НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК ТАДЖИКИСТАНА
ИНСТИТУТ БОТАНИКИ, ФИЗИОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ РАСТЕНИЙ

На правах рукописи

УДК: 633.11:678.048 (575.3)
ББК – 42.112 (2Т)
Ш - 25

ШАРИФЗОДА ТАГОЙМУРОД ШОМУРОД

ВЛИЯНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ПШЕНИЦЫ

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание учёной степени кандидата биологических наук
по специальности 1.5.12. Физиология и биохимия растений

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор Эргашев А.
Научный консультант:
член-корреспондент НАНТ,
доктор биологических наук,
профессор Абдуллаев Х.А.

Душанбе – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ СОКРАЩЕНИЙ…….....6

ВВЕДЕНИЕ.....8

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ…….....9

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....15

1.1. Влияние засухи как экологического фактора на физиолого-биохимические процессы растений.....15

1.2. Основные физиолого – биохимические механизмы формирования устойчивости у высших растений к воздействию стрессовых факторов……..…….....25

1.3. Антиоксидантная система защиты клеток растений……..…….....37

1.4. Заключение ……...…….....44

ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....46

2.1. Агроклиматические условия зоны проведения опытов 46

2.2. Объекты и методы исследования 48

2.2.1. Предпосевная обработка семян …….....49

2.3. Методы лабораторных и полевых исследований.....50

2.3.1. Определение влагоёмкости почвы……..…….....50

2.3.2. Определение параметров роста, развития и продуктивности растений.....50

2.3.3. Определение общего содержания воды в растительных органах……51

2.3.4. Определение интенсивности транспирации …….……..51

2.3.5. Определение водоудерживающей способности листьев растений пшеницы……..…….....51

2.3.6. Определение полуденного водного дефицита листьев...……...51

2.3.7. Определение динамики формирования листовой поверхности.....52

2.3.8. Измерение удельной поверхностной плотности листа (УППЛ) в растениях пшеницы…….....52

2.3.9. Определение фотосинтетических пигментов в растениях пшеницы…….52
2.3.10. Определение в растениях пшеницы содержания малонового диальдегида (МДА)……..…….....53
2.3.11. Методика определения активности супероксиддисмутазы (СОД, КФ 1.15.1.1) …….....53
2.3.12. Определение активности аскорбатпероксидазы в растениях пшеницы (АПО, КФ 1.11.1.11) …….....55
2.3.13. Определение активности каталазы (КАТ, КФ 1.11.1.6) ……...55
2.3.14. Определение биохимического состава зерна сортов пшеницы…...56
2.3.15. Статистическая обработка данных……....……...56
ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ СЕМЯН ПШЕНИЦЫ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫМИ ВЕЩЕСТВАМИ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ……..57
3.1. Влияние предпосевной обработки семян физиологически активными веществами на процессы роста и развития растений сортов мягкой и твёрдой пшеницы в различных условиях выращивания……..….....57
3.1.1. Постановка вопроса….....…….....…….....57
3.1.2. Процесс прорастания семян и динамика роста и развития растений.....58
3.1.3. Действие предпосевной обработки семян ФАВ на рост стебля растений пшеницы …….....63
3.2. Показатели водного режима растений пшеницы в зависимости от действия физиологически активных веществ (ФАВ) в условиях полива и почвенной засухи…….……...65
3.2.1. Постановка вопроса.....65
3.2.2. Содержание воды в листьях (оводнённость листьев) ……65

3.2.3. Водоудерживающая способность листьев……..67
3.2.4. Интенсивность транспирации листьев пшеницы.....72
3.2.5. Водный дефицит листьев пшеницы……..……...76
3.3. Влияние предпосевной обработки семян экзогенными ФАВ на показатели фотосинтеза…….....79
3.3.1. Постановка вопроса.....79
3.3.2. Формирование площади листьев растений пшеницы…….....79
3.3.3. Удельная поверхностная плотность листа пшеницы…….....81
3.3.4. Содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях растения пшеницы……83
3.4. Влияние предпосевной обработки семян пшеницы (ФАВ) на активность антиоксидантных ферментов……...89
3.4.1. Постановка вопроса.....89
3.4.2. Заключение...……95
ГЛАВА. 4. БИОЛОГИЧЕСКАЯ И ХОЗЯЙСТВЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ПШЕНИЦЫ В СВЯЗИ С ДЕЙСТВИЕМ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ ……..…….....98
4.1. Постановка вопроса.....98
4.2. Динамика формирования биологической массы по фазам развития растений пшеницы……....98
4.3. Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на элементы колоса пшеницы…….....111
4.4. Биохимические компоненты зерна у сортов пшеницы, выращенных из семян, обработанных ФАВ……113
4.5. Заключение……117
ГЛАВА. 5. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ…….....118
ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....125
ВЫВОДЫ.....132
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ……133

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....134
СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ……..150
ПРИЛОЖЕНИЕ……...……..155

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ СОКРАЩЕНИЙ:

АБК – абсцизовая кислота

АО – альдегидоксидаза

АОС – антиоксидантная система

АПО – аскорбатпероксидаза

АСК - аскорбиновая кислота

АФК – активные формы кислорода

ГБ – глицинбетаин

ГВПО – гваяколпероксидаза

ГЛС – гиббереллиноподобные вещества

ГР – глутатионредуктаза

ЖК – жасмоновая кислота

ИУК – индолилуксусная кислота

КАТ - каталаза

МДА – малоновый диальдегид

МЭ – микроэлемент

НАДФ – никотинамидадениндинуклеотидфосфат

НАНТ – Национальная академия наук Таджикистана

ОА - осмотическая адаптация

ОВЛ – относительная влажность листьев

ОСВ - относительное содержание воды

ОСВЛ – относительное содержание воды в листьях

ПВ – влажность почвы

ПВП – полевая влагоемкость почвы

ПГФ – группа липидных физиологически активных веществ

ПО – пероксидаза

ПОД – пероксиды

ПОЛ – перекисное окисление липидов

ППВ - предельная полевая влагоемкость

ППДС – фотопериодическая чувствительность

Про – пролин

СК – салициловая кислота

СОД – супероксиддисмутаза

ТХУ – трихлоруксусная кислота

УППЛ – удельная поверхностная плотность листа

ФАВ – физиологически активные вещества

ФАР – фотосинтетически активная радиация

ХОС – хитоолигисахариды

ЭАР – электроактивированный раствор

ЭДТА – этилендиаминтетрауксусная кислота

α-ТОК – α – токоферол

Zn-ОДЭФК - Zn-оксидиэтилфеноловая кислота

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Повышение продуктивности и урожайности сельскохозяйственных культур является важнейшей задачей физиологии растений и современного растениеводства. Решение этой задачи требует создания и внедрения в производство новых высокоурожайных сортов, устойчивых к экстремальным факторам внешней среды и глобальному изменению климата. Однако в относительно короткие сроки трудно создать такие сорта интенсивного типа.

Одним из возможных путей ускоренного решения этой проблемы является применение некоторых фитогормонов, витаминов и физиологически активных веществ (ФАВ), способствующих повышению устойчивости растений к стрессам и дающим возможность отселектировать (выявить) толерантные и высокоурожайные генотипы – сорта. Обработка семян перед посевом или опрыскивание вегетирующих растений на ранних фазах развития этими соединениями повышает жаро- и засухоустойчивость пшеницы, ячменя, хлопчатника, рапса, сои и, соответственно, увеличивает урожайность этих культур на 3-7 ц/га [280, с. Генкель, 1982].

«В настоящее время также накоплены данные, посвящённые изучению влияния некоторых природных антиоксидантов на растения. Так, показано, что устойчивость растений к абиотическим стрессорам связана с антиоксидантной системой защиты растений и формированием экзогенных механизмов» [119, с. Якубова, 2015, 107, с. Давлятназарова, 2019, 410, с. Алиев, 2022, 20, с. Мерзляк, 1999].

В свете вышеизложенного представляется интересным изучение предпосевной обработки семян пшеницы растворами некоторых физиологически активных веществ с антиоксидантными свойствами на рост, развитие устойчивость и адаптивность и формирование урожая растений в условиях полива и засухи.

Степень научной разработанности изучаемой проблемы. В литературе имеется много работ, посвященных изучению предпосевной обработки семян

некоторыми физиологически активными веществами, фитогормонами, микроэлементами, осмолитами и др. Что касается вопросов использования соединений с антиоксидантными свойствами для предпосевной обработки семян с целью выращивания растении в условиях полива и засухи, то таких сведений мало.

Связь работы с научными программами (проектами), темами: Основная часть диссертационной работы выполнена самостоятельно в рамках научно-исследовательских тем лаборатории фотосинтеза и продуктивности растений Института ботаники, физиологии и генетики растений НАНТ «Исследование фотосинтеза и распределения ассимилятов с целью повышения продуктивности хлопчатника» (№ ГР 021 TJ 1141).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Цель исследования. Целью настоящей работы явилось изучение влияния предпосевной обработки семян растений пшеницы физиологически активными веществами с антиоксидантными свойствами на физиолого – биохимические процессы и продуктивность некоторых сортов мягкой и твёрдой пшеницы в условиях почвенной засухи.

Задачи исследования:

1. Изучить влияние обработки семян растворами аскорбиновой кислоты (АСК), α-токоферола (α-ТОК) и комплексного соединения Zn-оксидиэтилфеноловой кислоты (Zn-ОДЭФК) на динамику роста и развития растений пшеницы на фоне почвенной засухи.

2. Изучить показатели водного режима растений пшеницы в зависимости от действия физиологически активных веществ (ФАВ) в условиях полива и засухи. Определить степень изменчивости физиолого-биохимических показателей растений под воздействием ФАВ на фоне почвенной засухи.

3. Определить активность антиоксидантных ферментов листьев сортов мягкой и твёрдой пшеницы в зависимости от воздействия ФАВ и различных условиях выращивания растений и исследовать динамику продукционного процесса растений при обработке семян растений пшеницы ФАВ на фоне

почвенной засухи.

Объектами исследования является сорта мягкой (*Triticum aestivum* L. – сорт Зафар) и твёрдой (*Triticum durum* Desf. – сорт Президент) пшеницы, относящихся к высшим растениям из семейства злаковых, которые обладают относительно длинным жизненным циклом и большой семенной продуктивностью.

Предмет исследования. Предметом исследования является изучение действия физиологически активных веществ на физиолого-биохимические особенности мягкой (*Triticum aestivum* L. – сорт Зафар) и твёрдой (*Triticum durum* Desf. – сорт Президент) пшеницы в условиях засухи.

Научная новизна исследования.

1. Впервые проведено сравнительное изучение влияния допосевной обработки семян сортов мягкой и твёрдой пшеницы ФАВ при оптимальном и дефицитном водоснабжении в течение вегетации на морфофизиологические и биохимические показатели растений наряду с использованием в качестве ФАВ с антиоксидантными свойствами аскорбиновой кислоты (АСК) и α-токоферола (α-ТОК), изучено влияние комплексного соединения Zn-оксидиэтилфеноловой кислоты (Zn-ОДЭФК) и выявлено, что Zn-ОДЭФК повышает активность СОД и каталазы в условиях засухи, но наблюдается генотипическая зависимость.

2. Биохимический анализ основных компонентов зерна пшеницы, выращенной из семян, обработанных препаратами ФАВ перед посевом, показал, что в условиях засухи содержание белка в зерне в среднем увеличивается, тогда как доля крахмала снижается. При этом наблюдается незначительное повышение содержания клетчатки и золы.

3. Применение различных доз и соотношений ФАВ на семена достаточно четко изменяет скорость роста и развития проростков, что указывает на возможность регуляции этих процессов, используя данные в различных дозах.

Теоретическая и научно-практическая значимость исследования

Дана оценка параметров формирования продуктивности сельскохозяйственных культур в различных экологических условиях выращивания

и возможность регуляции на основе использования предпосевной обработки семян ФАВ.

Установлено влияние различных факторов (естественных и искусственных) на динамику роста, развития и формирование общей продуктивности видов и сортов пшеницы в определенных экологических условиях.

Обработка семян перед посевом может способствовать изменению скорости и направленности метаболических процессов, которые изменяют количество и качество конечных продуктов, формирующих урожай.

Представлены практические рекомендации для управления уровнем продуктивности сортов мягкой и твёрдой пшеницы в условиях Гиссарской долины Таджикистана.

Положения, выносимые на защиту:

1. Различные генотипы пшеницы в разные периоды вегетации имеют различие по устойчивости к стрессовым факторам (высокая температура, почвенная засуха, засоление) и ФАВ могут способствовать регуляции процессов адаптации и продуктивности.

2. ФАВ способны изменять скорость и направленность физиолого-биохимических процессов в онтогенеза растений пшеницы в условиях засухи и влиять на динамику нарастание сухой и сырой биомассы.

3. Применение предпосевной обработки ФАВ разных сортов пшеницы способствует изменению скорости синтеза и содержания фотосинтетических пигментов в растениях приводит к активации антиоксидантных систем, в том числе антиоксидантных ферментов.

Степень достоверности результатов. Достоверность полученных результатов обоснована использованием большого объёма выборки материалов исследования. Статистическая обработка полученных результатов проводилась математическими методами. Разницу и достоверность в опытах определяли с использованием *t-критерия Стьюдента*. Достоверными считали различия при величинах P, не превышающей 0.01 и 0.05.

Соответствие диссертации паспорту научной специальности (с обзором и областью исследований). Диссертация соответствует паспорту специальности 1.5.12. Физиология и биохимия растений, утвержденного ВАК при Президенте Республики Таджикистан по следующим пунктам:

5. Фотосинтез, пигменты, исследование состава и их функциональной роли;

11. Физиолого-биохимические основы устойчивости растений к стрессовым условиям внешней среды, физиология и биохимия адаптации растений к стрессу;

17. Активные формы кислорода в растениях, их структура, синтез и функции. Антиоксидантная система растений.

Личный вклад соискателя ученой степени в исследованиях состоит в самостоятельном сборе и обработке фактического материала, его анализа, проведении лабораторных и вегетационных опытов, формулировке научных положений и выводов, подготовке научных публикаций, написании и оформлении диссертации.

Апробация результатов диссертации. Основные положения диссертации были доложены или представлены на следующих республиканских и международных научных конференциях: республиканская научно-практическая конференция «Роль генетических ресурсов сельскохозяйственных культур и их диких сородичей в Республике Таджикистан», посвященная 10-летию образования НРЦГР (Рудаки, 2016); респ. науч. – практ. конференция «Достижения современной биологии в Таджикистане», посвященная 20-летию «Дня национального Единства» (Душанбе, 2017); республиканская конференция «Проблемы таксономии растительности Таджикистана» (Душанбе, 2017); международная конференция и школа молодых ученых «Механизмы устойчивости растений и микроорганизмов к неблагоприятным условиям среды» (Иркутск, 2018); VIII-ая международная конференция «Экологические особенности биологического разнообразия» (Душанбе, 2019); республиканская научная конференция «Биоразнообразие горных экосистем Памира в связи с изменением климата» (Душанбе, 2021); республиканская конференция «Вклад молодых учёных

в развитие науки, инновации и сельскохозяйственной технологии», посвященная 30-летию Государственной независимости Республики Таджикистан и двадцатилетию (2020-2040) изучения и развития естественных, точных и математических наук в сфере науки и образования (Душанбе, 2021); международная конференция «Становление и развитие экспериментальной биологии в Таджикистане», посвященная 90-летию со дня рождения академика НАНТ Ю.С.Насырова. (Душанбе, 2022); республиканская научно - практ. конф. «Современные проблемы естествознания в науке и образовательном процессе», посвященная двадцатилетию изучения и развития естественных, точных и математических наук (Душанбе, 2022); X-ая международная конференцию «Экологические особенности биологического разнообразия» (Душанбе, 2023); IX-ая международная конференцию «Экологические особенности биологического разнообразия» (Душанбе, 2023); республиканская научно – практ. конф. «Эколого-физиологические аспекты функционирования живых систем под влиянием различных факторов среды» (с международным участием) (Душанбе, 2024); XI – ая международная конференция «Экологические особенности биологического разнообразия» (Таджикистан, г. Худжанд, 2025).

Этапы исследования. Исследования проводились в течение 2016-2023 гг. и состояли из 3-х основных этапов.

На первом этапе (2016-2017 гг.) проведен анализ научной литературы по теме диссертации, обоснована актуальность темы исследования, а также определена цель исследования и поставлены задачи для достижения цели.

На втором этапе (2017-2020 гг.) разработан план экспериментальных работ, определены методы и методология проведения исследования, проведены эксперименты, осуществлена обработка, анализ и обсуждение полученных научных результатов, написаны и опубликованы ряд тезисов и статей по теме исследования, в том числе в журналах, рекомендованных ВАК при Президенте Республики Таджикистан.

На третьем этапе (2020-2023 гг.) проведено обобщение и обсуждение

полученных результатов, сформулированы выводы диссертации.

Опубликование результатов диссертации. По теме диссертации опубликовано 19 работ в том числе - 6 статей в журналах, входящих в перечень рецензируемых научных журналов, рекомендованных ВАК при Президенте Республики Таджикистан, а также 13 тезисов докладов в материалах республиканских и международных научно-практических конференций, и семинаров.

Структура и объем диссертации. Диссертация написана на 156 страницах компьютерного текста. Состоит из введения, 5 глав, выводов, заключения, практических рекомендаций и приложения, включает текст, 26 таблиц и 11 рисунков. Список использованной литературы включает 140 наименований на русском языке и 54 на английском и других языках.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Влияние засухи как экологического фактора на физиолого-биохимические процессы растений

Засуха относится к числу важнейших абиотических стрессорных факторов, оказывающих негативное воздействие на сельскохозяйственные культуры и процессы производства продовольственных ресурсов. Засуха провоцирует развитие физиолого-биохимических и молекулярных изменений в растениях, в частности у культурных форм пшеницы, которое сопровождается избыточным образованием активных форм кислорода (АФК) вследствие окислительного стресса [106, с. 359, 126, с. 1, 38, с. 20, 36, с. 73, 68, с. 20, 47, с. 465].

Под воздействием неблагоприятного фактора среды (засуха) нарушается фотосинтетическая активность растений, снижается уровень хлорофиллов, происходит повреждение фотосинтетического аппарата, а также подавляется активность ферментов, задействованных в цикле Кальвина [121, с. 373, 38, с. 11].

Воздействие экологических стрессоров, особенно водный дефицит, в целом, приводит к усиленному синтезу растворимых углеводов, осмопротекторов, свободных аминокислот, а также веществ, которые обладают антиоксидантной активностью, таких как ферменты, витамины и низкомолекулярные соединения. Эти вещества характеризуются малой молекулярной массой, хорошей растворимостью и отсутствием токсичности, что позволяет им эффективно защищать клеточные структуры от окислительного стресса и дегидратации [128, с. 1189, 38, с. 11, 68, с. 20, 47, с. 465]. Воздействие засухи на растение проявляется в двух аспектах: водном дефиците и перегреве, развивающихся одновременно. Понимание негативного влияния засухи невозможно без учёта роли адаптационных механизмов (закаливания) растений к неблагоприятным условиям окружающей среды. В этом контексте особенно важно отметить, что резкое наступление засухи, например, в форме суховея или мглы, может оказывать более выраженное воздействие на растения, чем постепенное развитие засушливых условий. Существенную роль играет не только интенсивность стрессового фактора,

но и скорость его нарастания, так как резкий подъём температуры и стремительное снижение влажности воздуха могут оказать серьёзное влияние на физиологическое состояние растений [6, с. 56, 13, с. 280, 42, с. 13].

Неблагоприятное воздействие засухи, нередко сопровождаемой повышением температурными показателями, заключается в том, что у растений возникает продолжительный дефицит влаги, обусловленный её недостаточным поступлением из почвенного горизонта [6, с. 56, с. 13, с. 280, 82, с. 60, 42, с. 12]. «В этих условиях ключевым последствием засушливого стресса становится нарушение водного баланса растительного организма. Интенсивная транспирация приводит к избыточным потерям воды, при этом скорость испарения превышает скорость её поглощения корневой системой, что инициирует развитие выраженного дефицита воды» [6, с. 56, 13, с. 280, 42, с. 12]. «При высоких уровнях солнечной радиации дефицит влаги может проявляться уже в первые часы дня, что связано с активным открытием устьиц и интенсификацией транспирационных потоков, провоцирующих ускоренное испарение воды и снижение температуры листьев» [13, с. 280, 42, с.13]. Повышенная интенсивность испарения при одновременном ограничении поступления влаги из почвы вызывает снижение водного потенциала в корневых клетках, что ограничивает поступление воды в надземные органы растения [2, с. 20, 42, с. 12].

В условиях недостатка влаги растения активизируют синтез специфических белков, выполняющих функцию осморегуляции и способствующих удержанию воды в клеточном пространстве. Эти белки участвуют в трансмембранном транспорте молекул воды и одновременно активируют антиоксидантную защиту, предотвращающую развитие окислительного стресса в клетках растений. Кроме того, под влиянием засухи усиливается функциональная активность корней системы за счёт расширения всасывающей поверхности [17, с. 230, 14, с. 38, 97, с. 111, 127, с. 2143, 42, с. 13]. Почвенно-индуцированная засуха провоцирует острый дефицит доступной влаги, что нарушает водный и минеральный обмен, снижает темпы биосинтетических процессов и приводит к существенному уменьшению

продуктивности, а в тяжёлых случаях - к гибели растений. Центральным элементом адаптационного ответа служит восстановление водного гомеостаза, реализуемое через повышение эффективности водопоглощения и удержания влаги в тканях [58, с. 3, 42, с. 4]. Такое изменение реализуется с помощью ряда физиолого-биохимических и молекулярных механизмов, таких как быстрое снижение роста молодых листьев, сбрасывание части листьев у закончивших рост растений и, тем самым, сокращением площади испаряющей поверхности и закрывание устьиц [42, с. 21].

Таким образом, экстремальные экологические факторы, такие как высокая температура воздуха, дефицит влаги и засоленность почв, оказывают негативное влияние на урожайность сельскохозяйственных культур. При этом уровень продуктивности растений во многом определяется степенью устойчивости сортов к указанным неблагоприятным условиям. В особенности актуальна проблема адаптации растений к абиотическим стрессам в регионах с резко континентальным климатом.

Климатические особенности Республики Таджикистан во многом определяются её природно-географическим положением, для которого характерны выраженная континентальность и ограниченное увлажнение. Континентальный климат проявляется в резких суточных и сезонных колебаниях температур. Аридные условия обусловлены низким уровнем атмосферных осадков в равнинных и предгорных районах, а также крайне скудными осадками в горных территориях на протяжении продолжительного летнего периода.

«Высокие температуры воздуха способствуют усилению засушливости и прогрессирующему засолению почвы на возделываемых землях, что значительно снижает эффективность аграрного производства. В этой связи особое значение приобретает селекция сельскохозяйственных культур, способных адаптироваться к экстремальным условиям среды. Создание и внедрение сортов, обладающих устойчивостью к температурному и водному стрессу, а также к повышенному содержание солей в почве, может обеспечить прирост урожайности и увеличение

объёмов агропроизводства на 20-30%» [36, с. 73].

Воздействие неблагоприятных факторов, таких как высокая температура воздуха, дефицит влаги и избыточная концентрация солей в почве, инициирует структурно-функциональные изменения в растениях на различных уровнях организации: от морфо - физиологических до биохимических и молекулярных. Эти изменения нарушают метаболическую устойчивость клеток, что в ряде случаев приводит к их повреждению и даже их гибели [12, с. 183, 1, с. 464, 21, с. 740, 100, с. 41].

«Ответные реакции растений на воздействие высоких температур воздуха и дефицит влаги свидетельствует о том, что такие аминокислоты, как пролин и цитруллин, а также отдельные ферменты выполняют антиокислительную функцию, снижая негативные последствия водного стресса. Реакции растений на жару и засушливые условия можно корректировать с помощью различных методов: массового скрининга и селекции устойчивых сортов и линий, использования молекулярных маркеров, а также путём внешнего введения фитогормонов и осмопротекторов в семена или вегетирующие растения» [32, с. 466, 36, с. 73].

«Ряд исследований показывает, что высокая температура и засуха оказывают существенное влияние на процессы фотосинтеза, что, в свою очередь, ограничивает рост и развитие растений, снижая темпы прироста биомассы и продуктивность различных культур. Под действием стрессовых факторов уменьшается скорость клеточного деления, уменьшается площадь листьев, замедляется рост стебля и развитие корневой системы. Кроме того, нарушаются такие физиологические параметры, как устьичное сопротивление, водообеспеченность тканей и уровень поступления питательных веществ, что в комплексе снижает урожайность сельскохозяйственных растений» [116, с. 341, 103, с. 185, 36, с. 73].

В живых клетках постоянно протекают окислительно-восстановительные процессы с участием сложных ферментов и O_2, при избыточном накоплении O_2 в

клетках образуются АФК, которые являются сильным окислителем: O_2^-, H_2O_2, HO- и др. [10, с. 252]. Уровень АФК в живых клетках регулируется с помощью антиокислительной системы, в состав которой входят низко- и высокомолекулярные антиокислители [59, с. 286].

Витамин С (аскорбиновая кислота) выступает в качестве одного из наиболее известных низкомолекулярных антиокислителей (антиоксидантов) в живых системах. Антиоксидантным ферментом, участвующим в прямом окислении витамина С, является аскорбатпероксидаза (КФ 1.10.3.3), которая способна катализировать реакции оксидазного и пероксидазного окисления субстратов разной химической природы.

«Широкое распространение пероксидаз в тканях растений и животных свидетельствует о разнообразии их функций в физиолого-биохимических процессах. Изучение структуры и механизмов действия этих антиоксидантных ферментов имеет значение как для более глубокого понимания их физиологической роли, так и для анализа функциональной активности в растительных тканях. Это способствует пониманию взаимодействия пероксидаз с низкомолекулярными антиоксидантами, которые могут служить субстратами для этих ферментов» [74, с. 58, 80, с. 131].

«Возрастание перекисного окисления липидов (ПОЛ) в процессе набухания и прорастания семян связано с активацией митохондриального дыхания, которое происходит в ответ на поступление кислорода, а также связано с поступлением воды в семена. В этих клетках отмечается активация компонентов антиокислительной защиты, таких как витамин С и пероксидаза. Существует корреляция между их уровнями активности и изменениями в клеточном метаболизме, что подчеркивает регуляцию процесса перекисного окисления в клетках, участвующих в синтезе низкомолекулярных антиокислителей. В этом комплексе стоит подчеркнуть важность витамина С как активатора ферментных реакций, в том числе тех, которые катализируются пероксидазами» [76, с. 31].

Учеными показано, что витамин С на начальных этапах прорастания семян

может усиливать процесс синтеза ферментов пероксидаз как в клетках покоящихся, так и прорастающих семян. В покоящихся семенах пероксидазы участвуют в генерации воды, расщепляя перекись водорода на кислород и воду. Кроме того, высокая активность пероксидаз в проросших семенах указывает на то, что данный антиоксидантный фермент регулирует накопление активных форм кислорода, нейтрализуя их избыток в активно делящихся клетках проростков пшеницы [76, с. 31].

«Исследователи выявили периоды максимальной активности фермента амилазы и антиоксидантного фермента каталазы в семенах на этапе прорастания. Изучение активности этих ферментов на начальной стадии развития растений позволило сделать вывод о взаимосвязи процессов прорастания. Применение электроактивированных растворов с содержанием 1% активного Cl показало свою эффективность для исследуемых сортов. Активность фермента амилазы в семенах, обработанных растворами, максимально возросла на 57,5-62,9% по сравнению с контрольной группой уже на третьи сутки прорастания. Это свидетельствует об ускорении процесса гидролиза крахмала в эндосперме семян. Параллельно было отмечено, что каталитическая активность антиоксидантного фермента каталазы семян максимально активируется на 5,9-8,6%, причем фермент каталаза активируется только в этом варианте опыта у всех исследуемых сортообразцов, что происходит после 12 часов прорастания на 26,7-27,9% по сравнению с контрольным вариантом» [79, с. 81].

В работе Колупаева исследовалось воздействие донорного источника сероводорода-гидросульфида натрия (NaHS) на функционирование антиоксидантной и осмопротекторной систем у молодых растений озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в условиях почвенной засухи, вызванной поэтапным снижением влажности до 25-30% от полной влагоёмкости. Проведение опрыскивания растений растворами NaHS в концентрации 0,1– 0,5 мМ заметно снижало ингибирующее влияние дефицита влаги на рост и способствовало сохранению запасов хлорофилла. Предварительная обработка пшеницы NaHS

предотвращала увеличение уровня перекиси водорода и малонового диальдегида - продукта пероксидного окисления липидов в листовых тканях, характерного для стрессовых условий.

Применение гидросульфида натрия до начала засухи способствовало активации фермента супероксиддисмутазы (СОД), а также нивелировало стресс-индуцированное снижение активности каталазы и гваяколпероксидазы. Кроме того, под влиянием NaHS в условиях водного дефицита в листьях возрастало содержание пролина, а также значительно увеличивалась концентрация антоцианов и флавоноидов, обладающих способностью к поглощению ультрафиолетового излучения [65, с. 26].

«Юрковой И.Н. проведено исследование протекторного действия оригинальной нанокомпозиции селена на антиоксидантные ферменты - пероксидазу и каталазу, а также осмопротектор пролин в условиях комбинированного действия хлоридного засоления и засухи на пшеницу. Установлено, что наноформы селена способны оказывать влияние на активность ключевых антиоксидантных ферментов -пероксидазы и каталазы, которые участвуют в регуляции уровня активных форм кислорода (АФК) в клетке. Кроме того, наноселен способен подавлять биосинтез пролина, демонстрируя при этом выраженные антиоксидантные свойства. В условиях сочетанного действия засухи и засоления наноселен сохраняет способность модулировать активность ферментативных систем, ответственных за антиоксидантную защиту, а также снижать синтез пролина, способствуя повышению устойчивости растений к стрессу» [87, с. 216].

Искусственно вызванная нарастающая почвенная засуха на 6 этапе органогенеза приводила к значительному, более чем двукратному снижению урожайности зерна тритикале и пшеницы. Предпосевная обработка семян соединениями селена (Se), кремния (Si) и цинка (Zn) в большинстве случаев способствовала повышению устойчивости растений к дефициту влаги в почве. Максимальный протекторный эффект при водном стрессе наблюдался при

предпосевной обработке семян яровых сортов тритикале и пшеницы с использованием селена в дозировке 2,5 г действующего вещества на гектар семян [88, с. 25].

Влияние кремния (Si) было изучено по его воздействию на активность основных антиоксидантных ферментов - супероксиддисмутазы (СОД), каталазы (КАТ), аскорбатпероксидазы (АПО) и пероксидазы (ПО), а также на содержание растворимого белка, накопление пролина (Про) и глицинбетаина (ГБ), уровень хлорофиллов и относительную влажность тканей на трёх различных стадиях роста пшеницы (*Triticum aestivum* L.) - втором и четвёртом листе и в период кущения - в условиях засухи.

«Показано, что Si частично компенсирует негативное воздействие стресса засухи, повышая устойчивость пшеницы на накопления Про и ГБ и содержания растворимого белка. По сравнению с растениями, находившимся под воздействием засухи, примененный Si значительно увеличил активность СОД, КАТ, АПО и ПОД. Напротив, стресс из-за засухи вызвал значительное снижение содержания ОСВ, хлорофилла и растворимого белка. Этот эффект Si зависел от времени и усиливался на стадии кущения. Результаты настоящего эксперимента совпали с заключением, что Si устраняет дефицит воды в пшенице, предотвращая повреждение окислительной мембраны, и может быть связан с регулировкой осмотического режима растений» [131, с. 17]. Проведенный эксперимент в горшке с контролируемой средой для оценки воздействия водного стресса на урожай пшеницы показал, что темновое дыхание увеличилось в результате водного стресса у всех сортов, кроме сорта пшеницы Hab-ahmar. Содержание хлорофилла снижено у всех сортов, кроме сорта пшеницы Al-gaimi. Как свободный пролин, так и АБК в целом увеличивались в условиях водного стресса [90, с. 215].

«После этого полив обработанных растений восстанавливали до уровня контроля. Установлено, что во флаговом листе в условиях засухи содержание хлорофилла, скорость нетто-ассимиляции CO_2 и интенсивность транспирации снижались, а водный дефицит листа, отношение фотодыхания к ассимиляции CO_2,

активность антиоксидантных ферментов хлоропластов (супероксиддисмутазы и аскорбатпероксидазы) увеличились. Десятидневная засуха значительно снизила урожай зерна. Изменения относительного уровня хлорофилла во флаговом листе под воздействием засухи, а также снижение общей биомассы растений тесно связаны с уменьшением урожайности зерна, с коэффициентами корреляции r = 0,92 и r = 0,96 соответственно. Также была установлена статистически значимая связь между содержанием хлорофилла и показателями урожайности. Это подчёркивает ключевую роль сохранения фотосинтетической функции растений при ограниченном водоснабжении для снижения потерь урожая. Данные о содержании хлорофилла и скорости усвоения углекислого газа у растений, испытывающих засуху по сравнению с контролем, могут использоваться в качестве маркеров для оценки засухоустойчивости генотипов, что актуально для традиционной селекции и биотехнологического улучшения пшеницы» [122, с. 16].

При изучении влияния засухи на растения яровой пшеницы установлены различия в ответных физиологических и биохимических реакциях на водный дефицит. Продемонстрировано участие оксида азота в метаболическом ответе растений на обезвоживание. При недостатке влаги клетки и ткани растений подвергаются окислительному стрессу, который возникает из-за избыточного образования активных форм кислорода (АФК), способных вызывать повреждения биомакромолекул и структур внутри клеток [30, с. 240, 123, с. 867]. Главную роль в нейтрализации и защите клеток растений от повреждающего действия активных форм кислорода принадлежит антиокислительной системе: антиоксидантным ферментам пероксидазе, каталазе и низкомолекулярным соединениям-антиоксидантам [139, с. 785]. В ряде исследований было доказано, что оксид азота усиливает антиоксидантную защиту растений и проявляет выраженный антиокислительный эффект, что указывает на его важную роль как стресс-протектора и регулятора физиологических процессов [140, с. 3223]. Анализ уровня окислительного стресса и активности антиоксидантных систем в сельскохозяйственных культурах при водном дефиците является необходимым для

оценки их засухоустойчивости [49, с. 135].

Абиотические факторы стресса, включая засуху, экстремальные температуры и засоление, негативно влияют на растения, снижая интенсивность основных физиологических процессов и в итоге приводят к активации альтернативных ферментных путей, что в конечном итоге может отрицательно сказаться на продуктивности и жизнедеятельности растений [18, с. 160]. Среди экстремальных факторов засуха является одним из наиболее значимых, влияющих на рост и урожайность растений [34, с. 764].

«Засуха вызывает нарушение способности растений к синтезу, связанному с изменением количественного и качественного состава белков, а также химического состоянии цитоплазмы. Особую актуальность приобретает изучение комбинированного стресса, включающего воздействии засухи и других стрессоров. Это связано с необходимостью повышения адаптивности сельскохозяйственных культур и сортов к экстремальным условиям. Важную роль в ответе растений на стресс играют антиоксидантные ферменты, такие как супероксиддисмутаза (СОД), каталаза (КАТ) и альдегидоксидаза (АО). Изучение активности этих ферментов в нормальных условиях и при моделировании засухи, а также совместном действии стрессовых факторов, позволить глубже понять механизмы адаптивных реакций растений» [34, с. 764].

Изучение активности каталазы в листьях ячменя показало высокую активность фермента в листьях контрольных растений при температуре 20-25°C. Активность фермента каталазы в листьях растений ячменя не менялась после 5-дневной засухи по сравнению с контрольным вариантом. Незначительное изменение в активности антиоксидантного фермента каталазы наблюдалось при действии различной температуры. В ходе изучения под действием различных температур 10°C и 40°C и водного дефицита наблюдалось снижение активности фермента. Например, при выращивании растений при температуре 10°C и водном дефиците отмечалось снижение активности данного фермента, тогда как при одновременном воздействии высокой температуры (40°C) и засухи существенных

изменений в активности каталазы не фиксировалось. Кроме того, в ходе экспериментов было установлено, что активность другого важного антиоксидантного фермента - супероксиддисмутазы при стрессовых условиях, вызванных засухой, изменялась по сравнению с контрольными растениями [34, с. 764].

В условиях водного дефицита, а также низкой температуры (10 и 25°С) наблюдалось повышение активности супероксиддисмутазы. Обнаружено две изоформы фермента альдегидоксидазы в листьях ячменя, однако активность ферментов незначительно менялась в условиях неблагоприятного фактора среды [19, с. 638, 70, с. 94].

1.2. Основные физиолого – биохимические механизмы формирования устойчивости к воздействию стрессовых факторов у высших растений

Обзор научных данных свидетельствует о том, что дефицит воды, вызванный продолжительной засухой, приводит к значительным изменениям в физиолого-биохимических процессах у растений. Активность антиокислительных ферментов в условиях стрессовых воздействий может как увеличиваться, так и снижаться, что обусловлено особенностями конкретных условий и генотипа [19, с. 638, 70, с. 94]. Засуха, наряду с другими неблагоприятными абиотические факторами, такими как засоление и низкие температуры, способствует усиленному образованию активных форм кислорода (АФК), что ведет к деградации белков, окислению липидных структур и потере фотосинтетических пигментов. Эти данные подтверждают, что механизм нейтрализации АФК является универсальным ответом растений на широкий спектр стрессовых неблагоприятных факторов. Важную роль в этом процессе играют системы антиокислительной защиты, включающей как ферментативные, так и неферментативные компоненты [70, с. 94]. За счет их активности происходит детоксикация токсичных продуктов окисления, что предотвращает повреждение клеточных структур. Следует подчеркнуть, что степень изменения активности ферментов антиокислительной системы зависит от вида растения, стадии его развития и интенсивности стрессового воздействия [48,

с. 135].

«На протяжении всего вегетационного цикла - от прорастания семян до формирования плодов- растения подвергаются постоянному воздействию переменных микроклиматических факторов. Как было сказано ранее, к ним относятся суточные и сезонные изменения освещённости, температурные колебания, а также изменение содержания углекислого газа и кислорода в атмосфере. Эти факторы оказывают существенное влияние как на клеточные процессы (деление, дифференцировку), так и на метаболические пути. В условиях неблагоприятного воздействия внешней среды растение проходит три стадии абиотического стресса: восприятие стрессового сигнала, запуск защитной реакции и последствия воздействия» [118, с. 1].

Разные виды растений, даже произрастающие в одинаковых биологических сообществах, могут демонстрировать отличающиеся реакции на одинаковую силу стрессора. У одних активируются защитные механизмы, у других-нет. Многолетние растения чаще способны переносить кратковременные стрессовые воздействия без выраженного включения защитных ответов, тогда как однолетние могут реагировать более чувствительно. В то же время некоторые однолетние виды растения в процессе эволюции приобрели устойчивость к специфическим стрессам - как, например, галофиты, толерантные к засолению почвы. Такие растения, подобно многолетним, способны выдерживать высокую засоленность без выраженной активации защитных реакций.

Кроме того, степень устойчивости растения во многом зависит от состояния того органа, который наиболее подвержен стрессу. Так, при высоком содержании солей или тяжёлых металлов первично страдает корневая система. Как известно, стрессорный ответ включает две фазы: первую- быструю и универсальную реакцию, основанную на неспецифических механизмах, и вторую- долговременную адаптацию с привлечением специализированных защитных систем [20, с. 116]. Учитывая это, становится особенно актуальным изучение механизмов генерации активных форм кислорода при воздействии разных

биотических и абиотических факторов, что позволит выявить общие принципы реакции растений на стрессорные факторы [110, с. 237].

Присутствие кислорода в атмосфере, несмотря на его жизненно важную роль, стало причиной появления побочного эффекта - чрезмерного образования активных форм кислорода (АФК), что провоцирует развитие окислительного стресса в клетках живых организмов.

Антиокислительная система растений включает как ферментативные компоненты, так и неферментные соединения, обеспечивающие нейтрализацию активных форм кислорода (АФК). Среди ферментов особое значение имеют фермент каталаза, супероксиддисмутаза (СОД), а также низкомолекулярные соединения, такие как α-токоферол, каротиноиды, аскорбиновая кислота, глутатион, а также сахара и сахароиды (например, сорбит и маннит). Эти компоненты играют ключевую роль в защите клеток от окислительного повреждения, вызванного избытком АФК [48, с. 136].

В настоящее время считается, что главным защитным механизмом против окислительного стресса является система нейтрализации супероксид-радикалов, которые образуются под воздействием ферментов, таких как Cu-Zn-супероксиддисмутаза, Fe-супероксиддисмутаза и Mn-супероксиддисмутаза [20, с. 116]. Эти изоформы антиоксидантного фермента СОД локализируются в различных компартментах клетки, включая хлоропласты, пероксисомы, митохондрии, цитозоль и апопласт [28, с. 139]. Антиоксидантный фермент супероксиддисмутаза присутствует во всех клетках живых организмов, но только в растительных клетках имеются все три изоформы данного фермента [47, с. 465]. Фермент суперокисддисмутаза катализирует превращение супероксид анион-радикалов до молекулярного O_2 и H_2O_2.

