

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ПЕНЗЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи

Теплицкая Дарья Геннадьевна

**МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ
РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ И ЯЧМЕНЯ
ПРИ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКЕ СЕМЯН
РЕГУЛЯТОРАМИ РОСТА
В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

Специальность 03.01.05 – физиология и биохимия растений

Диссертация на соискание
ученой степени кандидата
сельскохозяйственных наук

Научный руководитель – доктор
сельскохозяйственных наук, доцент
Карпова Г.А.

Пенза 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	8
1.1 Физиологические аспекты роста и развития растений	8
1.2 Регуляторы роста как факторы управления в онтогенезе растений	18
2 УСЛОВИЯ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	33
2.1 Агроклиматические ресурсы региона.....	33
2.2 Гидротермические условия вегетационного периода.....	35
2.3 Объект исследований.....	39
2.4 Методика исследований.....	43
3 МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ПРИ ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН ПШЕНИЦЫ И ЯЧМЕНЯ.....	49
3.1 Набухаемость семян при прорастании	49
3.2 Суммарная активность α - и β -амилазы в семенах при набухании.....	56
3.3 Степень активности пероксидазы в семенах при прорастании и проростках	62
3.4 Энергия прорастания и всхожесть семян	69
3.5 Динамика линейных и количественных показателей роста проростков	76
3.6 Содержание фотосинтетических пигментов в проростках.....	81
3.7 Сопряженность процессов фотосинтеза и дыхания в проростках пшеницы и ячменя.....	93
4 ПОКАЗАТЕЛИ РОСТОВОЙ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ЛИСТОВОГО АППАРАТА В ОНТОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЙ, ФОРМИРОВАНИЕ БИОМАССЫ И ПРОДУКТИВНОСТИ ПОСЕВОВ	100
4.1 Динамика морфогенеза листового аппарата и нарастания биомассы по фазам вегетации.....	100

4.2 Показатели функциональной активности листового аппарата в посевах пшеницы и ячменя	111
4.3 Продуктивность агроценозов пшеницы и ячменя	119
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	123
ВЫВОДЫ	125
ПРЕДЛОЖЕНИЯ ПРОИЗВОДСТВУ	127
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	128
ПРИЛОЖЕНИЯ	148

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследований. Потенциальная продуктивность современных сортов зерновых культур детерминирована генотипом. Реализация генетической программы развития в растительном организме осуществляется через множественные коррелятивные связи между физиолого-биохимическими процессами и органами, обеспечивающими их взаимодействие, необходимое для полной реализации процессов роста растений в меняющихся условиях внешней среды.

Активизация морфофизиологических функций посредством внешнего воздействия на растительные организмы может оказать существенное влияние на показатели их конечной продуктивности. Применение регуляторов роста с этой целью в настоящее время является одним из направлений интенсификации сельскохозяйственного производства. Всестороннее изучение особенностей морфофизиологических процессов в онтогенезе растений как факторов определяющих формирование их продуктивности под действием регуляторов роста в условиях почвенно-климатической зоны конкретного региона может послужить теоретической основой интенсификации растениеводства данного региона.

Степень разработанности проблемы. Фиторегуляторы различной природы и спектра действия способны оказать влияние на процессы роста, морфогенеза, метаболическую активность, а также донорно-акцепторные взаимоотношения в целом растении, о чем имеются достаточные сведения в литературе [25, 50, 71, 58, 89, 110, 111, 112, 152].

На фоне их применения повышаются адаптивные возможности растений [8, 63, 80, 101, 151], увеличивается биологическая и хозяйственная продуктивность [19, 53, 96, 127, 133]. Однако, регуляторные эффекты при использовании различных препаратов, как правило, специфичны, то есть имеют различную степень проявления в разных климатических условиях и на различных культурах.

Цель и задачи исследований. Цель исследований – изучить морфофизиологические процессы в онтогенезе растений пшеницы и ячменя с учетом агроклиматических условий региона при предпосевной обработке семян регуляторами роста.

Задачи исследований определены в соответствии с поставленной целью:

- изучить метаболическую активность семян при прорастании под действием регуляторов роста;
- оценить эффект обработки регуляторами роста на ростовые и физиологические процессы проростков пшеницы и ячменя;
- изучить динамику ростовых процессов в онтогенезе растений, особенности фотосинтетической активности листового аппарата и продуктивность посевов яровой пшеницы и ячменя при предпосевной обработке семян в агроклиматических условиях региона.

Научная новизна. Исследования морфофизиологических процессов в онтогенезе растений районированных сортов яровой мягкой пшеницы Экада 113 и ячменя Сурский фаворит при предпосевной обработке семян регуляторами роста Мивал-Агро, Эпин-Экстра, Рибав-Экстра и Крезацин в условиях Пензенской области проведены впервые. Выявлены особенности метаболической активности семян при прорастании, определяющие показатели их посевных качеств и полевую всхожесть. На ранних этапах онтогенеза показаны изменения скорости ростовых процессов, повышение содержания фотосинтетических пигментов и их соотношений, активности ферментов антиоксидантной системы (пероксидазы), что может явиться предпосылкой к повышению адаптивных возможностей растений в период вегетации. Определены изменения функциональной активности листового аппарата растений в посевах, имеющие положительную корреляцию с хозяйственной продуктивностью.

Практическая значимость. С учетом агроклиматических условий региона экспериментально подтверждена возможность использования регуляторов роста Рибав-Экстра, Мивал-Агро и Крезацин при предпосевной обработке семян в технологии выращивания районированных сортов яровой мягкой пшеницы Экада 113 и ячменя Сурский фаворит. Изменение морфологических и физиологических параметров в онтогенезе растений пшеницы и ячменя при предпосевной обработке семян выражается в показателях биологической и хозяйственной продуктивности. Активизация ростовых и фотосинтетических функций растительных орга-

низмов позволяет получить урожай зерна пшеницы в среднем за три года 3,14-3,25 т/га (прибавка к контролю – 0,47-0,58т/га), ячменя – 3,28-3,31т/га (прибавка к контролю – 0,59-0,62 т/га).

Методология и методы диссертационного исследования основаны на общенаучных методах, включающих методы эмпирического исследования и общелогические методы: наблюдение, эксперимент, измерение, описание, анализ, синтез, аналогия, конкретизация и обобщение.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Под действием препаратов Эпин-Экстра, Мивал-Агро, Рибав-Экстра и Крезацин изменяется метаболическая активность семян при прорастании. Энергия прорастания и всхожесть находятся в корреляционной зависимости от суммарной активности α - и β -амилазы, пероксидазы.

2. При предпосевной обработке семян регуляторами роста увеличиваются линейные и количественные морфометрические показатели проростков, возрастает количество фотосинтезирующих пигментов, активируются процессы фотосинтеза и дыхания.

3. В онтогенезе растений при обработке семян изучаемыми препаратами изменяется интенсивность процессов роста при сохранении их характера и направленности, увеличивается ассимиляционная поверхность агроценоза, возрастает фотосинтетический потенциал и продуктивность посевов яровой пшеницы и ячменя в агроклиматических условиях Среднего Поволжья.

Степень достоверности результатов исследований обусловлена наличием эмпирических данных, полученных при проведении лабораторных и полевых опытов в течение трех лет (2017-2019гг), статистически обработанных с использованием методов корреляционного и регрессионного анализов и t-критерия Стьюдента (уровень значимости 5%).

Апробация работы. Основные результаты диссертационной работы изложены на Всероссийской (национальной) научно-практической конференции, посвященной 90-летию со дня рождения профессора Г.Б. Гальдина «Роль вузовской науки в решении проблем АПК» (Пенза, 24-25 октября 2018); IX Международной

научной конференции «Современная мировая экономика: проблемы и перспективы в эпоху развития цифровых технологий и биотехнологии» (Москва, 15-16 декабря 2019); Международной научной конференции «Механизмы регуляции продукционного процесса растений: от молекул до экосистем» в рамках V Ефремовских чтений (Орёл, 26 ноября 2021); Всероссийской научно-практической конференции «Современная биология и биотехнология: проблемы, тенденции, перспективы» (Волгоград, 23-25 ноября 2021), а также опубликованы в рецензируемых журналах.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 научных работ, в том числе 2 – в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Работа представлена на 157 страницах компьютерного текста, включает введение, четыре главы, заключение, выводы и предложения производству. Графическое изложение результатов представлено 27 таблицами, 17 рисунками, 18 приложениями. Список литературы включает 197 источников, в том числе 44 иностранных авторов.

1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Физиологические аспекты роста и развития растений

Рост и развитие – сложные процессы жизнедеятельности растительного организма. Рост представляет собой необратимое увеличение размеров и числа клеток организма путем образования новых структур. Развитие подразумевает под собой изменения функциональной активности растения в ходе онтогенеза [147].

Общая схема развития в ходе онтогенеза генетически детерминирована. Однако помимо заложенной генетической программы на формирование конкретного фенотипа оказывают влияние изменения генотипа, возникающие в результате комбинативной и мутационной изменчивости, а также факторы внешней среды.

У растений процессы роста преимущественно обусловлены факторами внутренней среды, первостепенную роль среди них играют генетическая и гормональная регуляция [152]. Регуляция подразумевает под собой направленное влияние, приводящее к изменению характера и скорости развития [147]. В растительном организме генетическая и гормональная регуляция могут осуществляться раздельно либо совместно, приводя к многочисленным ростовым изменениям.

В основе роста и развития растительных организмов лежат изменения активности генов, приводящие в итоге к изменениям синтеза белков. Н.П. Дубинин определил следующие уровни генетической регуляции развития растительного организма в онтогенезе:

1. Уровень транскрипции – регуляция осуществляется через воздействие на этапы ее инициации, элонгации и терминации;
2. Уровень процессинга – при созревании пре-м-РНК;
3. Регуляция на этапе выхода м-РНК в цитоплазму;
4. Уровень трансляции – при влиянии на этапы инициации, элонгации и терминации трансляции;
5. Регуляция, основанная на стабильности молекул РНК;
6. Уровень эпигенеза – при посттрансляционном созревании синтезированных белков;

7. Регуляция с помощью геномных перестроек, соответствующих определенному этапу онтогенеза.

В.А. Драгавцев предположил существование эколого-генетической регуляции признаков, осуществляемой за счет активации или подавления генов, ответственных за развитие тех или иных количественных признаков.

Поскольку фитогормоны являются внутренними генетическими детерминированными индукторами, гормональная регуляция не может быть отделена от генетической. Вопрос взаимодействия генов и гормонов до сих пор представляет интерес для исследователей. Изменение концентрации и соотношения фитогормонов в процессе онтогенеза оказывает значительное влияние на ростовые процессы растений [152].

На обменные процессы в растительном организме оказывают влияние недостаточная или избыточная концентрация питательных элементов. Недостаток минеральных веществ вызывает изменения морфогенеза в результате возникающей конкуренции различных частей растения за питание. Однако голодание не оказывает влияния на общий генетически детерминированный путь развития организма, хотя при этом наблюдается уменьшение количества и размера листьев, плодов и семян [105].

Онтогенез высших растений принято подразделять на следующие периоды:

- эмбриональный – включает в себя этапы развития зародыша от момента образования зиготы до прорастания;
- ювенильный – начинается от прорастания семени, особенностью данного этапа является усиленный рост и накопление вегетативной массы;
- зрелости – характеризуется заложением, ростом и развитием органов размножения, завершается образованием плодов и семян;
- старости – это период, характеризующийся прекращением плодоношения и завершающийся естественной смертью растительного организма [107, 153].

