — на 45–70 %, інтенсивність кореневої ексудації кислот — на 53–65 %. Дослідні 21-добові рослини накопичували сухої речовини більше, ніж контрольні, на 12–30 % за вирощування на фосфаті кальцію та на 14–23 % — у разі застосування гліцерофосфату кальцію. Винесення фосфору рослинами підвищувалось на 27–30 % з обох джерел фосфорного живлення. Вміст у листках МДА зменшився на 24–32 %, що підтверджує високі антиоксидантні властивості селенату натрію і пригнічення ним процесів ПОЛ.

Експериментально встановлено, що селенат натрію має властивості комплексного препарату — стимулятора росту і розвитку рослин пшениці сортів Смуглянка та Сирена одеська (сприяє поліпшенню фосфорного живлення рослин), а також антиоксиданта й антистресора.

Отже доведено, що селен — мікроелемент, який необхідний більшості культурних рослин у малих дозах (0,05–0,1 мг/кг с.р.) і токсичний для них у великих (2–5 мг/кг).

Надходження селену в рослини залежить від його вмісту в ґрунті, кислотності ґрунту, вмісту в ньому гумусу, виду та сорту рослин, способу застосування селеновмісних препаратів (передпосівна обробка насіння, обприскування рослин водними розчинами мінеральних солей чи внесення у ґрунт у складі мінеральних добрив).

Селен входить до складу органічних речовин рослин (амінокислот, поліпептидів, білків, ферментів, нуклеїнових кислот, полісахаридів), які забезпечують процеси їх життєдіяльності. Він позитивно впливає на продуктивність багатьох культурних рослин, підвищує якість рослинної продукції, запобігає або пом'якшує негативний вплив різних стрес-чинників, сприяє процесам адаптації рослин до негативних природно-кліматичних умов вирощування.

Селенат натрію виявив комплексні властивості препарату антиоксидантної, стреспротекторної дії, а також стимулятора росту і розвитку рослин пшениці сортів Смуглянка і Сирена одеська, сприяв поліпшенню фосфорного живлення рослин через активування засвоєння фосфору із важкорозчинних ґрунтових фосфатів.