Супероксиддисмутаза и её механизм действия заключается в последовательных реакциях восстановления и окисления АФК, что способствует снижению уровня окислительного стресса. Нейтрализация АФК может протекать спонтанно, но в присутствии фермента скорость превращения повышается в 10 000

раз [98, с. 179, 47, с. 465]. «Одним из ключевых различий между клетками растений и клетками других организмов является наличие у первых сразу трёх функциональных изоформ супероксиддисмутазы (СОД). Эти изоформы классифицируются по типу металла, входящего в их активный центр: медь-цинковая (Cu/Zn-супероксиддиссмутаза), железосодержащая (Fe-супероксиддисмутаза), марганецсодержащая (Mn-супероксиддиссмутаза), а также никельсодержащая изоформа (Ni- супероксиддиссмутаза), обнаруженная, в частности, у некоторых актиномицетов, таких как *Streptomyces*» [112, с. 637, 47, с. 466, 110, с. 237]. Помимо состава активного центра, изоформы отличаются по внутриклеточной локализации, молекулярной массе, последовательности аминокислот, а также по степени чувствительности к ингибиторам.

Наиболее универсальная супероксиддисмутаза является Cu/Zn-зависимая, которая присутствует у всех групп живых организмов. У растений данный антиоксидантный фермент обнаруживается во множестве клеточных органоидов. В цитоплазме Cu/Zn-СОД обычно представлена димером, состоящим из двух идентичных субъединиц, не связанных ковалентными связями. Их суммарная молекулярная масса, как правило, составляет около 32–34 кДа. Изоформа, локализованная в хлоропластах, чаще всего имеет гетеротетрамерную структуру.

Фермент каталаза, как ещё один важнейший компонент системы антиокислительной защиты, представляет собой тетрамерный белок с геминовой группой, участвующий в расщеплении H_2O_2 до кислорода и воды. В отличие от многих других ферментативных систем, реакция разложения H_2O_2 под действием каталазы не требует присутствия восстановителей и осуществляется эффективно при высоком содержании перекиси в клетке. Это делает её особенно значимой при условиях оксидативного стресса.

«В ходе исследований учёные установили, что у растений каталазы подразделяются на три функциональные группы. К первому классу относятся ферменты, которые встречаются как у однодольных, так и у двудольных растений и участвуют в расщеплении перекиси водорода, образующейся в пероксисомах и

глиоксисомах при нормальных условиях. Второй класс включает каталазы, преимущественно характерные для двудольных растений, тогда как третий класс присущ преимущественно однодольным видам» [98, с. 180, 110, с. 237, 29, с. 140, 40, с.18].

«Установлено, что при удалении листьев, уровень содержания малонового диальдегида как продукта перекисного окисления липидов в оставшихся листьях дефолиированных растений выше, чем в листьях контрольных растений. Обнаружено, что в результате полной дефолиации у вновь образовавшихся листьев наблюдается повышенная активность антиоксидантного фермента супероксиддисмутазы» [73, с. 242].

В результате структурного анализа зрелого колоса пшеницы было выявлено, что при условиях водного дефицита и засухи сорт Зафар значительно превосходит сорт Алекс по всем морфофизиологическим и биохимическим показателям. Кроме того, установлено, что при дефиците влаги содержание крахмала и белков в зерне исследованных сортов снижается [78, с. 148].

«В сельскохозяйственном университете Пешавара, в Пакистане, проводились двухлетние эксперименты по изучению эффективности шести средств для предпосевного закаливания семян. Семена пшеницы сорта Uqab-2000 замачивали в шести растворах различной концентрации: ПЭГ - 8000 (10%), $CaCl_2$ (4%), KNO_3, (3%), Mannitol (4%), NaCl (5%), Na_2SO_4 (2%) вместе с замачиванием в воде и подсушиванием семян в качестве контроля в течение 24 часов и сушкой до исходного содержания влаги при комнатной температуре. Замачивание и сушку семян повторяли дважды по 12 часов. Результаты показали, что предпосевное закаливание семян с ПЭГ-8000, $CaCl_2$ и KNO_3 дали более высокую всхожесть, снижение дней до 50% всхожести, увеличение длины побега, длины корня, массы проростков в свежем и сухом весе. В полевых условиях максимальная высота растения (93,53 см), колоска$^{-1}$ (17,16г), колоса зерна (50,82г), масса 1000 зёрен (39,97 г), урожайность зерна (3,43 г$^{-1}$) и максимальный индекс урожая (32,5%) отмечены в варианте с ПЭГ-8000, по сравнению с контролем (2,82 г$^{-1}$). В варианте

с KNO_3, ПЭГ-8000 и $CaCl_2$ наблюдалось увеличение урожая на 30% по сравнению с вариантом маннитолом, NaCl. и Na_2SO_4, при котором урожай увеличился на 15% по сравнению с контролем» [130, с. 121].

Осмотическая адаптация (ОА) признана одним из основных механизмов засухоустойчивости сельскохозяйственных культур. ОА реализуется за счёт снижения осмотического потенциала накопления органических и неорганических осмолитов в ответ на дефицит воды. Этот механизм проявляется во всех растительных клетках, в том числе и в пыльцевых зернах [111, с. 213].

Выявлено, что устойчивость растений к водному стрессу и способность выживать в условиях засухи зависят от возраста организма. Молодые растения более чувствительны к стрессу, но легче приобретают устойчивость. Обработка растений регуляторами роста может изменить их устойчивость к водному стрессу и восстановить нормальный рост и развитие после него. Показано, что наблюдаются морфологические изменения в условиях стресса.

Так, семена *Phaseolus vulgaris* L. выращивали в почве в контролируемых условиях после 3ч набухания в воде или в растворе АБК (10^{-6} М). Изучены эндогенные фитогормоны и анатомия первичного листа на стадиях максимальной митотической активности (5-е сутки после прорастания), удлинения клеток (9-е сутки после прорастания) и прекращения роста (14-е сутки после прорастания) в условиях водного дефицита [134, с. 112].

«Изменения баланса фитогормонов выявлены в условиях засухи на всех изученных этапах развития растений. В результате дисбаланса фитогормонов наблюдалось торможение деления клеток и, как следствие, уменьшение площади листа. При этом происходило увеличение толщины клеток и плотности палисадных тканей. Наиболее значительные изменения фитогормонов при засухе проявлялись на стадии максимальной митотической активности клеток листа: содержание зеатина снижалось в 5 раз, ИУК – в 2 раза, активность свободных гиббереллиноподобных веществ (ГЛС)- 4 раза. При создании засухи на стадии удлинения клеток листа изменения были менее существенны, но отмечено

повышение уровня АБК в 2 раза. Листья *Ph. vulgaris* были менее чувствительны к водному дефициту на стадии прекращения роста. Изменений в содержании свободных гормонов не выявлено, но уровни глюкозида зеатин- О-глюкозида и связанных ИУК и АБК увеличились более чем в 2 раза. Дисбаланс фитогормонов обнаруживался в течение длительного времени после регидратации, особенно если засуху создавали на стадии максимальной скорости деления клеток меристемы» [134, с. 112].

«В результате набухания семян в растворе АБК наблюдалось увеличение толщины и площади листьев, образование большего количества устьиц. Количество хлоропластов не изменилось. Показано усиление эндогенной свободной и связанных ИУК и АБК, зеатина, зеатинрибозида, зеатин-О-глюкозида, а также увеличение активности свободной и связанной ГЛС в процессе роста и развития листа. При обработке семян раствором АБК тенденция к снижению содержания стимулирующих гормонов в условиях засухи сохранялась, но различия между контрольными и опытными характеристиками листьев были менее существенными и на стадии созревания листьев они становились незаметными. Содержание зеатина, рибозида зеатина, ИУК, АБК и активность ГЛС снизились, тогда как количество свободной АБК увеличивалось в первичном листе *Ph. vulgaris* при водном дефиците. Наиболее значительные изменения содержания фитогормонов при засухе выявлены на более ранних стадиях развития листьев. Предполагается, что механизм чувствительности растений к водному стрессу связан с реактивностью гормональной системы, которая, очевидно, изменяется в ходе онтогенеза. Применение АБК не устраняло полностью негативное влияние водного дефицита, но способствовало нормализации ростовых процессов» [134, с. 112].

Одним из наиболее распространенных стрессов в почвах является недостаток питательных элементов. Кроме того, наблюдается тенденция увеличения стресса в комбинации с засолением и засухой. Для повышения устойчивости растений к этим условиям необходимо реализовать адаптационный потенциал растений.

Устойчивость растений к этим стрессам зависит от генетических особенностей, условий окружающей среды и комбинации этих двух элементов [120, с. 276].

«Были исследованы их реакции на стадии прорастания и всходов шести генотипов пшеницы при различном осмотическом стрессе (0,-0,5-0,75 и -1,0 Мпа) в контролируемых условиях. В результате опытов установлено, что у генотипа Чаквал-86 максимальная всхожесть семян (82,58%), а у генотипа Хирман максимальная длина побега (7,23см), длина корня (15,1см), сырая масса побега (5,85г), сырая масса корнеплодов (3,45г корней), сухая масса побеги (1,33г побегов), сухая масса корня (0,69г). Среди испытанных генотипов Хирман и МТ-4/13 являются устойчивыми генотипами, которые потенциально лучше проявляли себя в условиях засухи, тогда как МТ-4/13 и Чаквал-86 были умеренно устойчивыми в условиях водного стресса. Более того, генотипы, т.е МТ-1/13 и МТ-2/13, являются чувствительными генотипами в условиях засухи. На основании настоящих исследований *in-vitro* сделан вывод о том, что осмотический стресс значительно снижает прорастание семян, длину побегов корней и сухой вес у всех шести генотипов пшеницы. Максимальное снижение достоверно наблюдалось при более высоком осмотическом стрессе, индуцированном ПЭГ- 6000 (-1,0 Мпа)» [138, с. 206].

Результаты этих исследований позволяют сделать вывод, что данный вид предпосевной обработки улучшает скорость прорастания, стимулируя метаболические процессы в семенах. Следовательно, обработка семени не только сокращает время прорастания семян, но также улучшает постпрорастающие фазы жизни растений и наконец, урожайность даже в неблагоприятных условиях, поскольку эти типы обработанных семян также оказываются более устойчивыми к стрессу [95, с. 1933].

«Генотипы конских бобов оценивали при трех различных обработках NaCl (50Мм, 100мМ и 150Мм) в отношении роста, физиологических параметров и ферментов-антиоксидантов в листьях. Солевой стресс значительно снижал рост и выход биомассы у разноустойчивых генотипов. Содержание кальция (Ca^{2+}), магния

(Mg^{2+}) и калия (K^+) было снижено, тогда как содержание натрия увеличилось у обоих генотипов с увеличением концентрации NaCl. Более высокие уровни соотношения Ca^{2+}, Mg^{2+}, K^+ и Na^+ наряду с более низким накоплением Na^+ наблюдались у ILB-4347, чем у генотипа Hassawi-3. Хлорофилл, каротин, относительное содержание воды в листьях (ОСВЛ), пролин и содержание белка были снижены (на 54,61%, 51,51%, 42,33%, 105,19% и 44,80% в Hassawi-3 и 35,29%, 38,29%, 113,93% и 34,80% в ILB-4347), эти эффекты зависели от обработки и генотипа. Солевой стресс значительно увеличивал содержание перекиси водорода (H_2O_2), малонового диальдегида (МДА) и утечку электролита (УЕ) у обоих генотипов; однако Hassawi-3 показал большее накопление по сравнению с ILB-4347. У обоих генотипов, подвергшихся солевому стрессу, наблюдалось повышение активности антиоксидантных ферментов супероксиддисмутазы, глутатионредуктазы, каталазы, и витамина С (аскорбиновой кислоты). Полученные данные указывают на то, что генотип, более устойчивый к солевому стрессу, может использоваться в эффективной стратегии восстановления засоленных почв» [133, с. 789].

«Были изучены интерактивные эффекты 0,5 мМ индолуксусной кислоты или 0,1 мМ салициловой кислоты при опрыскивании побегов пшеницы на пораженные NaCl органы растения пшеницы (колос, побег и корень), выращенные в горшках при различных уровнях солености (0, 50, 100, 150 и 200 мМ NaCl). Антиоксидантные ферменты, такие как каталаза, пероксидаза и аскорбатпероксидаза, фотосинтетические пигменты, восстанавливающие сахара, белки, аминокислоты и содержание пролина в колосе, побеге и корне растений, подвергшихся засолению, были наиболее затронутыми параметрами, особенно при высоких уровнях засоления (150-200 мМ NaCl). Обработка 0,5 мМ индолилуксусной кислотой или 0,1 мМ салициловой кислотой в виде опрыскивания побегов на пораженные NaCl органы растений пшеницы, снижала вредное воздействие NaCl. Некорневая подкормка пшеницы (*Triticum aestivum* L. Giza 186) как с ИУК, так и с СА по отдельности или в сочетании с растениями,

индуцированными засолением, стимулировала солеустойчивость растений пшеницы за счет активации антиоксидантных ферментов, повышения биосинтеза фотосинтетических пигментов и тем самым увеличением содержания углеводов и общей скорости роста, а также усилением накопления нетоксичных метаболитов (сахаров, белков, свободных аминокислот и пролина), что привело к увеличению продуктивности колоса» [124, с. 250].

«В рамках некоторых исследований [67, с. 70] было проанализировано воздействие засушливых условий на анатомические и физиологические характеристики яровой мягкой пшеницы сорта Жигулевская. Получены данные о существенных морфофизиологических изменениях, происходящих в организме растения при дефиците влаги. Анатомическая структура органов пшеницы, развивавшихся в условиях водного стресса, демонстрировала адаптивные признаки, направленные на повышение эффективности транспорта воды и солей. Увеличение объёма проводящей ткани и размеров проводящих элементов, усиленное развитие клеток механической ткани, расширение площади устьичных аппаратов и паренхиматозных элементов, а также изменение структуры моторных клеток - всё это характеризует формирование типичной ксероморфной архитектуры. На физиологическом уровне наблюдалось увеличение водного дефицита, снижение уровня водоудержания тканей, уменьшение общего содержания воды в листьях, а также значительное усиление транспирационного процесса. Эти изменения сопровождались понижением интенсивности фотосинтеза и снижением его чистой продуктивности» [67, с. 70].

В условиях засухи также наблюдалась перестройка энергетического обмена в сторону увеличения интенсивности дыхательных процессов, в частности - дыхания поддержания. Фиксировался рост активности гликолиза на фоне общего снижения биомассы и урожайности [67, с. 70].

Таким образом, нехватка влажности почвы приводит не только к структурной перестройке органов пшеницы, но и к глубоким нарушениям в процессах обмена веществ, в результате чего существенно замедляются темпы роста и понижается

продуктивность растений сорта Жигулевского [67, с. 72].

Исследована динамика активности каталазы, аскорбатпероксидазы, гваякол-зависимой пероксидазы и бензидин-зависимой пероксидазы, а также уровень перекиси водорода в вегетативных органах твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) в условиях долговременной почвенной засухи. Установлено, что перекись водорода у устойчивого сорта пшеницы Баракат-95 накапливается на ранней стадии стресса, тогда как восприимчивый сорт Гарагыл-2 накапливает ее в значительных количествах уже на более поздних этапах. Судя по полученным результатам, ведущую роль в нейтрализации перекиси водорода в органах пшеницы играет каталаза. Наибольшая активность фермента отмечена в листьях и в корнях у засухоустойчивого сорта Баракат-95. Несмотря на то, что в систему защиты включаются также пероксидазы, однако активность этих ферментов даже после синтеза их новых порций остается значительно низкой по сравнению с каталазой.

В связи с глобальными изменениями климата среди культурных растений, наверное, самое пристальное внимание исследователей привлекает пшеница. Зерновые культуры, включая пшеницу, в первую половину вегетационного периода часто испытывают дефицит влаги, что вызывает нарушения в нормальном протекании физиологических процессов и приводит к снижению продуктивности растений [92, с. 693, 93, с. 47]. «В этой связи представляет большой интерес изучение влияния засухи на физиолого-биохимические процессы пшеницы в разные стадии онтогенеза. Нарушение нормального функционирования биохимических циклов способствует накоплению свободных радикалов, в частности активных форм кислорода (АФК), что приводит к окислению белков, липидов и повреждает клетки и их структуры» [104, с. 442, 105, с. 1056]. Среди активных форм кислорода перекись водорода (H_2O_2) является наиболее стабильной и играет важную роль как сигнальная молекула, координирующая реакции устойчивости растений, включая реакцию сверхчувствительности. Основными компонентами защиты от АФК являются ферменты, удаляющие H_2O_2 - каталаза и

пероксидазы [33, с. 297, 117, с. 453, 101, с. 257]. Эти антиокислительные ферменты катализируют двухэлектронное восстановление H_2O с использованием H_2O_2 в качестве донора электронов (в случае каталазы) или различных органических соединений (в случае пероксидазы) [109, с. 195].

Очень мало исследований, в которых была бы проведена сравнительная оценка активности сразу нескольких ферментов, обеспечивающих защиту растения от перекиси водорода. Исследование динамики активности некоторых ферментов антиоксидантной системы твердой пшеницы, участвующих в детоксикации пероксида водорода в условиях долговременной почвенной засухи, проведено Гусейновой И.М. и др. [52, с. 5]. В исследовании были выявлены особенности содержания различных групп пигментов (хлорофиллы a и b, каротиноиды) и их соотношений в листьях пшеницы. Отмечены сортовые различия по данному параметру как между сортами, относящимися к разным подвидам озимой мягкой пшеницы (Лютесценс, Гостианум), так и между сортами внутри одной разновидности (Лютесценс). Были определены сорта с высокой потенциальной фотохимической активностью. Все изученные сорта саратовской селекции продемонстрировали высокую устойчивость к неблагоприятным условиям.

Особое внимание уделяется фотосинтезу пшеницы как ключевой сельскохозяйственной культуры. Содержание фотосинтетических пигментов в ассимилирующих органах является одним из главных индикаторов потенциальной продуктивности растений [81, с. 341]. По уровню хлорофиллов можно судить о фотохимической активности листьев пшеницы, прогнозировать урожайность посевов, а также определять необходимость внесения дополнительных удобрений [55, с. 224].

Соотношение между содержанием хлорофиллов a, b и каротиноидов служит индикатором устойчивости растений к стрессовым внешним воздействиям» [25, с. 83]. «Содержание фотосинтетических пигментов в листьях, являясь наследуемой сортовой характеристикой, зависит также от возраста растений и стадии их развития [55, с. 224].

1.3. Антиоксиданты системы защиты клеток растений

«Воздействие абиотических стрессорных факторов, включая экстремальные климатические условия, вызывает у растений выраженные метаболические перестройки. Одним из наиболее значимых стрессовых факторов в настоящее время является дефицит воды в почве, связанный с засушливым климатом. Усиливающееся глобальное потепление способствует увеличению частоты и продолжительности засух, что обостряет проблему водного стресса для сельскохозяйственных культур. В связи с этим исследования, посвящённые изучению физиолого-биохимических механизмов адаптации растений к недостатку влаги, становятся особенно важными и остаются актуальными в условиях глобальных климатических изменений» [60, с. 7].

Проведённые наблюдения показали, что при умеренном уровне водного стресса (около 14 атмосфер) у проростков пшеницы и ячменя фиксируется существенное повышение содержание белков-осмопротекторов. Этот процесс сопровождался умеренным ростом концентрации пролина - аминокислоты, известной своей ролью в регуляции осмотического давления и стабилизации клеточных структур. При усилении стрессового воздействия до критических уровней происходило обратное - активность ферментной антиоксидантной системы снижалась, тогда как компоненты низкомолекулярной антиоксидантной защиты демонстрировали значительный рост. В частности, их активность возрастала кратно по сравнению с контролем. Полученные учеными данные свидетельствуют о том, что при засухе в клетках растений происходит динамическое перераспределение функций между ферментативными и низкомолекулярными компонентами антиоксидантной системы, что способствует поддержанию гомеостаза в условиях недостатка влаги [61, с. 22].

Показано, что выяснение биологической роли природных антиоксидантов может иметь решающее значение в защите растений от губительного действия стрессоров на растения. Особое внимание следует уделить изучению таких природных антиоксидантов, как 1,4-диол абсцизовая кислота (АБК), группа

липидных ФАВ, простагландинов ПГЕ и ПГФ, стеролов, брассиностероидов [115, с. 438].

Двадцать четыре линии и сорта твёрдой пшеницы были оценены как в условиях влажного стресса (E_1), так и в условиях отсутствия стресса (E_2) в полевых условиях с использованием рандомизированного полного блочного дизайна для каждой среды. Использовали семь индексов засухоустойчивости, включая индекс восприимчивости к стрессу, индекс стрессоустойчивости, толерантность; индекс урожайности, индекс стабильности урожайности, среднюю продуктивность и среднегеометрическую продуктивность. Показатели были скорректированы с учётом урожайности зерна в засухоустойчивых и нормальных условиях [129, с. 64].

«Воздействие засухи относится к экологическим ограничениям, влияющим на рост и продуктивность сельскохозяйственных культур во всем мире. Засуха или дефицит воды вызывают множество различных физиологических реакций у растений. Это снижение водного потенциала листа, устьичной проводимости, уменьшение нитратов в листьях, в то время как осмолиты, такие как общее количество растворимых сахаров и пролин, увеличиваются. Снижение содержания хлорофилла при засухе считается типичным симптомом окислительного стресса и может быть результатом фотоокисления пигмента и деградации хлорофилла. Относительное содержание воды (ОСВ), водный потенциал листа, сопротивление устьиц, скорость транспирации, температура листа и полога являются важными характеристиками, влияющими на водный режим растений. Салициловая кислота (СК) как мощная сигнальная молекула в растениях участвует в возникновении специфических реакций на биотические и абиотические стрессы. Исследования показали, что экзогенное применение СК усиливает рост и развитие растений» [119, с. 980].

«Аскорбин (соединение, состоящее из аскорбиновой кислоты и лимонной кислоты) считается одним из экзогенных протекторов, которые могут смягчить вредное воздействие солевого стресса. В тепличных условиях Национального исследовательского центра в Каире (Египет) были проведены эксперименты с

целью изучения воздействия некорневой обработки растворами аскорбиновой кислоты разных концентраций (0, 200, 400 и 600 мг/л) на два сорта пшеницы. Исследование охватывало биохимические показатели, активность антиоксидантных ферментов, а также элементный и аминокислотный состав растений, выращенных при различных уровнях засоления почвы. Результаты показали, что повышение концентрации соли приводило к увеличению содержания фенольных соединений в обоих сортах. Активность антиоксидантных ферментов (СОД, КАТ, ПОД, ППО, АПО и глутатионредуктаза ГР) резко увеличились из-за солевого стресса. Содержание аминокислот увеличилось у сорта Sids 1, снизилось у сорта Giza 168 при всех вариантах засоления. Величина прироста была намного более выраженной в ответ на 600 мг/л аскорбина. Возможно, некорневая обработка сортов пшеницы аскорбином могла частично смягчить вредное воздействие засоления, особенно при более низких уровнях засоления двух сортов пшеницы по большинству изучаемых показателей» [102, с. 1269].

Вследствие естественных и антропогенных процессов почва быстро загрязняется с непрерывным накоплением солей, что сказывается на растениеводстве во всем мире. Поэтому необходимо использовать современные методы повышения устойчивости растений к засолению. Проростки пшеницы, обработанные СК, показали повышенную всхожесть семян и рост растений за счёт увеличения содержания пролина и общего количества растворимых углеводов за счёт подавления образования АФК в корнях и деградации хлорофилла в листьях [132, с. 36]. Равновесие между образованием и детоксикацией АФК поддерживается ферментативными и неферментативными антиоксидантами [96, с. 1].

Эффективность формирования урожая у зерновых культур во многом определяется состоянием фотосинтетического аппарата, особенно в условиях абиотических стрессов. С целью стабилизации физиологических процессов в растениях при водном дефиците применяются регуляторы роста, обладающие цитокининовой активностью. Была дана сравнительная оценка защитного действия

некоторых соединений на примере проростков и зрелых листьев пшеницы (*Triticum aestivum* L.) двух сортов - Мироновская 808, характеризующегося большей устойчивостью к засухе, и Лютесценс 758, обладающего меньшей толерантностью к водному стрессу.

В качестве тестируемых веществ использовались картолин, 6-бензиламинопурин и тидиазурон (N-фенил-N-1,2,3-тиадиазол-5-илмочевина), которые обладают выраженным цитокининовым эффектом. Установлено, что при постепенном развитии водного дефицита, а также после регидратации, наибольшее протекторное действие на фотосинтетическую систему оказывал картолин. Его применение способствовало снижению потерь в процессах фотосинтетической ассимиляции углекислого газа, а также стабилизации активности ключевых ферментов углеродного обмена – рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы оксигеназы (РуБисКО; КФ 4.1.1.39), НАДФ-зависимой глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы (КФ 1.2.1.13) и фосфоглицераткиназы (КФ 2.7.2.3). При этом изменения активности фосфоеэнолпируваткарбоксилазы (КФ 4.1.1.31) были минимальными.

Обработка растительных образцов указанными препаратами способствовала повышению морфофизиологических показателей, в том числе плотности листовой ткани, а также обеспечивала прирост урожайности. Наблюдалось увеличение таких параметров, как число зерен на колос, масса зерна с растения, масса 1000 зерен и общий выход продукции. При этом стрессовое воздействие засухи наиболее негативно отражалось на менее устойчивом сорте Лютесценс 758 и на молодых проростках в большей степени, чем на листьях взрослых растений. Применение цитокининовых регуляторов роста позволяло поддерживать гормональный гомеостаз в условиях водного дефицита, тем самым способствуя активации адаптационных механизмов и повышению устойчивости пшеницы к засухе [85, с. 383].

Была проведена предпосевная обработка семян мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) растворами биологически активных веществ - салициловой кислоты

(СК), жасмоновой кислоты (ЖК), хитоолигосахаридов (ХОС), а также их сочетаниями. Основное внимание уделялось изучению влияния этих обработок на активность защитных антиоксидантных ферментов - каталазы и пероксидазы, а также на уровень образования перекиси водорода (H_2O_2) в листьях 10-дневных проростков. Исследования проводились как в условиях нормального роста, так и при заражении растений фитопатогенным грибом *Septoria nodorum Berk* на 7-й день после прорастания. Оценка проводилась на третьи сутки после инфицирования. Результаты показали, что применение сигнальных молекул, особенно в комбинированных вариантах, способствует значительному увеличению концентрации H_2O_2 в заражённых тканях. Это свидетельствует о возможной ключевой роли АФК в запуске защитных реакций и повышении устойчивости растений к патогену [84, с. 382].

В условиях рискованного земледелия, характеризующегося частыми абиотическими и биотическими стрессами, растения нуждаются в активации адаптационных механизмов. Одним из важнейших звеньев в системе стресс-устойчивости выступает антиоксидантная защита, функциональная активность которой определяется фитогормональным статусом, а также уровнем обеспечения макро- и микроэлементами. Так, в эксперименте, где использовались микроэлементы и их сочетание с СК, было зафиксировано достоверное увеличение каталазной активности в тканях пшеницы при воздействии теплового шока. Повышение активности фермента составило 66% при обработке МЭ и 24% при совместном применении МЭ с салициловой кислотой [83, с. 367].

Установлено, что предпосевная обработка семян ячменя и пшеницы различными регуляторами роста, обладающими разным механизмом действия, оказывает благоприятное воздействие на посевные характеристики, способствуя формированию оптимальной густоты стояния растений в агроценозах этих культур. В ходе эксперимента учеными было выявлено, что применение таких регуляторов, как мелафен, пектин и пирафен, приводит к устойчивому повышению активности амилолитических ферментов на протяжении всего периода

наблюдений по сравнению с контрольными образцами. Отмечаемая синхронность изменений ферментативной активности указывает на сохранение целостной метаболической направленности в прорастающих семенах. Кроме того, возрастание уровня каталазной активности в семенах обоих злаков свидетельствует о высокой интенсивности физиолого-биохимических процессов, происходящих на ранних стадиях онтогенеза растений [64, с. 32].

Регулятор роста растений абсцизовая кислота (АБК) считается важным фактором в экологических биотических и абиотических стрессах, но ее точная роль в этих процессах до сих пор является предметом споров. Эндогенные уровни АБК резко возрастают, когда растения подвергаются: (1) стрессовой температуре, (2) засолению и (3) водному стрессу. АБК, предложенная в качестве общего медиатора стрессовых реакций растений, также связана с устойчивостью растений к засухе, холоду, засолению и жаре. АБК снижала или замедляла ингибирующее действие нафтилуксусной кислоты, озона и гербицида эндоталя [114, с. 295].

При моделировании действия засухи на всхожесть семян (20%-й раствор маннитола-экспресс-метод) было показано, что семена линий сои и пшеницы со слабой фотопериодической чувствительностью имеют более высокую всхожесть, чем семена линий с сильной фотопериодической чувствительностью. При моделировании почвенной засухи (30% ППВ) в условиях вегетационного опыта было выявлено, что индексы накопления биомассы растений, относительная влажность листьев (ОВЛ) и содержание пролина в листьях линий со слабой фотопериодической чувствительностью были выше, чем в фотопериодических линиях с сильной фотопериодической чувствительностью. Итак, все использованные методы определения засухоустойчивости показали, что линии с низкой фотопериодической чувствительностью более устойчивы к засухе [125, с. 8].

Установлено, что нарушение водного гомеостаза растений связано с накоплением малонового диальдегида (МДА) и активацией фермента антиоксидантной защиты (СОД) в листьях и корнях растений. Показано, что

активность СОД зависит от компартментации фермента. Активность СОД, локализованной в хлоропластах, выше, чем в цитозоле, как в контрольном варианте, так и в условиях засухи. Показано, что генотипы картофеля отличаются по интенсивности перекисного окисления липидов, активности супероксиддисмутазы и водному гомеостазу в условиях почвенной засухи. Закономерность изменчивости общей активности антиоксидантного фермента СОД свидетельствует о контроле синтеза фермента СОД на генном уровне и наличии регуляторной системы, обеспечивающей повышенный адаптационный потенциал у устойчивого генотипа в условиях стрессорного воздействия [57, с. 38]. Исследования показали, что при усилении почвенной засухи листья контрастных по устойчивости сортов картофеля демонстрируют различия в степени потери влаги, генетически обусловленные их устойчивостью к стрессу. Установлено, что при водном дефиците активность антиоксидантных ферментов глутатионредуктазы (ГР) и аскорбатпероксидазы (АПО) изменяется в зависимости от стрессоустойчивости генотипов. У устойчивого сорта картофеля активность данных ферментов возрастала по мере нарастания засухи, тогда как у неустойчивого наблюдалось подавление их активности в аналогичных условиях [46, с. 350].

«Показано, что в условиях засоления происходит индукция образования активных форм кислорода (АФК), что приводит к развитию окислительного стресса. Негативное воздействие АФК нейтрализуется с участием антиоксидантных ферментов, в частности пероксидаз, включая аскорбат- и гваяколпероксидазы. Активность аскорбатпероксидазы (АПО) у обоих генотипов повышалась, достигая максимума через 24 часа солевого стресса, после чего к 48 и 72 часам она несколько снижалась, но оставалась выше контрольных значений. Содержание АПО в листьях было выше, чем в корнях, активность гваяколпероксидазы (ГвПО) также увеличивалась, достигая максимума к 24 часам стресса, после чего снижалась в листьях. Следует отметить, что повышение активности ферментов было более выражено в корнях, чем в листьях: в листьях

клона, богатого антоцианами, активность АПО была ниже, чем у антоциано-бедного клона. В корнях наблюдалось увеличение активности ГвПО, при этом у богатого антоцианами клона этот показатель также был ниже, чем у бедного. Такая тенденция сохранялась как при низкой концентрации соли (0,5%), так и при более высокой (1,0%)» [54, с. 33].

1.4. Заключение

Таким образом, анализ литературных источников показал, что в условиях воздействия экстремальных факторов среды одним из ключевых компонентов адаптационного ответа растений выступает активация многоуровневой антиоксидантной системы. Эта система включает как ферментативные, так и неферментативные элементы, способствующие нейтрализации активных форм кислорода, уровень которых резко возрастает под действием стресса. Очень важную роль в защите растений от окислительного стресса играют низкомолекулярные соединения с выраженной антиоксидантной активностью - аскорбат, глутатион, пролин, флавоноиды, каротиноиды - наряду с антиоксидантными ферментами, такими как супероксиддисмутаза, каталаза и пероксидазы [51, с. 692, 69, с. 36, 94, с. 905]. Активные формы кислорода накапливаются под воздействием неблагоприятных факторов и запускают окислительные процессы, включая перекисное окисление липидов, что приводит к структурным и функциональным нарушениям клеточных мембран, а также повреждению белков и нуклеиновых кислот [68, с. 20, 47, с. 465, 35, с. 186, 75, с. 177].

Формирование растений с повышенной толерантностью к стрессовым воздействиям и одновременно с высоким уровнем продуктивности требует детального понимания молекулярных механизмов устойчивости, в том числе регуляции экспрессии генов и трансляционных процессов, отвечающих за стресс-ответ на клеточном и организменном уровнях.

Помимо традиционных биохимических и физиолого-биологических подходов, всё более важным направлением в разработке методов повышения

устойчивости и урожайности растений в стрессовых условиях становится использование экзогенных регуляторов [39, с. 4, 66, с. 5, 31, с. 496, 9, с. 636, 37, с. 20, 5, с. 114].

Использование аскорбиновой кислоты (АСК), α-токоферола (α-ТОК) и комплексного соединения Zn-оксидиэтилфеноловой кислоты (Zn-ОДЭФК) по характеру действия на физиологические процессы растений является важным направлением в изучении биохимических особенностей влияние этих ФАВ на физиологические основы продуктивности целого растения.

Экстремальные экологические факторы, такие как высокая температура воздуха, дефицит влаги и засоленность почв, оказывают негативное влияние на урожайность сельскохозяйственных культур. При этом уровень продуктивности растений во многом определяется степенью устойчивости сортов к указанным неблагоприятным условиям. В особенности актуальна проблема адаптации растений к абиотическим стрессам в регионах с резко континентальным климатом.

Таким образом, антиокислительная система растений включает как ферментативные компоненты, так и неферментные соединения, обеспечивающие нейтрализацию активных форм кислорода (АФК). Среди ферментов особое значение имеют фермент каталаза, супероксиддисмутаза (СОД), а также низкомолекулярные соединения, такие как α-токоферол, каротиноиды, витамин С, глутатион, а также сахара и сахароиды (например, сорбит и маннит). Эти компоненты играют ключевую роль в защите клеток от окислительного повреждения, вызванного избытком АФК [48, с. 135].

ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Агроклиматические условия зоны проведения опытов

«Для оценки природно-климатических условий района для опытов были использованы метеорологические данные агрометеостанции г. Душанбе, расположенной на высоте 903 м над уровнем моря и сведения, приведённые в ряде работ ученых» [26, с. 84, 4, с. 254, 11, с. 126].

Опытные исследования проводились в пределах Гиссарской долины - межгорной впадины широтной протяжённостью около 115 км, расположенной на высоте 700-1000 метров над уровнем моря. Согласно агроклиматической классификации, данный регион относится к зоне недостаточного увлажнения, для которой характерны жаркое лето и мягкая, умеренно влажная зима. С запада долина граничит с Сурхандарьинской долиной, от которой отделяется слабо выраженным водораздельным участком.

Среднегодовое значение температуры воздуха в регионе составляет +14,2 °С. Наиболее тёплым месяцем является июль, когда средняя месячная температура достигает +27,1 °С, тогда как в январе, считающемся самым холодным месяцем года, она опускается до приблизительно +1 °С. Зимний период отличается нестабильностью температурного режима, проявляющегося в частой смене фаз похолодания и кратковременного потепления. Абсолютные значения температуры воздуха варьируются в широком диапазоне от –27 °С до +44 °С. Амплитуда суточных температурных колебаний составляет порядка 7 °С в зимние месяцы и может достигать 18 °С в летний период.

Температура поверхности почвы также подвержена значительным сезонным и суточным колебаниям: в январе она изменяется в пределах от 0 °С до –4 °С, тогда как в июле достигает значений от +30 °С до +65 °С. Переход среднесуточной температуры через +10°С, характеризующий начало вегетационного периода, как правило, происходит во второй–третьей декадах марта. Уже в апреле средняя месячная температура превышает +15 °С, а дневные амплитуды достигают 9–10°С. В отдельных годах в апреле возможны кратковременные понижения температуры

до – 4 °С, однако в мае заморозков, как правило, не наблюдается. Абсолютный максимум температуры в апреле может достигать +30…+35 °С, а в мае +40…+45 °С [11, с. 126].

В условиях Гиссарской долины первые заморозки, как правило, наблюдаются в конце октября-начале ноября. Продолжительность безморозного периода в среднем составляет около 224 дня, охватывая временной промежуток со второй половины марта до начала ноября.

Среднегодовое количество атмосферных осадков в исследуемом районе в среднем составляет около 611 мм. При этом более 50 % от общего объёма осадков выпадает в осенне-зимний и ранневесенний периоды, при максимальных значениях в марте и апреле. В летние и начисто осеню месяцы, особенно с июля по сентябрь, количество осадков резко снижается, составляя всего 2-4 мм в месяц. В отдельные годы в этот период возможно полное отсутствие осадков. Сезонное возобновление осадков начинается, как правило, в ноябре. Общее количество дней с осадками варьирует от 100 до 108 в год: на зимний период приходится 38–40 дней, на весну-26–28, остальные -на осенний сезон.

Таким образом, климат Гиссарской долины характеризуется мягкой и переменчивой зимой, прохладной и влажной весной, засушливым и жарким летом, а также сухой и тёплой осенью. В совокупности эти климатические условия создают благоприятные предпосылки для выращивания широкого спектра сельскохозяйственных культур, включая зерновые, как на богарных, так и на орошаемых землях.

«Для региона характерен высокий уровень поступающей солнечной радиации, включая значительную долю фотосинтетически активной радиации ФАР, что создаёт благоприятные условия для интенсивной вегетации сельскохозяйственных культур. Годовая сумма интегральной радиации составляет от 568,5 до 585,2 кДж/см², из которых на ФАР приходится 275,9–292,6кДж/см². Максимальные значения радиационного баланса наблюдаются в летние месяцы - в июне и июле - и составляют 79,4 и 83,6кДж/см² соответственно. Минимальные

значения регистрируются в зимний период: в декабре, январе и феврале - 19,2; 25,9 и 25,1кДж/см² соответственно» [63, с. 101, 43, с. 117].

Благодаря этим благоприятным агроклиматическим условиям, в Гиссарской долине успешно возделываются пшеница и другие зерновые культуры. Осенние посевы этих культур обычно дают высокие урожаи, особенно при сроках сева в конце июня-начале июля [43, с. 117].

Полевые исследования проводились на экспериментальном участке Института ботаники, физиологии и генетики растений Национальной академии наук Таджикистана, который расположен в восточной части Гиссарской долины на абсолютной высоте 834 м над уровнем моря. Почвенный покров данной территории представлен коричневыми карбонатными почвами, характерными для предгорных зон с аридным климатом.

2.2. Объекты и методы исследования

В качестве объектов настоящего исследования были выбраны два сорта пшеницы: мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) сорт Зафар и твёрдая пшеница (*Triticum durum* Desf.) сорт Президент. Ниже приводится краткая агроботаническая характеристика этих сортов.

Сорт «Президент» представляет собой твёрдую пшеницу, относящуюся к разновидности *apilicum-niloticum*. Он был селекционирован на базе Таджикского научно-исследовательского института земледелия НПО «Зироаткор» имени акад. А.Н. Махсумова при Таджикской академии сельскохозяйственных наук. Сорт получен путём скрещивания пшеницы сортов «Черноколосая 73» и «Бахт» с последующим многоэтапным селекционным отбором. Разработчиками сорта являются Эшонова З. и Касымов Ф.

Колос у данного сорта окрашен в красноватые тона и снабжён длинными тёмными остями. Зерно овальной формы, с характерной стекловидной структурой. Урожайность варьирует в пределах 28-35 ц/га на богарных землях и достигает 38–40 ц/га при выращивании в условиях орошения. Масса 1000 зёрен составляет от 45,8 до 47,0 г. Длина стебля - от 100 до 135 см; сорт демонстрирует высокую

устойчивость к полеганию. Продолжительность вегетационного периода составляет от 170 до 192 суток. Несмотря на то, что сорт классифицируется как яровой, в агроклиматических условиях Средней Азии допускается его посев в осенние сроки.

Сорт «Зафар»-мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.), выведенная на основе мексиканского сорта *Сете Церрос-66* методом индивидуального отбора. Разновидность- *erythroleucom*. Сорт создан коллективом авторов: Гулов Е.А., Каримов З., Пулодов М., Абдуллоев Н. и был районирован в 2004 году.

Относится к двуручным сортам; т.е. может высеваться как осенью, так и весной. В условиях осеннего сева продолжительность вегетационного периода составляет 180-200 дней, тогда как при весеннем или летнем сроках сева- 75-90 дней, что указывает на его скороспелость.

Колос остистый, с красноватыми, неопушёнными чешуями. Зерно белого цвета, овально-яйцевидной формы, средней длины и плотности. Масса 1000 зёрен в зависимости от условий выращивания варьирует в пределах 39 - 42 г.

Сорт характеризуется короткой, но прочной соломиной, высокой устойчивостью к полеганию и осыпанию. Средняя высота растений составляет 55 - 70 см. Колос продуктивен: при осеннем сроке сева в нём формируется в среднем 100 - 120 зёрен, при весеннем и летнем посеве-45 - 65 и более зёрен. Сорт Зафар относится к сортам интенсивного типа, отличается хорошей зимостойкостью и засухоустойчивостью. Урожайность на орошаемых землях при осеннем сроке сева достигает 50–60 ц/га, на богарных- 25–35 ц/га [41, с. 143].

2.2.1. Предпосевная обработка семян

Для определения влияния ФАВ на семена сорт проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге (в каждой чашке по 50 шт.) с использования 0,1% α-токоферола, 0,05% аскорбиновой кислоты и 0,05% - Zn-ОДЭФК - комплексного соединения Zn-оксидиэтилфеноловой кислоты синтезированного на кафедре Физколлоидной химии химического факультета ТНУ в течение 24 ч. Контролем служили семена, замоченные в дистиллированной воде.