Эмбриональный этап может быть разделен на две стадии: эмбриогенеза, характеризующаяся нахождением зародышей на материнском растении, и покоя,

включающая время до прорастания окончательно сформированного зародыша [153].

Состояние покоя может быть вызвано обезвоживанием семян. При этом за счет замедления процессов жизнедеятельности видимые проявления жизни отсутствуют, поэтому данный процесс можно обозначить как один из примеров анабиоза живых организмов. Эволюционно состояние покоя семян возникло как способ переживания неблагоприятных условий среды (дефицит воды, слишком высокая или слишком низкая температура и т.д.).

Продолжительность периода покоя у семян разных видов различна: от нескольких недель до нескольких лет.

По физиологическим механизмам различают два типа покоя: вынужденный и физиологический.

В отличие от вынужденного покоя, вызванного недостатком кислорода, воды или низкими температурами, физиологический покой семян обусловлен внутренними факторами, в первую очередь сдвигом баланса фитогормонов [107].

В случае вынужденного покоя при достаточном увлажнении и обеспечении кислородом прорастание семян возможно в широком диапазоне температур [1]. При достижении уровня критической влажности активируются процессы общего метаболизма и дыхания, что в свою очередь приводит к мобилизации запасов азота и углерода. Контроль за данным процессом принадлежит гиббереллинам и абсцизовой кислоте [40, 99].

Активация жизнедеятельности осуществляется за счет отмены подавления генов, а также синтеза мРНК, кодирующих ферменты, которые являются необходимыми для осуществления роста на каждой стадии развития. Таким образом, можно выделить основную цепь процессов: образование эффектора - дерепрессия гена - синтез мРНК - синтез фермента - соответствующий уровень метаболизма [61, 141].

Установлено стимулирующее действие химических факторов на прорастание семян, а именно гиббереллиноподобных веществ, синтезируемых *de novo* в ходе данного процесса. Гиббереллины стимулируют образование кодирующих

гидролазы мРНК, а также активируют ответственные за синтез фосфолипидов ферменты [61].

Согласно современным представлениям выход семян из покоя и переход к прорастанию является интегральным процессом, включающим регулирующие эти процессы факторы гормональной системы и средовые факторы. Влияние первых заключается в последовательности событий, характеризующихся снижением уровня АБК и блокировки сигналов от АБК при активации синтеза гиббереллинов и их сигнальной системы. Средовыми факторами, в первую очередь, является вода, которая выступает как главное условие начала всех процессов метаболизма при набухании семян, и обеспечение растяжения клеток при прорастании [99, 100, 141, 179].

Прорастание семян – сложный процесс, состоящий из ряда последовательных этапов:

- набухание;
- проклевывание;
- гетеротрофный рост в среде без доступа кислорода (в почве);
- переход к автотрофному способу питания.

Набухание – процесс поступления воды в клетки семени. Этот этап является пусковым механизмом прорастания [107].

Когда степень оводненности семян достигает критического уровня влажности, начинается процесс проклевывания – появления кончика зародышевого корня при разрывах семенных покровов. Этот процесс не связан с активацией деления клеток, а обуславливается растяжением клеток зародышевой оси [98, 107].

В отличие от предыдущих этапов прорастания, происходивших с использованием запасенных в зародыше мРНК, процесс дальнейшего роста побега и корня в ходе гетеротрофного роста проростка в темноте обусловлен делением клеток в результате синтеза ДНК (1-1,5 суток после начала набухания). Вместе с этим наблюдается активный приток мобилизованных запасных веществ к растущим органам проростка [107].

При поглощении воды протоплазмой клеток семени обособление протоплазмы в зависимости от условий внешней среды завершается в разные сроки. В это время семена подвергаются воздействиям, в итоге приводящим к изменениям в синтезе белков и работе ферментов. Таким образом всегда имеет место стимуляция в виде различных специфических и неспецифических реакций [129].

Первые реакции, обуславливающие набухание и начало прорастания семян, требуют затрат энергии. Для ее получения необходима активация ферментов – прежде всего амилолитического комплекса – для расщепления запасенного крахмала до сахаров [39].

Помимо энергетической функции, углеводы также являются источником органических соединений, необходимых для дальнейшего биосинтеза белков, липидов, нуклеиновых кислот в процессе активного роста и развития зародыша семени [48].

При поглощении воды семенем начинается активация гидролитических процессов и синтез белков, возрастает интенсивность дыхания [107].

Осуществление расщепления крахмала в семени обеспечивается четырьмя ферментами: α -амилазой, β -амилазой, предельной декстриназой и α -глюкозидазой [19].

При участии влаги в семядолях и эндосперме под действием гидролитических ферментов происходит распад высокомолекулярных веществ до низкомолекулярных веществ, растворимых в воде. Часть ферментов находятся в неактивном состоянии в зародыше или в эндосперме и в процессе набухания переходят в активное состояние [41].

Синтез многих гидролаз происходит *denovo* благодаря активации механизма синтеза белка и сопутствующего окислительного метаболизма [48].

Крахмал является основной формой запасных веществ в большинстве семян. В процессе прорастания эндогенные ферменты, синтезированные семенами, воздействуют на крахмал и другие вещества, запасенные в эндосперме [129].

Сухие семена содержат β -амилазу в активном состоянии, что позволяет обеспечивать зародыш на первых этапах прорастания энергией до синтеза α -амилазы *denovo* [38].

Семена, содержащие много крахмала, синтезируют большое количество амилаз, расщепляющих крахмал до мальтозы, используемой зародышем для дальнейшего роста и развития [129].

Расщепление питательных веществ происходит при участии эпителиального слоя щитка и алейронового слоя эндосперма. В первую очередь мобилизуются ближайшие к щитку запасные вещества эндосперма. В эндосперме и щитке происходит переход фитогормонов в активное состояние. В результате в плазмалемме эпителиальных клеток щитка усиливается работа H^+ -насосов, приводящая к повышению кислотности в эндосперме. Это способствует активации кислых гидролаз в тканях эндосперма. Синтез ферментов происходит в шероховатой ЭПС и в помощью везикул различные гидролазы (α - и β -амилазы, целлюлаза, глюканазы, пектиназы, протеазы, РНКазы и т.д.) выводятся аппаратом Гольджи. Растворимые в воде низкомолекулярные вещества, образовавшиеся в процессе мобилизации запасных питательных веществ эндосперма, поступают в растущие части проростка по проводящим пучкам.

Затем начинается расщепление периферических участков эндосперма. В этом процессе основное значение имеет алейроновый слой. В алейроновых зернах происходит распад белков на аминокислоты, идущие на построение гидролаз, которые поступают в эндосперм, где завершается расщепление запасных веществ. Продукты гидролиза в симпорте с ионами H^+ поступают в щиток и используются на рост проростка [107].

Следующим этапом прорастания является переход к автотрофному способу питания после достижения проростками поверхности почвы. В этот период у растений под действием света происходит фотоморфогенез, подразумевающий различные ростовые и формативные изменения, позволяющие всходам перейти к автотрофному способу питания [107, 135].

При выходе из состояния покоя в митохондриях клеток зародыша активируется комплекс окислительно-восстановительных реакций, сопровождаемых образованием активных форм кислорода, что в свою очередь приводит к индукции работы антиоксидантной системы [144].

В клетках пшеницы присутствует многочисленная группа ферментов пероксидаз, которые относятся к классу оксидоредуктаз, обладающих высокой ферментативной активностью и широкой субстратной специфичностью. Действие этих ферментов направлено на превращение перекиси водорода [129].

Выполняя важные функции в общем метаболизме клетки, пероксидазы катализируют окисление субстратов (фенолов, индофенолов, ароматических аминов, аминокислот, аскорбиновой кислоты, НАДН, НАДФН и др.) за счет кислорода перекисей, преимущественно пероксида водорода (пероксидазное окисление) или молекулярного кислорода (оксидазное, оксигенозное окисление) [25].

Пероксидазы играют важную роль в процессе окисления ИУК, содержащей специфические центры связывания гормона. В связи с этим ИУК может быть рассмотрена в качестве специфического субстрата для данного фермента. Регулирование уровня гормона осуществляется путем окисления ИУК изоферментов ИУК-оксидазой до соединений, не содержащих индольной группы. Помимо этого установлено также участие пероксидаз в метаболизме этилена [25].

В ходе образования новых метамеров надземной части растения, каждый из которых состоит из листьев, пазушных почек, узла и междоузлия, и роста корней происходит накопление вегетативной массы. Установлено сложное гормональное взаимодействие между ростом корня и побега. Для деления клеток в апикальной меристеме побега необходимы ауксин и цитокинин. В зоне растяжения рост клеток активизируется с помощью индолилуксусной кислоты, относящейся к группе ауксинов. ИУК двигается с током жидкости по проводящим пучкам и обеспечивает их дифференцировку. Ауксин по достижении корней регулирует их рост и морфогенез. При низких концентрациях данный фитогормон стимулирует деление клеток корня и их рост растяжением. Когда концентрация индолилуксусной кислоты повышается наблюдается замедление деления клеток в апексе корня и

роста клеток в зоне растяжения. Однако при этом происходит стимуляция закладки боковых корней в перицикле. Следовательно, образование новых боковых корней усиливается в результате притока ауксина в корень, обусловленного образованием новых листьев и их ростом. Цитокинин вырабатывается в апикальной меристеме корней. Затем по проводящим пучкам путем пассивного транспорта этот фитогормон поступает в наземные части растения. Цитокинин играет важную роль в делении клеток в апексе побегов, закладке новых примордиев листьев и почек. Кроме того он необходим для обеспечения роста листьев, их функциональной активности, для активации роста пазушных почек и ветвления побега. Таким образом, наблюдается обратная положительная связь между активацией корнеобразования ауксином, синтезируемым растущей верхушкой побега и последующей выработкой корнями цитокинина, необходимого для ускорения роста, морфогенеза, а также для увеличения функциональной активности побега. Нельзя не обратить внимание на участие в процессах роста и развития растений других фитогормонов и трофических факторов. Так, при прорастании гиббереллины, первоначально синтезированные в клетках корня, поступают в побег. На этапе перехода проростка к четвертой стадии прорастания (переход к автотрофному способу питания) начинается выработка данного фитогормона преимущественно в листьях, а затем путем пассивного транспорта гиббереллины поступают в другие органы растения [107, 153].

С целью получения необходимого количества питательных веществ у растений, в отличие от животных, рост в длину стеблей и корней, а также образование листьев, происходит постоянно, в течение всего периода развития. Функционирование апикальных меристем, заложенных на ранних стадиях онтогенеза, обеспечивает постоянство роста, формируя все органы растения [76, 107].

Рост побега обеспечивается конусом нарастания, представляющим собой дистально расположенную в пазушной или верхушечной почках апикальную меристему побега [76, 107].