1. *Блиохватов А.Ф., Вихрева В.А., Марковцева О.В.* Влияние селена на симбиотическую деятельность козлятника восточного // *Материалы Междунар. науч.-практ. конф. «Интродукция нетрадиционных и редких сельскохозяйственных растений»* (Ульяновск, 24—28 июня, 2002). — Т. 2. — Ульяновск, 2002. — С. 346—347.
2. *Блиохватов А.Ф., Вихрева В.А., Марковцева О.В.* Модуляция селеном адаптивных возможностей растений // Там же. — С. 348—349.
3. *Вихрева В.А., Балахнина Т.И., Гинс В.К.* Влияние селена на интенсивность перекисных процессов и активность ферментов в листьях козлятника восточного при экстремальных условиях выращивания // *Докл. РАН.* — 2002. — № 1. — С. 6—8.
4. *Вихрева В.А., Зуева О.С.* Накопление селена растениями семейства бобовые (Fabaceae) // *Материалы Междунар. науч. конф. (Минск, 28—30 ноября 2007).* — Минск: Право и экономика, 2007. — С. 33.
5. *Вихрева В.А.* Увеличение репродуктивных возможностей козлятника восточного и козлятника лекарственного под действием селена // *Материалы 39-й Междунар. науч. конф. «Агроэкологическая эффективность применения средств химизации в современных технологиях возделывания сельскохозяйственных культур»* (Москва, 13—14 апреля, 2005). — М., 2005. — С. 167—169.
6. *Голубкина Н.А., Голубев Ф.В., Темчев А.А. и др.* Защитная функция селена, содержащегося в семенной оболочке растений // *Вестн. РАСХН.* — 2005. — № 4. — С. 54—57.
7. *Голубкина Н.А., Жумаев А.А., Демьянова-Рой Г.Б.* Особенности распределения селена в томатах *Lycopersicon esculentum* Mille // *Материалы 5-го Междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования»* (Пушино, 9—14 июня, 2003). — Т. 1. — М., 2003. — С. 161—163.
8. *Жарков В.М.* Влияние экстрасола, макро- и микроэлементов на продуктивность ячменя // *Молодые ученые — агропромышленному комплексу: Материалы обл. межвуз. науч.-практ. конф. (Ульяновск, 19 февраля, 2002).* — Ч. 4.1. — Ульяновск, 2002. — С. 25—28.
9. *Ібатуллин І.І., Вещицкий В.А., Отченашко В.В.* Використання селену в рослинництві та тваринництві. — К.: Фенікс, 2004. — 208 с.
10. *Крончев Н.И., Пырева С.А.* Влияние экстрасола и селена на продуктивность фотосинтеза и качество урожая яровой пшеницы // *Материалы 4-й Междунар. науч.-практ. конф. «Интродукция нетрадиционных и редких сельскохозяйственных растений»* (Ульяновск, 24—28 июня, 2002). — Т. 1. — Ульяновск, 2002. — С. 224—227.
11. *Кузнецов В.В., Холодова В.П., Кузнецов В.В., Ягодин Б.А.* Селен регулирует водный статус растений при засухе // *Докл. РАН.* — 2003. — **390**, № 5. — С. 713—715.
12. *Родионова В.Н.* Влияние микроэлементов на продуктивность и содержание белка в зерне яровой пшеницы и фасоли // *Бюл. ВНИИ удобрений и агропочвоведения.* — 2000. — № 113. — С. 32—33.
13. *Родионова В.Н.* Влияние микроэлементов (Zn, Se, Cr) на продуктивность и качество яровой пшеницы и фасоли: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Москва, 2001. — 19 с.
14. *Санькова А.Г.* Накопление селена салатом при внесении селенита натрия: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. — Москва, 2001. — 17 с.
15. *Санькова А.Г.* Отдельные показатели качества салата при применении селенита натрия // *Бюл. ВНИИ удобрений и агропочвоведения.* — 2001. — № 115. — С. 155.
16. *Серегина И.И., Ниловская Н.Т.* Биологическая роль селена в растениях // *Агрохимия.* — 2002. — № 10. — С. 76—85.
17. *Серегина И.И., Ниловская Н.Т., Остапенко Н.В.* Роль селена в формировании урожая зерна яровой пшеницы // Там же. — 2001. — № 1. — С. 44—50.
18. *Серегина И.И.* Реакция сортов пшеницы на обработку семян селеном // *Бюл. ВНИИ удобрений и агропочвоведения.* — 2000. — № 113. — С. 33—34.
19. *Скрыпник Л.Н., Чуахина Г.Н.* Микроэлемент селен и устойчивость растений ячменя к окислительному стрессу, вызванному светом повышенной интенсивности и дефицитом цинка // *Материалы V Междунар. науч. конф. (Минск, 28—30 ноября, 2007).* — Минск: Право и экономика, 2007. — С. 186.
20. *Солдатов С.А., Хрянин В.Н.* Влияние селената натрия на ростовые процессы у разных сортов конопли // *Изв. Пензен. гос. пед. ун-та.* — 2006. — № 1. — С. 61—65.