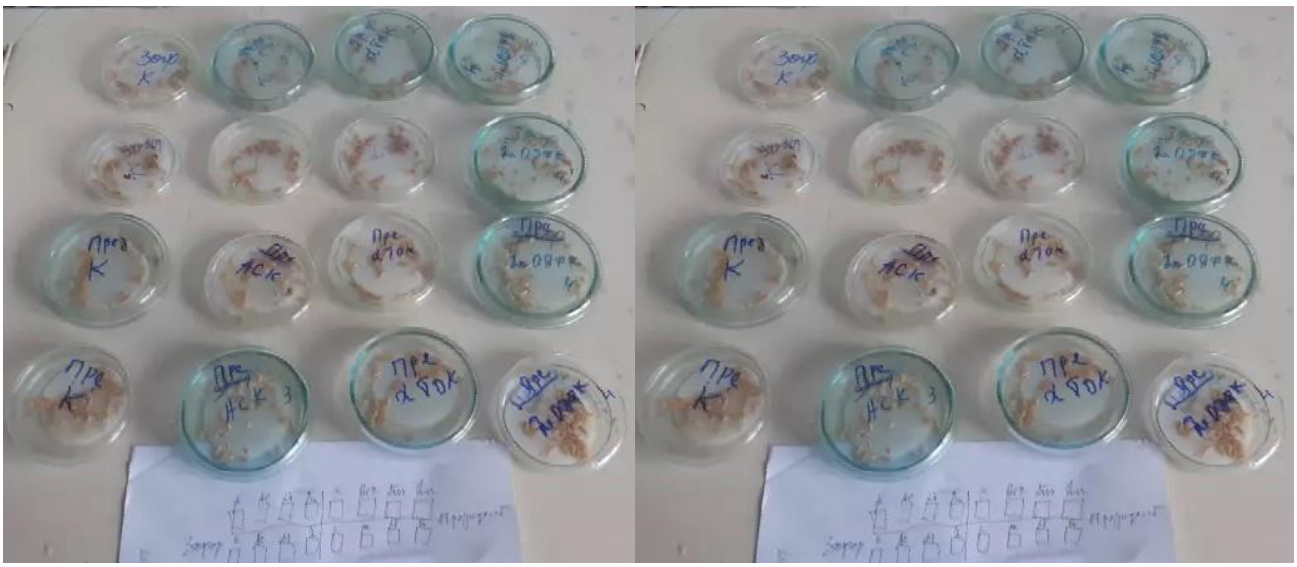

Рисунок.2.1. Предпосевная обработка семян ФАВ

2.3. Методы лабораторных и полевых исследований

2.3.1. Определение влагоемкости почвы

В течение вегетационного периода, начиная с фазы формирования первых настоящих листьев до стадии полного созревания, проводился систематический контроль за влажностью почвенного субстрата. Отбор образцов осуществляли из трёх повторов на различной глубине, с интервалом 5-10 см. Пробы с почвой помещали в предварительно взвешенные алюминиевые бюксы и подвергали сушке в термостате при температуре 105°С в течение 6-12 часов. После высушивания рассчитывали гравиметрическую влагоемкость почвы по разнице масс.

2.3.2. Определение параметров роста, развития и продуктивности растений

С целью комплексной характеристики роста и продуктивности растений проводили учёт и анализ основных морфологических и биометрических показателей. «В перечень изучаемых параметров входили: площадь листового аппарата, масса сырой и сухой надземной биомассы, длина стебля, средняя масса одного растения, а также количественные и качественные характеристики соцветий - длина и масса колоса, число колосков и зёрен в колосе, количество стерильных колосков, суммарная масса зёрен с одного колоса, масса одного зерна и абсолютная масса 1000 зёрен. Измерения осуществлялись в соответствии с методическими указаниями, изложенными в трудах В.А. Доспехова» [16, с. 351]. Структурный

анализ компонентов урожайности проводился по методике, разработанной В.А. Кумаковым [23, с. 270].

2.3.3. Определение общего содержания воды в растительных органах

Общее содержание воды (оводнённость) в тканях растений определяли гравиметрическим методом - путём высушивания предварительно взвешенных образцов до постоянной массы. Сушку осуществляли в термостате при температуре +100…+105°С.

2.3.4. Определение интенсивности транспирации

«Интенсивность транспирации определяли методом быстрого взвешивания листьев растений, предложенным Л.А. Ивановым и А.А. Силиной» [62, с. 171]. В полевых условиях срезанные фрагменты листьев растений помещали на электронные весы и фиксировали изменение массы в течение 5 минут. Для повышения точности результатов проводили 4-5-кратный повтор, по которым вычисляли среднее значение. Полученные результат выражали в граммах испарившейся влаги с 1 г/сырой массы листа за 1 час (г воды/г сырого веса листа за 1 ч.)

2.3.5. Определение водоудерживающей способности листьев растений пшеницы

«Способность листа к удержанию влаги определяли гравиметрическим методом по методике А.А. Ничипоровича» [71, с. 76]. Рассчитывали показатель потери воды в процентах от начального уровня по формуле:

$$\mathbf{X = (B \times 100) / A,}$$

где:

- X - уровень водопотери за определённый временной интервал (30, 60, 90, 120 мин.),
- A - содержание воды в листьях в начальный момент,
- B - количество испарившейся воды за выбранный временной промежуток.

2.3.6. Определение полуденного водного дефицита листьев

«Измерения проводили в соответствии с методикой, разработанной Л.

Чатским и модифицированной Т.К. Горышиной и А.И. Самсоновой» [99, с. 76, 50, с. 670]. Расчёт водного дефицита осуществляли по формуле:

$$X = (Y \times 100) / Z,$$

где:

- X - водный дефицит (в % от общего количества влаги в насыщенном листе),
- Y - масса воды, поглощённая при насыщении высечек листа,
- Z - масса воды в листе при полном насыщении.

2.3.7. Определение динамики формирования листовой поверхности

Для измерения динамики формировании листовой поверхности в различные фазы вегетации применяли методику В.А. Кумакова [23, с. 270]. Определения проводились с учётом изменений в морфометрии листьев растений на протяжении всего онтогенеза.

2.3.8. Измерение удельной поверхностной плотности листа (УППЛ) в растениях пшеницы

«Для определения удельной плотности листовой поверхности отбирались образцы из центральной части листовой пластинки, расположенной между основными жилками. С использованием пробочного инструмента с площадью сечения 0,7 см² выполняли не менее четырёх вырезов с каждого листа. Полученные листовые фрагменты подвергались высушиванию в термостате при температуре 100 °C до достижения постоянной массы. Расчётные значения получали на основе методических рекомендаций, изложенных в работе Мокроносова» [27, с. 196]. Показатель УППЛ отражает отношение сухой массы листа к площади, и косвенно характеризует его толщину и степень морфофизиологической зрелости.

2.3.9. Определение фотосинтетических пигментов в растениях пшеницы

Экстракцию фотосинтетических пигментов (хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды) из листьев пшеницы проводили с использованием спиртово-ацетоновой смеси. Количественное содержание хлорофиллов рассчитывали по формулам Vernon [135, с. 1144], а содержание каротиноидов- по уравнению Веттштейна [137, с. 424].

2.3.10. Определение в растениях пшеницы содержания малонового диальдегида (МДА)

Малоновый диальдегид (МДА), продукт перекисного окисления липидов (ПОЛ), в растительных тканях определяли по модифицированной методике Heath и Packer [108, с. 189] с использованием химического реактива тиобарбитуровой кислоты (ТБК).

Для определения МДА 0,1-0,5г свежих листьев растений пшеницы измельчали в фарфоровой ступке с добавлением стеклянного песка и 20 мл 20% раствора трихлоруксусной кислоты (ТХУ), полученный гомогенат центрифугировали при 12000 об/мин в течение 10 минут на охлаждаемой центрифуге (Beckman J-21) при температуре +4°С. После центрифугирования к 2 мл полученного супернатанта добавляли 2мл 20% ТХУ, содержащего 0,5% ТБК, и 2 мл меркаптоэтанола. Контрольный вариант содержал ТБК. Смесь инкубировали в водяной бане при 95°С в течение 60 минут, затем быстро охлаждали, чтобы остановить реакцию. После охлаждения раствор повторно центрифугировали (12000 об/мин, 5 мин, +4 °С). Оптическую плотность проб измеряли спектрофотометрически при длине волн 532 нм и 600 нм (для учета неспецифического фона) с использованием спектрофотометра «Ultraspec-II». Содержание МДА рассчитывали с использованием коэффициента экстинкции ε =156 мМ-1 см-1, после вычисления неспецифического поглощения при 600 нм.

[МДА] (г сырой массы/мл) = $(A_{532}-A_{600})/\varepsilon$, где ε = 156 $мМ^{-1}\cdot см^{-1}$ - коэффициент молярной экстинкции для комплекса МДА–ТБК.

2.3.11. Методика определения активности супероксиддисмутазы (СОД, КФ 1.15.1.1)

«Активность фермента супероксиддисмутазы определялась с использованием спектрофотометрического метода, основанного на ингибировании восстановления нитросинего тетразолия (НСТ), согласно подходу, предложенному» [107, с. 309]. В данной реакции образование формазана - окрашенного продукта восстановления НСТ - замедляется под действием СОД, что

позволяет судить об уровне ферментативной активности.

Для экстракции фермента 0,1- 0,2 г свежих листьев измельчали в фарфоровой ступке с добавлением 1,5мл K/Na-фосфатного буфера (pH 7,5), содержащего 4мМ этилендиаминтетрауксусной кислоты (ЭДТА). Полученный гомогенат фильтровали и центрифугировали в течение 20 минут при 14000 об/мин при температуре +4 °C (Beckman J-21). Полученный супернатант использовали в качестве источника фермента для анализа. Пробы хранились при температуре +4^{0}C. Для определения активности фермента СОД в две одинаковые пробирки добавляли 1 мл 0,05% раствора НСТ, 1,8 мл K/Na-фосфатного буфера (pH 7,8), 200 мкл полученного экстракта и 40 мкл 0,24% раствора Na-ЭДТА. Одну пробирку помещали в темноту (шкаф) – темновая, другую выдерживали на свету. Кроме того, были подготовлены контрольные пробирки без ферментной вытяжки для расчета максимального образования формазана. Реакцию запускали с добавлением 40мкл 0,025% рибофлавина. Реакция идёт в течение 15 минут. Оптическую плотность исследуемых растворов измеряли при длине волны 560 нм с помощью спектрофотометра «Ultraspec-II», используя кюветы толщиной 0,5 см. Степень снижения интенсивности окрашивания формазана служила индикатором активности СОД.

Оценка активности фермента СОД производилась по способности препарата на 50% подавлять восстановление нитросинего тетразолия (50%-ное ингибирование реакции). Результаты выражались в единицах ферментативной активности на 1г сырой массы листа в час.

Для надёжности анализа использовались два контрольных варианта:

- Контроль 1 (реакционный контроль): полная реакционная смесь без добавления фермента, характеризующаяся максимальным окрашиванием.
- Контроль 2 (темновой): реакционная среда, инкубированная в условиях отсутствия света, применялась для учёта фона и неспецифических реакций.

Активность СОД рассчитали по формуле:

$$A=(a*V*X)/(C*L),$$

где: А-активность фермента, а-относительная единица активности, V- объем полученной вытяжки, мл, L-толшина слоя, мм, С-масса растительного материала.

2.3.12. Определение активности аскорбатпероксидазы в растениях пшеницы (АПО, КФ 1.11.1.11)

«Активность фермента аскорбатпероксидазы определяли согласно методике Nakano, Asada» [123, с. 867]. Для этого 0,1-0,5 г свежих листьев растений измельчали в 1-2мл 50мМ фосфатного буфера с pH 7,0, после чего полученный гомогенат центрифугировали при 15000 об/мин в течение 20 минут при 4^0С. Реакционная смесь включала: 100 мкл 0,5 мМ ЭДТА, 0,5мл 176 М аскорбиновой кислоты, 0,5мл 36 М перекиси водорода, 1,5мл 50 мМ калий-фосфатного буфера (pH-7,0). Реакцию запускали после добавления 400 мкл супернатанта. Смесь быстро встряхивали и измеряли оптическую плотность на спектрофотометре Ultraspec-II при длине волны 290 нм. Контрольной пробой служила смесь без аскорбиновой кислоты. В опытном и контрольных вариантах определение повторяли трехкратно. В качестве показателя активности АПО брали снижение оптической плотности за первые 3-и минуты. Активность рассчитывали в мкмоль аскорбата/г·мин с использованием молярного коэффициента экстинкции аскорбата, $\varepsilon = 2{,}8$ $мМ^{-1}\cdot см^{-1}$.

2.3.13. Определение активности каталазы (КАТ, КФ 1.11.1.6)

«Активность фермента каталазы определяли методом спектрофотометрии согласно Aeby» [91, с. 121]. Для этого 0,1-0,5г растительного материала растирали в фарфоровой ступке с добавлением 1,5-2 мл 0,1 М фосфатного буфера (pH-6,8-7,0) и стеклянного песка, затем гомогенат центрифугировали 20 минут при 15000 об/мин при температуре 4^0С. Активность фермента каталазы определяли при температуре 30^0С. В кювету приливают 1,4 мл реакционной среды, содержащий 0,1М фосфатный буфер и 33% пероксид водорода (фосфатный буфер 50 мл+30мкл H_2O_2), реакцию запускали с добавлением 100мкл супернатанта, после чего сразу измеряли оптическую плотность при длине волны 240 нм в течение 2-3 минут. Активность фермента каталазы вычисляли в мкмоль H_2O_2/г сырой массы·мин,

применяя коэффициент молярной экстинкции ε = 39,4 мМ$^{-1}$·см$^{-1}$.

Рисунок. 2.2. Проведение полевых опытов.

2.3.14. Определение биохимического состава зерна пшеницы

Биохимический состав зерна включает белок, крахмал, клетчатку и золу. Для анализа использовали универсальный инфракрасный анализатор с диодной матрицей DA 7200 производства компании Perten Instruments (Швеция). Изучение биохимического состава зерна пшеницы проводили в лаборатории Государственной комиссии по сортоиспытанию и защите новых сортов сельскохозяйственных культур при Министерстве сельского хозяйства Республики Таджикистан.

2.3.15. Статистическая обработка данных

Статистическую обработку полученных данных выполняли с применением программ Microsoft Excel и CropStat версии 7.2, а также на основе методических рекомендаций Лакина Г.Ф. [24, с. 352]. Для анализа результатов применяли подходы, описанные В.А. Доспеховым [16, с. 351] и М.А. Бабаджановой с соавторами [8, с. 136]. В представленных таблицах и графиках указаны средние значения и стандартные ошибки, рассчитанные по трём повторностям с тремя биологическими повторениями.

ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ СЕМЯН ПШЕНИЦЫ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫМИ ВЕЩЕСТВАМИ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ

3.1. Влияние предпосевной обработки семян физиологически активными веществами на процессы роста и развития растений сортов мягкой и твёрдой пшеницы в различных условиях выращивания

3.1.1. Постановка вопроса

В течение онтогенеза растения подвергаются воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды, в том числе влиянию температурного, водного и солевого стресса [22, с. 742]. Всё это приводит к увеличению образования во внутриклеточной среде активных форм кислорода [136, с. 3], что вызывает окислительный стресс. Это, в свою очередь, подавляет многие ростовые и физиолого-биохимические процессы.

В оптимальных условиях соотношение образования и утилизации активных форм кислорода поддерживается за счёт многокомпонентной системы защиты, состоящей из сложных (ферменты, гормоны) и простых (аскорбиновая кислота, глутатион, фенольные соединения и др.) метаболитов - антиоксидантов [29, с. 140].

Предполагается, что путём предпосевной обработки семян физиологически активными веществами (ФАВ), которые обладают антиоксидантными свойствами, можно регулировать адаптационные способности и продуктивность сельскохозяйственных растений. Это особенно важно для зерновых культур, в частности пшеницы в условиях жаркого климата Таджикистана, провоцирующего засуху.

В этой связи, в настоящей главе работы приводятся результаты изучения действия ФАВ (α-токоферол, аскорбиновая кислота, Zn-оксидиэтилфеноловая кислота) на прорастание семян, рост и развитие растений в условиях засухи.

Результаты этих исследований представлены в таблицы 3.1 - 4.

3.1.2. Процесс прорастания семян и динамика роста и развития растений

Различная степень эффективности использования антиоксидантных препаратов на дневную и сезонную динамику роста и развития растений свидетельствует о том, что на параметры этих физиологических процессов оказывают определенное влияние дневные и сезонные изменения температуры и влажности воздуха наземной и подземной среды и его радиационного режима, в том числе количественного и качественного состава общей и ФАР (фотосинтетически активная радиация).

В зависимости от видовых и сортовых особенностей пшеницы уровень изменчивости изученных параметров роста и развития растений оказался неоднозначным.

Как видно из таблицы 3.1, обработка семян аскорбиновой кислотой и Zn-ОДЭФК способствовала более интенсивному росту проростков на 16-18% по сравнению с контролем. Однако обработка семян препаратом α – токоферол задерживала прорастание семян и рост проростков на 12-15%.

Динамика роста и развития растений мягкой пшеницы сорта Зафар, выращенных из семян, обработанных препаратами ФАВ, в зависимости от вида ФАВ и варианта оптимального водообеспечения (влажности почвы) оказалась различной. Данные таблица 3.1. показывают, что на фоне оптимальной влажности почвы (вариант полив) ФАВ практически не влияло на начальную скорость прорастания семян. Вместе с тем на фоне почвенной засухи (ПВП 50-55%) на 1-4 дня ускорялось начало прорастания семян. Однако появление 3-го настоящего листа в условиях почвенной засухи в зависимости от вида ФАВ задержалось у варианта контроль (без обработки) на 6 дней, у варианта обработки с аскорбиновой кислотой на 9 дней, варианта Zn-ОДЭФК - на 2 дня, в варианте α-ТОК - на 5 дней. Начало выхода в трубку также на фоне почвенной засухи обработка семян ФАВ приводила к замедлению этого процесса на 1-6 дней, т. е. у варианта с аскорбиновой кислотой (АСК) на 1 день, варианта α-ТОК на 6 дней.

Таблица 3.1. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на фоне почвенной засухи на наступление фаз роста и развития растений мягкой пшеницы сорта Зафар

Сорт	Условия выращивания	Фаза развития растений							
		Начало прорастания семян. (всходы)	Кущение	Начало выхода в трубку	Начало стеблевания	Колошение	Цветение	Молочная спелость	Восковая спелость
Зафар (полив)	Контроль (без обработки)	15.02.2018	02.03.2018	15.03.2018	20.03.2018	15.04.2018	29.04.2018	11.05.2018	30.05.2018
	АСК*	15.02.2018	01.03.2018	13.04.2018	22.03.2018	15.04.2018	30.04.2018	13.05.2018	08.06.2018
	Zn-ОДЭФК*	15.02.2018	01.03.2018	14.03.2018	23.03.2018	15.04.2018	26.04.2018	14.05.2018	12.06.2018
	α-ТОК*	15.02.2018	03.03.2018	14.03.2018	21.03.2018	18.04.2018	24.04.2018	15.05.2018	20.06.2018
Зафар (засуха)	Контроль (без обработки)	12.02.2018	08.03.2018	19.03.2018	25.03.2018	16.04.2018	26.04.2018	10.05.2018	28.05.2018
	АСК*	11.02.2018	10.03.2018	15.03.2018	23.03.2018	11.04.2018	22.04.2018	14.05.2018	06.06.2018
	Zn-ОДЭФК*	12.02.2018	03.03.2018	16.03.2018	24.03.2018	11.04.2018	26.04.2018	16.05.2018	12.06.2018
	α-ТОК*	14.02.2018	08.03.2018	20.03.2018	28.03.2018	15.04.2018	01.05.2018	20.05.2018	23.06.2018

Примечание: * АСК – аскорбиновая кислота (0,05%), α-ТОК-токоферол (0,1%), Zn-ОДЭФК - комплексное соединение Zn-оксидиэтилфеноловая кислота (0,05%).

Таблица 3.2. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на фоне почвенной засухи на наступление фаз роста и развития растений твёрдой пшеницы сорта Президент

Сорт	Условия выращивания	Фаза развития растений							
		Начало прорастания семян. (всходы)	Кущение	Начало выхода в трубку	Начало стеблевания	Колошение	Цветение	Молочная спелость	Восковая спелость
Президент (полив)	Контроль (без обработки)	14.02.2018	02.03.2018	15.03.2018	20.03.2018	15.04.2018	29.04.2018	11.05.2018	28.05.2018
	АСК	13.02.2018	01.03.2018	13.03.2018	22.03.2018	15.04.2018	30.04.2018	13.05.2018	08.06.2018
	Zn-ОДЭФК	15.02.2018	01.03.2018	14.03.2018	23.03.2018	15.04.2018	26.04.2018	14.05.2018	12.06.2018
	α-ТОК	17.02.2018	03.03.2018	14.03.2018	21.03.2018	18.04.2018	24.04.2018	15.05.2018	20.06.2018
Президент (засуха)	Контроль (без обработки)	12.02.2018	08.03.2018	19.03.2018	25.03.2018	16.04.2018	26.04.2018	10.05.2018	30.05.2018
	АСК	11.02.2018	10.03.2018	15.03.2018	23.03.2018	11.04.2018	22.04.2018	14.05.2018	06.06.2018
	Zn-ОДЭФК	12.02.2018	03.03.2018	16.03.2018	24.03.2018	11.04.2018	26.04.2018	16.05.2018	12.06.2018
	α-ТОК	18.02.2018	08.03.2018	20.03.2018	28.03.2018	15.04.2018	01.05.2018	20.05.2018	23.06.2018

Начало стеблевания, как и предыдущая фаза, наступило с опозданием на 1-7 дней и меньшее замедление было в варианте АСК и Zn-ОДЭФК и большее в варианте контроль и α-ТОК. Наступление фазы колошения во всех опытных вариантах в условиях полива опаздывало на 3-4 дня, т. е. при дефиците влаги в почве наблюдалось ускорение колошения и это особенно заметно в вариантах АСК и Zn-ОДЭФК. В условиях полива, в вариантах с предпосевной обработкой семян ФАВ, за исключением варианта аскорбиновой кислоты, цветение наступало на 3-5 дней раньше. На фоне почвенной засухи ускорение цветения на 4 дня обнаружилось только в варианте аскорбиновой кислоты, а в варианте α-ТОК цветение началось на 4 дня позже.

В варианте полива фаза молочной спелости при обработке семян ФАВ наступила на 2-4 дня с опозданием.

В условиях почвенной засухи по сравнению с контролем (без обработки семян) в вариантах с предпосевной обработкой семян у растений фаза молочной спелости наступила на 4 (вариант АСК), в 3 (вариант Zn-ОДЭФК), и 10 (вариант α-ТОК) дней позже.

Фаза восковой спелости зерна в условиях полива в вариантах с обработкой семян ФАВ по сравнению с контролем наступила на 8-20 дней позже, и это особенно заметно в варианте α-ТОК (20 дней), а самые меньшие сроки в варианте АСК - 8 дней. Такая же закономерность наблюдалась и на фоне почвенной засухи, с той лишь разницей, что восковая спелость в варианте АСК наступила с опозданием на 8 дней, в варианте Zn-ОДЭФК на 14 дней и в варианте α-ТОК-на 25 дней.

У сорта твердой пшеницы Президент (таблица 3.2) в условиях полива начало прорастания семян, обработанных ФАВ, в вариантах Zn-ОДЭФК и АСК опережает контрольный вариант на 1 день, а вариант α-ТОК задерживается на 3 дня.

В условиях почвенной засухи у сорта Президент также наблюдается ускорение прорастания семян в варианте обработки АСК на один день, в варианте Zn-ОДЭФК как у контрольного варианта, а у варианта α-ТОК прорастание наступило на 6 дней

позже, чем у контрольного варианта (замачивание семян в чистой воде). В условиях полива в варианте АСК и Zn-ОДЭФК кущение у этого сорта наступило на 1 день раньше, чем в контроле, а у варианта α-ТОК - на 1 день позже.

При почвенной засухе кущение в контрольном варианте наступило на 6 дней позже, чем в условиях полива, а при обработке АСК и Zn-ОДЭФК на 2 и 1 день раньше, чем в контрольном варианте, а вариант α-ТОК в 1 и тот же день с контролем.

Начало выхода в трубку в условиях засухи наступило в опытных вариантах АСК и Zn-ОДЭФК на 1-4 дня раньше, а в варианте α-ТОК на 1 день позже, чем у контрольного варианта.

В условиях полива фаза стеблевания у растений опытных вариантов по сравнению с контролем наступила на 1-3 дня с опозданием, а на фоне почвенной засухи на 1 (вариант Zn-ОДЭФК), 2 (вариант АСК) и 3 (α-ТОК) дня позже, чем в контрольном (вода) варианте, фаза колошения в условиях полива у вариантов АСК и Zn-ОДЭФК начиналась одновременно с контролем.

В условиях почвенной засухи колошение наступило на 4 дня раньше в вариантах АСК и Zn-ОДЭФК, а в варианте α-ТОК с опозданием на 1 день. Фаза цветения при поливе в варианте Zn-ОДЭФК наступила на 3 дня, варианте α-ТОК на 5 дней раньше, а варианте АСК на 1 день позже, чем у контрольного варианта. В условиях засухи в варианте аскорбиновая кислота колошение опережало на 4 дня, у варианта α-ТОК задерживалось на 5 дней, а у варианта Zn-ОДЭФК наступило одновременно с контрольным вариантом. В условиях полива фаза молочной спелости в опытных вариантах наступила на 2-4 дня позже, чем в контрольном варианте, а при почвенной засухе, эта фаза развития наступила на 4-10 дней позже в вариантах с предпосевной обработкой семян – АСК (на 4 дня), Zn-ОДЭФК (на 6 дней) и α-ТОК (на 10 дней).

Восковая спелость зерна при оптимальном режиме влажности почвы в вариантах с обработкой семян ФАВ наступила на 10 (вариант аскорбиновая кислота), 14 (вариант Zn-ОДЭФК) и 22 (вариант α-ТОК) дня позднее, чем у

контрольного варианта. При почвенной засухе на 6 (вариант аскорбат), 12 (вариант Zn-ОДЭФК) и 23 (α-ТОК) дня позже, чем в варианте контроль.

3.1.3. Действие предпосевной обработки семян ФАВ на рост стебля растений пшеницы

Как видно из данных таблица 3.3, предпосевная обработка семян антиоксидантами оказывает заметное влияние на рост стебля у сортов мягкой и твёрдой пшеницы. Наибольший стимулирующий эффект на рост стебля у мягкой пшеницы сорта Зафар обнаружен при обработке семян препаратом Zn-ОДЭФК во всех фазах развития растений, где различие составляет от 3 до 6 см. Наименьший рост стебля имели растения контрольного варианта в пределах от 33,5 см (в фазе трубкования) до 84,2 см (в фазе спелости семян).

Такая же знакономерность обнаруживается в варианте почвенной засухи, где более высокий рост растений во всех фазах развития наблюдается при обработке Zn-ОДЭФК у твёрдой пшеницы сорта Президент. На фоне полива более высокий рост стебля по сравнению с контролем обнаруживается в варианте обработки семян аскорбиновой кислотой, где высота растений достигла от 44,8 см (фаза трубкования) до 83,6 см (фаза спелости семян).

Однако на фоне почвенной засухи определенной закономерности по влиянию вариантов обработки семян перед посевом на их ростовые процессы по сравнению с контролем не обнаружено.

Выявлено, что длина стебля увеличивается от фазы трубкования до фазы полной спелости семян в 2-2,5 раза во всех вариантах воздействия ФАВ (АСК, Zn-ОДЭФК и α-ТОК) как в условиях полива, так и при засухе у сорта Зафар. У сорта Президент наблюдается такая же тенденция, за исключением варианта с добавлением АСК при поливе и засухе.

Следует отметить, что в условиях полива уровень влажности субстрата во всех вариантах опыта находился в пределах 75–86 % от полной влагоемкости почвы (ПВП). В условиях водного стресса (засуха) у обоих сортов во всех фазах вегетации влажность почвы снижалась до 45–55 % от ПВП (таблица 3.4).

Таблица 3.3. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на рост стебля растений мягкой и твёрдой пшеницы (см)

Варианты предпосевной обработки семян	мягкая пшеница (Сорт Зафар)				
	Фазы развития				
	трубкование	колошение	цветение	молочно-восковая спелость	Полная спелость семян
	полив				
Контроль	33,5	55,3	72,1	77,5	84,2
АСК	33,2	56,5	73,4	76,4	86,3
Zn-ОДЭФК	36,2	56,8	78,3	85,2	90,2
α-ТОК	34,6	52,1	74,2	80,2	85,3
	засуха				
Контроль	28,5	53,3	55,8	59,6	62,4
АСК	29,2	52,1	57,8	60,3	65,2
Zn-ОДЭФК	30,8	54,1	59,2	65,7	69,3
α-ТОК	28,6	49,3	56,2	64,7	68,3
	твёрдая пшеница (Сорт Президент)				
	полив				
Контроль	34,4	52,5	65,2	76,0	82,3
АСК	44,8	55,1	69,2	78,9	83,6
Zn-ОДЭФК	32,1	55,0	68,3	70,8	78,2
α-ТОК	31,3	51,4	70,2	74,2	80,5
	засуха				
Контроль	29.2	45,1	56,4	58,2	62,1
АСК	34,0	51,0	53,1	56,9	61,3
Zn-ОДЭФК	27,2	49,0	51,6	54,0	57,6
α-ТОК	30,0	51,6	54,2	57,9	62,2

Таблица 3.4. - Влажность почвы в вегетационных сосудах в течение вегетации растений (% от ПВП)

Варианты	Фазы развития			
	трубкование	колошение	цветение	молочно-восковая спелость
	Сорт Зафар			
	полив			
Контроль	83,4±8,3	85,5±7,0	81,4±7,3	75,0±5,2
АСК	83,6±7,5	85,2±7,7	82,1±7,4	76,5±6,2
Zn-ОДЭФК	83,6±8,2	86,3±7,8	81,4±7,1	77,0±6,1
α-ТОК	82,5±8,2	86,5±7,8	80,4±7,2	78,0±6,2
	засуха			
Контроль	54,7±5,6	53,3±5,1	50,2±4,5	47,5±3,8
АСК	53,4±5,1	51,7±5,3	50,7±4,2	48,4±4,3
Zn-ОДЭФК	55,6±5,0	53,2±5,2	50,1±4,4	47,4±3,7
α-ТОК	55,7±5,0	52,2±5,1	50,2±4,5	47,4±3,8
	Сорт Президент			
	полив			
Контроль	84,4±8,2	85,5±8,0	82,4±7,2	76,0±6,2
АСК	81,6±7,4	86,2±7,7	83,1±7,3	75,5±6,2
Zn-ОДЭФК	82,6±8,2	84,5±7,9	80,4±7,2	78,0±6,2
α-ТОК	81,6±7,2	83,5±7,9	81,5±7,1	79,0±6,2
	засуха			
Контроль	53,7±5,6	53,2±5,1	50,1±4,5	48,4±3,8
АСК	54,4±5,1	50,7±5,2	50,7±4,1	49,4±4,5
Zn-ОДЭФК	55,5±5,1	51,2±5,2	52,2±4,5	47,5±3,7
α-ТОК	54,5±5,1	52,2±5,1	53,2±4,5	48,5±3,7

Примечание: * вариант «полив» - влажность почвы 75 – 80% от полной влагоемкости почвы (ПВП) ** вариант «засуха» - влажность почвы 45-50% от ПВП.

3.2. Показатели водного режима растений пшеницы в зависимости от действия физиологически активных веществ (ФАВ) в условиях полива и почвенной засухи

3.2.1. Постановка вопроса

Известно, что антиоксиданты и физиологически активные соединения (пролин, α-токоферол, витамин С и др.) играют важную защитную роль при воздействии таких экологических стрессовых факторов, как высокая температура, засуха, засоление и во-вторых, обработка семян антиоксидантами способствует повышению толерантности и формированию устойчивости растений к стрессорам [53, с. 745].

Водный обмен является важным фактором роста и развития, а также формирования продуктивности растений.

Вода является неотъемлемой и составной частью растительного организма, формируя среду, в которой происходят все процессы обмена веществ. При низком содержании воды обмен веществ в клетках и многие окислительно – восстановительные реакции блокируются, что может привести к гибели растения.

Основными показателями водного обмена растений являются содержание (количество) воды в листьях (оводнённость), водоудерживающая способность листьев, интенсивность транспирации (испарение воды), водный дефицит.

В связи с вышеизложенным, одной из задач исследования было изучение влияния предпосевной обработки семян на показатели водного обмена растений пшеницы в условиях полива и почвенной засухи.

3.2.2. Содержание воды в листьях (оводнённость листьев) растений пшеницы

Как видно из результатов, приведённых в таблица 3.5, предпосевная обработка семян ФАВ оказывала влияние на уровень общего содержания воды в листьях растений. У мягкой пшеницы сорта Зафар в условиях поливного режима содержание воды колебалось от 84,7% в фазе кущения до 70,2% в период молочно-восковой спелости. При этом во всех фазах онтогенеза у контрольных растений, не

подвергавшихся обработке, содержание воды в листьях оставалось выше по сравнению с растениями, семена которых были обработаны ФАВ. При этом более низкий уровень оводнённости был обнаружен в варианте обработки семян АСК. Следует отметить, что в целом, различия в оводнённости листьев между вариантами были незначительны и составляли 2-3%.

В условиях почвенной засухи наблюдалось снижение оводнённости листьев, в варианте обработки аскорбиновой кислотой по сравнению с контролем было больше на 4-7% в зависимости от фазы развития растений. Вместе с тем в варианте предпосевной обработки семян препаратом α-ТОК оводнённость листьев увеличилась на 1-1,5% по сравнению с контрольным вариантом.

Таблица 3.5. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на общее содержание воды в листьях растений мягкой и твёрдой пшеницы, %

Варианты	мягкой пшеница (Сорт Зафар)					
	Фазы развития					
	кущение	трубкование	колошение	цветение	молочно-восковая спелость	M±m
	полив					
Контроль	84,7±2,6	80,7±1,2	76,2±1,2	73,1±0,2	70,2±2,2	77,1±1,4
АСК	87,6±1,1	78,9±3,2	74,4±0,9	70,2±1,3	66,8±0,5	75,5±1,4
Zn-ОДЭФК	84,5±1,2	80,4±2,1	77,4±2,5	73,1±2,2	69,6±1,7	76,8±1,9
α-ТОК	85,1±1,4	80,6±2,1	75,4±2,4	72,1±2,3	68,1±2,7	76,2±2,1
	засуха					
Контроль	79,0±1,7	75,1±1,4	73,3±2,4	70,1±1,4	65,3±0,3	72,5±1,4
АСК	71±1,3	70,7±1,2	67,1±1,2	64,4±0,8	58,2±0,9	66,2±1,0
Zn-ОДЭФК	78,7±1,6	76,2±1,1	72,2±1,4	68,1±1,7	63,0±2,3	71,6±1,6
α-ТОК	80,1±1,0	77,3±1,7	73,8±1,4	70,6±1,7	66,0±2,3	73,3±1,6
	твёрдой пшеница (Сорт Президент)					
	полив					
Контроль	84,6±0,6	81,7±1,2	77,2±1,2	72,1±0,2	68,2±1,2	76,0±0,9
АСК	86,4±1,0	80,9±2,2	76,4±0,9	71,2±1,3	67,8±0,5	76,5±1,1
Zn-ОДЭФК	86,7±1,3	81,4±2,1	75,4±2,5	70,1±2,2	65,0±1,7	75,4±1,9
α-ТОК	86,1±1,0	82,6±2,1	77,4±2,4	73,1±2,3	69,1±1,7	77,2±2,1
	засуха					
Контроль	77,9±2,1	74,1±1,4	70,3±1,4	66,1±1,4	60,3±0,3	62,7±1,3
АСК	80,3±1,5	75,7±1,2	71,1±1,2	67,4±0,8	60,2±0,9	70,9±1,1
Zn-ОДЭФК	78,5±2,1	74,2±1,1	69,2±1,4	64,1±1,7	59,0±2,3	69±1,7
α-ТОК	81,3±1,4	76,3±1,7	72,2±1,4	68,1±1,7	63,0±2,3	72,1±1,7

В условиях почвенной засухи параметры оводнённости листьев у изученных вариантов опыта имели некоторые отличия по сравнению с вариантом полива. В

варианте с обработкой Zn-ОДЭФК оводнённость листа, начиная с фазы колошения, по сравнению с контрольным вариантом снижалась на 0,5-3%. Напротив, в варианте с обработкой α-ТОК оводнённость возрастала на 2-9%.

3.2.3. Водоудерживающая способность листьев

«Способность клеток, тканей и листьев к удержанию влаги является одним из ключевых показателей водного режима растения и может использоваться как чувствительный маркер реакции на изменение внешних условий или воздействие абиотических стрессов. Основу данного показателя составляет степень гидратации протоплазматических коллоидов в клетках» [45, с. 23]. Между уровнем связанной воды и устойчивостью клеток к стрессовым факторам существует положительная корреляция.

«Считается, что при усилении водоотнимающего давления способность растения сохранять влагу снижается» [45, с. 23]. «Было установлено, что при удалении части листьев (дефолиации) водоудерживающая способность оставшихся листьев возрастает, что, вероятно, связано с адаптивными реакциями растения» [86, с. 113].

В данной связи представлялось актуальным исследовать, может ли применение экзогенных антиоксидантов и биологически активных веществ оказывать влияние на водоудерживающие свойства листьев.

Результаты изучения влияние предпосевной обработки семян антиоксидантами на водоудерживающую способность листьев мягкой и твёрдой пшеницы по фазам развития растений и в дневной динамике приведены в таблицы 3.6-7.

Как видно из таблицы 3.6, водоудерживающая способность листьев мягкой пшеницы сорта Зафар на фоне различных поливных режимов заметно отличается. Так, определение этого показателя на фоне оптимального полива и почвенной засухи по основным фазам вегетации в дневные часы (8^{00}, 12^{00} и 16^{00} ч) и вариантов предпосевной обработки семян различными антиоксидантами показали, что водоудерживающая способность листьев в зависимости от воздействия этих

фактор и видов пшеницы изменяется в различной степени как в течение дня, так и вегетации. Данные табл. 6 показывают, что в условиях полива у сорта Зафар в фазе кущения в вариантах с использованием антиоксидантов водоудерживающая способность листьев в утренние часы заметно снижается, в полдень в 12 ч в варианте α-ТОК самая низкая, а в 16 ч дня во всех опытных вариантах водоудерживающая способность практически находится на одинаковом уровне – 55-58% потери воды за 1 ч.

В фазе трубкования скорость потери воды в 12 ч во всех вариантах держится на уровне 63-71%, а уменьшается заметно в 16 ч. В фазе колошения во всех вариантах потеря в утренние часы составляет 45-51%. В 12 ч дня в варианте АСК составляет 71%, самая меньшая в варианте α-ТОК- 53%. В 16 ч самая меньшая потеря наблюдается в варианте Zn-ОДЭФК.

В фазе цветения процент потери воды во всех вариантах находится на уровне 39-59%. В фазе молочно-восковой спелости в контрольном варианте потеря воды в течение дня находится на уровне 30-42%, в варианте АСК- 45-59%, в варианте Zn-ОДЭФК - 45-59%, а в варианте α-ТОК- 42-56%. В условиях почвенной засухи в фазе кущения в 8ч утра в вариантах Zn-ОДЭФК и α-ТОК % потеря падает до 47-52%, в 12ч скорость потери воды в варианте Zn-ОДЭФК и α-ТОК составляет 46-58%, т.е. больше чем в контроле – 49%. После полудня самая большая потеря воды по сравнению с контролем наблюдается в варианте АСК- 63%.

В фазе трубкования во всех опытных вариантах % потери воды в 8 ч была больше, чем в контроле -32%. Такая же картина наблюдалась и в 12ч дня с той лишь разницей, что потеря была значительно больше во всех вариантах, включая и контроль. После полудня во всех вариантах % потери был минимальным - 26-33%. В фазе колошения в утренние часы находился на уровне 38-44%, в полдень самая большая потеря наблюдалось в варианте α-ТОК- 61%, а самая низкая в контроле - 50%. После полудня более низкая скорость потери была в вариантах Zn-ОДЭФК и α-ТОК-22,6-24,8% соответственно, а у варианта АСК была на уровне контроля - 32,4%. В фазе цветения в утренние часы и после полудня скорость потери воды

была заметно больше в вариантах Zn-ОДЭФК и α-ТОК, а в 12ч дня, наоборот, в этих вариантах опыта потеря была значительно больше -58 и 59%, чем в контроле -37% и АСК-39% потери. больше во всех вариантах опыта, более чем на 10% по сравнению с контрольным вариантом.

У сорта твёрдой пшеницы Президент (таблица 3.7) в тех же вариантах предпосевной обработки семян в водоудерживающей способности листьев наблюдаются некоторые видовые особенности. В фазе кущения и трубкования под воздействием Zn-ОДЭФК и α-ТОК скорость потери воды по сравнению с контрольным вариантом заметно падает, а в варианте обработки АСК водоудерживающая способность во все часы дня держится практически на уровне контроля. В период колошения водоудерживающая способность листьев как на фоне полива, так и на фоне почвенной засухи во все часы определения оставалась на одинаковом уровне (22-65% и 20-62% соответственно). В фазе цветения в условиях полива во всех вариантах опыта (АСК, Zn-ОДЭФК и α-ТОК) скорость водопотери в течение дня находилась в пределах 50-60%, между вариантами различия были несущественные, а контрольный вариант был в пределах 50% и в условиях засухи уровень потери воды снизился до 20-29%. Фаза молочно-восковой спелости отличалась тем, что в варианте полив водоудерживающая способность листьев независимо от варианта предпосевной обработки семян и водообеспеченности растений (полив и засуха) находилась на уровне 45-55% при поливе, а в условиях засухи -45-58% потери воды за 1ч.