Процесс образования и роста листьев состоит из двух стадий: образование листового примордия и его оси и рост листовой пластинки и черешка. Гормо-

нальный баланс определяет рост листа на всех его этапах. Местом выработки ауксина, необходимого для процесса деления клеток растущего листа, выступают, главным образом, листовые примордии и растущие листья. Кроме того, ИУК способна регулировать рост жилок листа через участие в механизмах дифференцировки проводящих пучков. Поступающие из корней цитокинины активизируют работу маргинальной и интеркалярной меристем, обуславливающих процесс формирования листовой пластинки. Гиббереллины, синтезирующиеся в листья и корнях, у злаков активизируют деление клеток листа [107, 153].

Рост стебля в длину первоначально осуществляется путем деления клеток меристемы колончатого типа с формированием продольных рядов клеток в сердцевине и первичной коре. Дальнейшее удлинение междоузлий происходит путем роста клеток растяжением. Регуляция процесса роста стебля в длину осуществляется фитогормонами ауксином и гиббереллинами. Роль ауксина, поступающего из развивающихся листьев и листовых примордиев, заключается в активации деления и роста растяжением клеток междоузлий путем инициации синтеза РНК и белков, обеспечения полноценного протекания пре- и постсинтетического периодов митотического цикла. Высокая концентрация гиббереллинов также имеет положительную корреляцию с интенсивностью роста междоузлий. Рост стебля в толщину также регулируется фитогормонами ауксином и гиббереллином в результате активизации деятельности камбия [79, 107].

Корень представляет собой радиально симметричный осевой орган, способный благодаря функционированию апикальной меристемы к длительному росту. Первичный корень, сформированный в зародыше, у однодольных растений достаточно быстро замещается придаточными корнями с образованием мочковатой корневой системы. В корне выделяют следующие основные зоны: зона деления, зона роста растяжением, зона корневых волосков (поглощительная) и зона проведения, к которой относятся все остальные части корня). Зона деления представлена апикальной меристемой, покрытой корневым чехликом. Он выполняет ряд важных функций: защита апекса и продвижение корня в почве; рецепция уровня давления, света, концентрации химических веществ; синтез фитогормонов. Расти-

тельные организмы обладают способностью к особому пути увеличения размеров клеток - росту растяжением. Вероятно, что переход от деления клеток апекса к растяжению отчасти обусловлен особой генетической программой, связанной с синтезом рецепторов индолилуксусной кислоты, без которых действие ауксина на рост растяжением невозможно. Зона поглощения представлена расположенными на внешней поверхности эпидермальных клеток корня корневыми волосками. Эти структуры формируются только трихобластами - особыми клетками, образованными в ходе последнего деления эпидермальных клеток. Таким образом, рост корня в длину обеспечивается апикальной его частью в зоне растяжения. Увеличение концентрации ауксина при его поступлении из побега замедляет деление и растяжение клеток апекса корня, следовательно, для быстрого удлинения корня содержание ауксина должно быть минимальным. Ауксин также влияет и на рост корня в толщину путем контролирования деятельности камбия [76, 79, 107].

При достижении достаточной вегетативной массы становится возможным переход растения на следующий этап онтогенеза – стадия размножения. Данный переход изучен недостаточно. Однако известно, что растительный организм на данном этапе онтогенеза становится весьма восприимчив к экологическим (яровизация, фотопериодизм) и эндогенным (автономная индукция) факторам, инициирующим зацветание. По окончании процесса индукции и эвокации цветения начинается усиление митотической активности апикальной меристемы, приводящее к закладке цветка – органа полового размножения покрытосеменных растений. Одновременно с этим процессом осуществляются споро- и гаметогенез. При последующем опылении и слиянии яйцеклетки и спермия образуется диплоидная зигота, дающая в дальнейшем начало новому растительному организму. После образования зиготы наблюдается процесс формирования семян и развития плода. Интенсивность ростовых процессов во время роста плодов находится под контролем фитогормонов. Первоначально источником индолилуксусной кислоты выступают столбик и прорастающая пыльца, затем – развивающаяся семяпочка. Цитокинины и гиббереллины на первых стадиях развития плода поставляются в клетки завязи из материнского растения. Однако в процессе формирования семени синтез

фитогормонов начинает осуществляться в образующихся эндосперме и зародыше. При переходе к созреванию плодов их рост прекращается. Завершение созревания обычно сопровождается образованием отделительного слоя и опадением плодов [79, 107].

Завершающей стадией онтогенеза растительного организма является старение, включающее в себя генетически детерминированные процессы функционального изменения на молекулярном, клеточном, тканевой, органном и организменном уровнях [107].

Характерной чертой старения являются деструктивные процессы органов, тканей и организма в целом, проявляющиеся в нарушении баланса анаболизма и катаболизма. Фитогормоны способны оказывать трофическое действие, которое заключается в замедлении процессов деструкции у растений [51].

Таким образом, рост и развитие представляют собой важнейшие интегральные процессы в ходе жизнедеятельности растительного организма, регуляция которых происходит при участии разнообразных генных, гормональных и трофических факторов.

1.2 Регуляторы роста как факторы управления в онтогенезе растений

Регуляция жизнедеятельности растительного организма осуществляется на основе взаимодействия нескольких типов регуляции, где важное значение имеет гормональная регуляция, осуществляемая эндогенными веществами – фитогормонами [28, 90, 145, 193].

В современной фитофизиологии известны следующие группы гормонов растений: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен, брассиностероиды. Ауксины, гиббереллины, цитокинины и брассиностероиды чаще всего проявляют себя как стимуляторы морфофизиологических процессов, в то время как АБК и газ этилен – как ингибиторы. Однако такое деление является весьма условным, так как регуляция переходов от одного этапа онтогенеза к другому во многом зависит от баланса различных фитогормонов [153].

Группа ауксинов представляет собой вещества индольной природы, наиболее известным представителем выступает β -индолилуксусная кислота - ИУК.

Впервые ауксины были определены Ч.Дарвиным в 1860 году – он предположил поступление из верхушек органов некоего вещества, обладающего свойством стимуляции деления клеток растяжением. В настоящее время доказано, что синтез ауксинов происходит преимущественно в апикальной меристеме. Одним из наиболее значимых физиологических эффектов ауксинов является влияние на рост клеток растяжением за счет увеличения растяжимости клеточной стенки вследствие повышения концентрации выходящих протонов. В течение 10-15 минут после внесения ауксина в питательную среду у отрезков coleoptилей гороха и кукурузы наблюдается повышение осмотической концентрации клеточного сока, пластической растяжимости клеточной стенки, увеличивается интенсивность дыхания и, соответственно, синтез АТФ. Важное значение ауксины имеют в процессе плодообразования. У некоторых растений установлено стимулирующее действие ауксина на образование партенокарпических плодов. Процесс апикального доминирования также обусловлен действием гормонов ауксинового ряда. Наблюдается зависимость интенсивности физиологического действия ауксина от его концентрации: при достижении концентрации выше оптимальной отмечается торможение ростовых процессов [51, 153].

Гиббереллины – это группа фитогормонов, по химической природе представляющих собой дитерпеноиды, в состав молекулы которых входят четыре изопреновых остатка. Известно более 120 представителей этой группы, однако наиболее распространена А₃-гибберелловая кислота. Синтез гиббереллинов в основном происходит в листьях, хотя их выработка может наблюдаться и в других растущих частях растительного организма [153]. В настоящее время доказано, что данный фитогормон синтезируется также в корнях, верхушечных стеблевых почках, в семенах в процессе их образования [51]. Физиологическая роль гиббереллинов заключается во влиянии на процессы деления (за счет повышения митотической активности меристем путем ингибирования продуктов генов GAI, SPY и GAR2, оказывающих подавляющее действие на ростовые процессы растений) и роста клеток растяжением. Кроме того, гиббереллины активизируют процессы роста побега в длину в результате увеличения междоузлий, прорастания семян, у

некоторых видов при обработке гиббереллинами наблюдается инициация цветения даже в условиях недостаточного светового дня [22]. При прорастании наблюдается изменение качественного состава и содержания эндогенных гиббереллинов, в частности, в ходе процесса набухания семян обнаруживается увеличение концентрации данного фитогормона в десятки раз. Такой рост содержания гиббереллинов связывают с синтезом гормона *de novo* и с освобождением его из связанных форм [51]. В исследованиях физиологического покоя лещины было доказано, что преодоление покоя после сухого хранения семян возможно стратификацией или введением экзогенных гиббереллинов, причем время воздействия холодом должно быть увеличено пропорционально сроку сухого хранения, в то время, как концентрация экзогенных гиббереллинов при более долгом времени хранения остается прежней [141]. Установлено, что введение экзогенного гиббереллина способствует образованию партенокарпических плодов растений цитрусовых, плодовых культур, винограда, перца, томата за счет эффекта подавления развития семян как по размеру, так и по количеству [51].

Цитокинины по химическому составу представляют собой производные аденина или аденозина, модифицированные различными радикалами в шестом положении, заменяющими аминогруппу [122]. Синтез данного фитогормона преимущественно осуществляется в корнях, откуда путем пассивного транспорта перемещается по проводящим пучкам в наземные органы [71]. Физиологические эффекты цитокининов весьма разнообразны. Однако одним из ключевых является активация деления клеток. Отмечена роль данного гормона в активации роста боковых побегов при одновременном подавлении роста боковых корней. Цитокинины стимулируют прорастание семян, процесс образования хлоропластов, способствуют фотосинтезу, задерживают старение листьев [122].

Доказано, что цитокинины способствуют росту клеток листьев и семядолей растяжением. Доказано, что помимо активации роста семядолей, цитокинин стимулирует синтез в них хлорофилла, сокращает по времени процесс построения гран и ламелл, способствуя дифференциации хлоропластов. Данный фитогормон стимулирует образование ЭПС, митохондрий, аппарата Гольджи, обеспечивает

ускорение расщепления запасных питательных веществ. Все эти процессы необходимы для превращения семядоли в фотосинтезирующий лист с повышением активности ферментов, участвующих в фотосинтезе (рибулезодифосфаткарбоксилаза, фосфоэнолпируваткарбоксилаза и др.). Важное значение имеет факт резкого снижения содержания в семядолях абсцизовой кислоты перед их ростом. Доказано, что именно цитокинин способствует скорейшему снижению концентрации АБК [51]. Установлена зависимость действия цитокининов от концентрации. Повышение выше оптимума вызывает ингибирующее действие на рост корней, клеток, вызывает опадание листьев [122].

Брассинолид был открыт в 1979 году М.Д. Гроусом при обнаружении стимуляции удлинения проростков при обработке их масляным экстрактом из пыльцы рапса. Вещества, сходные по физиологическому действию с брассинолидом, получили название брассиностероидов [18]. Они представляют собой группу полигидроксильных стероидов, оказывающих влияние на рост клеток растяжением, задерживающих опадание листьев, играющих важную роль в процессах роста пыльцевой трубки, а также черешков и листьев. Наблюдается частичная компенсация недостатка эндогенных гиббереллинов действием введенных извне брассиностероидов [22]. Наиболее активными брассинолидами выступают 2,8-гомобрассинолид, 2,4-эпibrассинолид и брассинолид. Данные соединения совмещают в себе свойства стимуляторов ростовых процессов и антистрессоров неблагоприятных условий внешней среды [126].