21. *Солдатов С.А., Хрянин В.Н.* Влияние селената натрия на ростовые процессы у растений конопли на ранних этапах онтогенеза // Годи́чное собрание Об-ва физиологов растений России: Тез. докл. Междунар. конф. «Проблемы физиологии растений Севера» (Петрозаводск, 15—18 июня, 2004). — Петрозаводск, 2004. — С. 170.
22. *Солдатов С.А., Хрянин В.Н.* Влияние селената натрия на фитогормональный статус и проявление пола у двудомных растений конопли // Докл. РАСХН. — 2006. — № 2. — С. 13—16.
23. *Barros R.S., De Paula Freitas A.W.* Stimulation of dormant seeds of Townsville stylo by selenomethionin // Seed Sci. Technol. — 2000. — **28**, N 2. — P. 241—247.
24. *Breznik B., Germ M., Gaberchnik A., Kreff I.* Combined effects of elevated UV-B radiation and addition of selenium on common (*Fagopyrum esculentum* Moench) and tartars (*Fagopyrum tataricum* L. Gaerth) buckwheat // Photosynthetica. — 2005. — **43**, N 4. — P. 583—589.
25. *Ellis D.R., Salt D.E.* Plant, selenium and human health // Plant Biol. — 2003. — **6**, N 3. — P. 273—279.
26. *Gupta U.C., Gupta S.C.* Quality of animal and human life as affected by selenium management of soil and crops // Commun. Soil. Sci. Plant Anal. — 2002. — **33**, N 15—18. — P. 2537—2555.
27. *Hawrylak B., Shymanska M.* Selenium as a sulphhydrylic group inductor in plants // Cell Mol. Biol. Lett. — 2004. — **9**, N 2. — P. 329—336.
28. *Kang Han-Chul, Kim Jung-Bong, Kim Young-Sang et al.* Seleno compounds-included bimodal function as measured for oxidoreductive potentials in *Brassica campestris* cv. Chiba // Agr. Chem. and Biotechnol. — 2004. — **47**, N 4. — P. 167—172.
29. *Konsell D.A., Konsell D.E., Randle W.M.* Seed germination response of rapid-cycling *Brassica oleracea* grown under increasing sodium selenate // J. Plant Nutr. — 2003. — **26**, N 7. — P. 1355—1366.
30. *Li Hui-yong, Wang Ri-wei, Yang Zhi-hui et al.* Зміни валентності доданого селену в ґрунтовому розчині // Hunan nongye daxue xuebao = J. Hunan Agr. Univ. — 2001. — **27**, N 3. — P. 215—217.
31. *Liu Qin, Cao Zhihong.* Взаємодія між селеном і фосфором в рисовому ґрунті та її вплив на поглинання селену і його акумуляцію в рослинах рису // Yangzhou daxue xuebao. Nongye yu shengming kexue ban = J. Yangzhou Univ. Agr. and Life Sci. Ed. — 2003. — **24**, N 4. — P. 67—70.
32. *Pazurkiewich-Kokot K., Galas W., Kita A.* The effect of selenium on the accumulation of some metals in *Zea mays* L. plants treated with indole-3-acetic acid // Cell Mol. Biol. Lett. — 2003. — **8**, N 1. — P. 97—103.
33. *Pennanen A., Xue T., Hartikainen H.* Protective role of selenium in plant subjected to severe UF irradiation stress // J. Appl. Bot. — 2002. — **76**, N 1—2. — P. 66—76.
34. *Shao S., Yu W., Zhang Y. et al.* Біохімічний кругообіг селену, регулююча дія на живлення та вплив факторів довкілля // Shengtaixue zazhi = Chin. J. Ecol. — 2005. — **24**, N 10. — P. 1197—1203.
35. *Shimazu F., Tappel A.L.* Selenoaminoacids as radiation protectors in vitro // Radiation Res. — 1964. — **23**, N 2. — P. 210—217.
36. *Tai Pei-dong, Li Pei-jun.* Токсичність селену для рослин // Nongye Huanjing baohu = Agro-Environ. Prof. — 2002. — **21**, N 6. — P. 496—498.
37. *Terry N., Zayed A.M., de Souza M.P., Tarun F.S.* Selenium in higher plants // Physiol. and Plant Mol. Biol. — 2000. — **51**. — Palo Alto (Calif.). — P. 401—432.
38. *Wan Zuo-xi, Yi Yong-mei, Sun Yi-jun et al.* Вплив внесення селену в ґрунт на селеновий статус тютюну // Hubei minzu xueyuan xuebao. Ziran kexue ban = J. Hubei Inst. Natur. Sci. — 2003. — **21**, N 4. — P. 5—7.
39. *Wang Chang-Quan, Liu Tao.* Вплив селену на біомасу та осморегуляцію у солестійкого виду *Dianthus plumarius* при сольовому стресі // Zhiwu shenglixue tongxun = Plant Physiol. Commun. — 2005. — **41**, N 2. — P. 325—327.
40. *Wang Zhi-jun, Jiang Zhi-long, Li Shi-jun.* Дослідження збагаченого Se ячменю і його біологічна характеристика // Yangzhou daxue xuebao. Mongye yu shengming kexue ban = J. Yangzhou Univ. Agr. and Life Sci. Ed. — 2002. — **23**, N 2. — P. 74—78.
41. *Xun Guo, Lin Wu.* Distribution of seleno-amino acids in plant tissue of *Melilotus indica* L. // Ecotoxicol. and Environ. Safety. — 1998. — **39**, N 3. — P. 201—206.
42. *Yang W.* Дослідження стабільності біологічно активних селенвміщуючих сполук у збагачених на селен часнику і цибулі // Weisheng yanjiu = J. Hyg. Res. — 2002. — **31**, N 4. — P. 252—255.
43. *Yu Y., Liu Y., Luo S. et al.* Вплив селену на ультраструктуру хлоропластів сої в умовах стресу безперервного вирощування // Yingyong shengtai xuebao = Chin. J. Appl. Ecol. — 2003. — **14**, N 4. — P. 573—576.

## ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ И СТРЕССОПРОТЕКТОРНЫЕ ФУНКЦИИ

44. Zhang C., Han S., Wei Z. Вплив селену на реакцію системи нейтралізації активного кисню в листках рису при гербіцидному стресі // Huanjing kexue — Chin. J. Environ. Sci. — 2002. — 23, N 4. — P. 935—936.
45. Zhang Chi, Liu Xin-ping. Вивчення розподілу та особливості зустрічальності селену в ячмені // Hubei minzu xueyuan xuebao. Ziran kexue ban — J. Hubei Inst. Nat. Natur. Sci. — 2005. — 23, N 2. — P. 118—120. Цит. за РЖБ 07.01-04 В4.142.
46. Zhang Chi, Wu Yong-Yao, Peng Zhen-Kun. Вплив селену на вміст хлоропластових пігментів в проростках рису // Ibid. — 2002. — 20, N 3. — P. 63—65.
47. Zhang Chi, Wu Yung-Yao, Peng Zhen-Kun. Вплив селену на вміст хлоропластових пігментів в проростках ріпаку // Ibid. — 23, N 4. — P. 93—96.
48. Zhang Chi, Wu Yung-Yao, Peng Zhen-Kun et al. Вплив селену на зменшення міцності коренів ріпаку // Ibid. — 2003. — 21, N 4. — P. 8—10.
49. Zhou Yi-feng, Wu Yong-Yao, Tang Qiao-Yu et al. Вплив Se на активність глутатіонредуктази і каталази в листках проростків сої // Ibid. — 2005. — 23, N 2. — P. 127—129.

Отримано 21.07.2008

## ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ И СТРЕССОПРОТЕКТОРНЫЕ ФУНКЦИИ СЕЛЕНА В РАСТЕНИЯХ

*О.Е. Давыдова,<sup>1</sup> В.А. Вещицкий,<sup>1</sup> П.П. Яворовский<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Научно-инженерный центр «АКСО» Национальной академии наук Украины, Киев

<sup>2</sup>Киевское коммунальное объединение зеленого строительства и эксплуатации зеленых насаждений города «Киевзеленстрой»

Обобщены и проанализированы литературные и собственные экспериментальные данные о физиолого-биохимической роли селена в растениях, его адаптогенных и стрессопротекторных свойствах.

## PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL ROLE, STRESSPROTECTIVE PROPERTIES OF SELENIUM IN PLANTS

*O.E. Davidova,<sup>1</sup> W.A. Weshitskij,<sup>1</sup> P.P. Javorovskij<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Scientifically-Engineering Center «AKCO» National Academy of Sciences of Ukraine

50 Kharkov highway, Kyiv, 02160, Ukraine

<sup>2</sup>Kievzelenstroj

23 Kudriavski St., Kyiv, 04053, Ukraine

Literary and own experimental data are analysed in relation to the physiological and biochemical role of selenium in plants, its adaptive and stressprotective properties.

*Key words:* selenium, plants, stress-factors, adaptation, protection.