Таблица 3.6. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на водоудерживающую способность листьев мягкой пшеницы в условиях почвенной засухи (% потери воды за 1 ч)

Время дня	Сорт Зафар (полив)				Сорт Зафар (засуха)			
	конторль	АСК	Zn-ОДЭФК	*а*-ТОК	конторль	АСК	Zn-ОДЭФК	*а*-ТОК
Фаза кущения								
08^{00}	60,4±1,3	65,1±1,12	72,1±10,1	70,7±4,1	73,2±4,9	69,1±2,1	48,6±2,2	52,2±3,7
12^{00}	44,1±4,5	46,2±4,4	48,1±3,3	64,4±4,5	49,5±3,7	64,2±5,9	45,6±2,1	58,6±2,1
16^{00}	47,3±4,11	55,4±3,1	56,2±4,1	58,2±2,1	50,1±2,0	63,1±5,2	39,5±3,5	46,3±4,5
Фаза трубкования								
08^{00}	39,4±3,0	41,8±4,9	57,1±5,4	42,1±2,1	32,3±4,7	46,5±6,2	46,6±3,9	45,2±2,7
12^{00}	62,9±6,3	71,1±5,6	57,8±4,9	60,1±3,3	47,8±2,6	58,3±2,4	54,6±2,1	60,6±2,0
16^{00}	38,3±3,5	31,9±4,04	32,1±4,1	41,6±6,2	26,4±2,9	22,6±3,5	23,5±3,5	33,3±4,5
Фаза колошения								
08^{00}	50,7±2,7	45±5,47	49,1±9,3	42,1±5,5	44,3±3,9	43,3±5,7	38,2±4,8	38,3±2,1
12^{00}	59,2±4,2	71,4±6,4	63,7±9,5	53,5±2,2	49,9±2,8	58,6±3,2	55,3±2,8	60,2±3,2
16^{00}	37,8±3,1	38,8±3,5	28,9±4,7	29,4±3,4	32,4±7,7	34,3±5,4	22,6±3,1	24,8±2,8
Фаза цветения								
08^{00}	50,2±3,0	61,2±4,02	59,3±4,2	54,4±2,3	60,4±4,0	65,2±6,3	45,2±3,8	42,3±3,1
12^{00}	39,2±2,1	40,4±3,2	52,6±5,5	42,8±5,1	36,8±3,8	39,5±4,5	58,3±4,2	59,2±4,1
16^{00}	41,7±5,0	54,1±3,01	45,2±2,6	50,3±2,2	53,2±3,0	60,2±2,3	35,6±3,1	37,8±3,2
Фаза молочно-восковой спелости								
08^{00}	42,6±3,0	59,2±2,1	47,2±4,0	60,1±2,1	50,1±3,1	60,1±3,8	59,4±2,0	61,2±2,3
12^{00}	30,3±2,1	44,6±3,6	34,5±2,4	36,7±2,9	40,2±5,6	48,7±2,5	46,5±2,8	49,3±3,5
16^{00}	40,5±4,0	57,4±4,1	43,7±4,1	55,3±4,7	49,1±3,5	60,1±3,1	50,2±3,1	62,2±2,1
M±m	48,6±2,6	54,4±3,5	56,9±6,6	53,8±3,2	52,0±4,1	56,8±4,8	47,5±3,3	47,8±2,7
	47,1±3,8	54,7±4,6	51,3±5,1	51,5±3,6	44,8±3,7	53,8±3,7	52,0±2,8	57,5±2,9
	41,1±3,9	47,5±3,5	41,2±3,9	46,9±3,7	42,2±3,8	48,0±3,9	34,2±3,2	40,8±3,4

Таблица 3.7. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на водоудерживающую способность листьев твердой пшеницы в условиях почвенной засухи (% потери воды за 1 ч)

Время дня	Сорт Президент (полив)				Сорт Президент (засуха)			
	контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	*а*-ТОК	контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	*а*-ТОК
Фаза кущения								
08^{00}	62,3±4,0	69,2±4,2	70,2±6,3	72,2±4,3	68,1±4,7	68,2±4,1	54,6±3,2	50,2±4,7
12^{00}	42,4±3,9	49,2±4,2	55,1±3,9	66,5±5,4	52,5±3,7	63,3±2,9	52,3±2,1	50,6±4,0
16^{00}	50,3±4,1	54,3±4,1	66,2±5,1	68,2±1,9	60,1±3,1	60,1±3,1	49,5±4,4	56,1±3,5
Фаза трубкования								
08^{00}	31,9±4,2	42,4±3,9	41,2±4,6	48,6±3,0	34,5±2,4	45,9±4,7	34,2±1,9	24,1±1,1
12^{00}	60,4±2,0	68,3±2,6	65,4±2,4	58,2±4,1	65,1±3,4	50,8±4,2	62,1±4,0	50,3±4,7
16^{00}	22,0±2,9	28,1±3,2	30,5±3,2	25,7±1,9	28,8±2,7	28,3±2,5	28,8±1,4	28,7±1,2
Фаза колошения								
08^{00}	40,1±3,3	35,4±4,3	49,9±2,8	40,3±3,8	31,8±2,1	40,1±1,8	37,1±2,3	35,5±3,0
12^{00}	67,4±4,8	65,0±2,9	71,2±5,0	65,8±4,5	61,6±2,4	56,4±3,3	58,1±2,4	58,1±4,1
16^{00}	33,3±2,4	34,1±2,0	28,4±2,3	21,1±2,5	20,0±2,4	27,1±2,4	27±2,1	28,6±2,3
Фаза цветения								
08^{00}	49,2±4,0	60,1±5,0	57,3±4,2	57,2±4,3	50,4±3,9	60,2±3,4	48,2±3,7	48,3±3,1
12^{00}	50,3±3,1	55,2±4,2	60,2±4,0	60,4±3,6	48,5±3,1	50,1±4,0	52,4±3,3	55,2±2,2
16^{00}	47,2±4,0	54,4±3,0	54,2±3,6	59,2±3,3	60,2±4,0	48,5±3,3	46,6±2,1	44,8±2,2
Фаза молочно-восковой спелости								
08^{00}	44,6±2,1	55,3±4,0	50,2±3,1	54,2±3,0	47,2±4,0	60,1±3,7	49,4±2,5	53,2±4,3
12^{00}	39,3±1,4	49,4±4,6	45,3±2,0	49,5±3,7	45,1±3,6	52,4±5,5	45,2±2,8	50,1±3,5
16^{00}	46,5±4,0	53,3±5,1	47,5±3,2	51,3±4,5	49,2±3,5	58,1±2,1	52,1±2,0	52,1±2,1
M±m	45,6±3,5	52,4±4,2	53,7±4,2	54,5±3,6	46,4±3,4	54,9±3,5	44,7±2,7	42,2±3,2
	51,9±3,0	57,4±3,7	59,4±3,4	60,0±4,2	54,5±3,2	54,6±3,9	54,0±2,9	52,8±3,7
	39,8±3,4	44,8±3,8	45,3±3,4	45,1±2,8	43,6±3,1	44,4±2,6	40,8±2,4	42,0±2,2

3.2.4. Интенсивность транспирации листьев пшеницы

Транспирация представляет собой один из ключевых физиологических процессов, влияющих на регуляцию продукционной деятельности растений и формирование их урожайности. В основе расходования воды растительным организмом лежит физиологический процесс испарения воды – переход воды от жидкого в парообразное состояние.

В зависимости интенсивности транспирации от действия внутренних факторов (интенсивность процессов обмена веществ, содержание воды в листьях, концентрация клеточного сока, эластичность клеточных стенок и т.д.) и внешних факторов (свет, температура воздуха, влажность почвы, удобрения) посвящены многочисленные работы [14, с. 38, 50, с. 670]. Однако, что касается зависимости транспирации от действия ФАВ, то этот вопрос до сих пор остаётся малоизученным.

В этой связи, в настоящем подразделе главы диссертации приводятся результаты исследования интенсивности транспирации листьев у растений пшеницы из семян, обработанных ФАВ.

Результаты изучения интенсивности транспирации листьев растений пшеницы, обработанных перед посевом экзогенными ФАВ, приведены в таблица 3.8.

Как видно из данных таблицы 3.8, у мягкой пшеницы сорта Зафар в условиях оптимального (полив) и дефицитного (засуха) водообеспечения предпосевная обработка семян физиологически активными веществами приводит к значительным изменениям показателей водообмена листьев.

В условиях оптимального полива в ранних фазах развития по сравнению с контрольным вариантом (без предпосевной обработки семян) интенсивность транспирации во все часы дня остаётся ниже контроля. Физиологически активные вещества (ФАВ) в разной степени действуют на интенсивность транспирации. Регулирующее воздействие антиоксидантов здесь можно наблюдать особенно четко в вариантах обработки семян аскорбиновой кислотой и α-ТОК.

У сорта твёрдой пшеницы Президент (таблица 3.9) также отчётливо видно, что по сравнению с поливом в условиях почвенной засухи заметно снижается интенсивность транспирации как по часам дня, так и по фазам развития растений.

Интенсивность транспирации листьев растений снижается как в течение светового дня, особенно во второй его половине (после 16:00), так и в разные фазы вегетации, особенно в фазе молочно-восковой спелости, что указывает на то, что предпосевная обработка семян пшеницы может оказывать регулирующее влияние на процессы водопотребления и водоотдачи листьев в ходе онтогенеза растения.

Это очень важно для более эффективного использования запасов воды в почве и воздухе.

Интенсивность транспирации у сорта Президент (таблица 3.9) в различных вариантах произрастания и фазах развития растений варьирует в течение дня. При этом, особо резкие перепады наблюдаются в варианте засуха.

Таблица 3.8. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на интенсивность транспирации в листьях растений мягкой пшеницы в условиях почвенной засухи (мг воды/г сырой массы за ч)

Время дня	Сорт Зафар (полив)				Сорт Зафар (засуха)			
	контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	*а*-ТОК	контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	*а*-ТОК
Фаза кущения								
08^{00}	1,2±0,1	1,3±0,0	1,7±0,1	1,8±0,0	0,9±0,0	1,2±0,0	1,0±0,0	0,8±0,0
12^{00}	2,7±0,1	2,5±0,2	2,3±0,2	2,6±0,0	2,0±0,1	1,8±0,3	1,9±0,2	1,7±0,4
16^{00}	2,2±0,1	3,2±0,4	2,6±0,1	2,4±0,1	1,3±0,2	1,4±0,1	2,1±0,3	2,2±0,3
Фаза трубкования								
08^{00}	1,4±0,1	1,2±0,1	1,7±0,1	1,5±0,1	1,1±0,2	1,2±0,3	1,1±0,2	1,2±0,1
12^{00}	1,9±0,2	2,7±3,0	2,6±0,1	2,4±0,1	1,8±0,3	2,1±0,2	1,9±0,1	2,1±0,2
16^{00}	1,3±0,1	1,5±0,0	2,3±0,1	2,2±0,1	1,3±0,0	1,7±0,1	1,5±0,1	2,3±0,5
Фаза колошения								
08^{00}	1,3±0,1	1,1±0,1	1,2±0,1	1,1±0,1	1,8±0,2	1,2±0,0	1,4±0,1	1,5±0,1
12^{00}	1,8±0,1	1,6±0,1	1,3±0,1	1,4±0,1	1,5±0,1	1,4±0,1	1,1±0,1	1,2±0,1
16^{00}	1,2±0,2	1,1±0,1	1,0±0,1	1,1±0,1	1,8±0,1	1,2±0,1	1,5±0,1	1,6±0,1
Фаза цветения								
08^{00}	1,1±0,2	1,4±2,1	1,3±0,1	1,4±0,1	1,1±0,1	0,9±0,1	1,4±0,3	1,3±0,0
12^{00}	2,0±0,0	2,1±0,4	1,9±0,1	2,1±0,2	1,8±1,2	1,6±0,3	2,1±0,1	1,7±0,1
16^{00}	1,6±0,1	1,5±2,1	2,2±0,1	2.4±0,1	1,5±0,1	1,3±0,3	1,6±0,1	1,8±0,3
Фаза молочно-восковой спелости								
08^{00}	1,2±0,2	1,5±0,1	1,2±0,2	1,3±0,2	1,2±0,1	0,9±0,2	0,8±0,2	1,3±0,1
12^{00}	2,0±0,2	2,2±0,2	2,3±0,3	1,9±0,3	1,8±0,3	1,5±0,1	2,4±0,3	1,8±0,1
16^{00}	1,4±0,1	1,3±0,1	1,6±0,1	1,5±0,1	1,2±0,1	1.4±0,2	1,2±0,1	1,7±0,3
	1,2±0,1	1,3±0,4	1,4±0,1	1,4±0,1	1,2±0,1	1,0±0,1	1,1±0,1	1,2±0,0
	2,0±0,1	2,2±0,3	2,0±0,1	2,0±0,1	1,7±0,4	1,6±0,2	1,8±0,1	1,7±0,1
M±m	1,5±0,1	1,7±0,5	1,9±0,1	1,9±0,1	1,4±0,1	1,4±0,1	1,5±0,1	1,9±0,3

Таблица 3.9. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на интенсивность транспирации в листьях растений твёрдой пшеницы в условиях почвенной засухи (мг воды/г сырой массы за ч)

Время дня	Сорт Президент (полив)				Сорт Президент (засуха)			
	контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	*α*-ТОК	контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	*α*-ТОК
Фаза кущения								
08^{00}	1,3±0,1	1,4±0,0	1,6±0,1	1,9±0,0	1,2±0,0	1,0±0,0	1,1±0,0	1,7±0,0
12^{00}	2,4±0,1	2,2±0,2	2,1±0,2	2,4±0,0	2,1±0,1	1,6±0,3	1,8±0,2	1,6±0,4
16^{00}	2,0±0,1	3,0±0,4	2,4±0,1	2,2±0,1	1,4±0,2	1,3±0,1	2,0±0,3	2,1±0,3
Фаза трубкования								
08^{00}	1,3±0,1	1,3±0,1	1,6±0,1	1,6±0,1	1,2±0,2	1,3±0,3	1,2±0,2	1,3±0,1
12^{00}	1,8±0,2	2,5±3,0	2,4±0,1	2,3±0,1	1,7±0,3	2,0±0,2	1,8±0,1	2,0±0,2
16^{00}	1,5±0,1	1,4±0,0	2,1±0,1	2,1±0,1	1,4±0,0	1,5±0,1	1,6±0,1	2,1±0,5
Фаза колошения								
08^{00}	1,2±0,1	1,3±0,1	1,6±0,1	1,2±0,1	1,3±0,1	1,2±0,1	1,2±0,1	1,2±0,1
12^{00}	1,4±0,1	1,4±0,1	1,3±0,1	1,7±0,1	1,1±0,1	1,0±0,1	1,1±0,2	1,1±0,0
16^{00}	1,6±0,1	1,2±0,1	1,5±0,1	1,0±0,1	1,2±0,1	1,2±0,1	1,3±0,1	1,1±0,1
Фаза цветения								
08^{00}	1,3±0,1	1,4±0,1	1,7±0,1	1,3±0,1	1,4±0,1	1,3±0,1	1,4±0,1	1,3±0,1
12^{00}	1,6±0,2	1,5±0,1	1,3±0,1	1,6±0,1	1,3±0,1	1,2±0,1	1,3±0,2	1,4±0,0
16^{00}	1,8±0,1	1,3±0,1	1,5±0,1	1,2±0,1	1,3±0,1	1,4±0,1	1,5±0,1	1,2±0,1
Фаза молочно-восковой спелости								
08^{00}	1,4±0,2	1,6±0,1	1,4±0,2	1,6±0,2	1,4±0,1	1,5±0,2	1,6±0,2	1,4±0,1
12^{00}	1,9±0,2	2,0±0,2	2,1±0,3	1,8±0,3	1,7±0,3	1,6±0,1	2,1±0,3	1,9±0,1
16^{00}	1,5±0,1	1,6±0,1	1,7±0,1	1,6±0,1	1,3±0,1	1.7±0,2	1,4±0,1	1,8±0,3
	1,3±0,1	1,4±0,0	1,5±0,1	1,5±0,1	1,3±0,1	1,2±0,1	1,3±0,1	1,3±0,0
	1,8±0,1	1,9±0,3	1,8±0,1	1,9±0,1	1,5±0,1	1,4±0,1	1,6±0,2	1,6±0,1
M±m	1,6±0,1	1,7±0,1	1,8±0,1	1,6±0,1	1,2±0,1	1,4±0,1	1,5±0,1	1.6±0,2

3.2.5. Водный дефицит листьев пшеницы

Выяснение физиологических механизмов и особенностей, определяющих устойчивость растений к засухе (уменьшение почвенной влаги) и водному дефициту - важнейшая задача, решение которой имеет теоретическое и практическое значение.

Для нормального роста и развития растений необходимо, чтобы расход воды приблизительно соответствовал её поступлению в растения из почвы. В результате того, что процесс расходования воды не соответствует поступлению, возникает водный дефицит.

В связи с вышеизложенным в данном разделе диссертационной работы представлены результаты исследования реального водного дефицита листьев у мягкого и твёрдого сорта пшеницы, выращенных в условиях стресса (почвенная засуха). В качестве рассматриваемого фактора изучается влияние предпосевной обработки семян природными ФАВ.

Как видно из данных таблица 3.10, у сорта мягкой пшеницы Зафар при предпосевной обработке семян АСК, Zn-ОДЭФК, α-ТОК на фоне почвенной засухи происходит изменение водного дефицита в листьях в течение дня (с 8 ч до 16 ч) При этом максимальные величины водного дефицита в зависимости от вариантов предпосевной обработки семян и времени дня доходят до 30-32% (таблица 3.10). На фоне оптимального водообеспечения (вариант полив) во всех вариантах обработки семян водный дефицит находится в пределах 10 - 18%.

Наиболее высокий уровень водного дефицита у сорта Зафар наблюдается в фазе молочно-восковой спелости в условиях почвенной засухи, в контрольном варианте (без обработки семян до посева) более 32% и более 31% во всех опытных вариантах с обработкой семян до посева аскорбиновой кислотой, α-ТОК и Zn-ОДЭФК. Такая закономерность наблюдается во всех трёх генеративных фазах развития растения пшеницы - колошении, цветении и молочно-восковой спелости - преимущественно в послеполуденный период дня, вплоть до 16 ч.

Таблица 3.10. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на водный дефицит в листьях растений мягкой пшеницы в условиях почвенной засухи, %

Время дня	Сорт Зафар (полив)				Сорт Зафар (засуха)			
	контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	*а*-ТОК	контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	*а*-ТОК
Фаза кущения								
08^{00}	10,5±0,2	11,0±1,3	12,2±0,1	10,5±1,3	14,2±1,0	15,5±0,4	21,1±0,0	17,2±0,1
12^{00}	13,5±0,8	12,8±1,3	11,5±1,5	13,7±1,1	13,9±1,0	16,8±1,7	14,6±1,0	17,0±0,6
16^{00}	14,5±0,9	13,3±0,9	13,8±1,9	14,1±0,8	16,0±1,4	15,9±2,0	18,6±0,1	15,5±1,4
Фаза трубкования								
08^{00}	11,4±0,4	12,7±1,8	14,4±0,1	15,0±1,3	16,6±1,3	20,7±0,3	21,3±0,3	23,3±0,4
12^{00}	14,7±1,1	13,2±1,8	15,9±2,1	14,8±1,5	17,1±1,1	22,7±1,5	18,9±0,5	18,8±1,5
16^{00}	16,8±1,0	17,1±1,3	16,9±0,5	17,0±1,1	19,2±1,3	20,7±1,5	21,5±1,6	19,3±1,2
Фаза колошения								
08^{00}	10,5±1,3	8,6±0,8	6,56±0,9	6,51±1,6	12,7±1,0	10,0±0,7	8,24±0,9	8,88±0,5
12^{00}	18,5±0,8	18,8±1,3	13,5±1,5	14,7±1,1	19,9±1,0	17,8±1,7	16,6±1,0	16,0±0,6
16^{00}	17,5±0,9	13,3±0,9	14,8±1,9	15,1±0,8	24,0±1,4	20±2,0	19,6±0,1	18,5±1,4
Фаза цветения								
08^{00}	14,2±0,1	15,4±0,4	16,1±0,2	14,1±0,2	20,4±0,2	21,1±0,4	22,1±0,1	24,1±0,2
12^{00}	15,2±0,2	16,1±0,5	17,7±0,1	18,1±0,2	22,1±0,2	23,1±0,5	22,4±0,1	23,1±0,1
16^{00}	18,5±0,8	15,3±0,8	13,8±1,8	14,1±0,7	25,0±1,4	20,1±2,0	20,6±0,1	19,5±1,4
Фаза молочно-восковой спелости								
08^{00}	19,5±0,7	18,6±0,8	16,5±0,9	20,1±1,1	24,1±0,4	26,3±0,3	24,6±0,2	25,7±0,3
12^{00}	22,4±0,2	18.3±0,2	21,3±0,1	22,3±0,2	25,1±0,2	24,1±0,5	26,4±0,1	29,1±0,2
16^{00}	19,5±0,7	20,3±0,6	17,8±1,7	18,1±0,6	32,1±0,4	31,3±0,3	31,8±0,3	30,7±0,3
M±m	13,2±0,5	13,2±1,0	13,1±0,4	13,2±1,1	17,6±0,7	18,7±0,4	19,4±0,3	19,8±0,3
	16,8±0,6	15,8±1,0	15,9±1,0	16,7±0,8	19,6±0,7	20,9±1,1	19,7±0,5	20,8±0,6
	17,3±0,8	15,8±0,9	15,4±1,5	15,6±0,8	23,3±1,1	21,6±1,5	22,4±0,4	20,7±1,1

Таблица 3.11. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на водный дефицит в листьях растений твёрдой пшеницы в условиях почвенной засухи, %

Время дня	Сорт Президент (полив)				Сорт Президент (засуха)			
	контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	*а*-ТОК	контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	*а*-ТОК
Фаза кущения								
08^{00}	14,5±1,1	14,4±1,4	13,2±0,1	11,7±1,1	13,2±1,1	15,4±0,5	20,1±0,1	17,1±0,2
12^{00}	13,6±0,5	12,7±1,4	11,6±1,4	14,7±1,1	15,9±1,0	14,7±1,5	15,6±1,2	16,2±0,5
16^{00}	10,5±0,9	12,3±0,9	13,7±1,7	12,1±0,7	14,0±1,3	16,9±1,0	19,6±0,2	18,5±1,5
Фаза трубкования								
08^{00}	12,4±0,3	14,7±1,8	15,4±0,1	17,0±1,3	16,5±1,4	21,7±0,3	19,3±0,3	22,3±0,4
12^{00}	14,7±1,1	15,2±1,8	13,9±1,5	15,8±1,5	18,1±1,1	20,7±1,5	21,9±0,5	19,8±1,5
16^{00}	17,8±1,0	14,1±1,3	17,9±0,5	14,0±1,1	20,2±1,3	22,7±1,4	20,5±1,5	17,3±1,2
Фаза колошения								
08^{00}	8,71±0,7	6,98±0,8	6,91±0,7	6,20±0,0	8,79±0,2	6,46±0,2	6,89±0,4	6,34±0,2
12^{00}	18,9±1,4	15,5±1,6	14,1±0,3	13,9±0,7	18,4±2,1	18,6±1,2	17,6±2,1	15,2±1,1
16^{00}	19,6±1,1	15,8±1,1	14,5±1,7	13,1±1,2	23,2±2,1	18,9±2,1	20,7±4,2	16,2±1,6
Фаза цветения								
08^{00}	8,74±0,6	7,98±0,7	8,91±0,6	7,88±0,1	9,79±0,2	8,66±0,2	9,89±0,4	8,74±0,2
12^{00}	18,8±1,4	16,5±1,7	13,1±0,3	17,9±0,7	19,4±2,1	20,6±1,2	19,6±2,1	20,2±1,1
16^{00}	17,6±1,1	18,8±1,2	16,5±1,7	15,1±1,2	24,2±2,1	22,9±2,1	25,7±4,2	24,2±1,6
Фаза молочно-восковой спелости								
08^{00}	15,5±0,6	14,6±0,7	16,5±0,8	19,1±1,1	21,1±0,4	20,3±0,3	19,6±0,2	22,7±0,3
12^{00}	20,4±0,2	15.3±0,3	22,3±0,1	24,3±0,2	24,1±0,2	26,1±0,5	25,4±0,1	28,1±0,2
16^{00}	17,5±0,6	21,3±0,5	23,8±1,7	25,1±0,6	30,1±0,4	32,3±0,3	30,8±0,3	31,7±0,3
M±m	11,9±0,6	11,7±1,0	12,1±0,4	12,3±0,7	13,8±0,6	14,5±0,3	15,1±0,2	15,4±0,2
	17,2±1,2	15,0±1,3	15±0,7	17,3±0,8	19,1±1,3	20,1±1,1	20,0±1,2	19,9±0,8
	16,6±0,9	16,4±1	17,2±1,4	15,8±0,9	22,3±1,4	22,7±1,3	23,4±2,0	21,6±1,2

Как видно из данных таблица 3.11, во всех вариантах допосевной обработки семян на фоне почвенной засухи по сравнению с оптимальной почвенной влажностью (полив) во всех фазах вегетации (кущение, трубкование, колошение, цветение, молочно-восковая спелость) водный дефицит выше. Это особенно заметно в фазах генеративного развития. Следует отметить, что более существенный положительной эффект (снижение водного дефицита) обнаруживается во всех вариантах допосевной обработки семян в фазе колошения, и в отдельных случаях в фазе цветения и молочно-восковой спелости в полуденные (12 ч) и послеполуденные (16 ч) часы дня.

3.3. Влияние предпосевной обработки семян экзогенными ФАВ на показатели фотосинтеза

3.3.1. Постановка вопроса

К числу ключевых показателей фотосинтетической активности растений, оказывающих влияние на формирование урожая, относятся площадь листьев и продолжительность их функционирования, общая листовая поверхность, удельная поверхностная плотность листа, содержание хлорофилла и ряд других параметров. Выше перечисленные характеристики определяют биологическую продуктивность и хозяйственную урожайность сельскохозяйственных культур.

В этой связи представляет интерес изучение изменения отдельных показателей фотосинтетического аппарата (площадь листьев, удельная поверхностная плотность листа и содержание хлорофилла) в зависимости от предпосевной обработки семян пшеницы экзогенными антиоксидантами.

3.3.2. Формирование площади листьев растений пшеницы

Как было отмечено выше, в постановке вопроса настоящего подраздела главы диссертации продуктивность растений тесно связана с величиной площади листьев.

Скорость роста листовой поверхности и его размеры в определенной степени зависят как от генотипа растений, так от действия внешних факторов. Также формирование большей или меньшей листовой поверхности зависит от формы и

количества листьев. Обзор литературы по этим вопросам подробно приведен в работах (Эргашев, 1997; Абдуллаев, Каримов, 2001). В физиолого – биохимических исследованиях для оценки действия того или иного фактора часто используют показатель площади листьев.

В нашей работе мы также использовали признак “площадь листьев” для изучения действия экзогенных антиоксидантов на рост и развитие растений пшеницы в условиях почвенной засухи после предпосевной обработки семян.

Результаты изучения динамики формирования площади листьев у растений мягкой и твёрдой пшеницы в условиях полива и почвенной засухи после предпосевной обработки семян ФАВ представлены в таблица 3.12.

Как видно из данных таблица 3.12, у мягкой пшеницы сорта Зафар площадь листовой поверхности одного растения в вариантах с обработкой Zn-ОДЭФК и α-ТОК в поливном варианте во всех периодах вегетации оказалась заметно выше, по сравнению с контролем (без обработки семян). Такая же закономерность обнаруживается и в условиях почвенной засухи.

У твёрдой пшеницы сорта Президент (таблица 3.12) при поливном режиме в вариантах предпосевной обработки семян экзогенными ФАВ Zn-ОДЭФК и α-токоферолом отмечается увеличение площади листьев, наиболее выраженное в фазах цветения и молочно-восковой спелости. В условиях почвенной засухи во всех вариантах предпосевной обработки семян (АСК, Zn-ОДЭФК, α-ТОК) наблюдается значительное (примерно на 10-20%) увеличение площади листьев во всех фазах роста и развития растений.

Таким образом, проведенные опыты по влиянию допосевной обработки семян мягких и твёрдых сортов пшеницы АСК, Zn-ОДЭФК, α-ТОК на динамику роста и развития площади листьев показал, что в зависимости от сорта и фазы развития растений действие этих препаратов может быть различным. И это особенно чётко выявляется в вариантах обработки Zn-ОДЭФК и α-ТОК как у мягкой пшеницы сорта Зафар, так и у твёрдой пшеницы сорта Президент. Результаты этих опытов могут быть использованы в целях регулирования скорости

протекания роста и развития перспективных сортов пшеницы в различных почвенно-климатических зонах выращивания этой культуры.

Таблица 3.12. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на общую площадь листьев растений (см^2 / растение) мягкой и твёрдой пшеницы в условиях почвенной засухи

Варианты опыта	Фазы развития			
	трубкование	колошение	цветение	молочно-восковая спелость
	Сорт Зафар			
	полив			
Контроль	55,3±0,3	53,3±0,4	63,6±0,2	80,2±0,0
АСК	56,5±0,5	54,5±0,6	68,2±0,1	88,2±0,0
Zn-ОДЭФК	56,6±0,6	54,9±0,2	72,1±0,0	92,6±0,3
α-ТОК	58,0±0,3	59,3±0,5	86,7±1,1	94,4±0,0
	засуха			
Контроль	40,1±0,3	53,3±0,4	60,1±0,2	56,0±0,3
АСК	39,2±0,1	54,1±0,6	65,2±0,0	60,1±0,2
Zn-ОДЭФК	47,3±0,1	54,1±0,2	69,2±0,1	79,0±0,1
α-ТОК	49,3±0,9	57,3±0,5	74,2±0,1	79,0±0,1
	Сорт Президент			
	полив			
Контроль	51,5±0,8	65,1±0,9	80,1±0,1	84,2±0,0
АСК	49,3±0,5	59,0±0,6	79,0±0,0	89,2±0,0
Zn-ОДЭФК	55,0±0,7	68,0±0,5	90,4±0,1	104,3±0,1
α-ТОК	49,8±0,7	69,4±0,4	85,7±1,1	91,6±4,0
	засуха			
Контроль	45±0,2	47,1±0,3	65,1±0,2	64,0±0,3
АСК	51,0±0,6	55,6±0,2	78,2±0,2	68,6±0,2
Zn-ОДЭФК	49,0±0,5	54,0±0,2	70,1±0,1	67,2±0,0
α-ТОК	51,4±0,4	61,1±0,1	74,2±0,3	81,0±0,1

3.3.3. Удельная поверхностная плотность листа пшеницы

Удельная поверхностная плотность листа (УППЛ) представляет собой интегральный показатель, отражающий содержание структурных и функциональных компонентов мезоструктуры листа. Этот параметр определяется как отношение сухой массы листа к его площади и косвенно характеризует его толщину. В отличие от площади листовой поверхности, или удельной массы высушенного листа (УВЛ), УППЛ более точно отражает фотосинтетический потенциал исследуемых генотипов. Следует отметить, что на значение данного показателя оказывают влияние как биотические, так и абиотические факторы окружающей среды.

В связи с этим интересно было изучить влияние предпосевной обработки семян пшеницы экзогенными ФАВ на УПП листа в условиях почвенной засухи.

Результаты оценки УППЛ у двух сортов пшеницы под воздействием предпосевной обработки семян растворами ФАВ в различных фазах онтогенеза представлены в таблице 3.13.

Таблица 3.13. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на удельную поверхностную плотность листьев г/дм^{2}растений мягкой и твёрдой пшеницы

Варианты опыта	Фазы развития			
	трубкование	колошение	цветение	молочно-восковая спелость
	Сорт Зафар			
	полив			
Контроль	0,28±0,01	0,53±0,02	0,56±0,03	1,26±0,01
АСК	0,22±0,02	0,42±0,03	0,45±0,01	1,15±0,03
Zn-ОДЭФК	0,25±0,01	0,39±0,01	0,43±0,03	1,24±0,02
α-ТОК	0,24±0,03	0,40±0,03	0,54±0,02	1,12±0,02
	засуха			
Контроль	0,21±0,01	0,56±0,04	0,56±0,02	1,10±0,04
АСК	0,19±0,02	0,52±0,02	0,54±0,02	0,96±0,02
Zn-ОДЭФК	0,20±0,01	0,48±0,02	0,54±0,03	0,97±0,01
α-ТОК	0,15±0,01	0,54±0,03	0,48±0,03	0,96±0,02
	Сорт Президент			
	полив			
Контроль	0,24±0,01	0,34±0,01	0,55±0,02	1,03±0,01
АСК	0,25±0,01	0,48±0,02	0,59±0,01	1,23±0,02
Zn-ОДЭФК	0,28±0,02	0,50±0,02	0,60±0,03	1,33±0,01
α-ТОК	0,26±0,02	0,45±0,01	0,64±0.03	1,16±0,02
	засуха			
Контроль	0,22±0,01	0,30±0,01	0,36±0,01	1,10±0,01
АСК	0,25±0,02	0,40±0,02	0,45±0,02	1,03±0,02
Zn-ОДЭФК	0,19±0,01	0,33±0,01	0,50±0,02	1,06±0,03
α-ТОК	0,28±0.02	0,44±0,03	0,54±0,03	1,11±0,04

Как видно из представленных данных, у мягкой пшеницы сорта Зафар в условиях орошения во всех вариантах обработки семян по сравнению с контролем наблюдается незначительное снижение УППЛ. Аналогичная тенденция наблюдалась и при почвенной засухе.

В отличие от этого, у твёрдой пшеницы сорта Президент в условиях полива по сравнению с необработанным контролем фиксируется повышение УППЛ во всех вариантах обработки семян антиоксидантами (аскорбиновая кислота, Zn-

ОДЭФК, α-ТОК). Особенно выраженное увеличение показателя наблюдается при применении Zn-ОДЭФК в фазах колошения, цветения и молочно-восковой спелости, а также при обработке α-ТОК - в фазе цветения. В условиях почвенной засухи на фоне обработки семян α-ТОК УППЛ возрастает на всех этапах развития, тогда как в варианте с Zn-ОДЭФК наиболее заметный рост показателя фиксируется в фазах цветения и молочно-восковой спелости.

3.3.4. Содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях растения пшеницы

Хлорофилл является ключевым и незаменимым компонентом фотосинтетического аппарата растений. Его содержание (как суммарное, так и по отдельным формам - хлорофилл, *a* и *b*, а также их соотношение) служат индикатором уровня развития фотосинтетической системы, формирования и накопления урожая, физиологического состояния растений и их потенциала [72, с. 49, 81, с. 341, 7, с. 135].

Концентрация хлорофилла представляет собой один из наиболее сложных и чувствительных параметров фотосинтетического аппарата, зависящий как от внутренних (генетических), так и от внешних (экологических, агротехнических) факторов. В связи с этим даже генетически близкие сорта или генотипы могут существенно различаться по содержанию хлорофилла и по характеру реакции на стрессовые воздействия окружающей среды.

На содержание хлорофилла также влияет возраст листа и растения, геометрия расположения листа в пространстве и интенсивность освещения. В пределах одного и того же растения разные листья могут отличаться друг от друга по содержанию зелёных пигментов.

Наряду с зелёными пигментами (хлорофиллами) в хлоропластах содержатся пигменты, относящиеся к каротиноидам. Каротиноиды – это жёлтые и оранжевые пигменты. Основными представителями каротиноидов являются два пигмента: β – каротин и ксантофилл. Они принимают участие в процессе фотосинтеза, в передаче энергии света на молекулы хлорофилла.

В связи с вышеизложенным является необходимым изучение содержания хлорофиллов и каротиноидов после предварительной обработки семян ФАВ в условиях почвенной засухи. Этот вопрос до сих пор мало изучен.

Как было показано в подразделе 3.1, обработка семян аскорбиновой кислотой и Zn-ОДЭФК способствовала более интенсивному росту проростков (на 16-18%) по сравнению с контролем. Однако обработка семян препаратом α – токоферол задерживает прорастание семян и рост проростков на 12-15%.

Результаты определения хлорофиллов и каротиноидов в различных фазах развития растений после обработки семян экзогенными антиоксидантами представлены в таблицы 3.14-19.

Как видно из результатов, приведенных в таблица 3.14, в условиях полива и почвенной засухи обработка семян сорта Зафар α-токоферолом, Zn-ОДЭФК и аскорбиновой кислотой приводила к повышению содержания хлорофилла a. В то же время, в этих же условиях, при поливе, содержание хл b во всех вариантах обработки семян остается практически на одинаковом уровне. На фоне почвенной

Таблица 3.14. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на содержание фотосинтетических пигментов (мг/г сырой массы) у проростков мягкой пшеницы сорта Зафар при различных условиях водообеспечения. Фаза трубкования

Варианты опыта	Хл a	Хл b	a+b	a/b	Каротиноиды	Хл/К
Контроль(полив)						
Контроль*, вода	1.98±0.03	0.82±0.03	2.80	2.41	0.90±0.03	3.11
Опыт**: АСК	2.51±0.02	0.83±0.04	3.34	3.02	1.03±0.01	3.24
Zn-ОДЭФК	2.43±0.03	0.85±0.02	3.28	2.85	1.02±0.03	3.21
α -ТОК	2.63±0.02	0.85±0.02	3.48	3.09	1.08±0.02	3.22
Опыт (засуха)						
Контроль*, вода	1.84±0.03	0.68±0.02	2.52	2.85	0.98±0.03	2.57
Опыт**: АСК	2.42±0.05	0.71±0.06	3.13	3.41	1.18±0.04	2.65
Zn-ОДЭФК	2.27±0.03	0.62±0.02	2.98	2.87	1.23±0.04	2.42
α -ТОК	2.56±0.03	0.69±0.04	3.15	3.85	1.16±0.01	2.71

Примечание: * контроль - замоченные в воде, **опыт - замоченные в растворах: α-ТОК - α-токоферол (0.1%), Zn-ОДЭФК-комплексное соединение Zn-оксидиэтилфеноловая кислота (0.05%); АСК - аскорбиновая кислота (0.05%).

засухи содержание хл b в вариантах замачивания семян водой, с α – токоферолом и Zn-ОДЭФК заметно снижается, а при обработке витамином С содержание хл a и хл b, наоборот, повышается. Это наблюдается как в варианте «полив» (хл b), так и варианте «засуха» (хл a и хл b). Такая же закономерность наблюдается по сумме хл a и хл b.

Таблица 3.15. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на содержание фотосинтетических пигментов проростков твёрдой пшеницы сорта Президент при различных условиях водообеспечения (мг/г сырой массы). Фаза трубкования

Варианты опыта	Хл a	Хл b	a+b	a/b	Каротиноиды	Хл/К
Контроль(полив)						
Контроль*, вода	1.74±0.02	0.71±0.04	2.45	2.45	0.98±0.03	2.5
Опыт**: АСК	1.71±0.02	0.68±0.03	2.38	2.55	1.08±0.04	2.20
Zn-ОДЭФК	1.57±0.04	0.75±0.04	2.32	2.09	1.06±0.04	2.19
α- ТОК	1.64±0.04	0.85±0.04	2.49	1.92	1.11±0.02	2.24
Опыт (засуха)						
Контроль*, вода	1.58±0.05	0.57±0.03	2.15	2.77	1.15±0.01	1.87
Опыт**: АСК	1.49±0.02	0.70±0.02	2.19	1.98	1.18±0.02	1.85
Zn-ОДЭФК	1.55±0.05	0.71±0.02	2.26	2.03	1.19±0.02	1.90
α- ТОК	1.46±0.04	0.77±0.04	2.23	1.89	1.29±0.04	1.73

Обозначения те же, что в табл. 14.

Содержание суммы каротиноидов, как в условиях полива, так и почвенной засухи при замачивании семян изученными препаратами увеличивается. Это более заметно происходило на фоне почвенной засухи.

У сорта Президент замачивание семян оказало неоднозначное влияние на содержание фотосинтетических пигментов в фазе трубкования (таблица 3.15). Так, замачивание семян в α – ТОК незначительно снизило содержание хл a и, наоборот, повысило содержание хл b. Замачивание Zn-ОДЭФК заметно уменьшило количество хлорофилла а, а содержание хл b оставалось почти на уровне контроля (замоченные в воде).

Обработка семян аскорбиновой кислотой практически не изменила содержание зелёных пигментов (хл *a* и хл b). В контрольном варианте в целом, соотношение зелёных и жёлтых пигментов при предпосевном замачивании семян

водой остаётся без существенных изменений.

Таким образом, на основании полученных нами данных можно прийти к заключению, что применение антиоксидантов при обработке семян перед посевом приводит к повышению содержания фотосинтетических пигментов у 5-7 - дневных проростков сортов мягкой и твердой пшеницы на фоне почвенной засухи.

Комплексная оценка влияния фитогормональных препаратов и других биологически активных веществ на морфо – физиологические (рост, развитие, продуктивность) и биохимические (накопление метаболитов, липидов, активность ферментов) показатели может быть основанием для регулирования ростовых и репродуктивных процессов, повышения урожайности и его качества.