Абсцизовая кислота – по химической природе оптически активный сесквитерпеноид, содержащий три остатка изопрена. АБК обнаружена помимо покрытосеменных растений также и в голосеменных и водорослях [51]. Синтезируется данный фитогормон в основном в листьях с преимущественным накоплением в хлоропластах и в меньшей концентрации - в вакуолях и цитозоле. Как правило, концентрация АБК связана с состоянием покоя растений. Она обнаружена в покоящихся почках, сухих семенах. При выходе из состояния покоя, в том числе при использовании приема стратификации, уровень АБК снижается [153]. В настоящее время доказано повышение уровня данного фитогормона в листьях растений

в условиях абиотического стресса, в первую очередь засухи. Физиологические эффекты абсцизовой кислоты включают ингибирование метаболических процессов, торможение роста, подавление транспирации в условиях водного дефицита, формирование семян, корнеплодов, клубней. Кроме того, АБК вызывает опадание плодов, листьев [52]. Наиболее вероятным в настоящее время считается мембранный механизм тормозящего действия абсцизовой кислоты на ростовые процессы растения. Браун и Сан обнаружили, что под влиянием АБК происходит ингибирование транспорта фосфора в клетку, приводящее к замедлению синтеза нуклеиновых кислот, что в свою очередь является причиной изменения проницаемости клеточных мембран [51].

Этилен – природный ингибитор ростовых процессов. Одним из физиологических эффектов этилена является подавление процесса удлинения стебля с одновременным его утолщением. Этилен угнетает рост корня, ускоряя тем самым старение растения. Кроме того, данный фитогормон ускоряет созревание плодов и их опадание. Немаловажна роль этилена в регуляции пола у растений – у однодомных раздельнополых растений он способствует образованию женских цветков. Этилен участвует в реализации ответной реакции растений на химические, биологические и механические повреждающие факторы путем синтеза различных ферментов (например, ферментов, разрушающих клеточную стенку грибов [69].

Многие синтетические и природные регуляторы роста, используемые в сельскохозяйственном производстве, являются структурными аналогами основных групп фитогормонов ауксинового, гиббереллинового и цитокининового типов, использование которых призвано вызывать ответные реакции растительных организмов в соответствии с действием эндогенных гормонов [53, 57, 59, 60, 139].

С точки зрения современной фитофизиологии к регуляторам роста относят вещества, не являющиеся источниками питания и не оказывающие в предложенных концентрациях токсического действия на растительные организмы. При этом они оказывают полифункциональное воздействие на морфофизиологические процессы растений [152].

Физиологический ответ на воздействие регуляторов роста реализуется через какой-либо компонент гормональной системы растений путем активации или инактивации биосинтеза фитогормона, повышения уровня эндогенного гормона, инактивации фитогормон-рецепторного комплекса и др. [67, 70, 71, 106, 107].

На современном этапе развития агротехнологий регуляторы роста растений играют значимую роль. Благодаря регуляторам появилась уникальная возможность влиять целенаправленно на определенные этапы онтогенеза. Цель данного влияния – активация возможности растений в пределах возможного генотипа. В зарубежных странах применение регуляторов роста направлено на решение задачи получения необходимого количества качественной продукции (50-80% сельскохозяйственных площадей в таких отраслях, как плодоводство, овощеводство, садоводство, обрабатывается фиторегуляторами). Однако в России объемы применения данного агротехнического приема относительно невелики. Это связано с недостаточной изученностью механизма действия регуляторов роста [151].

На протяжении последнего времени колоссальное внимание уделено исследованию, производству и применению регуляторов нового поколения. Современные регуляторы обладают рядом характеристик: полнота спектра физиологической активности, надежность в отношении человека и окружающей среды. Стоит учитывать, что это чистый в экологическом плане и финансово выгодный метод повышения продуктивности злаков. Немаловажным является факт, что регуляторы позволяют выгодно и эффективно повысить реализацию потенциала растений. Но не стоит забывать и о том, что влияние на растение регуляторов роста в большей степени определяется почвенно-климатическими и агротехническими условиями.

Регуляторы роста могут быть поделены на три условные группы:

1. Стимуляторы – вещества, являющиеся аналогами природных гормонов растений: аналоги ауксина (4 (индол-3-ил) масляная кислота, (индолил-3) уксусная кислота, калиевая соль (индолил-3) уксусной кислоты), аналоги гиббереллинов, аналоги brassinosteroidов (эпибрассинолид);

2. Регуляторы комплексного действия – вещества, созданные на основе гидроксикоричной кислоты, триэтаноламмониевой соли ортокрезоуксусной кислоты, α -аминоглутаровой, араходоновой, поли-бета-гидроксималеиновой кислот;
3. Ингибиторы – вещества, обладающие угнетающим эффектом (хлормекватхлорид) [138].

Применение природных и синтетических регуляторов роста с целью активизации физиологических процессов проводят на разных этапах роста и развития растений.

При обработке семян первоначальные эффекты, прежде всего, выражаются в изменении физиолого-биохимических процессов, которые сопровождают прерывание покоя и начало прорастания семян (изменение проницаемости мембран, осмотического потенциала, ферментативной активности, гидролиза запасных питательных веществ и др.).

Внесение регуляторов роста в период вегетации зависит от предполагаемого конечного результата. С целью активизации ростовых процессов и перенесения неблагоприятных гидротермических условий такая обработка проводится на первых этапах роста растений (фаза трех листьев или фаза кущения у злаковых культур). Для стимуляции процессов формирования плодов и семян использование регуляторов роста проводят во вторую половину вегетации (у злаковых – в фазу цветения или фазу молочной спелости).

Эффективность их применения с целью усиления роста вегетативных органов, повышения стрессоустойчивости, формирования продуктивности и качества продукции в сельскохозяйственном производстве, изучают в лабораторных исследованиях, а также в полевых стационарных и мелко-деляночных опытах.

Важным условием использования регуляторов роста является соблюдение рекомендуемых концентраций и условий применения.

В настоящее время созданы и опробированы многочисленные природные и синтетические регуляторы роста растений, допущенные к использованию в производстве.

Ауксин, гиббереллин, а также ретардант – ФАВ, которые способны максимизировать устойчивость растений к критическим условиям окружающей среды. Бензимидазол, имидазол, наделенные обширным набором функций, и позволяющие растениям на разных этапах онтогенеза противостоять стрессу. Их прямое назначение для определенных культур – повышение способностей противостоять нежелательным факторам окружающей среды и ряду заболеваний [51].

Синтетические аналоги ауксина – кислоты с индольным, фенильным или нафтильным кольцом, например, НУК (нафтилуксусная кислота) и ИМК (индолилмасляная кислота), в основном применяются с целью стимуляции корнеобразования. Многими учеными установлено влияние ИУК и ее синтетических аналогов на увеличение митотической активности в тканях различных растений [150].

Один из наиболее известных представителей синтетических аналогов ауксина – НУК – 1-нафтилуксусная кислота. Данное вещество в тканях проявляет большую стабильность по сравнению с ИУК. НУК применяется в сельском хозяйстве для предупреждения опадения плодов груш, яблок и т.д. В некоторых случаях НУК используют для стимуляции корнеобразования при черенковании. Описано применение метилового эфира нафтилуксусной кислоты в качестве ингибитора прорастания клубней картофеля во время хранения. Особенно выраженным эффектом при прорезивании завязей плодовых деревьев обладает 1-нафтилацетамид (НААм). С целью лучшего плодообразования у растений винограда, земляники, томата используются соли и эфиры 2-нафтоксиуксусной кислоты (НОУК) [89].

Хлорфеноксикислоты – аналоги ауксина с фенильным кольцом. Данная группа веществ обладает весьма ограниченным действием в качестве регуляторов роста, т.к. проявляет достаточно высокую токсичность. Вследствие этого хлорфеноксикислоты чаще всего используются с целью уничтожения сорняков. Однако известны случаи активности этих веществ в процессах регуляции роста, что позволяет классифицировать их как фиторегуляторы [89].

К аналогам ауксина с индольным или индазольным кольцом в первую очередь относится ИМК – индолил-3-масляная кислота. Основное применение – для

ускорения корнеобразования черенков при размножении растений вегетативным путем. Еще один аналог ауксина данной группы – фигарон, или этихлосат (этиловый эфир 5-хлор-1Н-3-индазол-3-ил-уксусной кислоты). Фигарон применяется с целью прореживания завязей плодовых деревьев. Обнаружен эффект данного регулятора роста повышения содержания сахаров в сахарном тростнике, винограде, ананасе [89].

При выращивании цветочно-декоративных культур используются синтетические аналоги ауксина – Агат-25К, Гетероауксин (действующее вещество - 3-индолилуксусная кислота), Корнерост (действующее вещество - калиевая соль (индолил-3) уксусной кислоты), Корневин, Корень-супер, УкоренитЪ (действующее вещество – 4 (индол-3-ил) масляная кислота. Предпосевная обработка препаратом Гетероауксин улучшает корнеобразование, у луковичных растений наблюдается увеличение количества «деток». Обработка луковиц гладиолусов, крокусов, тюльпанов перед посадкой препаратом Корнерост стимулирует корнеобразование, способствует увеличению размера луковиц и количества «деток». Обработка черенков многолетних пионов препаратами на основе 4 (индол-3-ил) масляной кислоты повышает эффективность укоренения в 1,5- раза [138].

Препарат Агат-25К, имеющий в составе помимо 3-индолилуксусной кислоты α -аланин и α -глутаминовую кислоту, оказывает комплексное действие на рост и развитие декоративных культур не только активизируя процессы корнеобразования, но и инициирует более раннее цветение, повышает интенсивность окраски цветов и листьев, снижает восприимчивость растения к различным заболеваниям [138].

Препарат Бутон, действующими веществами которого являются натриевые соли гиббереллиновых кислот, показывает стимулирующее действие на прорастание луковичных растений и ускорение зацветания декоративных культур [138].

Установлено, что при предпосевной обработке растений амаранта овощного регулятором роста Гибберсиб (смесь гиббереллинов, продуцируемых *Gibberella moniliformis* Wineland) в концентрации 10^{-5} % наблюдалось повышение показателя всхожести на 35,7% по сравнению с контролем. Превышение обработанных про-

ростков по массе и по высоте растения составило 138% и 84% соответственно. Кроме того, обнаружено увеличение концентрации общего белка в листьях по сравнению с контрольными образцами, что доказывает стимулирующее действие Гибберсиба на процессы ассимиляции азота [37].

Установлено, что предпосевная обработка семян арабидопсисабрассинолидом укорачивает фазы онтогенеза во времени, увеличивая скорость роста [22].

Регулятор роста Эпин-Экстра (действующее вещество 2,4-эпибрассинолид) при обработке вешенки и шампиньона повышает качество плодовых тел и выход продукции [3].

Доказано, что обработка Эпином-Экстра способствует повышению качества и урожайности картофеля [12]. А.А.Галиулиной показано влияние регулятора роста Эпин-Экстра на показатель всхожести семян земляники разных сортов – наблюдается увеличение всхожести в среднем на 29,7% по сравнению с контрольными образцами, обработанными водой [17]. При обработке Эпином-Экстра всходов ярового ячменя в фазу кущения в фазе колошения наблюдалось увеличение площади листовой поверхности в среднем за три года на 8,5% по сравнению с контролем, что позволяет повысить фотосинтетический потенциал и чистую продуктивность посевов ячменя на 5,7 и 3,1% соответственно [32]. Кроме того, установлено, что предпосевная обработка семян ячменя данным регулятором роста повышала активность гидролитических ферментов (α - и β -амилаз) более, чем в 3 раза [19].