Механизмы адаптации растений к действию стрессоров достаточно разнообразны и часто характеризуются высоким содержанием таких антиоксидантов, как аскорбиновая кислота, каротиноиды, α – токоферол, глютатион и др.

Результаты проведенных нами исследований (таблицы 3.16-17) показали, что у сорта мягкой пшеницы Зафар содержание хл. *a* в вариантах с предпосевной

Таблица 3.3.4.16. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на содержание фотосинтетических пигментов (мг/г сыр. массы) у проростков мягкой пшеницы сорта Зафар при различных условиях водообеспечения. Фаза колошения

Варианты опыта	Хл a	Хл b	a+b	a/b	Каротиноиды	Хл/К
Контроль(полив)						
Контроль*, вода	1.95±0.11	0.89±0.04	2.84	2.20	0.86±0.04	3.34
Опыт**: АСК	2.03±0.10	0.91±0.04	2.95	2.23	0.89±0.03	3.31
Zn-ОДЭФК	2.28±0.18	1.12±0.11	3.40	2.03	1.03±0.08	3.30
α -ТОК	2.19±0.10	1.01±0.04	3.21	2.16	0.99±0.04	3.24
Опыт (засуха)						
Контроль*, вода	2.84±0.31	1.39±0.19	4.24	2.04	1.31±0.14	3.23
Опыт**: АСК	2.18±0.57	0.84±0.11	3.04	2.60	0.86±0.10	2.61
Zn-ОДЭФК	2.21±0.03	0.98±0.01	3.19	2.25	0.99±0.01	3.22
α -ТОК	2.14±0.27	1.03±0.19	2.58	2.08	0.96±0.13	2.68

Обозначения те же, что в табл. 14.

обработкой семян растворами антиоксидантов оказалось заметно выше, чем в контроле (дистиллированной водой) и проращивании проростков при оптимальном водоснабжении. По содержанию хл. b и сумме хл. *a*+b практически сохраняется такая же закономерность. Вместе с тем, следует отметить, что среди вариантов обработки (замачивании) семян ФАВ, содержанием хл. *a* и b отличаются семена, обработанные раствором Zn-ОДЭФК.

Таблица 3.17. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на содержание фотосинтетических пигментов (мг/г сыр. массы) у проростков твёрдой пшеницы сорта Президент при различных условиях водообеспечения. Фаза колошения

Варианты опыта	Хл a	Хл b	a+b	a/b	Каротиноиды	Хл/К
Контроль(полив)						
Контроль*, вода	2.02±0.02	0.92±0.02	2.96	1.85	0.89±0.01	3.32
Опыт**: АСК	2.29±0.20	1.05±0.12	3.35	2.19	1.03±0.08	3.60
Zn-ОДЭФК	1.95±0.07	0.89±0.03	2.84	2.20	0.87±0.02	3.26
α- ТОК	2.17±0.05	0.97±0.03	3.15	2.23	0.98±0.04	3.21
Опыт (засуха)						
Контроль*, вода	1.89±0.19	0.87±0.08	2.77	2.27	0.87±0.08	3.19
Опыт**: АСК	2.03±0.06	0.94±0.05	2.97	2.15	0.93±0.03	3.20
Zn-ОДЭФК	2.43±0.03	1.17±0.01	3.61	2.07	1.12±0.02	3.22
α- ТОК	1.77±0.22	0.84±0.09	2.63	2.10	0.83±0.09	3.16

Обозначения те же, что в табл. 14.

В ходе исследования выявлено, что содержание суммы каротиноидов находится в пределах 0,86 – 1,03 мг/г сырой массы. При этом наименьшее содержание каротиноидов наблюдается при замачивании семян водой, а наибольшее - в варианте обработки семян раствором Zn-ОДЭФК.

Иная картина наблюдалась у прорастающих в условиях почвенной засухи семян твёрдой пшеницы сорта Президент, обработанных перед посевом растворами ФАВ. Во всех вариантах предпосевная обработке семян растворами антиоксидантов в условиях почвенной засухи заметно снижает содержание хл. *a*, b и каротиноидов (по сравнению с контрольным вариантом-полив). Это указывает на то, что в условиях почвенной засухи у этого сорта поступление воды в развивающийся проросток (особенно в зону эндоспермы) снижено и поэтому инициальный синтез фотосинтетических пигментов также замедляется. Хотя можно заметить эффект стимуляции синтеза хл. *a*, b и каротиноидов под

воздействием обработки семян раствором Zn-ОДЭФК и аскорбиновой кислотой. В варианте обработки α -ТОК содержание хл. a, b и каротиноидов практически остаётся на одинаковом уровне в обоих вариантах водообеспечения (полив и засуха).

Таблица 3.18. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на содержание фотосинтетических пигментов (мг/г сырой массы) проростков мягкой пшеницы сорта Зафар при различных условиях водообеспечения. Фаза молочно-восковой спелости

Варианты опыта	Хл a	Хл b	a+b	a/b	Каротиноиды	Хл/К
Контроль(полив)						
Контроль*, вода	0.92±0.10	0.83±0.01	1.73	1.15	0.34±0.10	4.40
Опыт**: АСК	0.96±0.04	0.73±0.11	1.68	1.03	0.36±0.03	4.20
Zn-ОДЭФК	1.35±0.10	0.90±0.03	2.22	1.24	0.45±0.01	3.30
α -ТОК	1.37±0.10	0.92±0.04	2.24	1.26	0.47±0.02	3.31
Опыт (засуха)						
Контроль*, вода	0.90±0.20	0.62±0.03	1.47	1.40	0.30±0,01	5.45
Опыт**: АСК	0.88±0.21	0.63±0.10	1.52	1.43	0.32±0.20	4.19
Zn-ОДЭФК	1.20±0.20	0.83±0.11	1.95	1.30	0.29±0.02	4.72
α -ТОК	1.22±0.20	0.85±0.12	1.97	1.33	0.30±0.02	4.76

Обозначения те же, что в табл. 14.

Таким образом, из таблицы 3.14-19 видно, что предпосевная обработка семян растворами антиоксидантов в различных фазах роста и развития растений приводит к изменению скорости синтеза фотосинтетических пигментов в листьях проростков сортов мягкой и твёрдой пшеницы.

Таблица 3.19. - Влияние предпосевной обработки семян на содержание фотосинтетических пигментов проростков сорта Президент при различных условиях водообеспечения (мг/г сырой массы) в фазе молочно-восковой спелости

Варианты опыта	Хл a	Хл b	a+b	a/b	Каротиноиды	Хл/К
Контроль(полив)						
Контроль*, вода	1.48±0.02	1.10±0.04	2.65	1.28	0.53±0.03	4.85
Опыт**: АСК	1.56±0.03	1.07±0.04	2.51	1.30	0.52±0.03	4.83
Zn-ОДЭФК	1.47±0.05	1.21±0.07	2.48	1.45	0.55±0.03	4.43
α- ТОК	1.43±0.01	1.05±0.04	2.44	1.39	0.48±0.01	5.08
Опыт (засуха)						
Контроль*, вода	1.40±0.01	1.05±0.04	2.51	1.28	0.50±0.03	4.84
Опыт**: АСК	1.50±0.02	1.37±0.03	2.90	1.10	0.47±0.01	5.92
Zn-ОДЭФК	1.41±0.03	1.06±0.16	2.48	1.27	0.48±0.06	5.22
α- ТОК	1.37±0.01	1.01±0.03	1.36	1.37	0.42±0.03	5.43

Обозначения те же, что в табл. 14.

3.4. Влияние предпосевной обработки семян пшеницы ФАВ на активность антиоксидантных ферментов

3.4.1. Постановка вопроса

Устойчивость растений к окислительному стрессу и формирование хозяйственного урожая зависит от содержания и активности антиоксидантной системы растительного организма [15, с. 46].

Антиоксидантная система растений включает как ферментативные, так и неферментативные компоненты. К числу антиоксидантных ферментов относятся супероксиддисмутаза (СОД), лютеинпероксидаза, каталаза, аскорбатпероксидаза (АПО), дегидроаскорбатредуктаза и ряд других ферментативных соединений. Неферментативные антиоксиданты представлены широким спектром веществ, включая витамины, каротиноиды, антоцианы, глутатион, цистеин, метионин, лютеин, мелатонин, убихиноны, токоферолы, ретиноиды, флавоноиды и другие биологически активные соединения.

Защитный ответ антиокислительной системы зависит от вида растений, их генотипа, от состояния антиоксидантной системы и условий их взаимодействия [15, с. 52].

В этой связи представляет интерес изучение активности антиоксидантных ферментов при предпосевной обработке семян ФАВ у двух сортов пшеницы - сорт Зафар (мягкая пшеница) и сорт Президент (твёрдая пшеница) в условиях почвенной засухи.

СОД является ключевым ферментом первой линии антиоксидантной защиты в растениях. В условиях абиотического стресса, в том числе засухе, активность СОД существенно возрастает в клетках растений, так как именно этот фермент катализирует дисмутацию супероксидного радикала (O_2) в менее токсичный продукт – перекись водорода (H_2O_2).

Как видно из данных рисунок 3.3, активность СОД в контрольном варианте (полив без обработки ФАВ) у обоих сортов была почти на одном уровне и повышение активности СОД в контрольном варианте наблюдалось при обработке

ФАВ Zn-ОДЭФК, причем активность этого фермента была выше у сорта Зафар по сравнению с сортом Президент.

Почвенная засуха привела к повышению активности СОД во всех вариантах опыта. Самая высокая активность наблюдалась в варианте Zn-ОДЭФК у растений сорта Зафар по сравнению с сортом Президент. В варианте с АСК и α-ТОК в условиях почвенной засухи также наблюдалось повышение активности СОД, но активность СОД была ниже по сравнение с вариантом Zn-ОДЭФК.

Таким образом, у растений, семена которых были обработаны препаратом ФАВ Zn-ОДЭФК, отмечено повышение активности СОД как в условиях полива (контроль), так и в условиях засухи. Уровень активности СОД во всех вариантах опыта был выше у растений сорта Зафар по сравнению с сортом Президент, что свидетельствует о большей устойчивости сорта Зафар к стрессовым условиям и подтверждает положительное влияние Zn-ОДЭФК на адаптационные механизмы растений в условиях стресса.

Повышенная активность СОД в условиях засухи способствует снижению уровня активных форм кислорода и предотвращению окислительного повреждения клеточных структур, что напрямую связано с повышением устойчивости растений к водному стрессу. Перекись водорода, которая образуется в ходе дисмутации АФК, может привести к перекисному окислению липидов в клетках растений и нейтрализуется с участием ферментов АПО, КАТ и других антиоксидантов.

Как видно из данных рисунок 3.4, активность аскорбатпероксидазы (АПО) у сорта Зафар в условиях полива во всех вариантах опыта оставалась почти на одинаковом уровне, а в варианте обработки семян аскорбиновой кислотой наблюдалась тенденция повышения активности АПО на 12% (рисунок 3.4). В условиях засухи активность этого фермента была более чем в два раза выше, чем в варианте полив (контроль).

У твёрдой пшеницы сорта „Президент” активность аскорбатпероксидазы (АПО) как в условиях полива, так и почвенной засухи, за исключением незначительных колебаний, изменялась.

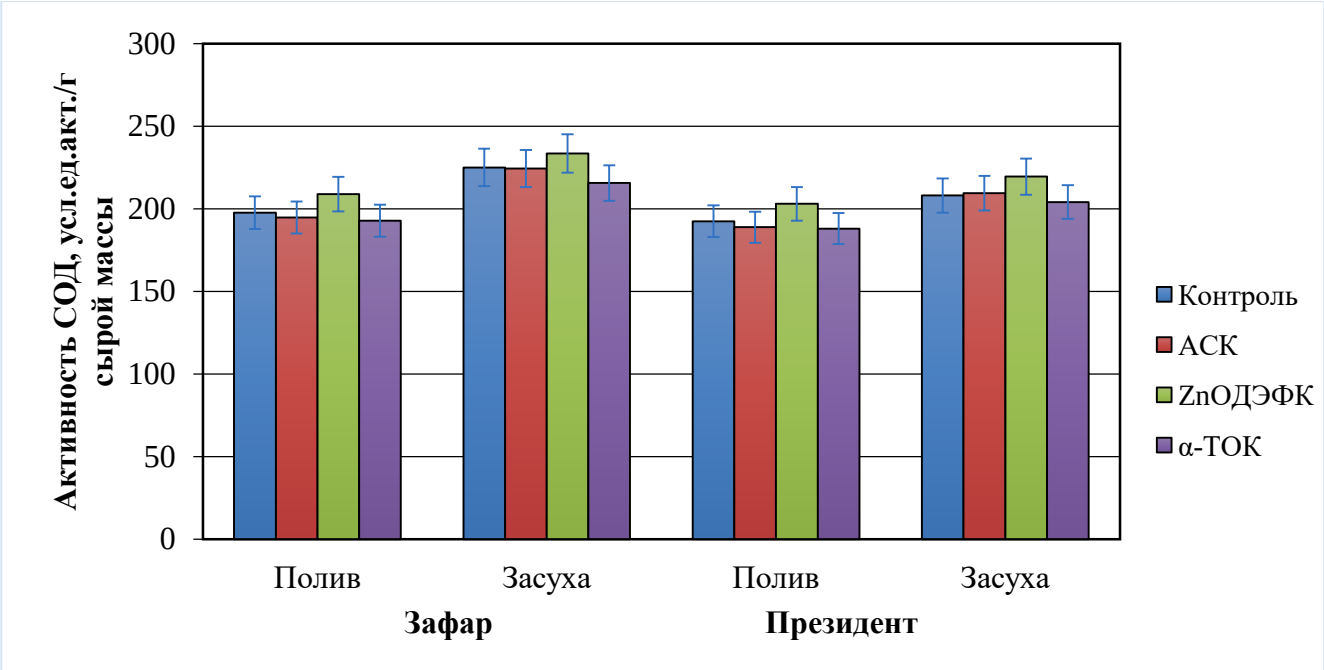

Рисунок 3.3. - Влияние предпосевной обработки семян пшеницы физиологически активными веществами на активность фермента СОД в листьях

Минимальные значения активности фермента отмечены в варианте с применением α-ТОК, тогда как максимальная активность фермента наблюдалась при обработке семян аскорбиновой кислотой.

Как показали исследования, активность СОД у растений пшеницы в обоих вариантах изменялась незначительно в отличие от фермента АПО (рисунок 3.4). У сорта Зафар уровень АПО повышается при предпосевной обработке семян АСК в условиях полива. Такая же тенденция наблюдается и в условиях стрессорного воздействия засухи. Следует отметить, что в общем наблюдалось увеличение активности АПО в условиях засухи. У сорта Президент наблюдалась такая же закономерность. Наибольшая активность АПО имела место при обработке АСК.

Высокая активность антиоксидантного фермента АПО в варианте с витамином С связана с тем, что аскорбиновая кислота является субстратом для фермента АПО и наблюдается увеличение синтеза фермента для дальнейшей нейтрализации избытка H_2O_2 с образованием кислорода и воды.

Содержание каталазы у изученных сортообразцов также различалось (рисунок 3.5). У сорта Зафар в контроле, без обработки семян уровень каталазы был максимальным в условиях полива.

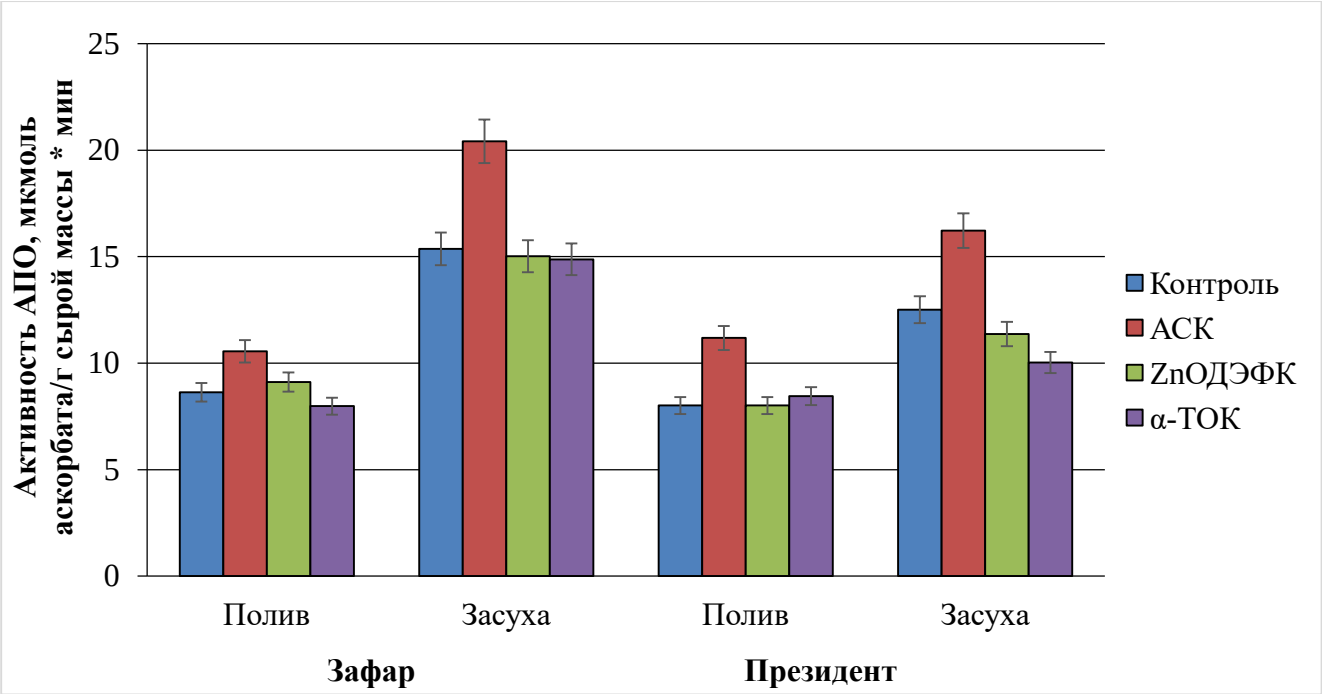

Рисунок 3.4. - Влияние предпосевной обработки семян пшеницы ФАВ на активность фермента АПО в листьях пшеницы.

Обработка семян АСК, Zn-ОДЭФК и α-ТОК не способствовала увеличению активности данного фермента в условиях полива. Однако в условиях засухи наблюдалось увеличение содержания каталазы во всех вариантах предпосевной обработки семян, но наибольшее увеличение синтеза каталазы наблюдалось в вариантах с Zn-ОДЭФК.

У сорта Президент наблюдалась иная картина. В условиях полива наименьшая активность каталазы была в варианте α-ТОК, затем при обработке Zn-ОДЭФК в сравнении с контролем и АСК. А в условиях засухи наименьшая активность каталазы наблюдалась в контроле. Физиологически активные соединение АСК, Zn-ОДЭФК и α-ТОК повышали активность каталазы. Наибольшая активность каталазы была в варианте при обработке α-ТОК.

Таким образом, исследования показали, что активность каталазы генетически детерминирована и обработка семян перед посевом такими ФАВ, как АСК, Zn-ОДЭФК и α-ТОК, приводит к увеличению содержания каталазы, но зависит от генотипа изученных сортов пшеницы. Наибольшее увеличение активности каталазы имеет место в варианте предпосевной обработки α-ТОК у сорта Президент.

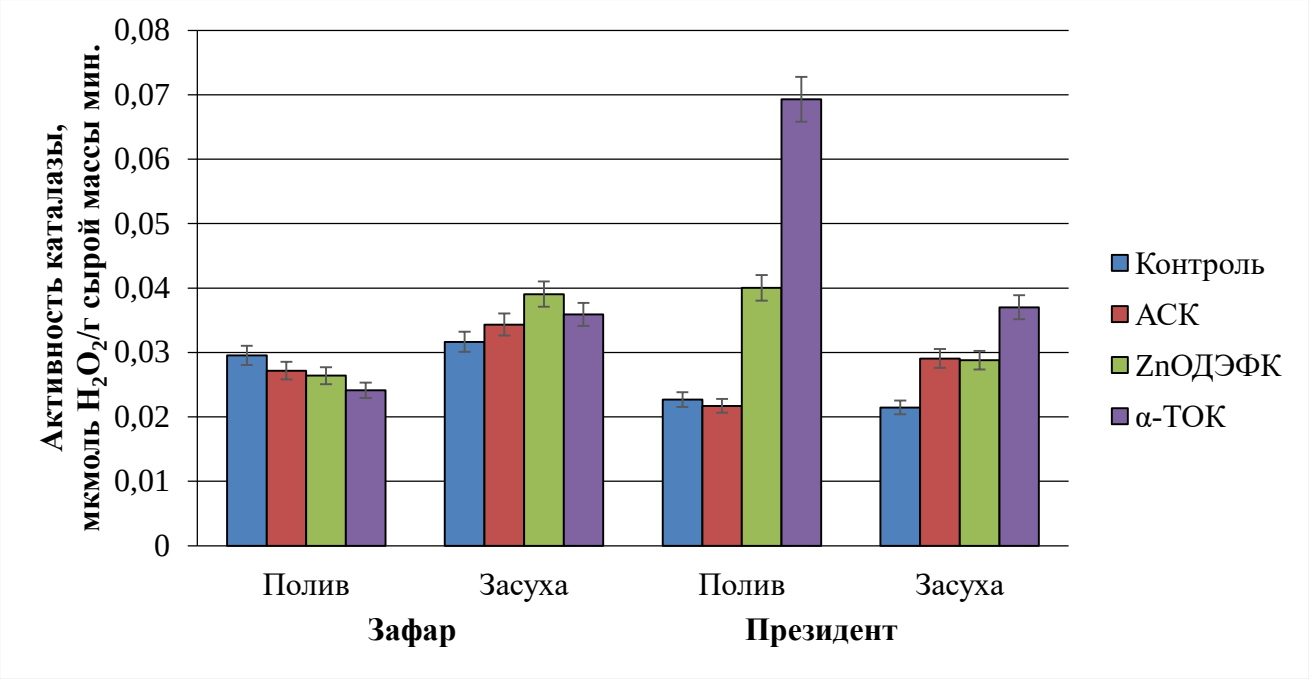

Рисунок 3.5. - Влияние предпосевной обработки семян пшеницы ФАВ на активность каталазы в листьях пшеницы.

В условиях стрессорного воздействия факторов среды происходит повреждение мембран клетки, что может провоцировать замедление роста и развития, а также продуктивности растения. Одним из теста - признаков, определяющих уровень повреждения мембран, является увеличение содержания малонового диальдегида – продукта перекисного окисления липидов, которое ведёт к разрушению клеточных компартментов. По уровню содержания МДА можно судить об устойчивости того или иного генотипа.

Изучение содержания МДА у твёрдой и мягких сортов пшеницы показало, что у растений, выращенных из семян, обработанных ФАВ, содержание МДА также заметно изменялась (рисунок 3.6). Так, у сорта Зафар в условиях полива при всех вариантах обработки семян содержание МДА находилось практически на одинаковом уровне (1,14-1,192 мкмоль/г сыр. массы). При этом самый высокий показатель (1,92 мкмоль/г сырой массы) обнаруживается в варианте Zn-ОДЭФК и самый низкий (1,41 мкмоль/г сырой массы листа) в варианте α-ТОК. При почвенной засухе наблюдалось увеличение содержания МДА по сравнению с вариантом полива в 1,4-1,8 раза.

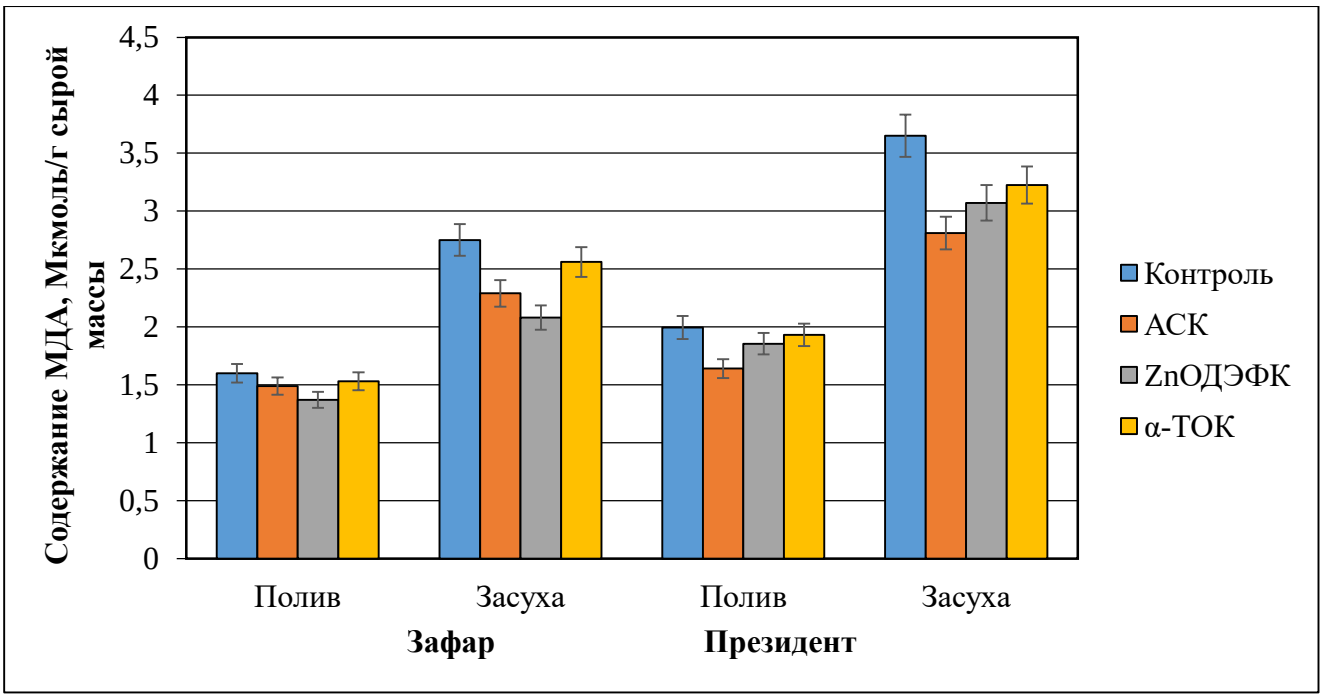

Рисунок 3.6. - Влияние предпосевной обработки семян пшеницы физиологически активными веществами на содержание малонового диальдегида (МДА) в листьях

В листьях растений твердой пшеницы сорта Президент в условиях полива содержание МДА (рисунок 3.6) было такое же, как и у сорта Зафар. В условиях засухи содержание МДА в листьях растений пшеницы сорта Президент было заметно выше, чем у сорта Зафар, особенно в контрольном варианте -3,28 мкмоль/г сырой массы листа у сорта Зафар и 4,44 мкмоль/г сырой массы листа у сорта Президент

Полученные данные показывают, что предпосевная обработка семян ФАВ приводит к существенному изменению активности антиоксидантной системы растений. Это особенно заметно по активности ферментов СОД, АПО и каталазы в листьях, где в отдельных случаях происходило 2-3 кратное повышение активности этих ферментов.

Все это дает основание полагать, что допосевная обработка семян положительно влияет на жизнедеятельность растений, в том числе, на устойчивость к воздействию стрессоров (в частности, водному стрессу).

Изучение активности антиоксидантной системы листьев сортов пшеницы свидетельствует о том, что процесс формирования защитных функций связан с содержанием и синтезом ферментов – супероксиддисмутазы,

аскорбатпероксидазы, каталазы и других ферментов. Активная антиоксидантная система способствует более ускоренному синтезу физиологически активных метаболитов клетки и в целом окислительно – восстановительных реакций, а разобщение их приводит к изменению электроно-транспортной системы, которая провоцирует избыток АФК, что может привести к разрушению клеточных структур.

Следует отметить, что при воздушной и почвенной засухе вегетационный период у растений пшеницы заметно сокращается, содержание подвижных азотистых веществ, поступающих в зерно, значительно возрастает, вследствие торможения фотосинтеза количество углеводов уменьшается, дыхание усиливается, а в условиях орошения при росте урожая количество и качество белка в зерне уменьшается. Неоптимальное водообеспечение также снижает урожай и, особенно, нарушает ростовые процессы, размеры листовой площади и её ассимиляционную способность.

3.4.2. Заключение

На основании полученных нами данных можно заключить, что у мягкой пшеницы сорта Зафар и у твёрдой пшеницы сорта Президент предпосевное замачивание семян раствором α-ТОК приводит к задержке прорастания семян и прохождения межфазных периодов роста и развития. На фоне полива предпосевная обработка семян ФАВ привела к более заметному положительному эффекту прорастания семян и дальнейшему росту растений. Наибольшее увеличение роста стебля у мягкой пшеницы сорта Зафар было выявлено при обработке семян препаратом Zn-ОДЭФК. Такая закономерность также наблюдалась у твёрдой пшеницы сорта Президент. В условиях почвенной засухи обработка семян ФАВ перед посевом на ростовые процессы растений не влияла. Чаще всего положительный эффект ФАВ обнаруживался на фоне оптимальной влажности почвы (вариант полив), чем при почвенной засухе. Следует отметить, что положительный эффект от предпосевной обработки семян ФАВ наблюдался в начальных фазах роста растений, а в период генеративного развития

преимущественно происходило замедление процесса.

Анализ результатов, полученных в ходе исследования влияния предпосевной обработки семян пшеницы ФАВ на показатели водного режима растений в условиях полива и почвенной засухи, позволяет сформулировать следующее заключение: Обработка (замачивание) посевных семян сортов мягкой и твёрдой пшеницы ФАВ (АСК, Zn-ОДЭФК, α-ТОК) перед посевом приводит к значительному изменению общей оводнённости листьев в течение вегетации. Это способствует изменению темпов роста растений, оводнённости тканей, что в дальнейшем может оказывать существенное влияние на ход физиолого-биохимических процессов в течение вегетации растений.

Водоудерживающая способность листьев определяется не только уровнем водообеспеченности растений, но также зависит от суточных колебаний температуры и влажности воздуха, общего физиолого-биохимического состояния внутриклеточной среды, ритмов роста и развития, а также генетических особенностей вида и сорта.

Интенсивность транспирации у растений, семена которых были подвергнуты предпосевной обработке, как при оптимальном поливе, так и в условиях почвенной засухи, в течение всего светового дня остаётся ниже по сравнению с контролем. Эти данные свидетельствуют о том, что путём обработки семян пшеницы перед посевом можно изменить скорость водопотребления и водоотдачи растений в онтогенезе.

Допосевная обработка семян антиоксидантами на фоне почвенной засухи по сравнению с поливом растений в всех фазах развития растений вызывает повышение водного дефицита.

Подводя итоги изучения действия физиологически активных веществ на показатели фотосинтеза у растений пшеницы после обработки семян этими веществами, можно сделать следующее заключение.

Предпосевная обработка семян мягкой пшеницы сорта Зафар и твёрдой пшеницы сорта Президент перед посевом физиологически активными веществами

АСК, Zn-ОДЭФК, α- ТОК показала, что в зависимости от генотипа сорта и фазы развития растений действие этих препаратов может быть различным. Например, у мягкой пшеницы сорта Зафар во всех вариантах опыта как в условиях полива, так в условиях почвенной засухи происходит незначительное снижение УПП листа. У твёрдой пшеницы сорта Президент, наоборот, УППЛ по сравнению с контролем возрастает.

Допосевная обработка семян растворами ФАВ в различных фазах роста и развития растений приводит к изменению скорости синтеза и содержания хлорофилла и каротиноидов в листьях проростков мягкой и твёрдой пшеницы.

Таким образом, полученные нами данные позволяют заключить, что предпосевная обработка семян сортов мягкой и твёрдой пшеницы ФАВ перед посевом приводит к значительному изменению активности антиоксидантных ферментов в листьях молодых проростков пшеницы на фоне оптимальной и недостаточной (почвенная засуха) водообеспеченности растений. Это дает основание полагать, что предпосевная обработка семян ФАВ может оказать влияние и на формирование конечной продуктивности сортов мягкой и твердой пшеницы, повышая их засухоустойчивость.

Как видно, антиоксидантная система прямо и косвенно связана с формированием конечной продуктивности растений за счёт снижения фотосинтетического потенциала растения во посевах. Это следует учесть при сроках, способах, схемах и густотах посева выращиваемой сельскохозяйственной культуры в конкретных природных условиях их выращивания.

Принимая во внимание воздействия этих факторов, можно регулировать и оптимизировать ростовые и репродуктивные процессы у растений, на этой основе разработать программированное выращивание растений в контролируемых условиях (температура, свет, CO_2, вода, концентрация солей, pH среды и т.д.).

ГЛАВА 4. БИОЛОГИЧЕСКАЯ И ХОЗЯЙСТВЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ПШЕНИЦЫ В СВЯЗИ С ДЕЙСТВИЕМ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ

4.1. Постановка вопроса

Интегральным показателем продукционного процесса растений является формирование биологического и хозяйственного урожая в конкретных агроклиматических условиях. Формирование урожая – это итоговый результат многих взаимосвязанных продукционных процессов, происходящих в онтогенезе растений, на которые влияют условия внешней среды. В зависимости от интенсивности и направленности биосинтетических процессов, распределения и перераспределения ассимилятов при формировании вегетативных и репродуктивных органов надземной части растения, разные генотипы при одинаковых агроклиматических и агротехнических условиях формируют неодинаковый хозяйственный урожай разного качества. Физиологические причины различий генотипов по продуктивности до сих пор должным образом не исследованы и не выяснены.

В решении данного вопроса большой интерес представляет изучение формирования биологического и хозяйственного урожая пшеницы в зависимости от действия физиологически активных веществ.

4.2. Динамика формирования биологической массы по фазам развития растений пшеницы

Результаты изучения формирования сырой и сухой биологической массы растений пшеницы по фазам развития растений в зависимости от предпосевной обработки семян физиологически активными веществами представлены в таблицы 4.20-23. Для наглядности цифровые материалы даны в виде графиков (рисунки 4.7 - 11).

Как видно из этих данных, предпосевная обработка семян физиологически активными веществами (ФАВ) - АСК, Zn-ОДЭФК и α-ТОК оказывает заметное влияние на динамику образования вегетативных органов растений (таблицы 4.20 - 23, рисунки 4.7 - 11).

Из данных таблица 4.20 и рисунок 4.7 видно, что у сорта пшеницы Зафар в условиях полива в фазе трубкования сырая биомасса вегетативных органов растений в вариантах обработки семян АСК и Zn-ОДЭФК по сравнению с контрольным вариантом (вода) уменьшается незначительно и, напротив, при обработке α-ТОК наблюдается незначительное увеличение сырой массы во всех частях растения.

На фоне почвенной засухи в этой фазе во всех вариантах опыта обнаруживается уменьшение сырой биомассы (корня, стебля, общая надземная биомасса, общая биологическая масса), за исключением листьев, биомасса которых остаётся практически на одном уровне по сравнению с контрольным вариантом.

В фазе колошения у пшеницы сорта Зафар такая же закономерность наблюдается во всех вариантах опыта, на фоне полива, кроме колоса, где при обработке α-ТОК происходит уменьшение сырой биомассы, на фоне засухи во всех вариантах обработки наблюдается уменьшение биомассы (корня, стебля), кроме листьев, биомасса которых остаётся на уровне контроля (таблица 4.20 и рисунок 4.7) в фазе колошения в условиях засухи.

В фазе колошения (талблица 4.20 и рисунок 4.7) в условиях полива в корнях происходило уменьшение биомассы во всех вариантах обработки. В стебле наблюдали уменьшение биомассы стебля в вариантах обработки АСК и Zn-ОДЭФК, резкое увеличение биомассы стебля происходило после обработки в варианте α-ТОК и достигало биомассы контрольных растений. В эту фазу во всех вариантах опытов биомасса листьев оставалась на одном уровне. Биомасса колоса в вариантах с АСК была одинаковая, при варианте с Zn-ОДЭФК происходит уменьшение почти на 60%, но при варианте α-ТОК биомасса колоса повышается до 1,21 г.

Общая надземная биомасса и общая биологическая масса уменьшалась немного в варианте с АСК и Zn-ОДЭФК, а в варианте с α-ТОК наблюдалось небольшое повышения биомассы по сравнению с контролем.

В фазе цветения в условиях засухи в вариантах с АСК происходит снижение

биомассы стебля на почти 83% по сравнению с контролем, в варианте Zn-ОДЭФК почти на 65%, а в варианте α-ТОК - увеличение биомассы на 8% по сравнению с контролем.

В фазе молочно-восковой спелости у пшеницы сорта Зафар в условиях полива при обработке Zn-ОДЭФК биомасса корня немного превышала корни контрольных растений, стебля, листьев, а у колоса превышало значительная контроль. По общей надземной биомассе и общей биологической массе наблюдали значительное увеличение биомассы в варианте с α-ТОК и поэтому наблюдали уменьшение биомассы в корнях, стебле, и незначительно в листьях, в общей надземной биомассе и общей биологической массе.

В условиях засухи растения в вариантах с АСК и Zn-ОДЭФК в корнях, стебле, колосе имели меньшую биомассу, чем в контроле. В листьях в этих вариантах обработки биомасса была почти на уровне контроля. В варианте α-ТОК биомасса всех вариантов опыта и общая надземная биомасса и общая биологическая масса больше, чем в контроле у растений пшеницы сорта Президент (таблица 4.21. рисунок 4.8). На фоне полива в фазе трубкования во всех трёх вариантах обработки биомасса всех вариантов опыта была меньше по сравнению с контролем. В условиях засухи наблюдали образование новой биомассы в вариантах с АСК и Zn-ОДЭФК. В корнях, стебле, общая надземная биомасса и общая биологическая масса, а биомасса листьев оставалось на одном уровне. В варианте α-ТОК биомасса корня немного уменьшилась, в стебле увеличилось почти на 75%.

В фазе колошения в условиях полива в варианте с АСК наблюдали незначительное уменьшение биомассы по сравнению с биомассой в варианте контроль. Все варианты обработки с препаратами имели отрицательный эффект по сравнению с контролем.

В фазе цветения на фоне полива во всех вариантах опыта сырая биомасса вегетативных органов, (корень, колос), кроме стебля и листьев, уменьшалась, в т.ч. надземная и общая биомасса (с корнями). На фоне засухи биомасса листьев незначительно увеличивается, а в варианте с обработкой α-ТОК наблюдается

увеличение биомассы во всех вегетативных органах растений.

В фазе молочно-восковой спелости при засухе в вариантах АСК и Zn-ОДЭФК происходит увеличение сырой массы листьев, а в варианте α-ТОК наблюдается снижение биомассы всех органов, и особенно стебля, в т.ч. надземной и общей биомассы растения.

Данные таблица 4.21 и рисунок 4.8 показывают, что у сорта Президент на фоне полива в фазе трубкования в вариантах обработки Zn-ОДЭФК и α-ТОК происходит снижение сырой биомассы органов, а при обработке АСК практического эффекта снижения биомассы не наблюдается, т.е. этот показатель остаётся на уровне контроля. В условиях засухи в вариантах обработки с АСК и Zn-ОДЭФК у всех частей биомассы происходит увеличение, кроме листьев, которые имеют тенденцию к снижению биомассы. В варианте α-ТОК обнаруживается уменьшение биомассы всех органов растения.

В фазе колошения (таблица 4.21 и рисунок 4.8) в условиях полива в варианте обработки АСК биомасса всех вегетативных органов растений сорта Президент остаётся на уровне контроля. В условиях засухи в варианте обработки семян АСК увеличивается сырая биомасса корней и стебля и, наоборот, масса листьев и колоса снижается. В варианте обработки с Zn-ОДЭФК сырая биомасса всех органов увеличивается, кроме листьев, масса которых оставалась на уровне контроля. При обработке α-ТОК, наоборот, сырой вес всех органов, за исключением корня, уменьшился в разной степени.

В фазе цветения в условиях полива в варианте обработки семян АСК обнаруживалось увеличение массы корня, а масса колоса и стебля оставалась на уровне контроля. В варианте α-ТОК сырая масса корня и листьев была одинакова с контролем, а масса стебля, колоса, общая и надземная биомасса ниже контроля (таблица 4.21 и рисунок 4.8).

Таблица 4.20. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на динамику формирования сырой биомассы (г/ растение) по фазам вегетации растений мягкой пшеницы

Органы	Сорт Зафар (полив)				Сорт Зафар (засуха)			
	Контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	α-ТОК	Контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	α-ТОК
Фаза трубкования								
Корень	0.48±0.1	0.39±0.0	0.38±0.0	0.45±0.0	0.27±0.1	0.11±0.0	0.16±0.0	0.17±0.0
Стебель	0.80±0.0	0.83±0.0	0.75±0.0	0.85±0.0	0.48±0.0	0.37±0.0	0.43±0.0	0.40±0.0
Листья	0.49±0.1	0.40±0.0	0.45±0.1	0.50±0.2	0.14±0.0	0.11±0.0	0.13±0.0	0.14±0.0
ОНБ	1.29±0.1	1.23±0.0	1.2±0.0	1.35±0.0	0.62±0.0	0.48±0.0	0.56±0.0	0.54±0.0
ОБМ	1.77±0.0	1.52±0.0	1.58±0.0	1.8±0.0	0.89±0.0	0.59±0.0	0.72±0.0	0.71±0.0
Фаза колошения								
Корень	0.70±0.0	0.59±0.0	0.53±0.0	0.52±0.1	0.30±0.0	0.15±0.0	0.20±0.2	0.21±0.1
Стебель	2.90±0.0	2.45±0.0	2.80±0.0	2.79±0.0	1.80±0.1	1.45±0.0	1.14±0.0	1.84±0.0
Листья	0.51±0.0	0.44±0.0	0.50±0.0	0.51±0.0	0.17±0.0	0.14±0.0	0.16±0.0	0.17±0.1
Колос	1.57±0.0	1.52±0.0	1.54±0.0	0.98±0.0	1.20±0.1	1.20±0.0	0.71±0.0	1.31±0.0
ОНБ	4.98±0.0	4.41±0.0	4.84±0.0	4.28±0.0	3.17±0.1	2.79±0.0	2.01±0.0	3.32±0.0
ОБМ	5.68±0.0	5±0.1	5.37±0.0	4.8±0.0	3.47±0.0	2.94±0.0	2.21±0.1	3.53±0.1
Фаза цветения								
Корень	0.72±0.0	0.61±0.0	0.57±0.0	0.56±0.0	0.31±0.0	0.19±0.0	0.25±0.0	0.30±0.0
Стебель	2.92±0.0	2.90±0.0	2.90±0.0	2.87±0.0	1.81±0.0	1.50±0.0	1.17±0.0	1.96±0.0
Листья	0.59±0.0	0.51±0.0	0.60±0.0	0.56±0.1	0.16±0.0	0.18±0.0	0.18±0.0	0.20±0.0
Колос	1.99±0.1	1.68±0.0	1.62±0.0	1.71±0.0	1.31±0.0	1.29±0.0	0.81±0.0	1.40±0.0
ОНБ	5.5±0.1	5.09±0.0	5.12±0.1	5.14±0.0	3.28±0.0	2.94±0.0	2.16±0.0	3.56±0.0
ОБМ	6.22±0.0	5.7±0.0	5.69±0.0	5.7±0.0	3.59±0.0	3.13±0.0	2.41±0.0	3.86±0.0
Фаза молочно-восковой спелости								
Корень	0.46±0.0	0.45±0.1	0.56±0.0	0.34±0.0	0.28±0.0	0.17±0.0	0.20±0.0	0.38±0.0
Стебель	3.18±0.1	2.97±0.2	3.88±0.4	2.33±0.2	1.89±0.0	1.57±0.1	1.15±0.1	2.24±0.1
Листья	0.26±0.0	0.13±0.0	0.29±0.0	0.25±0.0	0.18±0.0	0.18±0.0	0.17±0.0	0.22±0.0
Колос	1.99±0.2	1.77±0.1	2.78±0.3	2.34±0.8	1.39±0.2	1.32±0.4	0.95±0.1	1.47±0.1
ОНБ	5.43±0.0	4.87±0.0	6.97±0.0	4.92±0.0	3.46±0.0	3.07±0.0	2.27±0.0	3.93±0.0
ОБМ	5.89±0.6	5.32±0.4	7.53±0.6	5.26±1.0	3.74±0.3	3.24±0.3	2.47±0.4	4.31±0.1

Примечание: ОНБ- общая надземная биомасса, ОБМ – общая биологическая масса с корнями. α-ТОК - (0,1%), АСК-аскорбиновая кислота (0,05%), Zn-ОДЭФК-комплексное соединение Zn-оксидиэтилфеноловая кислота (0,05%).

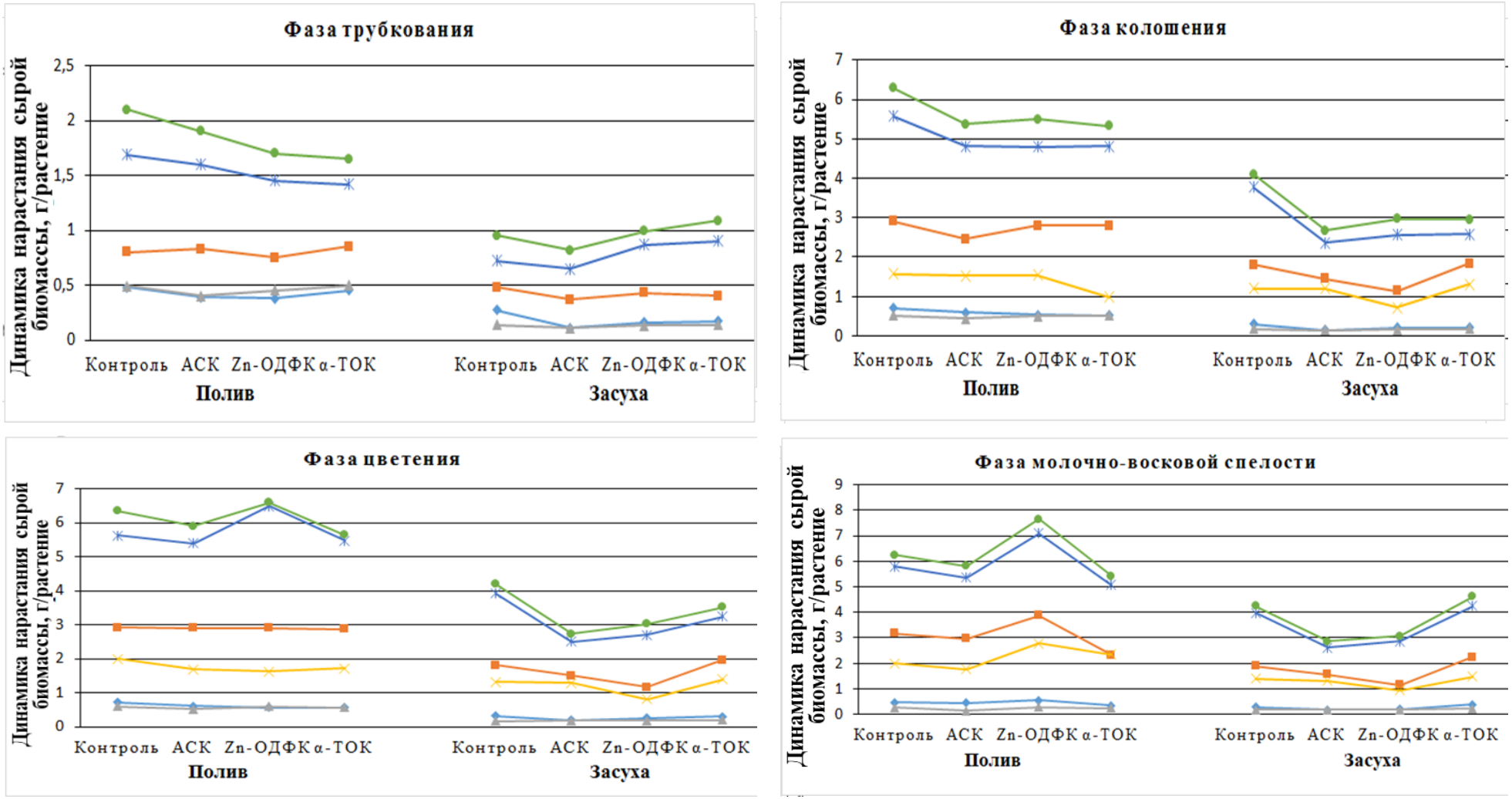

Рисунок 4.7. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на динамику нарастания сырой биомассы (г/ растение) у мягкой пшеницы сорта Зафар по фазам развития растений.

Примечание:* корень, стебель, лист, колос, обшая надземная биомасса, обшая биомасса с корнями

Таблица 4.21. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на динамику формирования сырой биомассы (г/ растение) по фазам развития растений твёрдой пшеницы

Органы	Сорт Президент (полив)				Сорт Президент (засуха)			
	Контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	α-ТОК	Контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	α-ТОК
Фаза трубкования								
Корень	0.54±0.1	0.50±0.0	0.42±0.0	0.40±0.0	0.14±0.1	0.20±0.0	0.15±0.0	0.12±0.0
Стебель	3.55±0.0	3.29±0.0	2.73±0.0	2.45±0.0	1.50±0.0	2.30±0.0	2.43±0.0	1.90±0.0
Листья	0.44±0.1	0.38±0.0	0.35±0.1	0.30±0.2	0.10±0.0	0.09±0.0	0.10±0.0	0.11±0.0
ОНБ	3.99±0.1	3.67±0.0	3.08±0.0	2.75±0.0	1.6±0.0	2.39±0.0	2.53±0.0	2.01±0.0
ОБМ	4.53±0.2	4.17±0.1	3.5±0.0	3.15±0.1	1.74±0.0	2.59±0.1	2.68±0.1	2.13±0.0
Фаза колошения								
Корень	0.65±0.0	0.60±0.0	0.50±0.0	0.48±0.1	0.20±0.0	0.35±0.0	0.25±0.0	0.20±0.1
Стебель	3.64±0.0	3.37±0.0	2.85±0.0	2.55±0.0	1.98±0.1	2.40±0.0	2.65±0.0	2.10±0.0
Листья	0.48±0.0	0.47±0.0	0.40±0.0	0.39±0.0	0.19±0.0	0.16±0.0	0.20±0.0	0.15±0.1
Колос	1.98±0.0	1.51±0.0	1.55±0.0	1.40±0.0	1.22±0.1	1.14±0.0	1.10±0.0	1.05±0.0
ОНБ	6.1±0.0	5.39±0.0	4.8±0.0	4.34±0.0	3.39±0.1	3.7±0.0	3.95±0.0	3.3±0.0
ОБМ	6.75±0.2	5.99±0.1	5.3±0.2	4.83±0.1	3.59±0.0	4.05±0.0	4.2±0.1	3.5±0.1
Фаза цветения								
Корень	0.70±0.0	0.65±0.0	0.54±0.0	0.50±0.0	0.25±0.0	0.40±0.0	0.35±0.0	0.29±0.0
Стебель	3.70±0.0	3.40±0.0	2.91±0.0	2.60±0.0	2.05±0.0	2.54±0.0	2.80±0.0	2.20±0.0
Листья	0.50±0.0	0.52±0.0	0.45±0.0	0.42±0.1	0.17±0.0	0.20±0.0	0.27±0.0	0.22±0.0
Колос	2.01±0.1	1.60±0.0	1.60±0.0	1.45±0.0	1.28±0.0	1.20±0.0	1.16±0.0	1.10±0.0
ОНБ	6.21±0.1	5.32±0.0	4.96±0.1	4.47±0.0	3.5±0.0	3.94±0.0	4.23±0.0	3.52±0.0
ОБМ	6.91±0.2	6.17±0.1	5.5±0.0	4.89±0.0	3.75±0.0	4.35±0.1	4.58±0.0	3.81±0.0
Фаза молочно-восковой спелости								
Корень	0.65±0.0	0.73±0.0	0.20±0.0	0.57±0.0	0.29±0.0	0.46±0.0	0.40±0.0	0.31±0.0
Стебель	3.79±0.2	3.51±0.3	1.91±0.0	2.65±0.6	2.14±0.3	2.62±0.1	2.89±0.4	2.24±0.1
Листья	0.41±0.0	0.33±0.0	0.14±0.0	0.22±0.0	0.15±0.0	0.22±0.0	0.31±0.0	0.2±0.0
Колос	2.05±0.1	1.68±0.2	1.17±0.1	1.28±0.1	0.7±0.1	0.72±0.0	0.99±0.0	0.74±0.1
ОНБ	6.25±0.0	5.52±0.0	3.22±0.0	4.28±0.0	2.99±0.0	3.56±0.0	4.19±0.0	3.18±0.0
ОБМ	6.9±0.3	6.17±0.4	3.42±0.5	4.72±1.0	3.29±0.6	4.02±0.0	4.59±0.4	3.49±0.2

Примечание: - обозначения те же, что в табл. 20.

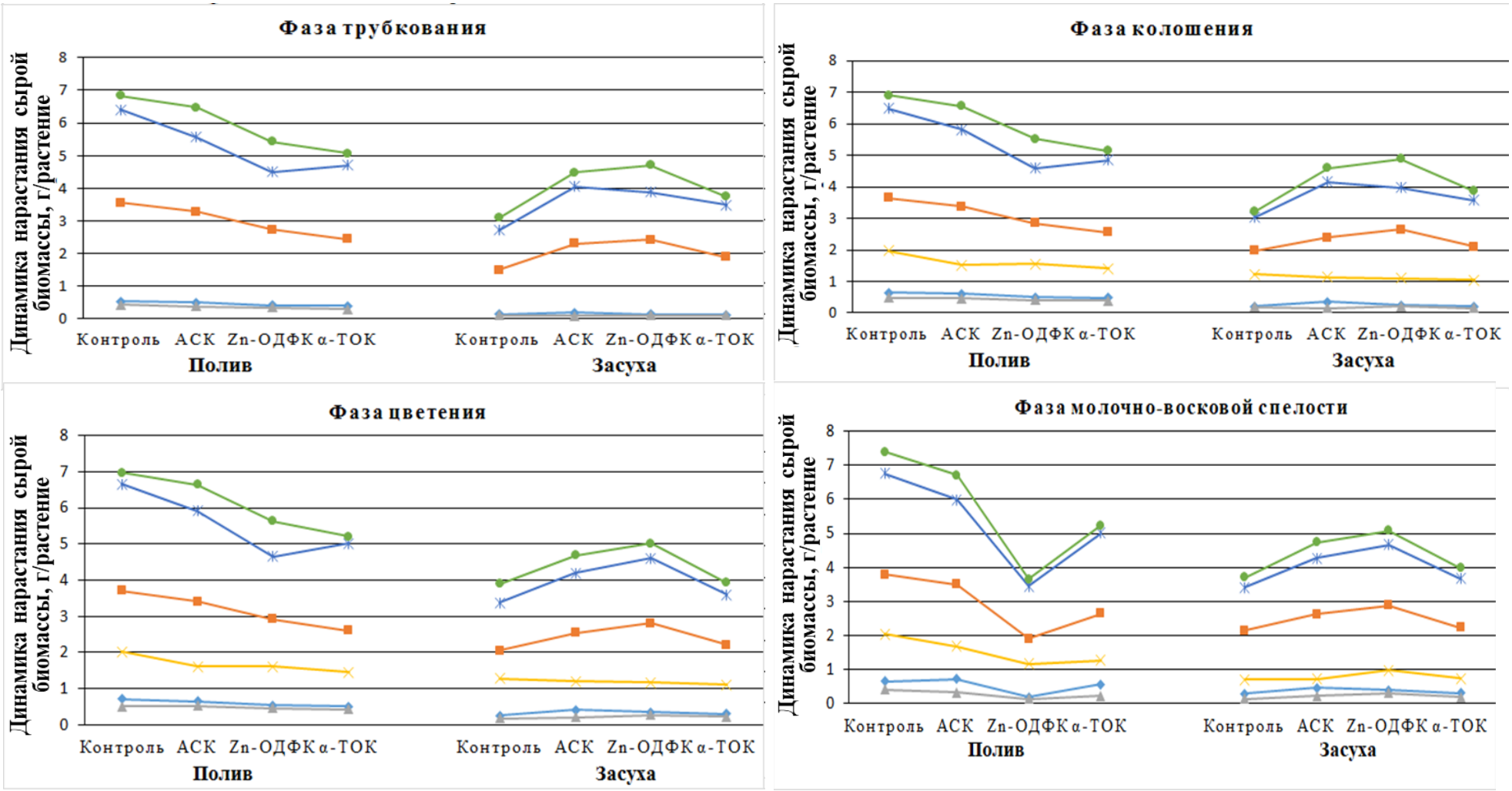

Рисунок 4.8. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на динамику нарастания сырой биомассы (г/ растение) твёрдой пшеницы сорта Президент по фазам развития растений.

Примечание:* корень, стебель, лист, колос, обшая надземная биомасса, обшая биомасса с корнями

В фазе молочно-восковой спелости при обработке АСК биомасса корня почти на уровне контроля, а биомасса стебля, листьев, колоса и общая биомасса были ниже контроля, с разной величиной изменчивости, в то время как при обработке Zn-ОДЭФК и α-ТОК биомасса всех вегетативных органов была ниже контроля (таблица 4.21 и рисунок 4.8).

В условиях почвенной засухи в варианте АСК сухая масса корней, стебля и общая масса была больше, чем у контроля, а масса листьев и колоса была почти на уровне контроля, а в варианте обработки Zn-ОДЭФК сухая масса всех вегетативных органов была заметно выше, чем в контрольном варианте. В варианте обработки семян α-ТОК сухая масса корней и колоса была равна с контролем, а сухая масса стебля, листьев, и в целом общая сухая масса растения оказалась ниже, чем в контрольном варианте опыта (таблицы 4.22, 23 и рисунок 4.9, 10).

Таким образом, сравнительный анализ результатов опыта показывает, что использованные ФАВ оказывают существенное влияние на динамику нарастания сырой и сухой биомассы вегетативных органов и в целом, общую биомассу растений видов и сортов пшеницы, особенно это хорошо наблюдается на фоне оптимального (полив) и дефицитного (засуха) водоснабжения растений сортов мягкой и твёрдой пшеницы и в почвенно-климатических условиях Гиссарской долины (экспериментальный участок Института ботаники, физиологии и генетики растений НАНТ г. Душанбе, 830 м. над ур. моря).

Таблица 4.22. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на динамику формирования сухой биомассы (г/ растение) по фазам развития растений мягкой пшеницы

Органы	Сорт Зафар (полив)				Сорт Зафар (засуха)			
	Контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	α-ТОК	Контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	α-ТОК
Фаза трубкования								
Корень	0.20±0.0	0.12±0.0	0.07±0.0	0.11±0.0	0.06±0.0	0.05±0.0	0.03±0.0	0.05±0.0
Стебель	0.49±0.0	0.16±0.0	0.10±0.0	0.15±0.0	0.11±0.0	0.07±0.0	0.08±0.0	0.10±0.0
Листья	0.38±0.0	0.19±0.0	0.13±0.0	0.17±0.0	0.14±0.0	0.10±0.0	0.09±0.0	0.13±0.0
ОНБ	0.87±0.0	0.35±0.0	0.23±0.0	0.32±0.0	0.25±0.0	0.17±0.0	0.17±0.0	0.23±0.0
ОБМ	1.07±0.1	0.47±0.0	0.3±0.0	0.43±0.0	0.31±0.0	0.22±0.0	0.2±0.0	0.28±0.0
Фаза колошения								
Корень	0.27±0.0	0.20±0.0	0.21±0.0	0.23±0.0	0.11±0.0	0.08±0.0	0.09±0.0	0.10±0.0
Стебель	0.54±0.0	0.50±0.0	0.45±0.0	0.52±0.0	0.44±0.0	0.35±0.0	0.34±0.0	0.37±0.0
Листья	0.43±0.0	0.31±0.0	0.32±0.0	0.45±0.0	0.33±0.0	0.26±0.0	0.22±0.0	0.23±0.0
Колос	0.34±0.0	0.17±0.0	0.16±0.0	0.32±0.0	0.24±0.0	0.19±0.0	0.15±0.0	0.19±0.0
ОНБ	1.31±0.1	0.98±0.0	0.93±0.0	1.23±0.1	1.01±0.0	0.8±0.0	0.71±0.0	0.79±0.0
ОБМ	1.58±0.1	1.18±0.0	1.14±0.0	1.52±0.1	1.12±0.0	0.88±0.0	0.8±0.0	0.89±0.0
Фаза цветения								
Корень	0.15±0.0	0.27±0.0	0.30±0.0	0.25±0.0	0.16±0.0	0.18±0.0	0.18±0.0	0.20±0.0
Стебель	1.22±0.0	0.99±0.0	1.03±0.0	0.89±0.0	0.82±0.0	0.82±0.0	0.80±0.0	0.85±0.0
Листья	0.07±0.0	0.50±0.0	0.54±0.0	0.40±0.0	0.39±0.0	0.48±0.0	0.31±0.0	0.40±0.0
Колос	0.55±0.0	0.34±0.0	0.36±0.0	0.26±0.0	0.36±0.0	0.33±0.0	0.22±0.0	0.35±0.0
ОНБ	1.84±0.0	1.83±0.0	1.93±0.0	1.55±0.0	1.57±0.0	1.63±0.0	1.33±0.0	1.6±0.0
ОБМ	1.99±0.0	2.1±0.0	2.23±0.1	1.83±0.0	1.74±0.0	1.81±0.0	1.51±0.0	1.8±0.0
Фаза молочно-восковой спелости								
Корень	0.18±0.0	0.21±0.0	0.27±0.0	0.19±0.0	0.11±0.0	0.10±0.0	0.1±0.0	0.12±0.0
Стебель	1.21±0.0	1.26±0.1	1.52±0.1	0.86±0.0	0.73±0.0	0.46±0.0	0.46±0.0	0.76±0.1
Листья	0.08±0.0	0.06±0.0	0.11±0.0	0.11±0.0	0.06±0.0	0.06±0.0	0.05±0.0	0.06±0.0
Колос	0.57±0.0	0.67±0.0	0.80±0.1	0.98±0.4	0.45±0.0	0.48±0.2	0.37±0.0	0.45±0.0
ОНБ	1.86±0.0	1.99±0.0	2.43±0.0	1.95±0.0	1.24±0.0	1.1±0.0	0.88±0.0	1.27±0.0
ОБМ	2.04±0.0	2.2±0.2	2.7±0.2	2.14±0.5	1.35±0.1	1.2±0.1	0.98±0.0	1.39±0.2

Примечание: - обозначения те же, что в табл. 20.

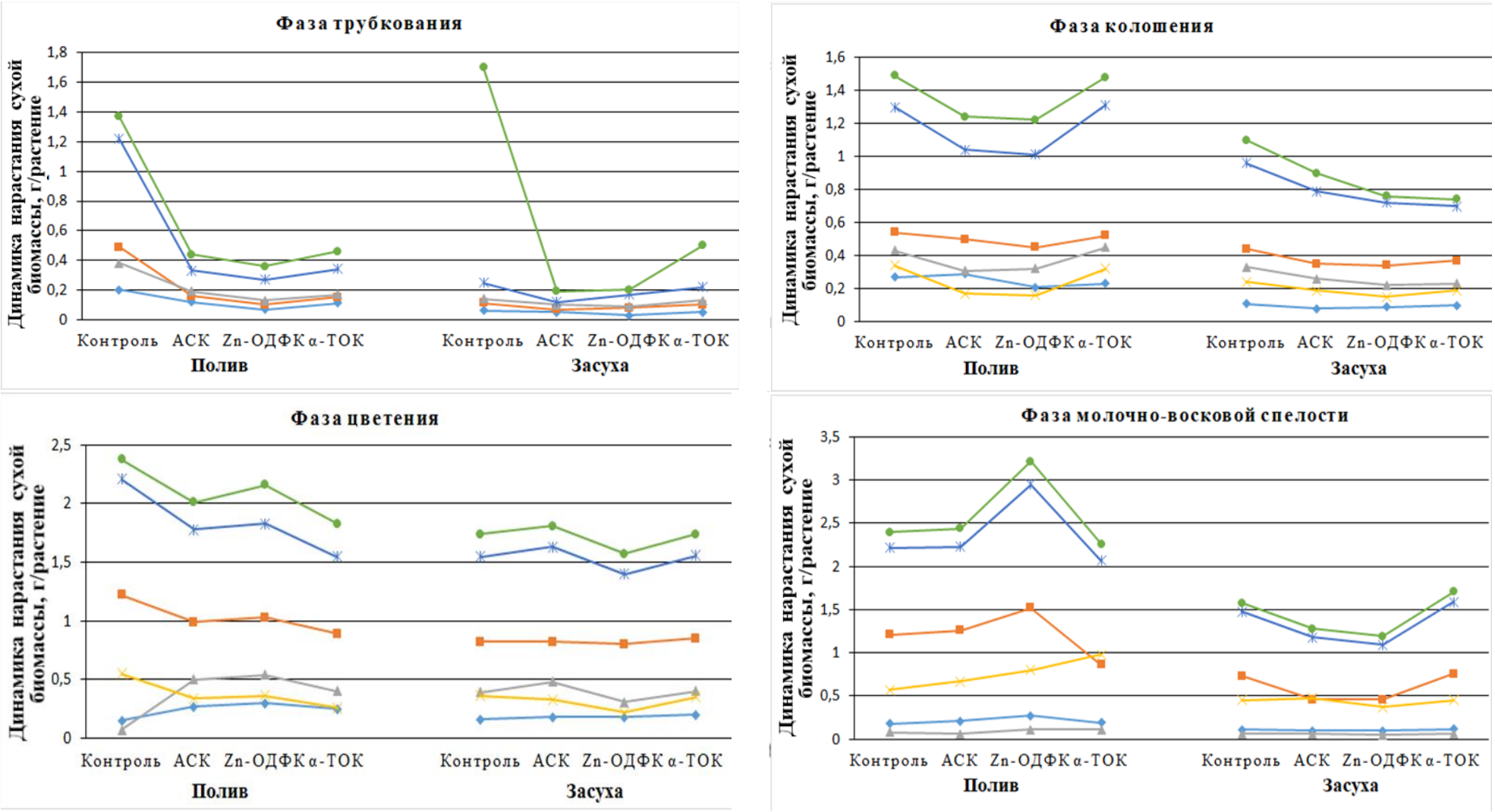

Рисунок 4.9. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на динамику нарастания сухой биомассы (г/1 растение) мягкой пшеницы сорта Зафар по фазам развития растений.

Примечание:* корень, стебель, лист, колос, обшая надземная биомасса, обшая биомасса с корнями

Таблица 4.23. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на динамику формирования сухой биомассы (г/ растение) по фазам развития растений твёрдой пшеницы

Органы	Сорт Президент (полив)				Сорт Президент (засуха)			
	Контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	α-ТОК	Контроль	АСК	Zn-ОДЭФК	α-ТОК
Фаза трубкования								
Корень	0.20±0.0	0.30±0.0	0.25±0.0	0.23±0.0	0.10±0.0	0.13±0.0	0.10±0.0	0.08±0.0
Стебель	1.22±0.0	1.20±0.0	0.85±0.0	0.80±0.0	0.60±0.0	0.70±0.0	0.80±0.0	0.50±0.0
Листья	0.11±0.0	0.09±0.0	0.10±0.0	0.08±0.0	0.10±0.0	0.08±0.0	0.07±0.0	0.07±0.0
ОНБ	1.33±0.0	1.29±0.0	0.95±0.0	0.88±0.0	0.7±0.0	0.78±0.0	0.87±0.0	0.57±0.0
ОБМ	1.53±0.1	1.59±0.1	1.2±0.1	1.11±0.1	0.8±0.1	0.91±0.1	0.97±0.1	0.65±0.1
Фаза колошения								
Корень	0.28±0.0	0.39±0.0	0.30±0.0	0.29±0.0	0.12±0.0	0.18±0.0	0.15±0.0	0.11±0.0
Стебель	1.28±0.0	1.28±0.0	0.92±0.0	0.88±0.0	0.67±0.0	0.78±0.0	0.90±0.0	0.55±0.0
Листья	0.13±0.0	0.10±0.0	0.12±0.0	0.11±0.0	0.12±0.0	0.10±0.0	0.10±0.0	0.09±0.0
Колос	0.56±0.0	0.54±0.0	0.36±0.0	0.38±0.0	0.20±0.0	0.15±0.0	0.25±0.0	0.18±0.0
общ надземная	1.97±0.1	1.92±0.0	1.4±0.0	1.37±0.1	0.99±0.0	1.03±0.0	1.25±0.0	0.82±0.0
общая (с корнями)	2.25±0.1	2.31±0.1	1.7±0.1	1.66±0.1	1.11±0.1	1.21±0.1	1.4±0.1	0.93±0.1
Фаза цветения								
Корень	0.30±0.0	0.43±0.0	0.34±0.0	0.32±0.0	0.14±0.0	0.20±0.0	0.19±0.0	0.14±0.0
Стебель	1.33±0.0	1.32±0.0	0.98±0.1	0.93±0.0	0.70±0.0	0.83±0.0	0.93±0.0	0.60±0.0
Листья	0.12±0.0	0.11±0.0	0.09±0.0	0.10±0.0	0.09±0.0	0.08±0.0	0.11±0.0	0.10±0.0
Колос	0.60±0.0	0.59±0.0	0.40±0.0	0.42±0.0	0.20±0.0	0.19±0.0	0.30±0.0	0.20±0.0
ОНБ	2.05±0.0	2.02±0.0	1.47±0.0	1.45±0.0	0.99±0.0	1.1±0.0	1.34±0.0	0.9±0.0
ОБМ	2.35±0.1	2.45±0.1	1.81±0.1	1.77±0.1	1.13±0.2	1.3±0.0	1.53±0.1	1.04±0.1
Фаза молочно-восковой спелости								
Корень	0.36±0.0	0.48±0.0	0.11±0.0	0.36±0.0	0.15±0.0	0.23±0.0	0.22±0.0	0.16±0.0
Стебель	1.38±0.1	1.37±0.0	0.73±0.1	0.97±0.2	0.74±0.1	0.87±0.0	0.98±0.1	0.64±0.0
Листья	0.15±0.0	0.14±0.0	0.08±0.0	0.09±0.0	0.11±0.0	0.08±0.0	0.10±0.0	0.09±0.0
Колос	0.69±0.0	0.61±0.0	0.41±0.0	0.47±0.0	0.23±0.0	0.21±0.0	0.34±0.0	0.22±0.0
ОНБ	2.22±0.0	2.12±0.0	1.22±0.0	1.53±0.0	1.08±0.0	1.16±0.0	1.42±0.0	0.95±0.0
ОБМ	2.58±0.1	2.6±0.1	1.33±0.1	1.89±0.2	1.23±0.2	1.39±0.0	1.64±0.1	1.11±0.1

Примечание: - обозначения те же, что в табл. 20.

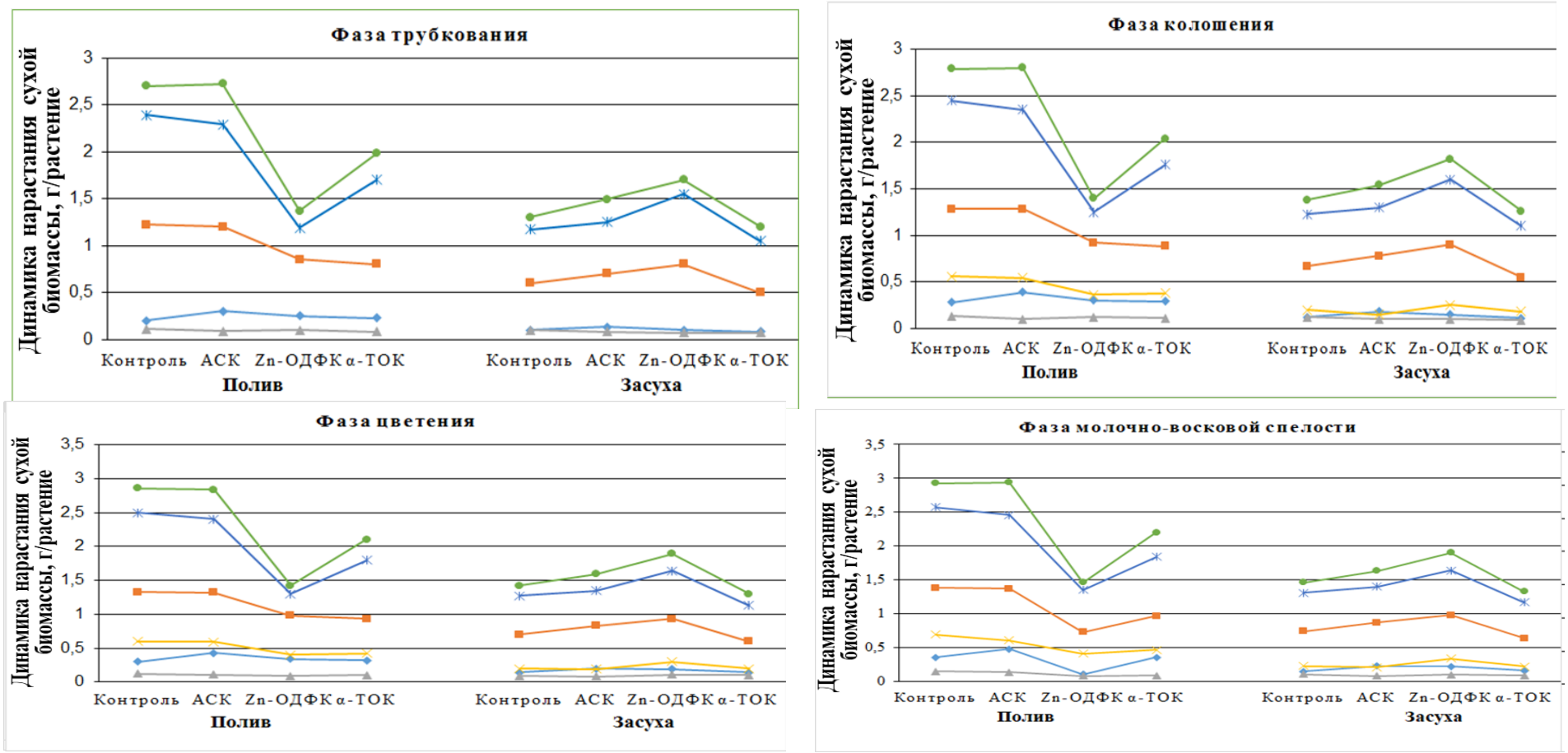

Рисунок 4.10. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на динамику нарастания сухой биомассы (г/ растение) твёрдой пшеницы сорта Президент по фазам развития растений

Примечание:* корень, стебель, лист, колос, обшая надземная биомасса, обшая биомасса с корнями

4.3. Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на элементы колоса пшеницы

Хозяйственная продуктивность пшеницы определяется следующими показателями колоса: длина колоса, масса колоса, количество колосков в колосе, количество зёрен в колосе, масса зёрен в колосе, масса 1000 зёрен и масса мякины.

Изучению этих элементов продуктивности колоса в зависимости от генотипа сорта, агроклиматических и экологических условий зоны выращивания культуры посвящены исследования ученого Кумакова [23, с. 270].

В своих исследованиях мы изучали влияние предпосевной обработки семян пшеницы ФАВ на элементы структуры колоса.

Результаты этих исследований представлены в таблица 4.24.

Как видно их этих данных, при предпосевной обработке семян растворами ФАВ в формировании элементов структуры колоса происходят заметные изменения. В условиях оптимального водообеспечения (вариант полив) у сорта Зафар под воздействием ФАВ длина колоса остается более или менее одинаковой (9.8-10.1см). Резких различий по массе колоса также между вариантами не обнаруживается. Вместе с тем, по количеству колосков, количеству зерен, массе зерна в колосе произошли некоторые изменения. Например, количество колосков в колосе в варианте с обработкой аскорбиновой кислотой и Zn-ОДЭФК на 0.5-0.6 шт. меньше, чем без обработки, а количество зёрен в колосе оказалось больше в варианте с опрыскиванием α-ТОК (до 46 шт.). Во всех вариантах масса зерна в колосе уменьшалась. Масса 1000 зёрен в условиях полива в варианте аскорбинат и Zn-ОДЭФК больше, чем в контроле, а в условиях засухи обнаруживается её незначительное снижение во всех вариантах опыта по сравнению с контролем. Вероятно, это связано как с увеличением количества мелких зёрен, так и меньшим отложением запасных веществ. Однако в варианте с обработкой α-ТОК масса 1000 семян значительно меньше.

Как видно, при предпосевной обработке семян ФАВ в условиях почвенной засухи, по сравнению с необработанными семенами происходит улучшение продуктивных параметров колоса.

Таблица 4.24. - Влияние предпосевной обработки семян мягкой пшеницы сорта Зафар ФАВ на количественные показатели колоса при различных условиях водообеспечения

Показатели	Полив			
	контроль	α-ТОК	АСК	ZnОДЭФК
Длина колоса, см	10.1±0.24	10.1±0.24	10.1±0.24	9.8±0.40
Масса колоса, г	2.16±0.12	2.19±0.18	2.26±0.17	2.19±0.17
Количество колосков в колосе, шт.	17.1±0.37	17.1±0.74	16.4±0.67	16.6±0.50
Количество зёрен в колосе, шт.	40.0±2.63	46±2.91	41.2±2.33	41.6±2.27
Масса зёрен в колосе, г	1.87±0.09	1.60±0.12	1.55±0.14	1.54±0.11
Масса 1000 зёрен, г	80.7±0.03	69.8±0.11	81.9±0.09	82.8±0.05
Масса мякины, г	0.80±0.10	0.72±0.11	0.70±0.05	0.64±0.08
	Засуха			
	контроль	α-ТОК	АСК	ZnОДЭФК
Длина колоса, см	6.4±0.43	9.2±0.37	10.7±0.43	9.1±0.33
Масса колоса, г	0.94±0.10	1.49±0.11	2.15±0.14	1.83±0.22
Количество колосков в колосе, шт.	14.8±0.48	17.4±0.81	20.6±0.50	20±0.70
Количество зёрен в колосе, шт.	22.6±3.61	45.6±4.03	58.6±4.4	54.4±4.67
Масса зёрен в колосе, г	0.63±0.07	0.96±0,06	1.43±0.22	1.20±0.16
Масса 1000 зёрен, г	48.3±0.10	41.8±0.10	43.5±0.11	42.2±0.13
Масса мякины, г	0.32±0.04	0.53±0.05	0.71±0.08	0.62±0.06

***Примечание:** α-ТОК - (0.1%), АСК-аскорбиновая кислота (0.05%), Zn-ОДЭФК- комплексное соединение Zn-оксидиэтилфеноловая кислота (0.05%).

В частности, в разной степени увеличивается длина и масса колоса, количество колосков и зерна в колосе. При этом особо следует подчеркнуть варианты с обработкой аскарбиновой кислотой и Zn-ОДЭФК. Во всех вариантах допосевной обработки семян масса 1000 семян уменьшалась.

У сорта Президент (таблица 4.25) в условиях полива допосевная обработка семян препаратом α-ТОК способствовала увеличению длины колоса, однако в варианте с аскорбиновой кислотой и Zn-ОДЭФК различия были несущественны. Вместе с тем значительный положительный эффект обнаруживается в варианте с обработкой семян аскорбиновой кислотой по массе колоса, количеству колосков, количеству зерен и массе зерна в колосе.

В условиях почвенной засухи длина колоса под воздействием ФАВ изменялась незначительно, а масса колоса, особенно в варианте α-ТОК, заметно увеличилось число колосков и количество зерен в колосе. Масса зёрен в колосе и масса 1000 зёрен заметно выше в варианте α-ТОК и аскорбиновая кислота.

Таблица 4.25. - Влияние предпосевной обработки семян твёрдой пшеницы сорта Президент ФАВ на количественные показатели колоса при различных условиях водообеспечения

Паказатели	Полив			
	контроль	α-ТОК	АСК	ZnОДЭФК
Длина колоса, см	6.52±0.23	6.9±0.29	6.7±0.2	6.5±0.27
Масса колоса, г	1.70±0.21	1.75±0.18	1.97±0.11	1.75±0.19
Количество колосков в колосе, шт.	16.2±1.15	15.8±0.48	17.2±0.58	15.4±0.97
Количество зёрен в колосе, шт.	26.6±3.15	33±3.80	32.8±2.13	29.2±2.63
Масса зёрен в колосе, г	0.98±0.16	1.10±0.11	1.28±0.07	1.15±0.12
Масса 1000 зёрен, г	70.4±0.06	66.6±0.13	75.9±0.17	75.4±0.20
Масса мякины, г	0.71±0.24	0.75±0.19	0.68±0.13	0.64±0.24
	Засуха			
	контроль	α-ТОК	АСК	ZnОДЭФК
Длина колоса, см	5.3±0.41	5.8±0.12	5.6±0.27	5.5±0.22
Масса колоса, г	0.54±0.06	0.76±0.02	0.62±0.05	0.57±0.04
Количество колосков в колосе, шт.	13.6±1.02	14±0.31	14.2±0.86	14.4±0.50
Количество зёрен в колосе, шт.	14.0±0.71	14.4±0.92	14.5±0.83	14.3±0.86
Масса зёрен в колосе, г	0.23±0.04	0.41±0.01	0.36±0.03	0.22±0.03
Масса 1000 зёрен, г	32.8±0.10	57.9±0.23	45.3±0.14	38.6±0.05
Масса мякины, г	0.31±0.05	0.36±0.01	0.36±0.02	0.35±0.02

* **Примечание:** α-ТОК - (0.1%), АСК-аскорбиновая кислота (0.05%), Zn-ОДЭФК-комплексное соединение Zn-оксидиэтилфеноловая кислота (0.05%).

Полученные данные указывают на то, что обработка семян до посева ФАВ - α-ТОК, аскорбиновая кислота и Zn-ОДЭФК в условиях почвенной засухи способствует повышению засухоустойчивости растений и благоприятствует лучшему формированию структуры колоса.

Таким образом, результаты, полученные в ходе исследования влияния трёх препаратов ФАВ с антиоксидантными свойствами на элементы структуры урожая у двух видов пшеницы в условиях полива и почвенной засухи, свидетельствуют о том, что данные соединения оказывают положительное воздействие на защитно-приспособительные механизмы растений, выступая в роли компенсаторных или протекторных агентов, что, в свою очередь, подтверждает их физиологически активное действие.

4.4. Биохимические компоненты зерна у сортов пшеницы, выращенных из семян, обработанных ФАВ

В растениеводстве, при получении высокого хозяйственного урожая обычно стремятся к тому, чтобы урожай был ещё и хорошего качества. Например, при

выращивании пшеницы важно, чтобы вместе с высоким урожаем зерна имели место и его хорошие качества. К сожалению, между количеством и качеством зерна не всегда существует положительная связь.

В наших исследованиях было установлено, что при обработке семян перед посевом ФАВ хозяйственный урожай увеличивается.

В связи с этим, было интересно выяснить, что происходит с качеством зерна при обработке семян ФАВ перед посевом.

Одним из важным показателей, является содержание белков, углеводов, крахмала и клейковины в зерне, которое характеризует качество зерна пшеницы.