Полив цветочных культур (бегония вечноцветущая, бегония клубневая и т.д.) в фазе 2-3 настоящих листьев препаратом Рибав-Экстра (действующие вещества - α -аланин и α -глутаминовая кислота) вызывает увеличение интенсивности ростовых процессов, повышает устойчивость растений к заболеваниям. Опрыскивание в процессе фазы бутонизации улучшает качественные характеристики данных культур [138]. Регулятор роста Рибав-Экстра при предпосевной обработке семян кукурузы позволяет добиться полевой всхожести 83,3% [15].

Наблюдается повышение урожайности сои при обработке препаратом Мегафол, являющимся антистрессовым агрохимикатом и содержащим смесь аминок-

кислот и элементы минерального питания. Увеличение урожайности достигается за счет повышенного роста наземной части растений и стимуляции образования репродуктивных органов, что в конечном итоге приводит к увеличению количества бобов и семян [34].

Разормин, в состав которого входят комплекс аминокислот, микроэлементы и полисахариды, стимулирует корнеобразование и накопление вегетативной массы растений озимой мягкой пшеницы, что в итоге приводит к повышению урожайности на 4,7-5,8% по сравнению с контролем. Установлено влияние данного препарата на улучшение качества зерна: содержание белка и клейковины при использовании Разормина возрастает на 0,3-0,4% и 1,2-2,5% соответственно [132].

Действие гидроксикоричной кислоты характеризуется, помимо рострегулирующей, иммуностимулирующей активностью в результате увеличения адаптационного потенциала клеток при влиянии неблагоприятных условий среды. Установлены также фунгипротекторные и антибактериальные свойства данного вещества [151]. Описан стимулирующий эффект на корне- и плодообразование препаратов Домоцвет и Циркон, действующим веществом которых является гидроксикоричная кислота, получаемая из эхинацеи пурпурной. Кроме того, при обработке данными регуляторами роста наблюдается повышение всхожести семян, увеличение длины цветоносов, количества бутонов, а также увеличивается период цветения [138]. В.В. Вакуленко изучил положительное влияние фиторегулятора Циркон на качество и урожайность картофеля [12]. А.П. Савин обнаружил, что при применении предпосевной обработки препаратом Циркон семян сельфий пронзеннолистной наблюдалось увеличение показателя всхожести в 3,1 раза по сравнению с контрольным объектом [124]. Совместное применение фиторегулятора Циркон с препаратом Феровит (микроудобрение, стимулятор фотосинтеза) при обработке серпухи обыкновенной позволяет добиться укорочения фенологических фаз во времени и способствует уменьшению либо полному исключению применения фунгицидов вследствие того, что уборка урожая может проводиться до поражения растений мучнистой росой [128].

Крезацин – регулятор роста комплексного действия, действующим веществом которого является триэтаноламминиевая соль ортокрезоксиуксусной кислоты, при применении на цветочных культурах семейства сложноцветные действует как стимулятор корнеобразования, позволяет увеличить количество побегов и цветков, повышает зимостойкость растений [152]. Обнаружено, что предпосевная обработка семян кукурузы Крезацином позволяет добиться повышения полевой всхожести на 4,8% по сравнению с необработанными растениями [15].

Установлен нивелирующий эффект кремнийсодержащего удобрения Силиплант на влияние засухи на корни лопуха большого, представляющие ценность в качестве лекарственного сырья. При этом наблюдается увеличение урожайности на 17,0-18,0% [128].

Применение препарата Мивал-Агро, являющегося кремнийсодержащим комплексным регулятором роста, содержащим триэтаноламмониевую соль ортокрезоксиуксусной кислоты и 1-хлорметилсилатран, активизирует рост и развитие растительного организма при воздействии неблагоприятных условий среды за счет стимуляции процессов биосинтеза белка, РНК и ДНК. Кроме того, установлено, что при использовании данного регулятора роста наблюдается интенсификация выработки эндогенного этилена, что способствует более быстрому созреванию плодов и семян [152]. Показано, что предпосевная обработка семян люцерны, а также опрыскивание в время вегетации препаратом Мивал-Агро, позволяет добиться увеличения продуктивности и кормовых достоинств зеленой массы данного растения, а также способствует снижению негативных эффектов от влияния неблагоприятных условий внешней среды, в частности, засухи [77]. При применении предпосевной обработки семян кукурузы регулятором Мивал-Агро наблюдается достаточно высокое значение показателя полевой всхожести – 83,9% [15]. Предпосевная обработка семян ярового ячменя 0,025% регулятором роста Мивал-Агро увеличила всхожесть и энергию прорастания на 7,0 и 30,0% соответственно, также наблюдалось увеличение длины проростков на 63,0% по сравнению с контролем. На ранних этапах онтогенеза наблюдалось повышение высоты растения на 7, 14 и 21 сутки на 27,5; 32,8 и 29,0% соответственно. При этом длина корневой

системы при аналогичных условиях увеличивалась на 30,6; 27,8 и 18,8% соответственно [148]. При двукратной обработке регулятором Мивал-Агро (предпосевная и опрыскивание в фазе 3-5 листьев) растений гороха наблюдался положительный эффект на развитие корневой системы и надземной части, что в итоге способствовало повышению урожайности данной культуры на 19,3% по сравнению с контролем [130]. Использование Мивала-Агро при возделывании подсолнечника при относительно неблагоприятных погодных условиях позволило повысить урожайность на 40,1% по сравнению с контролем, при благоприятных метеорологических условиях прибавка составила 17,1%, что доказывает наличие адаптогенных свойств препарата при воздействии стрессовых факторов [9].

Повышение устойчивости к стрессовым факторам среды и к различным инфекционным заболеваниям возможно при использовании регуляторов роста, действующим веществом которых является арахидоновая кислота (Проросток) или этиловый спирт арахидоновой кислоты (Иммуноцитифит) [151]. Обработка препаратом Проросток гладиолусов увеличивала всхожесть на 12-33,0%, масса листьев и площадь листовой поверхности увеличивалась на 34,0% и 31,0% соответственно [138]. Предпосевная обработка семян сильфии пронзеннолистной (замачивание в течение 4 часов) данным РРР позволяет добиться повышения всхожести семян в 3,1 раза (по сравнению с контролем) [124].

При обработке опрыскиванием рассады цветочно-декоративных культур препаратом Иммуноцитифит наблюдалось увеличение высоты растений, а также количества листьев, корней в результате оптимизации свойств клеточных мембран [138].

Препарат Экопин, содержащий элементы минерального питания помимо действующего вещества поли-бета-гидроксимасляной кислоты, при обработке тюльпанов увеличивает длину цветоносов и продолжительность цветения [138].

Положительное действие – активизация корнеобразования, повышение степени приживаемости растений, снижение восприимчивости к заболеваниям – обнаружено при применении лактатахитозана (Экогель) в обработке однолетних, двулетних и многолетних цветочных культур. Механизм действия данного фито-

регулятора заключается в активизации собственных защитных систем организма [138]. За счет стимуляции ростовых процессов препарат Экогель при обработке растений озимой мягкой пшеницы позволяет добиться повышения урожайности на 7,1-7,7%. Кроме того, данный регулятор роста способствует улучшению качества зерна – содержания белка в зерне увеличилось на 0,3-0,6%, клейковины – на 2,3-3,3% по сравнению с контролем [132].

Установлен физиологический ростстимулирующий эффект 1,3-оксазолидинов, содержащих N-бензиламидные и гетарил-заместители в цикле, при обработке семян озимой пшеницы [7].

Двукратная обработка растений озимого чеснока в фазу вегетации фиторегулятором Лостор (протатран дикарбоновой кислоты, внутрикомплексные трициклические эфиры кремния и бора кислоты) позволяет повысить урожайность данной культуры на 15,9%. Урожайность ярового чеснока увеличивается на 28,9% при использовании следующей схемы обработки зубков Лостором: предпосевная обработка, затем двукратное опрыскивание в фазу вегетации [108].

Установлено, что обработка растений сои гуминовыми препаратами Бигус и Гидрогумин позволяет добиться лучшего качества урожая: в семенах наблюдается повышенное содержание белка и масла) [33].

Препарат Атлет (действующее вещество – хлормекватхлорид) используется для подавления роста растения. В частности, применение данного регулятора роста при поливе комнатных цветочных культур обеспечивает образование компактного куста [138].

С.Б. Говорковой и соавторами были изучены физиологические эффекты фиторегулятора Регги с ретардатными свойствами. Установлено, что обработка растений озимой пшеницы в фазе кущения – начала выхода в трубку способствовала большему накоплению наземной массы с последующим увеличением урожайности на 35,0% по сравнению с контролем. Кроме того, было отмечено отсутствие полегания у растений, обработанных регулятором Регги [21].

Препарат Флорон содержит в своем составе комплекс аминокислот и представляет собой биологический стимулятор направленного действия. Данный ре-

гулятор позволяет увеличить количество урожая озимой мягкой пшеницы на 2,9-6,2% за счет замедления накопления вегетативной массы в результате подавления процессов роста [132].

Как и любая другая отрасль народного хозяйства, растениеводство ставит перед собой различные задачи, для решения которых можно использовать регуляторы роста. Так под их влиянием появляется возможность активации процессов в растении, модернизации агротехнологии выращивания культур.

Всестороннее изучение процессов роста и развития растений при использовании регуляторов роста позволит эффективно применять данные препараты для управления онтогенезом растений и повышения их продуктивности.

2 УСЛОВИЯ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Агроклиматические ресурсы региона

Среднее Поволжье – крупнейший сельскохозяйственный регион России, расположенный в бассейне Волги. По Ф.Н. Милькову включает Костромскую, Нижегородскую, Кировскую, Пензенскую, Самарскую, Ульяновскую области, Мордовию, Татарстан, Марий Эл и Чувашию [84]. Однако согласно современным данным Кировская область исключена из состава Среднего Поволжья.

Занимает территорию более 500 тыс.км². На территории региона преобладает равнинный рельеф (всхолмленные равнины и низменности). Природные зоны – лес и лесостепь.

Климат умеренно континентальный. Среднемесячная температура июля +22°С– +25°С, января – -5°С – -10°С. Условия увлажнения в Среднем Поволжье различаются: на юго-востоке – зона засушливого климата, на северо-западе – зона достаточного увлажнения [102].

Пензенская область территориально расположена в Европейской России (центральной части). Северо-восток области занимает западный склон Приволжской возвышенности, юго-запад - Окско-Донскую низменность [31].

Данная местность имеет эрозионный характер рельефа, особенно в приречных районах, расчлененных густой сетью балок и оврагов [2].

Пензенская область относится к центральной и степной области серых лесных, черноземных и каштановых почв суббореального пояса [24].

Почвенный покров Пензенской области представлен двумя зональными типами почв – серыми лесными и черноземами. Серые лесные почвы занимают 34,5% общей площади, черноземы – 51,2%.

Серые лесные почвы включают в себя три подтипа: темные, типичные и светлые. Черноземы также представлены несколькими подтипами: типичные, выщелоченные и оподзоленные.

Помимо зональных на территории Пензенской области распространены азональные типы почв - серые лесные глеевые, лугово-черноземные, а также оригинальные почвы дерново-песчаных борových лесов.