Результаты биохимического анализа содержания основных компонентов зерна у растений, полученных из семян, предварительно обработанных препаратами ФАВ, приведены в таблице 4.26.

Как видно из представленных данных таблица 4.26, содержание белков в зерне изученных сортов в условиях почвенной засухи увеличивается на 5-6% по сравнению с оптимальным поливным режимом под воздействием ФАВ (обработка семян перед посевом). Самое высокое содержание белков в зерне наблюдалось у семян сорта Президент, замоченных в воде - 23,2%, тогда как минимальный показатель был зафиксирован при замачивании в растворе Zn-ОДФК - 18,2%. В условиях засухи содержание крахмала в зерне колеблется в диапазоне от 55,2% до 65,6%. При этом у сорта Зафар данный показатель варьирует от 63,2% до 65,6%, а у сорта Президент - от 55,2% до 60,5%. В условиях оптимальной влажности почвы (75-80% от ППВ) содержание крахмала в зерне составляет в целом 65,6 -71,6%. Максимальные величины показателей обнаруживаются у сорта Президент при обработке семян аскорбиновой кислотой 71,6%, а минимальное - в условиях засухи в варианте с обработкой Zn-ОДФЭК. В условиях засухи у сорта Зафар содержание крахмала в зерне находится в пределах 63,2 – 65,6%, а у сорта Президент 55,2 – 60,5%. Вариант с обработкой аскорбиновой кислотой и α- ТОК на 1-1,5% имели больше крахмала, чем у растений без обработки семян ФАВ (контроль).

У сорта Зафар на фоне оптимального полива содержание крахмала находится

в пределах 69,2-71,1%, т.е. различия между вариантами опыта были незначительны. Общее содержание белка в зерне в зависимости от условий водообеспеченности и вариантов предпосевной обработки семян существенно различалось. Так, у сорта Зафар в условиях оптимального поливного режима общее содержание белка в зерне варьировало в пределах 13,8-14,8%. Наименьшее содержание белка обнаруживается в варианте с обработкой, дистиллированной водой- 13,8%, а наибольшее её содержание было в варианте с обработкой аскорбиновой кислотой -14,8%. Варианты с обработкой α- ТОК и Zn-ОДФЭК практически были одинаковы -14,4 и 14,5%.

В условиях почвенной засухи в семенах сорта Зафар в зависимости от вариантов предпосевной обработки семян, содержание белка составляло от 18,0 до 19,2%, т.е. в условиях засухи количество белка в семенах возрастало на 4-5% и больше всего это было в варианте с обработкой семян аскорбиновой кислотой- 19,2%.

У сорта Президент в условиях полива общее содержание белка в семенах в опытных вариантах (обработка антиоксидантами) колебалось в интервале 13,3-14,6%. При почвенной засухе большее содержание белка в зерне обнаружилось в варианте с обработкой семян препаратом α-ТОК -22,7%, в варианте с обработкой семян дистиллированной водой содержание белка в зерне составило 21,2%, а в вариантах с обработкой антиоксидантами общее количество белка варьировало в пределах 21,4-22,7%, при этом, наибольшее содержание белка было в варианте с обработкой α-ТОК -22,7%.

Содержание клетчатки в зерне во всех вариантах опыта было в пределах 2,8-3,8%. В условиях засухи у сорта Зафар количество клетчатки во всех вариантах опыта незначительно увеличилось до 3,2%, а у сорта Президент при обработке антиоксидантами содержание клетчатки увеличивалось до 3,5-3,8%. Однако необходимо отметить, что в условиях полива содержание клетчатки независимо от сорта и обработки семян было более стабильным 2,8-3,0%. Заметных отличий по количеству зольных элементов между вариантами опыта не обнаружилось.

Таблица 4.26. - Влияние предпосевной обработки семян ФАВ на биохимические показатели зерна сортов пшеницы (% от сухого вещества зерна)

Варианты	Сорт Зафар					
	Влажность, %	Белок, %	Крахмал, %	Отношение крахмала к белку	Клетчатка, %	Зола, %
	Полив					
Контроль	9.1	13.8	70.0	5.07	2.8	1.6
АСК	8.9	14.8	69.2	4.67	2.8	1.7
Zn-ОДЭФК	9.0	14.5	70.9	4.9	2.8	1.6
α-ТОК	8.9	14.4	71.1	4.9	2.8	1.6
	Засуха					
Контроль	8.9	18.6	64.6	3.5	3.2	1.8
АСК	9.0	19.2	63.2	3.3	3.2	1.8
Zn-ОДЭФК	8.9	18.1	65.6	3.6	3.2	1.7
α-ТОК	8.9	18.0	64.2	3.6	3.1	1.8
	Сорт Президент					
	Полив					
Контроль	8.9	13.3	66.4	5.0	3.0	1.7
АСК	8.6	13.8	71.6	5.2	2.8	1.6
Zn-ОДЭФК	8.4	14.2	65.6	4.6	3.0	1.7
α-ТОК	8.7	14.6	69.2	4.7	2.8	1.7
	Засуха					
Контроль	8.9	21.2	58.2	2.7	3.5	1.9
АСК	9.1	21.8	60.5	2.8	3.5	1.9
Zn-ОДЭФК	8.8	21.4	55.2	2.6	3.8	1.9
α-ТОК	8.9	22.7	59.0	2.6	3.6	1.9

Полученные нами данные указывает, что содержание белка, крахмала и клетчатки в зерне сортов Президент и Зафар, при предпосевной обработке семян ФАВ и выращенных в условиях оптимального и дефицитного водоснабжения растений заметно изменялось. И этот факт говорит в пользу того, что ФАВ являются одним из ведущих факторов, формирующих устойчивость растений к стрессорам, в частности, и к водному стрессу.

На основании полученных данных можно заключить, что предпосевная обработка семян сортов мягкой и твёрдой пшеницы ФАВ в зависимости от условий водообеспеченности растений приводит к изменениям в содержании биохимических показателей семян. Между вариантами опыта - полив и засуха и вариантами предпосевной обработки семян резких различий не обнаруживается. Вместе с тем в условиях полива у сорта мягкой пшеницы Зафар общее содержание белка практически находится почти на одном уровне в варианте с обработкой семян. В условиях засухи содержание общего белка в зерне увеличилось в среднем

на 3-4% от общего сухого вещества семени. Содержание крахмала у сорта Зафар в условиях почвенной засухи снизилось примерно на 5-6%. Содержание клетчатки и золы незначительно увеличилось. В целом, такая же закономерность обнаруживается и по сорту твёрдой пшеницы Президент.

4.5. Заключение

Результаты изучения формирования биологической массы и хозяйственной продуктивности у растений пшеницы в зависимости от предпосевной обработки семян растворами ФАВ позволяют заключить следующее.

Предпосевная обработка семян препаратами ФАВ в целом оказывает существенное влияние на динамику нарастания и формирования сырой и сухой биомассы вегетативных и хозяйственных органов растения пшеницы. Это хорошо проявляется на фоне оптимального (полив) и дефицитного (засуха) водоснабжения растений мягкой и твёрдой пшеницы.

Изучение элементов структуры колоса при предпосевной обработке семян растворами трёх препаратов ФАВ показало, что резких различий по длине и массе колоса не наблюдается. Вместе с тем по количеству колосков в колосе, массы зерна в колосе наблюдаются некоторые изменения. Например, при обработке α-ТОК заметно увеличивается число колосков в колосе и количество зёрен в колосе.

Анализ данных, представленных в данной главе, а также результаты биохимического исследования основных компонентов зерна пшеницы, выращенной из семян, обработанных препаратами ФАВ перед посевом, позволяют сделать вывод о том, что в условиях засухи содержание белка в зерне в среднем увеличивается на 3-4%, тогда как доля крахмала снижается на 5–6%. При этом наблюдается незначительное повышение содержания клетчатки и золы.

Таким образом, полученные результаты изучения трёх препаратов с антиоксидантными свойствами на показатели элементов структуры урожая у двух видов пшеницы при различных условиях выращивания (полив и засуха) указывают на то, что препараты ФАВ в сочетании с экологическими факторами позитивно влияют на защитно - приспособительные механизмы растений как компенсаторные или как протекторные и тем самым проявляют физиологически активные свойства.

ГЛАВА. 5. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

В данной диссертации по существу приводится анализ и подробное изложение экспериментально полученных результатов физиолого-биохимических исследований влияния предпосевной обработки семян растений ФАВ на некоторые сорта мягкой и твёрдой пшеницы в условиях почвенной засухи.

Введение диссертации обосновываются актуальность темы исследования, степень научной разработанности и связь данной работы с научными программами. Далее в разделе общая характеристика работы указана цель и задачи исследования, предмет и научная новизна, теоретическая и научно-практическая значимость данного исследования и отмечены положения, выносимые на защиту и другие необходимые сведения, согласно требованиям ВАК РТ к диссертациям.

Первая глава данной диссертации посвящена литературному обзору, где на основе первоисточников дан анализ опубликованных научных работ по влиянию засухи как экологического фактора на физиолого-биохимические процессы растений **(подраздел 1.1)** и указывается, что воздействие засухи на растение может проявляется в двух аспектах: водном дефиците и перегреве. При этом в **подразделе 1.2.** всесторонне обсуждаются «Основные физиолого-биохимические механизмы формирования устойчивости к воздействию стрессовых факторов у высших растений», где показано, что «механизм нейтрализации АФК является универсальным ответом растений на широкий спектр стрессовых неблагоприятных факторов». Далее в **подразделе 1.3.** «Антиоксиданты системы защиты клеток растений» указывается, что «при засухе в клетках растений происходит динамическое перераспределение функций между ферментативными и низкомолекулярными компонентами антиоксидантной системы, что способствует поддержанию гомеостаза в условиях недостатка влаги». Также, в заключительной части данного обзора отмечается, что среди ферментов особое значение имеют ферменты каталаза, СОД и также некоторые низкомолекулярные соединения (α-ТОК, каротиноиды, витамин С, глутатион и другие).

Вторая глава данной диссертации посвящается «Условиям, объектам и

методам исследования», где в **подразделе 2.1.** коротко описываются «Агроклиматические условия зоны проведения опытных вариантов», указывается, что регион проведения исследования относится к зоне недостаточного увлажнения, для которого характерны жаркое лето и мягкая умеренно влажная зима. При этом, для данного региона характерен высокий уровень поступающей солнечной радиации включая значительную долю ФАР, а почвенный покров данной территории представлен коричневыми карбонатными почвами, характерными для предгорных зон с аридным климатом.

Далее, в других подразделах приводится краткая агроботаническая характеристика объектов исследования **(подраздел 2.2),** а в **подразделе 2.3.** «методы лабораторных и полевых исследований». В завершении данной главы описывается метод «Определения биохимического состава зерна изученных сортов пшеницы **(подраздел 2.3.14)** и «Статическая обработка данных» **(подраздел 2.3.15)**.

Третья глава данной диссертации охватывает экспериментальную часть, и состоит из нескольких подразделов **(от 3.1 до 3.5)**, где научно-экспериментально изучается «Влияние предпосевной обработки семян пшеницы физиологически активными веществами на физиологические процессы опытных растений».

Общеизвестно, что регуляция роста и развития сельскохозяйственных культур является одним из важных направлений и эффективных средств повышения их продуктивности. В решение данной проблемы основополагающим направлением является применение ФАВ, которые способствуют регулированию метаболических процессов в течение формирования устойчивости растений в условиях стрессовых экологических факторов (высокие температуры, водный стресс).

Экспериментально показано, что на фоне оптимальной влажности почвы (вариант полив) ФАВ практически не влияли на начальную скорость прорастания семян. Однако на фоне почвенной засухи (ПВП 50-55%) на 1-4 дня ускорялось начало прорастания семян **(подраздел 3.1.2)**. При этом, показано, что наступление

фазы колошения во всех опытных вариантах в условиях полива опаздывало на 3-4 дня, а при дефиците влаги в почве отмечено ускорение колошения и это особенно заметно в вариантах АСК и Zn-ОДЭФК.

Также, следует отметить, что наибольший стимулирующий эффект на рост стебля у мягкой пшеницы сорта Зафар обнаружен при обработке семян препаратом Zn-ОДЭФК во всех фазах развития растений, где различия составляют от 3 до 6 см. Такая же закономерность обнаруживается в варианте Zn-ОДЭФК у твёрдой пшеницы сорта Президент **(подраздел 3.1.3).**

Показано, что в условиях почвенной засухи параметры оводнённости листьев у изученных вариантов опыта имели некоторые отличия по сравнению с вариантом полива. В варианте с обработкой Zn-ОДЭФК оводнёность листа, начиная с фазы колошения по сравнению с контрольным вариантом снижалась на 0,5-3,0%. Напротив, в варианте с обработкой α-ТОК оводнённость возрастала на 2-9% **(подраздел 3.2.2).**

Также, препосевная обработка семян различными ФАВ показала, что водоудерживающая способность листьев в зависимости от воздействия этих факторов и видов пшеницы изменяется в различной степени как в течение дня, так и период вегетации **(подраздел 3.2.3).** Вместе с тем, фаза молочно-восковой спелости отличалась тем, что в варианте полива водоудерживающая способность листьев независимо от варианта предпосевной обработки семян и водообеспеченности растений (полив и засуха) находалась на уровне 45-55% при поливе, а в условиях засухи – 45-58% потери воды за 1 ч.

Изучение интенсивности транспирации листьев в разные фазы вегетации, особенно в фазе молочно-восковой спелости, явно указывает на то, что предпосевная обработка семян пшеницы может оказывать регулирующее влияние на процессы водопотребления и водоотдачи листьев в ходе онтогенеза растений.

Обнаружено, что наиболее высокий уровень водного дефицита **(подраздел 3.2.5)** у сорта Зафар (мягкая пшеница) наблюдается в фазе молочно-восковой спелости в условиях почвенной засухи, в контрольном варианте (без обработки

семян до посева) более 32% и более 31% во всех опытных вариантах с обработкой семян до посева АСК, α-ТОК и Zn-ОДЭФК. Такая закономерность наблюдается во всех трёх генеративных фазах развития растения пшеницы - колошении, цветении и молочно-восковой спелости преимущественно в послеполуденный период дня, влоть до 16 ч.

В **подразделе 3.3** изучено влияние предпосевной обработки семян экзогенными ФАВ на изменения отдельных показателей фотосинтетического аппарата (площадь листьев, удельная поверхностная плотность листа и содержание хлорофилла) в зависимости от предпосевной обработки семян пшеницы экзогенными антиоксидантами и это особенно четко выявляется в вариантах обработки Zn-ОДЭФК и α-ТОК как у мягкой пшеницы сорта Зафар так и у твёрдой пшеницы сорта Президент. При этом рекомендуется, что результаты этих опытов могут быть использованы в целях регулирования скорости протекания роста и развития перспективных сортов пшеницы в различных почвенно-климатических зонах выращивания этой культуры.

В отличие от мягкой пшеницы сорта Зафар, у твёрдой пшеницы сорта Президент в условиях полива по сравнению с необработанным контролем фиксируется повышение УППЛ во всех вариантах обработки семян ФАВ (АСК, Zn-ОДЭФК, α-ТОК). Особенно выраженное увеличение показателя наблюдается при применении Zn-ОДЭФК в фазах колошения, цветения и молочно-восковой спелости, а также при обработке α-ТОК- в фазе цветения. В условиях почвенной засухи на фоне обработки семян α-ТОК УППЛ возрастает на всех этапах развития, тогда как в варианте с Zn-ОДЭФК наиболее заметный рост показателя фиксируется в фазах цветения и молочно-восковой спелости **(подраздел 3.3.3).**

Результаты проведенных исследований **(подраздел 3.3.4)** показали, что у сорта мягкой пшеницы Зафар содержание хл *a* в вариантах с предпосевной обработкой семян растворами ФАВ оказалось заметно выше, чем в контроле (дистиллированная вода) и проращивании проростков при оптимальном водоснабжении. По содержанию хл. b и сумме хл. *a* +b практически сохраняется

такая же закономерность. Также выявлено, что содержание суммы каротиноидов находится в пределах 0,86-1,03 мг/к сырой массы. При этом наименьшее содержании каротиноидов наблюдается при замачивании семян водой, а наибольшее в варианте обработки семян раствором Zn-ОДЭФК.

В **подразделе 3.4** приводятся результаты исследования влияния предпосевной обработки семян пшеницы ФАВ на активность антиоксидантных ферментов (СОД, АПО, каталазы и МДА).

Полученные результаты показывают, что активность СОД в контрольном варианте (полив, без обработки ФАВ) у обоих сортов была почти на одном уровне и повышение активности СОД в контрольном варианте наблюдалось при обработке ФАВ - Zn-ОДЭФК причем уровень данного показателя во всех вариантах опыта был выше у растений сорта Зафар по сравнению с сортом Президент (твёрдая пшеница), что свидетельствует о большой устойчивости сорта Зафар к стрессовым условиям и подверждает положительное влияние Zn-ОДЭФК на адаптационные механизмы растений в условиях стресса. Также, показано, что высокая активность антиоксидантного фермента АПО в варианте с АСК связана с тем, что АСК является субстратом для фермента АПО и наблюдается увеличение синтеза фермента для дальнейшей нейтрализации избытка H_2O_2 с образованием кислорода и воды.

Кроме того, исследования показали, что активность каталазы генетически детерминирована и предпосевная обработка семян такими ФАВ, как АСК, Zn-ОДЭФК и α-ТОК, приводит к увеличению активности каталазы, но зависит от генотипа изученных сортов пшеницы. Наибольшее увеличение активности каталазы имеет место в варианте предпосевной обработки α-ТОК у сорта Президент.

Обнаружено, что в листьях растений твёрдой пшеницы сорта Президент в условиях полива содержание МДА **(подраздел 3.4)** было такое же, как и у сорта Зафар. В условиях засухи содержание МДА в листьях растений пшеницы сорта Президент было заметно выше, чем у сорта Зафар, особенно в контрольном

варианте - 3,28 мкмоль/г сырой массы листа у сорта Зафар, против 4,44 мкмоль/г сырой массы листа у сорта Президент.

В целом, полученные данные показывают, что предпосевные обработки семян ФАВ приводят к существенному изменению активности антиоксидантной системы растений. Это особенно заметно по активности ферментов СОД, АПО и каталазы в листьях, где в отдельных случаях происходило 2-3 кратное повышение активности этих ферментов.

В **главе 4** изложены результаты изучения формирования биологического и хозяйственного урожая изученных сортов пшеницы в зависимости от действия ФАВ.

Показано, что если в фазе колошения в условиях полива в варианте с АСК наблюдали незначительное уменьшение биомассы по сравнению с биомассой в варианте контроль, то в фазе цветения на фоне полива во всех вариантах опыта сырая биомасса вегетативных органов (корень, колос), кроме стебля и листьев, уменьшалась, в том числе надземная и общая биомасса (с корнями). Однако, на фоне засухи биомасса листьев незначительно увеличивается, а в варианте с обработкой α-ТОК наблюдается увеличение биомассы во всех вегетативных органах растений.

В условиях почвенной засухи в варианте АСК сухая масса корней, стебля и общая масса была больше, чем у контроля, а масса листьев и колоса была почти на уровне контроля, а в варианте обработки Zn-ОДЭФК сухая масса всех вегетативных органов была заметно выше, чем в контрольном варианте.

Как известно, хозяйственная продуктивность пшеницы определяется следующими показателями колоса: длина колоса масса колоса, количество колосков в колосе, количество зерен в колосе, масса зёрен в колосе, масса 1000 зерен и массой мякины. Так, количество колосков в колосе в варианте с обработкой АСК и Zn-ОДЭФК на 0,5-0,6 шт меньше, чем без обработки, а количество зерен в колосе оказалась больше в варианте с опрыскиванием α-ТОК (до 46 шт). Однако масса 1000 зёрен в условиях полива в варианте АСК и Zn-ОДЭФК больше, чем в

контроле, а в условиях засухи обнаруживается её незначительное снижение во всех вариантах опыта по сравнению с контролем. Вероятно, это связано как с увеличением количества мелких зёрен, так и меньшим отложением запасных веществ. Эти результаты могут свидетельствовать, о том, что данные соединения оказывают положительное воздействие на защитно-приспособительные механизмы растений, выступая в роли компенсаторных или протекторных агентов.

В **подразделе 4.4.** на основании полученных данных можно заключить, что предпосевная обработка семян изученных сортов пшеницы ФАВ в зависимости от условий водообеспечености растений приводит к изменениям в содержании биохимических показателей семян. Хотя, между опытными вариантами не обруживается резких различий, однако в условиях засухи содержание общего белка в зерне увеличилось в среднем на 3-4% от общего сухого вещества семени. При этом, содержание крахмала у сорта Зафар в условиях почвенной засухи снизилось примерно на 5-6%. Содержание клетчатки и золы незначительно увеличилось. В целом, такая же закономерность обнаруживается и по сорту твёрдой пшеницы Президент.

Таким образом, проведенные лабораторно - полевые опыты по влиянию обработки семян мягких и твёрдых сортов пшеницы антиоксидантами (АСК, Zn-ОДЭФК, α-ТОК) на динамику роста и развития выявили, что в зависимости от сорта и фазы развития действие этих препаратов может быть различным. И это особенно четко выявляется на вариантах обработки с Zn-ОДЭФК и α-ТОК как у сорта мягкой пшеницы Зафар, так и у твёрдой пшеницы Президент. Результаты этих опытов могут быть основанием для их широкого применения в производстве в целях регулирования скорости протекания роста и развития и продуктивности перспективных сортов пшеницы в различных почвенно-климатических зонах выращивания.

ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В природных зонах Таджикистана наиболее часто встречаются такие стрессовые факторы, как экстремально высокая температура воздуха, почвенная засуха, высокая концентрация солей в верхних горизонтах почвы. Все эти факторы прямо или косвенно оказывают существенное влияние на продуктивность не только природных фитоценозов, но и всех видов агроценозов.

Под воздействием природных экстремальных факторов (температура, засуха, засоление и др.) происходят адаптационные перестройки с изменением скорости и направленности физиолого–биохимических процессов (фотосинтез, дыхание, синтез и распад белков, нуклеиновых кислот и других метаболитов), которые чаще приводят к резкому снижению урожайности большинства культурных растений.

Регуляция роста и развития сельскохозяйственных культур является одним из важных направлений и эффективных средств повышения их продуктивности. К ним следует отнести использование природных регуляторов роста и их синтетических аналогов во всех его аспектах применения (например, ускорение созревания, ингибирование вегетативного роста, дефолиация, сенекация и т.д.). Одним из направлений этой проблемы является применение физиологически активных веществ в целях ускорения созревания и повышения урожайности путём индуцирования устойчивости растений к стрессовым экологическим факторам (температурный, водный стресс). Как известно, этого можно достичь регулированием физиологических и биохимических процессов растений в течение вегетации. Исходя из этого, применение ФАВ имеет важное научно-практическое значение.

Применение ФАВ в технологии возделывания пшеницы характеризуется высоким экономическим эффектом, при этом уменьшается расход фунгицидов и бактерицидов для защиты растений от болезней, а, следовательно, улучшается состояние окружающей среды. Сокращаются технологические расходы по выращиванию культуры. В мировой практике достаточно много примеров успешного применения ФАВ в сельскохозяйственном производстве (ПИКС, ССС,

Морфонол и др.).

Полученные нами данные показывают, что водоудержание тканей листа зависит не только от водообеспеченности, но и от дневных изменений температуры и влажности воздуха, от биологического вида, сортовых различий и суточного ритма роста и развития растения, и, в целом, физиолого-биохимического состояния внутриклеточной среды.

Различные степени эффективности использования антиоксидантных препаратов на дневную и сезонную динамику роста и развития растений твёрдой пшеницы свидетельствует о том, что на параметры этих физиологических процессов оказывают определенное влияние дневные и сезонные изменения температуры и влажности воздуха надземной и подземной среды и его радиационного режима, в том числе количественного и качественного состава общей и ФАР (фотосинтетически активная радиация).

В зависимости от видовых и сортовых особенностей пшеницы уровень изменчивости изученных параметров роста и развития также оказался неоднозначным.

В условиях почвенной засухи в варианте АСК (аскорбиновая кислота) сухая масса корней, стебля и общая масса растений была больше, чем у контроля, а масса листьев и колоса была почти на уровне контроля, а в варианте обработки препаратом Zn-ОДЭФК сухая масса всех вегетативных органов была заметно выше, чем в контрольном варианте. В варианте обработки семян α-ТОК-ом сухая масса корней и колоса была равна с контролем, а сухая масса стебля, листьев, и в целом общая сухая масса растения оказалась ниже, чем в контрольном варианте опыта.

Сравнительный анализ результатов исследования показывает, что использованные ФАВ оказывают существенное влияние на динамику нарастания сырой и сухой биомассы вегетативных органов и в целом, общую биомассу растений изученных видов и сортов пшеницы, особенно это хорошо наблюдается на фоне оптимального (полив) и дефицитного (засуха) водоснабжения растений

сортов мягкой и твёрдой пшеницы и в почвенно-климатических условиях Гиссарской долины (экспериментальный участок Института ботаники, физиологии и генетики растений НАНТ, г. Душанбе, 823 м. над ур. моря).

При почвенной засухе наблюдалось снижение оводненности листьев в варианте обработки аскорбиновой кислотой по сравнению с контролем на 4-7% в зависимости от фазы вегетации. Вместе с тем в варианте предпосевной обработки семян препаратом α-ТОК (токоферол) оводненность листьев увеличилась на 1-1,5% по сравнению с контрольным вариантом.

В условиях почвенной засухи оводнённость листьев в исследуемых вариантах отличалась от показателей при поливе. При применении Zn-ОДЭФК наблюдалось снижение водообеспеченности листьев, начиная с фазы колошения, на 0,5–3% по сравнению с контролем. В то же время обработка α-токоферолом (α-ТОК) способствовала увеличению оводнённости на 2–9%.

Полученные нами данные показывают, что обработка (замачивание) посевных семян сортов мягкой и твёрдой пшеницы антиоксидантами (АСК, Zn-ОДЭФК, α-ТОК) приводит к значительному изменению динамики ростовых процессов и общей оводненности листьев в течение вегетации. Это способствует изменению темпов роста растений, оводненности тканей, что в дальнейшем оказывает существенное влияние на ход физиолого-биохимических процессов в течение вегетации растений.

У сорта твёрдой пшеницы Президент при поливном режиме наблюдается повышение уровня продуктивного потенциала листового аппарата (УППЛ) по сравнению с контролем (без предпосевной обработки) во всех вариантах применения антиоксидантов (АСК, Zn-ОДЭФК, α-ТОК). Наиболее выраженный эффект отмечается при обработке Zn-ОДЭФК в фазах колошения, цветения и молочно-восковой спелости, а также при применении α-ТОК в фазе цветения. В условиях почвенной засухи предпосевная обработка α-ТОК способствует увеличению УППЛ на всех этапах вегетации, тогда как при использовании Zn-ОДЭФК наиболее значительное повышение данного показателя фиксируется в

фазах цветения и молочно-восковой спелости.

Таким образом, проведенные лабораторно- полевые опыты по влиянию допосевной обработки семян мягких и твёрдых сортов пшеницы антиоксидантами (АСК, Zn-ОДЭФК, α-ТОК) на их динамику роста и развития выявили, что в зависимости от сорта и фазы развития действие этих препаратов может быть различным. И это особенно четко выявляется на вариантах обработки с Zn-ОДЭФК и α-ТОК как у сорта мягкой пшеницы Зафар, так и у твёрдой пшеницы Президент. Результаты этих опытов могут быть основанием для их широкого применения в производстве в целях регулирования скорости протекания роста и развития перспективных сортов пшеницы в различных почвенно-климатических зонах выращивания.

Полученные нами данные показывают, что содержание белка, крахмала и клетчатки в зерне сортов Президент и Зафар, при допосевной обработке семян антиоксидантами и выращенных в условиях оптимального и дефицитного водоснабжения растений заметно изменялось. И этот факт говорит в пользу того, что антиоксиданты являются одним из ведущих факторов, формирующих устойчивость растений к стрессорам, в частности, и к водному стрессу. Предпосевная обработка семян сортов мягкой и твёрдой пшеницы ФАВ в зависимости от условий водообеспеченности растений приводит к заметному отклонению в содержании биохимических компонентов семян. В общей влажности семян между вариантами опыта - полив и засуха и вариантами предпосевной обработки семян резких различий не обнаруживается. Вместе с тем в условиях полива у сорта мягкой пшеницы Зафар общее содержание белка практически находилось на одном уровне. Содержание крахмала у сорта Зафар в условиях почвенной засухи снизилось примерно на 5-6%. Вместе с тем содержание клетчатки и золы незначительно увеличилось. В целом, такая же закономерность обнаруживается и по сорту твёрдой пшеницы Президент.

Значительный положительный эффект по массе колоса, количеству колосков, количеству зерен и массе зерна в колосе обнаруживается в варианте с обработкой

семян аскорбиновой кислотой.

В условиях почвенной засухи применение ФАВ оказывало незначительное влияние на длину колоса, тогда как масса колоса, увеличения числа колосков и зёрен в колосе, особенно при использовании α-ТОК, существенно возрастала.

Масса зерен в колосе и масса 1000 зерен заметно выше в варианте α-ТОК и аскорбиновой кислоты. В целом, обработка семян до посева антиоксидантами-α-ТОК, аскорбиновой кислотой и Zn-ОДЭФК в условиях почвенной засухи способствует повышению засухоустойчивости растений и благоприятствует лучшему формированию структуры колоса.

Воздействие изученных препаратов с антиоксидантными свойствами на показатели элементов структуры урожая у двух видов пшеницы при различных условиях выращивания (полив и засуха) указывает на то, что эти препараты, при сочетании изученных факторов воздействия положительно влияют на защитно - приспособительные механизмы (как компенсаторы или как протекторы), и тем самым проявляют физиологически активные свойства.

Во всех вариантах предпосевной обработки семян растворами ФАВ в условиях почвенной засухи содержание хл. *a*, b и каротиноидов заметно снижается (по сравнению с контрольным вариантом-полив). Это указывает на то, что в условиях почвенной засухи у данного сорта поступление воды в развивающийся проросток (особенно в зону эндоспермы) снижено и поэтому инициальный синтез фотосинтетических пигментов также замедляется. Хотя можно заметить эффект стимуляции синтеза хл. *a*, b и каротиноидов под воздействием обработки семян раствором Zn-ОДЭФК и аскорбиновой кислотой. В варианте обработки α -ТОК содержание хл. *a*, b и каротиноидов практически остаётся на одинаковом уровне в обоих вариантах водообеспечения (полив и засуха).

Обработка семян ФАВ на предпосевном этапе оказывает влияние на динамику синтеза фотосинтетических пигментов в листьях проростков мягкой и твёрдой пшеницы на различных стадиях онтогенеза.

Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что

предпосевная обработка семян сортов мягкой и твердой пшеницы приводит к значительному изменению защитной антиоксидантной системы (СОД, АПО, каталазы) в листьях молодых проростков пшеницы на фоне оптимальной и недостаточной (почвенная засуха) водообеспеченности растений. Таким образом, это дает основание полагать, что предпосевная обработка семян оказывает влияние и на формирование конечной продуктивности сортов мягкой и твердой пшеницы, повышая их засухоустойчивость.

У растений, семена которых были обработаны препаратом ФАВ Zn-ОДЭФК, отмечено повышение активности СОД как в условиях полива (контроль), так и в условиях засухи. Уровень активности СОД во всех вариантах опыта был выше у растений сорта Зафар по сравнению с сортом Президент, что свидетельствует о большей устойчивости сорта Зафар к стрессовым условиям и подтверждает положительное влияние Zn-ОДЭФК на адаптационные механизмы растений в условиях стресса.

У твёрдой пшеницы сорта Президент активность аскорбатпероксидазы (АПО) как в условиях полива, так и почвенной засухи, за исключением незначительных колебаний изменялась. Минимальные значения активности фермента отмечены в варианте с применением α-ТОК, тогда как максимальная активность фермента наблюдалась при обработке семян аскорбиновой кислотой. Следует отметить, что в общем наблюдалось увеличение активности АПО в условиях засухи. У сорта Президент наблюдалась такая же закономерность. Наибольшая активность АПО имела место при обработке АСК.

Активность каталазы у мягкой пшеницы сорта Зафар при оптимальной влажности почвы была более высокая в вариантах контроль (без обработки) и Zn-ОДЭФК, а у вариантов с аскорбиновой кислотой и α-ТОК была одинаковая. В условиях почвенной засухи по сравнению с поливом активность изученного фермента была в два раза выше, чем при оптимальной влажности почвы (75-80 %). Активность каталазы в варианте Zn-ОДЭФК и α-ТОК увеличивалась почти в два раза.

У твёрдой пшеницы сорта Президент в варианте полива активность фермента каталазы во всех вариантах предпосевной обработка семян препаратами ФАВ оставалась на одинаковом уровне, а в условиях засухи была в 1,5-2 раза ниже, чем у сорта Зафар. Допосевная обработки семян положительно влияет на жизнедеятельность растений, в том числе, на устойчивость к воздействию стрессоров (в частности, водному стрессу). Активная антиоксидантная система способствует более ускоренному синтезу физиологически активных метаболитов клетки и в целом окислительно – восстановительных реакций, а разобщение их приводит к изменению электроно-транспортной системы, которая провоцирует избыток АФК, что может привести к разрушению клеточных структур и метобализма в целом.

ВЫВОДЫ

1. Выявлено, что обработка (замачивание) посевных семян сортов мягкой и твёрдой пшеницы растворами ФАВ (АСК, Zn-ОДЭФК, α-ТОК) имеет разнонаправленности характер и влияет на скорость прорастание семян и наступления фаза развития. Увеличению роста растений наблюдается в варианте Zn-ОДЭФК на 18%, особенно в условиях засухи обработка семян растворами ФАВ приводит к изменению скорости синтеза и содержания фотосинтетических пигментов в проростках и листьях сортов мягкой и твёрдой пшеницы. Наибольший эффект наблюдается при воздействии Zn-ОДЭФК и суммы содержания хлорофиллов увеличивается более 40% [1-А, 4-А, 7-А, 8-А, 10-А, 12-А].

2. Содержание белка, крахмала и клетчатки в зерне у сортов Президент и Зафар при предпосевной обработки семян растворами АСК, Zn-ОДЭФК, α-ТОК заметно увеличивается как в условиях оптимального водообеспечения, так и дефицита влаги физиологически активные вещества оказывают существенное влияние на динамику нарастания сырой и сухой биологической массы вегетативных и генеративных органов, и в целом, на общую биомассу растений изученных сортов пшеницы на фоне оптимального водообеспечения и дефицита воды [2-А, 5-А, 13-А, 11-А, 14-А 15-А, 17-А].

3. В условиях почвенной засухи длина колоса под воздействием ФАВ незначительно уменьшается, тогда как масса колоса (особенно в варианте с α-ТОК), заметно повышается за счёт увеличения числа зёрен в колосе. Масса зёрен в колосе и масса 1000 зёрен заметно выше в варианте с α-ТОК и АСК, и в целом, в этом варианте опыта повышается устойчивость растений и это благоприятствуют лучшему формированию структуры колоса [2-А, 5-А, 13-А, 17-А].

4. Предпосевная обработка семян сортов мягкой и твердой пшеницы ФАВ приводит к значительному повышению активности антиоксидантных ферментов СОД, АПО, каталазы в листьях пшеницы на фоне как оптимального водообеспечения, так и недостаточной почвенной влаги и наблюдается, что 2-3 кратное повышение активности этих ферментов указывает на определённый вклад

ФАВ в формирование устойчивости и продуктивности сортов мягкой и твердой пшеницы в условиях засухи водоудерживающая способность листьев в зависимости от воздействия ФАВ и генотипов пшеницы изменяется в различной степени как в течение дня, так и вегетации, что указывает на регуляторную роль ФАВ в процессах водопотребления и водоотдачи листьев в ходе онтогенеза растений [3-А, 4-А, 5-А, 9-А, 11-А, 13-А, 14-А, 16-А].

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Сорта мягкой и твёрдой пшеницы Зафар и Президент можно использовать для выращивания в условиях засухи и высокотемпературных зонах республики Таджикистан.

2. Испытанные препараты α-ТОК (0,1% α-токоферол), Zn-ОДЭФК (комплексное соединение Zn - оксидиэтилфеноловая кислота 0,05%), АСК 0,05% аскорбиновая кислота могут быть использованы для активации ростовых процессов сортов пшеницы у всходов и в процессах прорастания, и в различных фазах роста и развития растений.

3. Полученные результаты могут быть использованы в качестве теоретической базы для создания эффективных подходов в повышению устойчивости пшеницы к абиотическим стрессам, вызванным климатическими изменениями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Монография, книги, учебное пособие

1. Аббасова, З.И. Конформацонные изменения митохондрий при солевом стрессе [Текст] / З.И. Аббасова, С.Р. Алахвердиев, Э.М. Зейналов, и др. // Материалы III съезда Всерос. общества физиологов растений. – СПб., 1993. – 464 с.
2. Абдуллаев, А. Физиология хлопчатника в условиях стресса: монография. [Текст] / А. Абдуллаев, А. Эргашев, Б.Б. Джумаев, Х.А. Абдуллаев, А.И. Каримова // Душанбе: Дониш. – 2013. 153 с.
3. Абдуллаев Х.А., Каримов Х.Х. Индексы фотосинтеза в селекции хлопчатника. [Текст] / Х.А. Абдуллаев, Х.Х. Каримов // Душанбе: Дониш. – 2001. 268 с.
4. Агроклиматические ресурсы Таджикской ССР. [Текст] Л: Гидрометеоиздат, 1976. Ч. II – 254 с.
5. Алиев, К. Биотехнология растений: культура столонов: новый способ оздоровления растений картофеля. [Текст] / К. Алиев, Н.Н. Назарова, А.Ф. Салимов // Изд-во: Дониш - (Часть.2.), - 2014 – Т. 500. - 114 с.
6. Альтергот, В.Ф. Действие повышенной температуры на растение в эксперименте и природе / 40-Тимирязевское чтение. [Текст] / Альтергот В.Ф. // Москва.: Наука. - 1981. - 56 с.
7. Андрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. [Текст] / Андрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. // М.: Наука. 2000. 135 с.
8. Бабаджанова, М.А. Большой практикум по физиологии и биохимии растений с основами энзимологии. [Текст] / М.А. Бабаджанова, А.К. Мирзорахимов, А.К. Сайфудинов, А.Э. Эргашев, Ш.А. Эсаналиева, К.Н. Ниматова // Душанбе. 2017. - 136 с.
9. Балнокин, Ю.В. Растения в условиях стресса [Текст] / Ю.В. Балнокин // Физиология растений. - 2005. - 636 с.
10. Владимиров, Ю.А. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. [Текст] / Ю.А. Владимиров, А.И. Арчаков // М.: Наука, 1972. -252с.

11. Владимирова, В.Н. Климат Душанбе. [Текст] / Владимирова В.Н. // Под ред. д-ра геог. наук Швер Ц.А.- Л.: Гидрометеоиздат. - 1986. 126 с.
12. Войников, В.К. Генетические функции митохондрий растений. [Текст] /В.К. Войников, Ю.М. Константинов В.И. Негрук // Новосибирск.: Наука, 1991. - 183 с.
13. Генкель П.А. Физиология жаро-и засухоустойчивости растений. [Текст] / Генкель П.А. // М.: Наука, 1982. 280 с.
14. Гусев, Н.А. Некоторые методы и исследования водного режима растений. [Текст] / Н.А. Гусев // Л.: Изд-во Всесоюзн ботанического общества, 1960. 38 с.
15. Давлятназарова, З.Б. Механизмы устойчивости растений в условиях абиотического стресса. [Текст] / Давлятназарова З.Б. // Душанбе, 2019. 107 с.
16. Доспехов, В. А. Методы полевого опыта. [Текст] / В. А. Доспехов // М.: Агропромиздат, 1985. - 351 с.
17. Жолкевич, В.Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. [Текст] / В.Н. Жолкевич // М.: Наука, - 1968. - 230 с.
18. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.Е. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. [Текст] / Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.Е. // Киев. 2010. 160 с.
19. Кошкин, Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. [Текст] / Кошкин Е.И. // учебник. М.: Дрофа, 2010. 638 с.
20. Кузнецов Вл.В. Физиологические механизмы адаптации и создание стресс-толерантных растений. [Текст] / Кузнецов Вл.В. // Проблемы экспериментальной биологии / Под ред. Ламана Н. А. – Минск.: Технология, 2009. – 116 с.
21. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. [Текст] / Кузнецов Вл.В., Дмитриева Г.А. // М.: Высшая школа, 2006. 740 с.
22. Кузнецов, В.В. Физиология растений [Текст] / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева // 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Высш. шк., 2006, – 742 с.

23. Кумаков, В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. [Текст] / В.А. Кумаков // М.: Колос, 1985. -270 с.
24. Лакин, Г. Ф. Биометрия [Текст] / Г. Ф. Лакин // М: Высш. шк., 1990. – 352 с.
25. Лебедева Т.С., Сытник К.М. Пигменты растительного мира. [Текст] / Лебедева Т.С., Сытник К.М. // Киев.: Наукова Думка, 1986. 83 с.
26. Леухина, Г.Н., Семенова О.А. Климатические описания равнин и предгорий Южного Таджикистана. [Текст] / Г.Н. Лехуна, О.А. Семенова // Л.: Гидрометеоиздат. - 1963. 84 с.
27. Мокроносов, А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. [Текст] / А.Т. Мокроносов // М.: Наука, 1981. – 196 с.
28. Полесская О.Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. [Текст] / Полесская О.Г. // М.: «Книжный дом», 2007, 139 с.
29. Полесская О.Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. [Текст] / Полесская О.Г. // Под ред. И.П. Ермакова. – М.: КДУ, 2007. – 140 с.
30. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. [Текст] / Т.В. Чиркова // СПб.: Изд-во СПбГУ, 2002. 240 с.
31. Шевелуха, В.С. Сельскохозяйственная биотехнология: Учеб. [Текст] / В.С. Шевелуха, Е.А. Калашникова, С.В. // Дегтярев и др. - М.: Высш. шк., 2003. 496 с.
32. Farooq, M. Drought stress in plants: An overview. In: Plant Responses to Drought Stress [Text] / M. Farooq, M. Hussain, A. Wahid, KHM. Siddique // Berlin: Aroca R (Ed.), Springer Press, 2012. – 466 p.
33. Hirt H., Shinozaki K. Plant responses to abiotic stress. [Text] / H. Hirt, K. Shinozaki // Springer, Vienna, Austria. (2004). Pp. 297.
34. Lincoln Taiz, Eduardo Zeiger. Plant Physioljgy. 4th Edition, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, 2006. 764 p.

Диссертации и авторефераты

35. Гарифзянов, А.Р. Исследование антиоксидантной системы древесных растений в условиях промышленного загрязнения: дис. … канд. биол. наук

[Текст] / А.Р. Гарифзянов // Тула, 2011. – 186 с.

36. Давлятназарова З.Б. Механизмы устойчивости растений картофеля в условиях абиотического стресса. [Текст] / Автореферат диссертации д.б.н. Давлятназарова З.Б. // Изд. Дониш. Душанбе. 2021. 73 с.
37. Дьякова, Е. В. Влияние экспрессии гена мембранной Н+-пирофосфатазы Rhodospirillum rubrum на уровень солеустойчивости растений табака: Автореф канд. биол. наук [Текст] / Е. В. Дьякова // Москва, 2012. 20 с.
38. Кобилов Ю.Т. Физиологическая оценка устойчивость пшеницы (*Triticum durum*) к условиям почвенной засухи. Диссертация к.б.н. 03.01.05. [Текст] / Кобилов Ю.Т. // Душанбе. 2019. 137 с.
39. Ларина С.Н. Клеточные линии и растения-регенеранты как модель для изучения солеустойчивости: автореф. дис. канд. наук [Текст] / С.Н. Ларина // Москва. 1995. 24 с.
40. Радюкина Н.Л. Функционирование антиоксидантной системы дикорастущих видов растений при кратковременном действии стрессоров: Дис… д.б.н. [Текст] / М, 2015. 200 с.
41. Рахимов М.М. Физиолого-биохимические показатели у генотипов пшеницы в зависимости от природно-климатических зон произрастания. Диссертация к.б.н. [Текст] / Рахимов М.М. // Душанбе. 2016. 143 с.
42. Рустамов А.Р. Исследование физиолого-биохимических особенностей полиплоидных форм мягкой пшеницы в условиях почвенной засухи. Диссертация к.б.н. 03.01.05. [Текст] / Рустамов А.Р. // Душанбе. 2018. 106 с.
43. Сабоиев, И.А. Физиолого-биохимические особенности пшеницы, обусловливающие высокую продуктивность в условиях центрального Таджикистана. [Текст] / Диссертация к.б.н. И.А. Сабоиев // Душанбе. 2006. 117. с.
44. Эргашев А. Физиология жароустойчивости хлопчатники и пути повышения его продуктивности. [Текст] / А. Эргашев // автореферат дис… д.б.н. 03.00.12 Таджикская. Акд. с.-х. наук. – Душанбе, 1997. 47. с.

Статья и тезисы

45. Алексеев А.М. Некоторые итоги изучения водного режима растений и вопросы, подлежащие дальнейшему исследованию. [Текст] / А.М. Алексеев // В сб.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 23-32.
46. Алиев К., Мирзорахимов А.К., Бобохонов Р.С., Ашуров С.Х., Сабуров Б.М. Ферменты антиоксидантной системы клетки в условиях засухи [Текст] / К. Алиев, А.К. Мирзорахимов, Р.С. Бобохонов, С.Х. Ашуров, Б.М. Сабуров // ДАН Р.Т. 2016, том 59, №7-8. С. 350-355.
47. Бараненко В.В. Супероксиддисмутаза в клетках растений [Текст] / В.В. Бараненко // Цитология. 2006. Т. 48. С. 465-473.
48. Бектурова А.Ж., Догабаев А.Ж., Ермухамбетова Р.Ж., Бари А.Ж., Касенова С.М., Жангазин С.Б., Масалимо Ж.К., Активность ферментов антиоксидантной защиты в условиях температурного стресса и засухи. [Текст] / А.Ж. Бектурова, А.Ж. Догабаев, Р.Ж. Ермухамбетова, А.Ж. Бари, С.М. Касенова, С.Б. Жангазин, Ж.К. Масалимо // Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием «Современные подходы и методы в защите растений», Екатеринбург, 2018, С. 135-136.
49. Боряшинов А.В., Боброва З.С., Асафова Е.В., Физиолого-биохимические реакции растений яровой пшеницы на засуху и обезвоживание. [Текст] / А.В. Боряшинов, З.С. Боброва, Е.В. Асафова //Вестник Казанского государственного аграрного Университета, том:4, №4 (14), 2009. С. 135-138.
50. Горышина, Т.К. Водный дефицит в листьях травянистых дубравных растений разных сезонных групп [Текст] / Т.К. Горышина, А.И. Самсонова //Ботан. журнал. – 1966.Т. 51. - № 5-С. 670-677.
51. Граскова, И.А. Пероксидаза как компонент сигнальной системы клеток картофеля при патогенезе кольцевой гнили [Текст] / И.А. Граскова, Г.Б. Боровский, А.В. Колесниченко и др.// Физиология растений. –2004. – Т. 51, № 5. – С. 692-697.

52. Гусейнова И.М., Алиева Д.Р., Маммадов А.Ч., Алиев Д.А. Антиоксидантные ферменты, участвующие в детоксикации H_2O_2 в листьях и корнях пшеницы в условиях продолжительной почвенной засухи [Текст] / И.М. Гусейнова, Д.Р. Алиева, А.Ч. Маммадов, Д.А. Алиев // AMEA-nın Xəbərləri (biologiya və tibb elmləri), cild 69, №3, səh. 5-15 (2014).
53. Давлятназарова З.Б., Киёмова З.С., Норкулов Н.Х., Ашуров С.Х., Алиев К.А. Влияние засоления и засухи на прои – и антиоксиданты хлоропластов растений картофеля [Текст] / З.Б. Давлятназарова, З.С. Киёмова, Н.Х. Норкулов, С.Х. Ашуров, К.А. Алиев // ДАН РТ, 2013, Т. 56. № 9. - С. 745-749.
54. Давлятназарова З.Б., Норкулов Н.Х., Баратова Н.Г., Абдулсамад И., Каспарова И.С., Алиев К. Активность пероксидаз у растений *Ipomoea batatas* в условиях хлоридного засоления [Текст] / З.Б. Давлятназарова, Н.Х. Норкулов, Н.Г. Баратова, И. Абдулсамад, И.С. Каспарова, К. Алиев // Регуляция роста, развития и продуктивности растений, Материалы IX Международной научной конференции (Минск, 24-26 октября 2018) С. 33.
55. Даштоян Ю.В. Состав и содержание пигментов фотосинтеза в пластинке листьев пшеницы [Текст] / Ю.В. Даштоян // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2012. вып. 10. С. 224-233.
56. Диловарова Н.С., Алиев К., Абдуллаев Х.А. Содержание малонового диальдегида и активность ферментов антиоксидантной системы у хлопчатника в зависимости от формы и окраски листа. [Текст] / Н.С. Диловарова, К. Алиев, Х.А. Абдуллаев // Доклады НАНТ, 2022, Т. 65. №5-6, С. 410-414.
57. Диловарова Н.С., Норкулов Н.Х., Давлятназарова З.Б., Каспарова И.С., Садриддинов М., Алиев К. Индукция антиоксидантной системы растений картофеля *Solanum Tuberosum* L. в условиях засухи [Текст] / Н.С. Диловарова, Н.Х. Норкулов, З.Б. Давлятназарова, И.С. Каспарова, М. Садриддинов, К. Алиев // Известия Академии наук Республики Таджикистан Отделение биологических и медицинских наук. №2 (209), 2020. С. 38-45.

58. Дроздов, С.Н. Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений [Текст] / С.Н. Дроздов // Эколого-физиологические механизмы устойчивости растений к действию экстремальных температур. Петрозаводск. - 1978. С. 3-13.
59. Зенков Н.К. Активированные кислородные метаболиты в биологических системах. [Текст] / Н.К. Зенков, Е.Б. Меньщикова // Успехи современной биологии. 1993. - Т. 113. - № 3. С. 286-296.
60. Ибрагимова З.Ш., Меджидова Г.С., Гасанова Г.И., Абдуллаева Л.С., Алиев Р.Т. Взаимодействие компонентов антиоксидантной системы у злаковых культур при засухе [Текст] / З.Ш. Ибрагимова, Г.С. Меджидова, Г.И. Гасанова, Л.С. Абдуллаева, Р.Т. Алиев // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований №9, 2020. С. 7-11.
61. Иброгимова Зияда Шариф, Гасанова Гюльшад Имран, Абдуллоева Лала Сабир, Керимов Акпер Яшар, Активность фотосинтетических пигментов в условиях стресса. [Текст] / З.Ш. Иброгимова, Г.И. Гасанова, Л.С. Абдуллоева, А.Я. Керимов //Технические и естественные науки: инновации и перспективы, Сборник научных трудов по материалам. Международной научно-практической конференции, г. Белгород, 30 января 2020. С. 22-27.
62. Иванов Л.А. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях [Текст] / Л.А. Иванов, А.А. Силина, Ю.Л. Цельникер // Ботанической журнал. 1950. – Т. 35. - №2. С. 171-185.
63. Каримов, Х.Х., Эффективность утилизации света в посевах при круглосуточном использовании орошаемых земель [Текст] / Х.Х. Каримов, К.А. Асроров, Р.И. Чернер // Световой режим и использование энергии солнечной радиации растениями, растительными сообществами Таджикистана. Душанбе: Дониш. - 1978. - С. 101-111.
64. Карпова Г. А., Карпова Л. В. Влияние предпосевной обработки регуляторами роста на физиолого-биохимические процессы при прорастании и посевные качества семян пшеницы и ячменя. [Текст] / Г.А. Карпова, Л.В. Карпова // Нива

поволжья, ФГБОУ ВПО «Пензенская ГСХА», Россия. №2 (35), 2015, С. 32-38.

65. Колупаев Ю.Е., Фирсова Е.Н., Ястреб Т.О., Рябчун Н.И., Кириченко В.В. Влияние донора сероводорода на состояние антиоксидантной системы и устойчивость растений пшеницы к почвенной засухе. [Текст] / Ю.Е. Колупаев, Е.Н. Фирсова, Т.О. Ястреб, Н.И. Рябчун, В.В. Кириченко // Физиология растений, Российская академия наук Москва, 2019. Т. 66 №1 С. 26-34.
66. Кулаева, О. Н. Белки теплового шока и устойчивость растений к стрессу [Текст] / О. Н. Кулаева//Статьи Соросовский образовательный журнала №2 Биология, 1997. С. 5-13.
67. Лушникова Т.А. Изменение анатомических и физиологических показателей яровой мягкой пшеницы сорта [Текст] / Т.А. Лушникова // Жигулевская в условиях засухи ВЕСТНИК КГУ, 2012. №3, выпуск 5 С. 70-77.
68. Мерзляк, М.Н. Активированный кислород и жизнедеятельность растений [Текст] /М.Н. Мерзляк // Соросовский образовательный журнал. - 1999. - № 9. – С. 20 - 26.
69. Мутлу, Ф. Влияние засоления на содержание полиаминов и некоторых других соединений в различающихся по солеустойчивости растениях подсолнечника [Текст] / Ф. Мутлу, С. Бозкук // Физиология растений. –2005. Т. 52, №1. С. 36-42.
70. Николаева М.К., Маевская С.Н., Шугаеев А.Г., Бухов Н.Г. Влияние засухи на содержание хлорофилла и активность ферментов антиоксидантной системы в листьях трех сортов пшеницы, различающихся по продуктивности [Текст] / М.К. Николаева, С.Н. Маевская, А.Г. Шугаеев, Н.Г. Бухов // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 1. С. 94-103.
71. Ничипорович, А.А. О потере воды срезанными растениями в процессе завядания [Текст] / А.А. Ничипорович // Журн. опытной агрономии Юго-Востока. - 1926 - Т. 3. Вып. 1. С. 76-78.
72. Ничипорович, А.А. Хлорофилл и фотосинтетическая продуктивность. [Текст] / А.А. Ничипорович // В сб: Хлорофилл. Минск: Наука и техника, 1974, С. 49-

62.
73. Норкулов Н.Х., Норкулова З.Х., Солиева Б.А., Каспарова И.С., Ойзода Н.Х., Диловарова Н.С., Хакимова Р.Ш., Алиев К.А., Абдуллаев Х.А. Содержание малонового диальдегида и активность супероксиддисмутазы у хлопчатника при стрессе. [Текст] / Н.Х. Норкулов, З.Х. Норкулова, Б.А. Солиева, И.С. Каспарова, Н.Х. Ойзода, Н.С. Диловарова, Р.Ш. Хакимова, К.А. Алиев, Х.А. Абдуллаев // Доклады АН РТ. №3-4, Т. 62, 2019. С. 242-246.
74. Олениченко Н.А. Влияние экзогенных фенольных соединений на перекисное окисление липидов у растений пшеницы [Текст] / Н.А. Олениченко, Е.С. Городкова, Н.В. Загоскина // Сельскохозяйственная биология. - 2008. - № 3. С. 58-61.
75. Прадедова Е.В. Классификация системы антиоксидантной защиты как основа рациональной организации экспериментального исследования окислительного стресса у растений [Текст] / Е.В. Прадедова, О.Д. Ишеева, Р.К. Саляев // Физиология растений. - 2011. - Т. 58. С. 177-185.
76. Рогожина Т.В., Рогожин В.В. Роль компонентов антиоксидантной системы в механизмах прорастания зерен пшеницы. [Текст] / Т.В. Рогожина, В.В. Рогожин // Вестник Алтайского государственного аграрного университета 2010, №11 (73). С. 31-38.
77. Рустамов А., Эргашев А., Абдуллаев А. Водообмен мягкой пшеницы в условиях длительной почвенной засухи [Текст] / А. Рустамов, А. Эргашев, А. Абдуллаев // Известия академия наук Республики Таджикистан отделение биологических и медицинских наук №1, (185), 2014. С. 61-65.
78. Сабоиев И.А., Касымова Г.Ф., Абдуллаев А., Эргашев А., Каримов Х.Х., Рахимов М.М. Влияние почвенной и атмосферной засухи на продуктивность и содержание крахмала и белка в зерне различных сортов пшеницы. [Текст] / И.А. Сабоиев, Г.Ф. Касымова, А. Абдуллаев, А. Эргашев, Х.Х. Каримов, М.М. Рахимов // Доклады АН РТ, №2. Т. 53, 2010. С. 148-152.
79. Симонова Е.Н., Игнатьева Н.Г. Активность ферментов в прорастающих

семенах мягкой озимой пшеницы после обработки электроактивированными растворами. [Текст] / Е.Н. Симонова, Н.Г. Игнатьева //Вестник аграрной науки Дона 2011, №3 (15). С. 81-86.

80. Сысоева М.А. Исследование золя водных извлечений чаги, XII. Осаждение дисперсной фазы водного извлечения чаги при изменении pH среды [Текст] / М.А. Сысоева, В.Р. Хабибрахманова, В.С. Гамаюрова, Н.К. Шаехова, Ф.Г. Халитов // Химия растительного сырья. - 2009. - № 1. - С. 131-135.
81. Тарчевский И.А., Андрианова Ю.Е. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы. [Текст] / И.А. Тарчевский, Ю.Е. Андрианова // Физиология растений. М.: Наука, 1980. Т. 27. вып. 2. С. 341–348.
82. Удовенко, В.Г. Реакция разных генотипов яровой мягкой пшеницы на засуху при различных температурных режимах вегетации [Текст] / В.Г. Удовенко, В.А. Драгавцев, А.М. Волкова // Сельскохозяйственная биология – 1998. – №3. – С. 60 - 68.
83. Фазилов Р.Н., Половинкина Е.О. Веселов А.П. Изменение активности антиоксидантной защиты яровой пшеницы после некорневой обработки микроэлементным комплексном и салициловой кислотой [Текст] / Р.Н. Фазилов, Е.О. Половинкина, А.П. Веселов // Всероссийский симпозиум РАСТЕНИЕ И СТРЕСС (Plants under Environmental Stress) 09-12 ноября Москва-2010. С. 367-368.
84. Черепанова Е.А., Нужная Т.В. Влияние хитоолигосахаридов, салициловой и жасмоновой и жасминовой кислот и их композиций на компоненты про/антиоксидантной системы пшеницы при инфицировании *Septoria nodorum* [Текст] / Е.А. Черепанова, Т.В. Нужная // Всероссийский симпозиум РАСТЕНИЕ И СТРЕСС (Plants under Environmental Stress) 09-12 ноября Москва-2010. С. 382-383.
85. Чернядьев И.И., Монахова О.Ф. Протекторное влияние цитокининовых препаратов на фотосинтез растений пшеницы в условиях водного дефицита

[Текст] / И.И. Чернядьев, О.Ф. Монахова // Всероссийский симпозиум РАСТЕНИЕ И СТРЕСС (Plants under Environmental Stress) 09-12 ноября Москва-2010. С. 383-384.

86. Эргашев А., Сатторов Б.Н., Авезов Т., Солиева Б.А., Ойзода Н.Х., Хакимова Р.Ш., Саиднабиев М.М., Абдуллаев Х.А. Водный режим растений хлопчатника при удалении листьев. [Текст] / А. Эргашев, Б.Н. Сатторов, Т. Авезов, Б.А. Солиева, Н.Х. Ойзода, Р.Ш. Хакимова, М.М. Саиднабиев, Х.А. Абдуллаев // ДАН РТ, 2020, Т. 63, №1-2. С. 113-117.
87. Юркова И.Н., Омельченко А.В., Панов Д.А. Влияние наноселена на активность компонентов антиоксидантной системы пшеницы условиях комбинированного действия засоления и засухи. [Текст] / И.Н. Юркова, А.В. Омельченко, Д.А. Панов // Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского, Биология. Химия. Т. 5 (71), 2019, №3. С. 216-225.
88. Яковлев П.А., Верниченко И.В., Большакова Л.С. Влияние обработки семян микроэлементами на урожайность яровых зерновых культур в условиях почвенной засухи. [Текст] / П.А. Яковлев, И.В. Верниченко, Л.С. Большакова // Агрохимический вестник 2014, №1. С. 25-27.
89. Якубова М.М., Захра Д., Хамрабаева З.М. Некоторые биохимические показатели антиоксидантного действия у растений ZINGIBER OFFICINALE ROSCOE в зависимости от условий выращивания. [Текст] / М.М. Якубова, Д. Захра, З.М. Хамрабаева // Современные тенденции развития науки и технологий – 2015, №9-1. С. 119-121.
90. Abdellah Akhkha, Tahar Boutraa and Ali Alhejely, The Rates of Photosynthesis, Chlorophyll Content, Dark Respiration, Proline and Abscicic Acid (ABA) in Wheat (*Triticum durum*) under Water Deficit Conditions. [Text] / A. Abdellah, B. Tahar, and A. Ali // International Journal of Agriculture & Biology, 2011, 13. Pp. 215-221.
91. Aeby, H. Catalase in vitro [Text] / H. Aeby // Methods Enzymol. - 1984. - Vol. 105. - Pp. 121-126.
92. Aliev J.A. (2001) Physiological bases of wheat breeding tolerant to water stress.

[Text] / Proceedings of the 6th International Wheat Conference, Budapest, Hungary, 2000. In: Wheat in a Global Environment (Bedo Z., Lang L., eds.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London 9. Pp. 693-698.

93. Aliyev J.A. (2012) Physiological and molecular bases of drought tolerance in wheat (*Trticum* L.) genotypes. [Text] / In: D.F. Neves, J.D. Sanz (eds.) // Environmental Science, Engineering and Technology. Drought: New Research. Nova Science Publishers Inc., New York, 2. Pp. 47-95.
94. Alonso, R. Interactive effects of ozone and drought stress on pigments and activities of antioxidative enzymes in Pinushalepensis [Text] / R. Alonso, S. Elvira, F. J. Castillo et al. // Plant Cell Environ. – 2001. – Vol. 24. – Pp. 905-916.
95. Anaytullah Siddique and Prasann Kumar, Physiological and biochemical basis of pre-sowing soakingseed treatment-an overview. [Text] / S. Anaytullah and K. Prasann // Plant Archives Vol. 18 No. 2, 2018. Pp. 1933-1937.
96. Andréia Caverzan, Alice Casassola and Sandra Patussi Brammer. Antioxidant responses of wheat plants under stress [Text] / C. Andréia, C. Alice and P.B. Sandra // Genetics and Molecular Biology, 39, 1, (2016). Pp 1-6.
97. Bartles, D. Responses of plants to Dehydration Stress [Text] / D. Bartles. A. Furuni, I. Ingram, F. Salamini // A Molecular Analysis, Plant Growth Regul. - 1996. - Vol. 20. Pp. 111-118.
98. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, Oxidative Damage and Oxygen Deprivation Stress: a Review [Text] / O. Blokhina, E. Virolainen, K.V. Fagerstedt // Ann. Botan. - 2003. - V. 91. - Pp. 179- 194.
99. Chatsky, L. Determination of water deficit in disks cut out from leaf blades [Text] / L. Chatsky // Biol. Plantarum. – 1960. - Vol. 2. - № 1. - Pp. 76-78.
100. Dajic, Z. Salt stress // Physiology and Molecular Biology of stress Tolerance in Plant [Text] / Eds. Madhava Rao K.Y., Radhavendza A.S., Janazdhan Reddy K. Dozdzecht: springez-vezlag, 2006. – Pp. 41-10.
101. Devi R., Kaur N., Gupta A.K. Potential of antioxidant enzymes in depicting drought tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.). [Text] / R. Devi, N. Kaur, A.K. Gupta //

Indian Journal of Biochemistry and Biophysics, 49: 2011. Pp. 257- 265.

102. Ebtihal M Abd Elhamid, Mervat Sh Sadak, Medhat M Tawfik. Alleviation of adverse effects of salt stress in wheat cultivars by foliar treatment with antioxidant 2-changes in some biochemical aspects, lipid peroxidation, antioxidant enzymes and amino acid contents [Text] / Ebtihal M Abd Elhamid, Mervat Sh Sadak, Medhat M Tawfik // Agricultural Sciences, 2014, Vol. 5. Pp. 1269-1280.
103. Farooq, M. Plant drought stress: effects, mechanisms and management[Text] / M. Farooq, A. Wahid, N. Kobayashi, D. Fujita, SMA. Basra //Agron. Sustain. Dev. – 2009. – Vol. 29. Pp. 185–212.
104. Foreman J., Demidchik V., Bothwell J.H. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulates plant cell growth [Text] / Nature, 27: (2003). Pp. 442–446.
105. Foyer C.H., Noctor G. Oxidant and antioxidant signaling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. [Text] / C.H. Foyer, G. Noctor // Plant, Cell and Environment, (2005) 28: Pp. 1056-1071.
106. Foyer, C.H. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling [Text] / C.H. Foyer, G. Noctor // New Phytol. - 2002. 146. Pp. 359-388.
107. Giannopolitis, C.N. Superoxide dismutase. I. Occurrence in Higer plants [Text] / C.N. Giannopolitis S.K. Ries // Plant Physiol. – 1977. – Vol. 59. Pp. 309-314.
108. Heath, R.L. Photoperoxidation in isolated Chloroplast 1. Kinetic and Stoichiometry of fatty acid peroxidation [Text] / R.L. Heath, L. Pusker // Arch. Biochem. Bioplys. - 1968. - Vol. 25. – Pp. 189 – 198.
109. Jebali J. Oxidative DNA damage levels and catalase activity in the clam ruditapes decussatus as pollution biomarkers of Tunisian marine environment. [Text] / J. Jebali // Environ. Monit. Assess, 124: (2007). Pp. 195-200.
110. Jithesh M.N., Prashanth S.R., Sivaprakash K.R., Parida A.K. Antioxidative response mechanisms in halophytes: their role in stress defense [Text] / M. N. Jithesh, S.R. Prashanth, K.R. Sivaprakash, A.K. Parida // J. of Genetics. – 2006. - Vol. 85. - Pp. 237-254.

111. Khlebova L.P., Bychkova O.V., Titova A.M., Rozova M.A., Ziborov A.I. Osmotic adjustment in spring durum wheat pollen grains under induced drought stress. [Text] / L.P. Khlebova, O.V. Bychkova, A.M. Titova, M.A. Rozova, A.I. Ziborov // Ukrainian Journal of Ecology, 2018, Vol. 8 (4), Pp. 213-221.
112. Kliebenstein D.J., Monde R.A., Last R.L. Superoxide dismutase in Arabidopsis. An eclectic enzyme family with disparate regulation and protein localization [Text] / D.J. Kliebenstein, R.A. Monde, R.L. Last // Plant Physiology. - 1998- Vol. 118. – Pp. 637-650.
113. Kumar, C.N. Changes in lipid peroxidantion and lipolitic and free-radical scavenging enzyme during aging and sprouting of potato (Solanumtuberosum L.) seed-tuber [Text] / C.N. Kumar, N. Khonles // Plant phisiol. – 1993. – Vol. 102. – Pp. 115-124.
114. Kurchii B.A. A study of the antioxidative activity of abscisic acid. [Text] / B.A. Kurchii. In Plant Physiology and Biochemistry. Special issue: 10th FESPP Congress, Florens, Italy, September 9- 13, 1996. "From Molecular Mechanism to the Plant: An Integrated Approach", (1996). Abstract N S20-01. Pp. 295.
115. Kurchii B.A. What are all the things that antioxidants do in the living organisms [Text] / B.A. Kurchii // Теоретические и прикладные аспекты биохимии и биотехнологии растений, Сборник научных трудов III Международной научной конференции 14-16 мая 2008. Минск. С. 438-442.
116. Li, Y. Hydraulic conductance and vulnerability to cavitation in corn (Zea mays L.) hybrids of differing drought resistance [Text] / Y. Li, John S. Sperry, Sh. Mingan // Environmental and Experimental Botany- 2009. – Vol. 66. – Pp. 341– 346.
117. Miller G., Suzuki N., Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses. [Text] / G. Miller, N. Suzuki, S. Ciftci-Yilmaz, R. Mittler // Plant, Cell and Environment, 33: (2010) Pp. 453–467.
118. Minocha R., Majumbar R., Minocha S.C. Poliamines and abiotic stress in plants: a complex relationship [Text] / R. Minocha, R. Majumbar, S.C. Minocha //Frontiers

in plant science. – 2014. – Vol. 5. – Pp. 1-17.

119. Mohammad Lakzayi, Ebrahim Sabbagh, Khashayar Rigi and Abbas Keshtehgar Effect of salicylic acid on activities of antioxidant enzymes, flowering and fruit yield and the role on reduce of drought stress [Text] / L. Mohammad, S. Ebrahim, R. Khashayar and K. Abbas // International Journal of Farming and Allied Sciences, Intl J Farm & Alli Sci. Vol. 3 (9): 2014. Pp. 980-987.
120. Mohammad Pessarakli, Maryam Haghighi, Atena Sheibanirad. Plant responses under environmental stress conditions. [Text] / P. Mohammad, H. Maryam, Sh. Atena // Adv Plants Agric Res. 2015, Vol. 2 (6), pp 276–286.
121. Monakhova, O. F. Protective role of kartolin-4 in wheat plants exposed to soil drought [Text] / O.F Monakhova, I.I. Chernyadev // Appl. Biochem. Microbiol. - 2002. Vol. 38. Pp. 373-380.
122. Morgun V.V., Stasik O.O., Kiriziy D.A., Sokolovska-Sergiienko O.G. Effect of drought on photosynthetic apparatus, activity of antioxidant enzymes, and productivity of modern winter wheat varieties. [Text] / V.V. Morgun, O.O. Stasik, D.A. Kiriziy, O.G. Sokolovska-Sergiienko // Regul. Mech. Biosyst., 2019. Vol. 10 (1). Pp. 16-25.
123. Nacano Y. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in Spinach Cloroplasts [Text] / Y. Nacano, K. Asada // Plant Cell Physiol. – 1981. – Vol. 22. – Pp. 867-880.
124. Nasser A.M. Barakat, Oxidative stress markers and antioxidant potential of wheat treated with phytohormones under salinity stress. [Text] / A.M. Nasser, Barakat // Journal of Stress Physiology & Biochemistry, Vol. 7. No. 4. 2011. Pp. 250-267.
125. Olga Avksentiieva, Nataliia Taran, Drought resistance and productivity of wheat and soybean isogenic lines with different photoperiodic sensitivity. [Text] / A. Olga, T. Nataliia // Agricultural and Biological Sciences, (2016), «Eureka, n 5. Pp. 8-17.
126. Perez-Clemente, R.M. Biotechnological approaches to study plant pesponses to stress [Text] / R.M. Perez-Clemente, V. Vives, S.I. Zandalinas, M.F. Lopez-Climente, V. Munoz, A. Gomez-Cadenas // Biomed Research international. - 2013.

Pp. 1-10.

127. Rampino, P. Drought stress response in wheat: physiological and molecular analysis of resistant and sensitive genotypes [Text] / P. Rampino, S. Pataleo, C. Gerardi, G. Mita, C. Perrotta. // Plant Cell Environ. – 2006. Vol. 29 (12). Pp. 2143- 2152.
128. Reddy, A.R., Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants [Text] / A.R. Reddy, R.K. Ramachandra, V. Chaitanya, M. Vivekanandan // J. Plant Physiol. - 2004. Vol. 161. Pp. 1189-1202.
129. Reza Talebi, Farzad Fayaz and Amir Mohammad Naji. Effective selection criteria for assessing drought stress tolerance in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) [Text] / T. Reza, F. Farzad and M.N. Amir // General and Applied Plant Physiology – 2009, Vol. 35 (1–2). Pp. 64–74.
130. Roohul Amin, Amir Zaman Khan, A. Muhammad, S.K. Khalil, H. Gul, G. Daraz, H. Akbar and A. M. Ghoneim. Influence of seed hardening techniques on vigor, growth and yield of wheat under drought conditions. [Text] / A. Roohul, Z.K. Amir, A. Muhammad, S.K. Khalil, H. Gul, G. Daraz, H. Akbar and A. M. Ghoneim, // Journal of Agricultural Studies, 2016. Vol. 4. No. 3. Pp. 121-131.
131. Sara Tale Ahmad., Raheem Haddad, Study of silicon effects on antioxidant enzyme activities and osmotic adjustment of wheat under drought stress. [Text] / T.A. Sara, H. Raheem // Czech J. Genet. Plant Breed., №47. 2011. (1): Pp. 17-27.
132. Saud A Alamri, Manzer H Siddiqui, Mutahhar Y Al-Khaishani and Hayssam M Ali Response of Salicylic Acid on Seed Germination and Physio-Biochemical Changes of Wheat Under Salt Stress [Text] / A.A. Saud, H.S. Manzer, Y.A.K. Mutahhar and M.A. Hayssam // Acta Scientific Agriculture Vol. 2. (2018). Pp. 36-42.
133. Saud M. Alzahrani, Ibrahim A. Alaraidh, Hussein Migadadi, Salem Alghamdi, Mohammad Altaf Khan and Parvaiz Ahmad. Physiological, biochemical, and antioxidant properties of two genotypes of *VICIA FABA* grown under salinity stress. [Text] / S.M. Alzahrani, A. Ibrahim, Alaraidh, H. Migadadi, S. Alghamdi, Mohammad Altaf Khan and Parvaiz Ahmad // Pak. J. Bot., 2019. Vol. 51 (3). Pp. 789-798.

134. Vedenicheva N.P., Musatenko L.I., Vasjuk V.A., Generalova V.N. *Phaseolus vulgaris* L. primary leaf growth and endogenous phytohormones under drought and the effect of seeds treatment with aba [Text] / N.P. Vedenicheva, L.I. Musatenko, V.A. Vasjuk, V.N. Generalova // Abstracts of 2nd International Symposium " Plant 19 growth substances: intracellular hormonal signaling and applying in agriculture". - Kyiv, 2007.-Pp. 112.
135. Vernon, L.P. Spectrohotenatric determination of chlorophylls and phiopkytine in plant ertrnota [Text] / L.P. Vernon //Analyt. Chem.-1960.-Vol. 32. - №9.- Pp. 1144-1150.
136. Wang W., Winocur B., Altman A. Plants responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance plants. [Text] / W. Wang, B. Winocur, A. Altman A. // 2003. Vol. 218. Pp. 1-14.
137. Wettstein, D. Chicrophyll-letaleans submikreskopis cheformcch sel der plastiden [Text] / D. Wettstein// Exp. Cell.Res.-1957.-B. 12. - Pp. 424-506.
138. Zaid Chachar, N. A. Chachar, Q.I. Chachar, S.M Mujtaba, G.A Chachar, Sadaruddin Chachar. Identification of drought tolerant wheat genotypes under water deficit conditions. [Text] / Zaid Chachar, N. A. Chachar, Q.I. Chachar, S.M Mujtaba, G.A Chachar, Ch. Sadaruddin // International Journal of Research – Granthaalayah. Vol. 4, №2 (2016). Pp. 206-214.
139. Zhang J. Drought-Stress-Induced Changes in Activites of Superoxide Dismutase, Catalase and Peroxidase in Wheat Species [Text] / J. Zhang, M.B. Kirkham // Plant Cell Physiol. – 1994. – Vol. 35. – Pp. 785- 791.
140. Zhou B. Nitric Oxide Is Involved in Abscisic Acid-indused Antioxidant Activities In Stylosanthes guianensis [Text] / B. Zhou, Z. Guo, J. Xing, B. Huang // Journal of Exp. Bot. – 2005. – Vol. 56. – Pp. 3223- 3228.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

[1-А]. Авезов, Т.Ш. (Шарифзода Т.Ш.) Влияние антиоксидантов на содержание фотосинтетических пигментов и интенсивность фотосинтеза у некоторых сортов пшеницы / Т.Ш. Авезов, А.Эргашев // Известия АН РТ. Отд. биол и мед. наук. – 2019. - №1 (204). С. 38 - 43.

[2-А]. Авезов, Т.Ш. Влияние предпосевной обработки семян пшеницы антиоксидантами на количественные показатели структуры колоса в условиях почвенной засухи / Т.Ш. Авезов, А.Эргашев // АН РТ. -2020. – т. 63. - №7-8. - С. 534 – 538.

[3-А]. Авезов, Т.Ш. Влияние обработки семян физиологически активными веществами на активность антиоксидантных ферментов листьев пшеницы в условиях почвенной засухи / Т.Ш. Авезов, А.Эргашев // Доклады НАНТ. – 2022. – т. 65. - №3-4. - С. 260-263.

[4-А]. Авезов, Т.Ш. Влияние антиоксидантов на содержание фотосинтетических пигментов проростков мягкой и твёрдой пшеницы при различных условиях водообеспечения / Т.Ш. Авезов // Известия НАНТ. Отд. биол. наук. -2022. - №3 (218). С. 70-74.

[5-А]. Авезов, Т.Ш. Действие предпосевной обработки семян пшеницы антиоксидантами на количественные показатели колоса при различных условиях водообеспения / Т.Ш. Авезов, А. Эргашев, Х.А. Абдуллаев // Доклады НАНТ. -2024, – т. 67. - №7-8. – С. 404-408.

[6-А]. Авезов, Т.Ш. Предпосевная обработка семян пшеницы антиоксидантами и её влияние на удельную поверхностную плотность листа /Авезов Т.Ш. // Доклады НАНТ. -2025, - т. 68, №1, - С. 85-88.

Опубликованные работы в других периодических изданиях:

[7-А]. Авезов, Т.Ш. Действие регуляторов роста и развития на физиолого-биохимические процессы пшеницы в условиях почвенной засухи / Т.Ш. Авезов, А. Эргашев // Мат-лы респ. науч.-практ. конф. «Роль генетических ресурсов сельскохозяйственных культур и их диких сородичей в Республике Таджикистан», посв. 10-летию образования НРЦГР. Рудаки, 2016 - С. 46-48.

[8-А]. Авезов, Т.Ш. Действие регуляторов роста и развития на морфофизиологические особенности мягкой пшеницы в условиях почвенной засухи / Т.Ш. Авезов, А. Эргашев // Мат-лы респ. науч.-практ. конф. «Достижения современной биологии в Таджикистане», посв. 20-летию Дня

национального Единства. Душанбе, 2017 - С. 12-14.

[9-А]. Авезов, Т.Ш. Влияние предпосевной обработки семян антиоксидантами и физиологически активными веществами на содержание фотосинтетических пигментов проростков пшеницы при различных условиях водообеспечения / Т.Ш. Авезов, А. Эргашев // Мат-лы респ. науч.-практ. конф. «Проблемы таксономии растительности Таджикистана», Душанбе, 2017 - С. 30-32.

[10-А]. Авезов, Т.Ш. Влияние некоторых антиоксидантов на содержание фотосинтетических пигментов сортов мягкой и твёрдой пшеницы / Т.Ш. Авезов, А. Эргашев // Сб. мат-лов Всероссийской науч. конф. с международным участием и школы молодых ученых. Иркутск, 2018 - С. 41-42.

[11-А]. Авезов, Т.Ш. Влияние предпосевной обработки семян пшеницы антиоксидантами на биохимические компоненты зерна в различных условиях водообеспечения / Т.Ш. Авезов, А. Эргашев // Мат-лы VIII-ой межд. конф. «Экологические особенности биологического разнообразия», Душанбе, 2019 - С. 129-130.

[12-А]. Авезов, Т.Ш. Влияние предпосевной обработки семян антиоксидантами на содержание фотосинтетических пигментов проростков мягкой и твёрдой пшеницы при различных условиях водообеспечения / Т.Ш. Авезов, А. Эргашев // Мат-лы респ. науч.-практ. конф. «Биоразнообразие горных экосистем Памира в связи с изменением климата», Душанбе, 2021 - С. 11-13.

[13-А]. Авезов, Т.Ш. Влияние предпосевной обработки семян мягкой и твёрдой пшеницы антиоксидантами на количественные показатели колоса при различных условиях водообеспечения / Т.Ш. Авезов, А. Эргашев, Л.Р. Машрабова, М.Ш. Рахмонова // Мат-лы респ. науч.-практ. конф. «Вклад молодых учёных в развитие науки, инновации и сельскохозяйственной технологии», посв. 30-летию государственной Независимости Республики

Таджикистан и двадцатилетию (2020-2040) изучения и развития естественных, точных и математических наук в сфере науки и образования. Душанбе «ЭР-граф», 2021 - С. 169-171.

[14-А]. Авезов, Т.Ш. Влияние некоторых антиоксидантов на защитно-приспособительные реакции растений сортов твёрдой и мягкой пшеницы при различных условиях водообеспечения / Т.Ш. Авезов, А. Эргашев, Х.А. Абдуллаев, Л.Р. Машрабова // Сб. мат-лов респ. науч.-практ. конф. «Современные проблемы естествознания в науке и образовательном процессе», посв. двадцатилетию изучения и развития естественных, точных и математических наук. Душанбе, 2022 - С. 202-203.

[15-А]. Авезов, Т.Ш. Действие антиоксидантов на формирование структуры урожая растений пшеницы / Т.Ш. Авезов, А. Эргашев // Мат-лы межд. науч. конф. «Становление и развитие эксперементальной биологии в Таджикистане», посв. 90-летию со дня рождения академика НАНТ Ю.С.Насырова. Душанбе, 2022 - С. 22-23.

[16-А]. Авезов, Т.Ш. Влияние предпосевной обработки семян антиоксидантами на водоудерживающую способность листьев сортов мягкой и твёрдой пшеницы в условиях почвенной звсухи / Т.Ш. Авезов, А. Эргашев // Мат-лы Х-ой межд. конф. «Экологические особенности биологического разнообразия», Душанбе, 2023 - С. 99-100.

[17-А]. Авезов, Т.Ш. Таъсири антиоксидантҳо ба ташаккули сохтори ҳосили растаниҳои гандум / Авезов Т.Ш. // Паёми ДДОТ. 2023. - №2 (18). С. 132-135.

[18-А]. Авезов, Т.Ш. Влияние предпосевной обработки семян антиоксидантами на удельную поверхностую плотность листьев растений мягкой и твёрдой пшеницы / Т.Ш. Авезов, А. Эргашев // Материалы республиканской научно-практической конференции (с международным участием) на тему «Эколого-физиологические аспекты функционирования живых систем под влиянием различных факторов среды» посвящённой 70-летию доктора биологических наук, профессора Устоева Мирзо

Бободжоновича. Душанбе, 2024г. - С. 65-68.

[19-А]. Авезов, Т.Ш. Влияние предпосевной обработки семян антиоксидантами на сорта пшеницы в зависимости от уровня влажности почвы / Авезов Т.Ш., Эргашев А., Абдуллаев Х.А. // Мат-лы XI-ой Межд. конф. «Экологические особенности биологического разнообразия» (Таджикистан, г. Худжанд, 10-11октября 2025), с. 116-117.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Рисунок.1. - Подготовка к определению активности ферментов.

Рисунок.2. - Изучения на полевых опытах.

Рисунок.3. - Определение биомассы растений.

Рисунок. 4. - Состояние растений на полевых опытах в фазе молочно-восковой спелости.