В пойменных террасах образуется несколько интразональных типов почв. К ним относятся лугово-болотные, аллювиально-луговые, болотные типы, а также другие типы лесных почв, имеющие различную степень увлажнения грунта.

Серые лесные почвы с тремя подтипами занимают 1502 тыс.га общей площади Пензенской области (34,5%), 517,9 тыс.га из них распахиваются. Содержание гумуса в пахотных светло-серых лесных почвах составляет 0,64-3,24%, в типичных - 3,4-5,9%, в темно-серых - 4,17-4,91%.

Общая площадь черноземов составляет 2417 тыс.га общей площади области (51,2%). Три четверти чернозема распахиваются. Оподзоленные черноземы занимают 233,4 тыс.га (5,4%). Распаханными из них являются 187,3 тыс.га. Содержание гумуса в пахотном слое - 4,8-7,0%. Кислотность слабая.

Наиболее распространенными на территории Пензенской области являются выщелоченные черноземы - 1757,5 тыс.га (40,6%), распаханы - 1520,8 тыс.га. Содержание гумуса в пахотном слое - 4,5-8,46%.

Типичные черноземы занимают 190 тыс.га (4,4%), практически полностью распаханы. Содержание гумуса в пахотном слое - 6,1-7,3% [Ломов, 2014].

Территория области находится в зоне умеренно-континентального климата: зима умеренно-холодная, лето - сравнительно теплое. Январь является самым холодным месяцем года (средняя температура $-11,3^{\circ}\text{C}$ – $-13,3^{\circ}\text{C}$). Весна начинается в середине марта, дружная, непродолжительная. Начало лета - июнь (средняя температура $+19,2-20,5^{\circ}\text{C}$). Средняя температура воздуха в течение года $+3^{\circ}\text{C}$, $+4^{\circ}\text{C}$. Вегетационный период - 172-181 день.

Осадки являются самым неустойчивым звеном климата. Среднее годовое количество осадков составляет 450-500 мм, во влажные годы возможно повышение до 775 мм. Характерными являются весенние засухи, часто возможны летние и осенние засухи со снижением годового количества осадков до 350 мм. Однако по оценке В.Н. Павловой и С.Е. Варчевой Пензенская область относится к регионам с низким риском недобора урожайности [102].

Показатель гидротермического коэффициента колеблется в пределах от 0,4 до 1,5-1,7.

Частые явления - весенняя, летняя и осенняя засухи, неблагоприятно сказывающиеся на развитии яровых зерновых культур. Однако степень увлажнения пахотного слоя в период сева достаточная. Влагообеспеченность для ранних яровых культур - 60-75%.

В целом почвенные ресурсы и погодные условия Пензенской области способны обеспечить высокую продуктивность сельскохозяйственных культур, возделываемых в регионе при отсутствии лимитирующих факторов в годы с недостаточной влагообеспеченностью.

2.2 Гидротермические условия вегетационного периода

Метеорологические условия играют важную роль в процессе роста и развития растений. Нами проведен анализ многолетних данных по гидротермическим условиям в период вегетации яровых зерновых на территории Пензенской области (2009-2019 гг.), который показал, что количество лет, характеризующихся благоприятными условиями ($ГТК \geq 0,9$) составляли 36,4%, недостаточно увлажненные ($ГТК - 0,7 - 0,9$) 27,3%, засушливые ($ГТК < 0,7$) 36,3 % (рисунок 1).

На основании данного анализа был обусловлен выбор регуляторов роста для проведения исследований, способствующих повышению всхожести семян, высокой стратегией роста, повышению засухоустойчивости растений.

Количество осадков и суммы активных температур, определяющие погодные условия в период вегетации растений пшеницы и ячменя, в годы исследований имели отклонения о средних многолетних данных по Пензенской области. (таблица 1).

Согласно проведенному анализу, только в 2017 году ($ГТК - 1,26$) складывались наиболее благоприятные условия, обеспечивающие рост и развитие растений. 2018 и 2019 годы характеризовались как засушливые – $ГТК$ составил 0,66 и 0,70 соответственно [6].

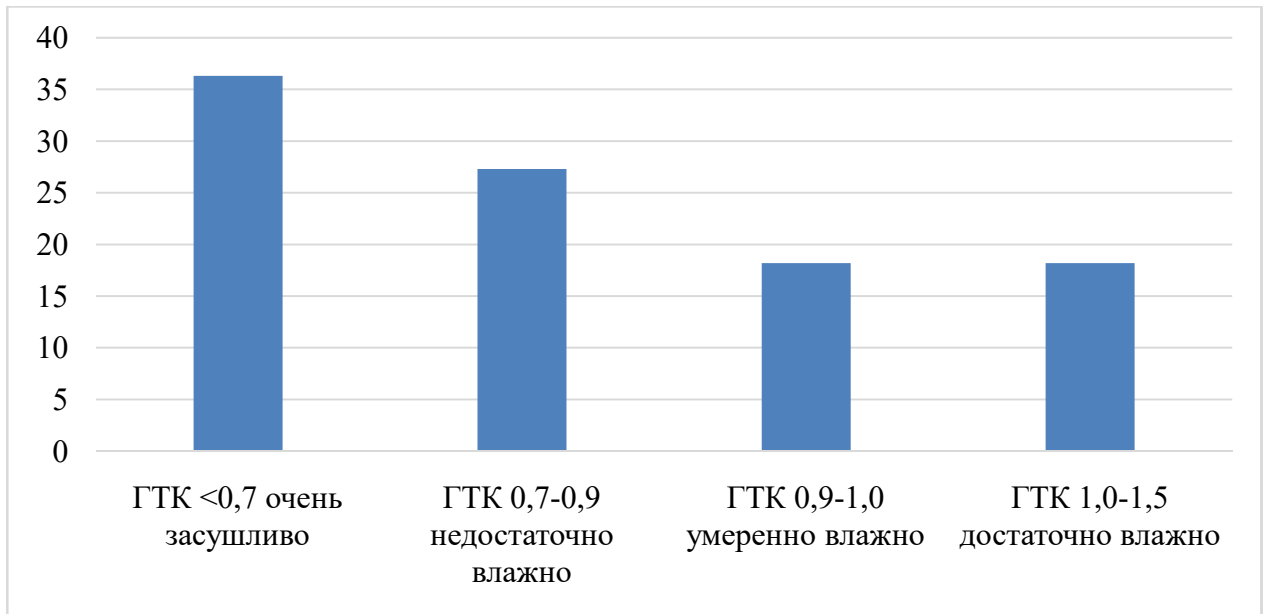


Рисунок 1 – Паритет отдельных значений ГТК вегетационного периода (май-сентябрь), 2009-2019 гг.

Таблица 1 – Количество осадков и сумма активных температур (май-август)

Год	Осадки, мм			Сумма активных температур, °С			ГТК за период вегетации
	средне-много-летняя норма	фактически выпало		средне-много-летняя норма	Фактически		
		всего	отклонение от нормы		всего	отклонение от нормы	
2017	251	210,1	-40,9	2332	1667,8	-68,8	1,26
2018	251	124,1	-126,9	2332	1881,0	-288,2	0,66
2019	251	146,3	-104,7	2332	2091,7	-151,8	0,70

В мае 2017 года количество осадков составило 23,9 мм, что соответствует 56,9% от среднемноголетних данных. Однако в весенний период запас почвенной

влаги являлся достаточным для появления дружных всходов яровых пшеницы и ячменя.

Выпавшие в июне осадки составляли 84,6% (55 мм) по сравнению со среднемноголетними. Средняя температура воздуха составила 15,9°С (на 2,6°С ниже среднемноголетних показателей). Сумма активных температур в июне 428,5°С. ГТК месяца - 1,15 (достаточно влажно).

Июль характеризовался достаточным увлажнением – 145,8% от среднемноголетних показателей. Основная масса осадков наблюдалась в I декаде – 57 мм, во II и III выпало 14,7 и 14,3 мм осадков соответственно. Средняя температура воздуха составила 19,7°С (на 0,7°С ниже среднемноголетних показателей). Сумма активных температур - 640°С. ГТК месяца - 1,4.

Август характеризовался жаркой погодой при осадках, значительно ниже, чем средние многолетние данные месяца по Пензенской области. Их количество фиксировалось на уровне 11,8 мм, тогда как среднемноголетние данные – 51 мм. Температура на 2°С превышала норму и составляла 20,3°С. В целом сумма активных температур отмечена 629,2°С и ГТК месяца составил 0,19.

Вегетационный период 2018 года по погодным условиям характеризовался как неблагоприятный (ГТК – 0,66).

Количество осадков в I декаде мая 2018 года составило 3 мм, во II декаде – 0,8 мм, в III декаде – 23,7 мм, что не могло не отразиться на уровне всхожести яровых пшеницы и ячменя. Средняя температура воздуха в мае была ниже среднемноголетней на 2,3°С. Сумма активных температур – 514,4°С. ГТК месяца – 0,7.

Июнь характеризовался засушливой погодой. Количество выпавших осадков отмечено на уровне 17,4 мм, что составило немного более четверти (26,8%) от среднемноголетних данных. Температура воздуха также на 0,6°С была ниже, чем средние показатели, характерные для этого месяца и составила 17,9°С. В целом сумма активных температур июня 2018 года зафиксирована на уровне 521,2°С. ГТК месяца 0,32.

Июль 2018 года, напротив, был достаточно обеспечен осадками. Их суммарное количество (71,1 мм) составляло 120% по отношению к среднемноголет-

ним. Температура воздуха на $1,5^{\circ}\text{C}$ превысила средние значения и составила $21,9^{\circ}\text{C}$. Сумма активных температур ($680,2^{\circ}\text{C}$) и выпавшие осадки определили гидротермический коэффициент месяца (ГТК – 1,05) и характеризовали его как достаточно влажный.

Август, как и июнь 2018 года характеризовался малым количеством осадков (16,3 мм), количество которых составляло только 32,0% от среднееголетних значений. При этом температура превышала среднееголетние данные на $1,7^{\circ}\text{C}$ и составляла $20,0^{\circ}\text{C}$. В целом сумма активных температур месяца отмечена $621,2^{\circ}\text{C}$. ГТК августа 2018 года составил 0,26, что характеризовало данный период как очень засушливый.

Гидротермический коэффициент вегетационного периода 2019 года составлял 0,70, что характеризует период как засушливый. Однако количество выпавших осадков в мае (26,9 мм, что составляло 64,0% от среднееголетних показателей) в комплексе с почвенным запасом влаги позволило обеспечить достаточно высокий уровень всхожести растений яровой пшеницы и ячменя.

В июне 2019 года выпало 23,5 мм осадков, что составляло 36,2% от среднееголетних данных. Средняя температура воздуха фиксировалась на уровне $20,6^{\circ}\text{C}$ (на $2,1^{\circ}\text{C}$ выше среднееголетних показателей). Сумма активных температур в июне отмечена $617,2^{\circ}\text{C}$. ГТК – 0,38 (очень засушливо).

В июле 2019 года количество выпавших осадков составило 45,1 мм (76,4 %), причем основная масса осадков наблюдалась в I и II декадах – 18,8 мм и 21,3 мм соответственно. Средняя температура воздуха отмечалась на уровне $19,0^{\circ}\text{C}$, что на $1,4^{\circ}\text{C}$ было ниже средних многолетних значений, характерных для данного месяца. В целом сумма активных температур зафиксирована на уровне $590,2^{\circ}\text{C}$. Количество осадков и температурный режим определили данный месяц как недостаточное увлажненный и ГТК составил 0,76.

Август 2019 года был достаточно обеспечен осадками (51мм) и их количество по отношению к среднееголетним данным составляло 116,1 %. Температура воздуха была несколько ниже средних значений ($17,2^{\circ}\text{C}$ при $19,3^{\circ}\text{C}$ средне-

многолетних). Сумма активных температур августа 2019 года составляла 532,0°C и ГТК – 1,4. В целом месяц характеризовался как влажный.

Таким образом, вегетационные периоды яровых пшеницы и ячменя в годы исследований были достаточно контрастные, что не могло не отразиться на процессах их роста и развития.

2.3 Объект исследований

Пшеница (*Triticum aestivum* L.) и ячмень (*Hordeum sativum* L.) являются представителями семейства злаковые (*Gramineae*). У растений внутри семейства наблюдаются сходства в строении органов.

Все злаковые формируют мочковатую корневую систему. Количество зародышевых корней, обеспечивающих первичное освоение почвенной среды, является некоторым видоспецифичным признаком. Так у пшеницы, в основном развивается 3-5 зародышевых корней. Проростки ячменя, как правило, имеют 5-7 зародышевых корней.

Следом появляются придаточные корни, образующиеся из подземных стеблевых узлов. При условии наличия достаточного увлажнения происходит быстрый рост корней с образованием развитой корневой системы мочковатого типа, в основном, размещенную в верхнем почвенном горизонте (25-40 см).

Стебель представлен полой соломиной со стеблевыми узлами, разделяющими его на 5-7 междоузлий.

Для всех злаков характерен простой лист с линейной листовой пластиной и выраженным влагалищем. У основания пластинка имеет охватывающие стебель линейные ушки. К стеблю примыкает язычок, предохраняющий влагалище от возможного попадания влаги.

Соцветие у пшеницы и ячменя представляет собой колос, состоящий из фрагментированного стержня с колосками. Пшеница имеет коленчатый стержень, заканчивающийся верхушечным колоском. Каждый членик колосового стержня содержит колосок, имеющий, в свою очередь, колосковые чешуи, защищающие несколько цветков, составляющие один колосок. Отличие колоса ячменя заключается в наличии трех одноцветковых колосков на каждом уступе стержня.

В строении цветка четко выделяются цветковые чешуи, имеющие верхнее и нижнее положение и отличающиеся наличием или отсутствием ости. Размер ости является видо- и сортоспецифичным признаком. Между чешуями расположены тычинки (по 3 на длинных тычиночных нитях) и семезачаток, состоящий из завязи и двулопастного рыльца. У основания цветковых чешуй находятся лодикулы, набухание которых обеспечивает раскрытие цветка.

Плод у всех злаковых зерновка. Может быть голой и пленчатой. У ячменя зерно плотно обвалакивается чешуей до срастания. У пшеницы плод может легко отделяться от чешуи, что и определяет его состояние, как голое [11].

В онтогенезе растений пшеницы и ячменя выделяют 12 этапов органогенеза, характеризующиеся определенными структурными изменениями на каждом из них [76].

Этапы органогенеза соотносятся с фазами развития, по которым наиболее удобно проводить фенологические наблюдения и именно их регистрируют в течение вегетации: всходы, кущение, выход в трубку, колошение, цветение, зернообразование (молочная, восковая, полная спелость).

Выход первого настоящего листа на поверхность определяет фазу всходов.

В фазу кущения из подземного узла кущения (на глубине 2-3 см) появляются придаточные корни и дополнительные побеги. При наличии благоприятных абиотических условий яровые зерновые образуют до 2-3 дополнительных побега. Также эта фаза характеризуется появлением вторичных узловых корней в толще почвы.

Фаза выхода в трубку подразумевает, в первую очередь, интеркалярный рост стебля в длину, продолжающийся до момента цветения.

Фаза колошения регистрируется при выходе из влагалища флагового листа колоса на $1/3$.

Фаза цветения – раскрытие цветков с выходом пыльников и рылец пестиков наружу и последующее оплодотворение. Пшеница и ячмень являются самоопыляющимися растениями. Полнота опыления зависит от условий внешней среды (температура, влажность и т.д.).

Фазу зернообразования по Н.Н.Кулешову можно разделить на несколько этапов:

1. Формирование – оболочки зерновки зеленого цвета, внутри содержат «мутную воду», влажность снижается с 85 до 60-50% (молочная спелость);
2. Налив – оболочки зерновки желтеют, консистенция внутри тестообразная, влажность снижается до 40-20% (восковая спелость);
3. Созревание – эндосперм становится твердым, излом – стекловидный или мучнистый, влажность – ниже 20-15% (полная спелость) [140].

Исследования по изучению морфофизиологических процессов в онтогенезе растений пшеницы и ячменя при предпосевной обработке семян регуляторами роста проводились в 2017-2019 гг. на базе кафедры «Общая биология и биохимия» ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет» (лабораторные опыты) и ФГБОУ ВО «Пензенский ГАУ» (полевые опыты).

Объекты исследований:

- яровая мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.), сорт Экада 113.

Относится к группе ценных пшениц, что обусловлено высоким процентным содержанием клейковины (32,5%) и белка в зерне (до 14,5%), с массой 1000 семян 32-39 г. Сорт районирован в Пензенской области. Обладает высокой засухоустойчивостью, при средней устойчивости к полеганию. Продолжительность вегетационного периода составляет 75-89 дней. Средняя урожайность в условиях региона 2,28 т/га [20].

- яровой ячмень (*Hordeum sativum* L.), сорт Сурский фаворит.

Относится к группе зернофуражных сортов, с содержанием белка в зерне от 14,7 до 15,8% и массой 1000 семян 38-51 г. Является среднеспелым сортом, с продолжительностью вегетационного периода 68-84 дня. Районирован в Пензенской области. Средняя урожайность в условиях региона 2,59 т/га [20].

Для постановки эксперимента в лабораторных и полевых условиях была предложена следующая схема опыта:

1 – контроль; 2 – Рибав-Экстра; 3 –Эпин-Экстра; 4 –Мивал-Агро; 5 – Крезацин.

Лабораторный эксперимент включал в себя проведение и анализ всех изучаемых параметров в 3-х кратной биологической повторности. Аналитическая повторность в опытах составляла от 40 до 100 единиц изучаемых семян и растений. В полевых условиях наблюдения, учет и анализ проводили по основным фазам развития растений в течение вегетационного периода [30].

Закладка полевых мелкоделяночных опытов проводилась методом рендомизации, при учетной площади делянки 1 м^2 , посевной площади – $1,5 \text{ м}^2$.

В опыте соблюдалась четырехкратная повторность.

Характеристика почв: легкосуглинистый среднemosный чернозем выщелоченный. Содержание гумуса в верхнем горизонте 4,8-4,9 %, щелочногидролизуемого азота (по Корнфильду) – 119,9-120,6 мг/кг почвы, подвижного фосфора – 101,7-102,1 мг/кг почвы, обменного калия (по Чирикову) – 151,8-152,1 мг/кг почвы. В малых количествах отмечены подвижные формы бора, марганца, молибдена, кобальта, меди и цинка.

Норма высева семян для пшеницы Экада 113 и ячменя Сурский фаворит соответствовала агротехнике возделывания данных сортов зерновых культур в Пензенской области и составляла 5,5 млн. всхожих зерен на 1 га.

Регуляторы роста использовали в концентрациях в соответствии с рекомендациями производителей: Рибав-Экстра – $3 \cdot 10^{-4}$ л/л, Эпин-Экстра – $5 \cdot 10^{-4}$ л/л, Мивал-Агро – 0,5 г/л, Крезацин – $1 \cdot 10^{-3}$ л/л.

В лабораторных условиях проводили намачивание семян в чашках Петри на фильтровальной бумаге в темноте в растворах соответствующих концентраций в течение 12 часов (Эпин-Экстра), 18 часов (Рибав-Экстра, Мивал-Агро, Крезацин). Контрольные семена обрабатывали дистиллированной водой в том же временном промежутке. Для проведения полевого опыта семена обрабатывали непосредственно до посева, с соблюдением тех же условий, что и в лабораторном эксперименте.

Рибав-Экстра: действующее вещество – 0,00152 г/л L-аланина + 0,00196 г/л L-глутаминовой кислоты. При использовании для предпосевной обработки семян повышает их энергию прорастания и всхожесть. Способствует активации роста корней. Повышает адаптивные возможности растений при сопротивляемости грибковой и бактериальной инфекциям [115].

Эпин-Экстра: действующее вещество – эпибрасинолид (содержание действующего вещества 0,025 г/л). Используется для предпосевной обработки яровых и озимых зерновых культур. Обеспечивает повышение урожайности, при увеличении полевой всхожести и засухоустойчивости. Оказывает положительное влияние на качество зерна [92].

Мивал-Агро: действующее вещество – триэтаноламмониевая соль ортокрезоксиуксусной кислоты + 1-хлорметилсилатран (содержание действующего вещества 760 + 190 г/кг). Показано положительное влияние при предпосевной обработке семян пшеницы, овса, ячменя на урожайность, обусловленную активным вегетативным ростом и повышением адаптивных реакций растений в условиях недостаточной влагообеспеченности [152].

Крезацин (крезолан): действующее вещество – триэтаноламмониевая соль ортокрезоксиуксусной кислоты (содержание действующего вещества 480 г/л). На зерновых культурах проявляет специфическое регуляторное действие – вызывает стимуляцию формирования урожая, при некоторой стимуляции ростовых процессов в период вегетации. Специфически активизирует антиоксидантную систему растений [152].

Выбор регуляторов роста был обусловлен их способностью повышать адаптивные возможности растений к неблагоприятным абиотическим факторам (засухоустойчивость, термоустойчивость) в период вегетации.

2.4 Методика исследований

Для изучения морфофизиологических процессов в онтогенезе растений пшеницы и ячменя были проведены следующие эксперименты с использованием общепринятых методик.

Определение **степени набухания семян** проводили по методике У. Руге в изложении О.А. Вальтера и соавт. (1957).

Активность гидролитических ферментов (амилазы) в семенах определяли по количеству гидролизованного крахмала [104]. Для этого в фарфоровой ступке с добавлением 10 мл 1% раствора хлорида натрия и прокаленного кварцевого песка тщательно растирали навеску семян (4 г) до получения однородной кашицы. Продолжали растирание с добавлением еще 5 мл раствора хлорида натрия.

Полученную суспензию, количественно перенесенную в центрифужные пробирки, инкубировали 1 час при 40°C. Затем проводили центрифугирование (4000 об/мин, 15 минут).

В пробирки объемом 10 мл, заранее заполненные 3 мл 2% раствора крахмала и 3 мл 0,2 н ацетатного буфера с рН 5,5 и нагретые до 40°C на водяной бане, вносили по 0,5 мл вытяжки фермента и инкубировали 30 минут при 40°C. Затем добавляли 2 мл 1 н раствора соляной кислоты для остановки реакции.

По 0,5 мл реакционной смеси добавляли в мерные колбы объемом 50 мл, заранее заполненные до половины водой с добавлением 1 мл 0,1 н раствора соляной кислоты и 5 капель 0,3 %-го раствора йода в 3 %-м растворе КJ. Доводили объем жидкости в колбе до метки.

Оптическую плотность растворов измеряли на фотоэлектроколориметре КФК-3 длине волны 595 нм против контроля (без внесения ферментной вытяжки).

Суммарную активность α - и β -амилаз (в 1 мг гидролизованного крахмала за 1 ч на 1 мл ферментативного раствора) рассчитывали по формуле (1):

$$AA = \frac{(E_k - E_o) 2 \cdot 2}{E_k 60}, (1)$$

где E_k и E_o – оптическая плотность контрольного и опытного растворов, единиц шкалы прибора; 2 и 2 – пересчетные коэффициенты на 1 ч и 1 мл ферментного раствора; 60 – пересчетный коэффициент на 1 мг крахмала (3 мл 2 %-го раствора соответствуют 60 мг).

Активность пероксидазы в семенах и проростках определяли спектрофотометрически. Для этого проводили растирание навески растительного материала (500 мг) с фосфатным буфером в фарфоровой ступке. Количественно переносили в мерную колбу объемом 25 мл, доводили до метки буфером и инкубировали при комнатной температуре в течение 10 минут. Затем полученный раствор центрифугировали 10 минут при 4000 об/мин.

Для определения оптической плотности в кювету (рабочая длина 1 см) вносили 0,5 см³ раствора гваякола, 1,5 см³ буферного раствора, 0,5 см³ ферментной вытяжки и 0,5 см³ раствора перекиси водорода. Измерение проводили против контроля (без добавления вытяжки фермента) на спектрофотометре Verian Cary 50 (США) в течение 1 минуты через каждые 20 секунд при длине волны 470 нм.

Активность выражали в относительных единицах на 1 г сырой массы по формуле (2) (ед/г сырой массы):

$$A = (D2 - D1)VV2 \frac{60}{(t2-t1)V1n}, \quad (2)$$

где D1 – оптическая плотность раствора в начале опыта; D2 – оптическая плотность раствора в конце опыта; t1 и t2 – время начала и конца эксперимента, с; n – масса навески, г; V – общий исходный объем вытяжки, см³; V1 – объем, взятый для проведения реакции, см³; V2 – общий объем жидкости в кювете, см³; 60 – коэффициент перевода в минуты [149].

Энергию прорастания и лабораторную всхожесть семян определяли по методике ГОСТ 12038-84: в чашках Петри размещали увлажненную фильтровальную бумагу, между слоями которой проводили проращивание 100 семян (в трех повторностях). Энергию прорастания в % определяли по количеству проросших на 3 сутки семян, лабораторную всхожесть в % - по количеству проросших на 7 сутки семян.

Влияние исследуемых препаратов на **динамику линейных и количественных показателей** проростков оценивали путем измерения длины ростка (см), максимальной длины зародышевого корешка (см), средней длины корешков на

растении (см), количества корешков (шт.) на растении на 7, 9 и 11 сутки. Предварительно семена проращивали рулонным способом.

Содержание пигментов в проростках определяли спектрофотометрически [136]. Для этого навеску растительного материала (0,1 г средних частей листовых пластинок) растирали с 4-5 мл 96% этанола в фарфоровой ступке с добавлением прокаленного кварцевого песка. Инкубировали в течение 3 минут и фильтровали в колбу Бунзена. Экстракцию повторяли 3-4 раза до полного извлечения пигментов.

Концентрацию (мг/л) рассчитывали по формулам (3-6) [194] с использованием экспериментально полученных с помощью спектрофотометра Verian Cary 50 (США) значений оптической плотности вытяжки пигментов при длинах волн 441, 649, 665 нм:

$$C_{\text{хла}} = 13,7 * D_{665} - 5.76 * D_{649} \quad (3)$$

$$C_{\text{хлб}} = 25,8 * D_{649} - 7.60 * D_{665} \quad (4)$$

$$C_{\text{хла+хлб}} = 6,1 * D_{665} + 20.04 * D_{649} \quad (5)$$

$$C_{\text{кар}} = 4.695 * D_{441} - 0.268 * (C_{\text{хла}} + C_{\text{хлб}}) \quad (6)$$

Содержание пигментов (мг/г сырой массы) определяли с учетом массы пробы и объема вытяжки по формуле (7):

$$A = \frac{C * V}{P * 1000}, \quad (7)$$

где C – концентрация пигментов, мг/л, V – объем вытяжки пигментов в мл, P – навеска растительного материала [16].

Интенсивность фотосинтеза проростков определяли по Л.А. Иванову и соавт. (1950) методом ассимиляционной пробы. Для этого весовым методом определяли площадь листа растения. Затем лист оставляли на 20 минут на яркий свет, поместив на крючок пробки колбы объемом 1 л. Оставшийся после экспозиции CO_2 связывали 20 мл 0,02н раствора $\text{Ba}(\text{OH})_2$. К остатку гидроксида бария добавляли 2 капли фенолфталеина и оттитровывали 0,02н. раствором HCl .

Аналогично определяли содержание CO_2 в контрольной пробе (без растения).

Интенсивность видимого фотосинтеза рассчитывалась по формуле (8):

$$I = \frac{(B-A)*0.44*60}{S*t}, \quad (8)$$

где I – интенсивность фотосинтеза ($\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$), A – количество HCl , которое пошло на титрование барита в опытной пробе, см^3 , B – количество HCl , которое пошло на титрование барита в контрольной пробе, см^3 , $0,44$ – количество CO_2 , которое соответствует $1 \text{ см}^3 0,02\text{н HCl}$, мг , S – площадь листьев, дм^2 , t – время опыта, мин, 60 – минуты для пересчета на 1 час.

Для определения истинного фотосинтеза учитывали количество CO_2 , выделяемого этим же растением **в процессе дыхания**, который протекает одновременно с фотосинтезом. Для этого еще одну колбу с листом, использованным в предыдущем опыте, помещали в темноту.

Для оценки предпосевной обработки семян регуляторами роста на формирование **листовой поверхности растений** в онтогенезе (по фазам вегетации) определяли среднюю площадь листа (см^2) на растении и количество листьев (шт.). Для этого измеряли длину листа (l) и его ширину в трех местах (a_1, a_2, a_3), затем вычисляли площадь одного листа по формуле (9):

$$S = \frac{l}{4} (a_1 + a_2 + 0.5 * a_3) \quad (9)$$

Умножив данную величину на количество листьев на растении, получали площадь листовой поверхности одного растения (см^2). С учетом количества растений в единице площади проводили вычисления **ассимиляционной поверхности агроценоза** по фазам вегетации ($\text{тыс.м}^2/\text{га}$)

Сырую и сухую массу растений определяли по фазам вегетации: взвешивали 20 растений каждого варианта (сырая масса, г), затем высушивали до постоянной массы в бумажных пакетах при 105°C и снова взвешивали (сухая масса, г).

Фотосинтетический потенциал (ФП) регистрировали в агроценозах с учетом межфазных периодов и в целом за вегетацию по общепринятым методикам ($\text{тыс.м}^2/\text{га-сутки}$) [136].

Чистую продуктивность фотосинтеза по А.А. Ничипоровичу [93] определяли по формуле (10):

$$\text{ЧПФ} = \frac{B_2 - B_1}{0.5 * (L_1 + L_2)} * n, (10)$$

с учетом средней за период площади ассимиляции каждого растения $0,5(L_1 + L_2)$ и накопления биомассы (воздушно-сухое вещество) $(B_2 - B_1)$, где n - продолжительность периода (сутки).

Хозяйственную продуктивность (урожайность) определяли на каждой делянке опыта. Массу зерна получали после обмолота растений на сноповой молотилке (г/м^2 переводили в т/га).

3 MORFOФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ПРИ ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН ПШЕНИЦЫ И ЯЧМЕНЯ

3.1 Набухаемость семян при прорастании

Возможность прорастания семян определяется их метаболическим состоянием, при котором стимулирующий фактор способен оказать воздействие, а семя способно ответить на это воздействие [29].

Семена зерновых культур относятся к типу ортодоксальных семян, которые при созревании значительно теряют влагу и длительное время способны находиться в сухом состоянии, сохраняя влажность 6-10% [26].

Для обеспечения процессов прорастания таких семян, в первую очередь, необходимо наличие воды, как триггерного механизма для инициации процесса. Доступность воды обуславливает набухание, которое обеспечивает активацию метаболизма и последующее прорастание [99, 179].

Процесс набухания включает в себя три этапа связанные с увеличением степени гидратации семян или их оводненностью: 1) быстрое поступление; 2) лаг-период или медленное поступление воды; 3) ускоренное поступление воды, связанное с началом прорастания. Все перечисленные этапы в графическом смысле описываются гиперболической кривой, которая соотносится со временем набухания и степенью набухания (влажностью семян) [103, 121].

На каждом из этапов набухания семян через определенный промежуток времени достигается определенная степень гидратации, при которой последовательно как в запасующих тканях, так и в осевых органах зародыша запускаются соответствующие метаболические процессы.

Согласно литературным данным при 18-20% влажности семян наблюдается конформация ферментов, обуславливающая начало метаболизма аминокислот. Происходит индукция дыхания, определяемая на данном этапе анаэробными процессами гликолиза и цикла Кребса. При достижении 45% влажности интенсивность дыхания значительно возрастает, что связано с завершением структурной организации митохондрий в клетках зародыша. Дальнейшее поступление воды (45-55%) связано с началом функционирования рибосом, приобретающих актив-

ную конфигурацию, а также осуществлением транскрипции в ядрах клеток. На основе данных процессов запускается синтез белков. Вслед за этим активируется гидролитическое расщепление запасных веществ семени. С достижением уровня 60% влажности происходит общая активация метаболизма и подготовка к прорастанию, которое у пшеницы и ячменя наблюдается при степени набухания 72-74% [155, 156, 165, 168, 186].

Ускоренное поступление воды, характерное для первого этапа набухания семян осуществляется путем диффузии посредством сил матричного потенциала. Для второго этапа необходимо наличие осмотически-активных соединений, присутствие которых обусловлено процессами гидролиза запасных углеводов и фитина. Присутствие таких соединений приводит к повышению осмотического потенциала и следующему поступлению воды, обеспечивающей прохождение второго этапа набухания. На данном этапе происходит активация фермента, приводящего к подкислению клеточных стенок, что в дальнейшем ведет к их разрыхлению и готовит к началу «кислого роста», который является определяющим при переходе к прорастанию [26].

В проведенных нами исследованиях установлено, что при набухании зерновок пшеницы и ячменя, как в контрольном варианте, так и в вариантах с регуляторами роста сохраняется классическая тенденция поступления воды, имеющая трехфазный характер (рисунок 2, 3). В первые 12 часов от момента намачивания измерения проводились с интервалом в 1 час с регистрацией показателей в одно и то же время. Затем определение веса зерновок шло через 14, 24, 27, 30, 36 и 48 часов от начала эксперимента, что было обусловлено переходом в стадию медленного поступления воды, когда разница массы зерновок изменялась менее значительно.

Через час после намачивания вес зерновок пшеницы в контрольном варианте увеличился на 14,8% и затем быстро нарастал (таблица 2). Через 5 часов от начала эксперимента влажность зерновок возрастала до 40,2 %, а через 10 часов достигала значений 60,2%, что соответствовало окончанию первого этапа набухания – быстрого поступления воды.

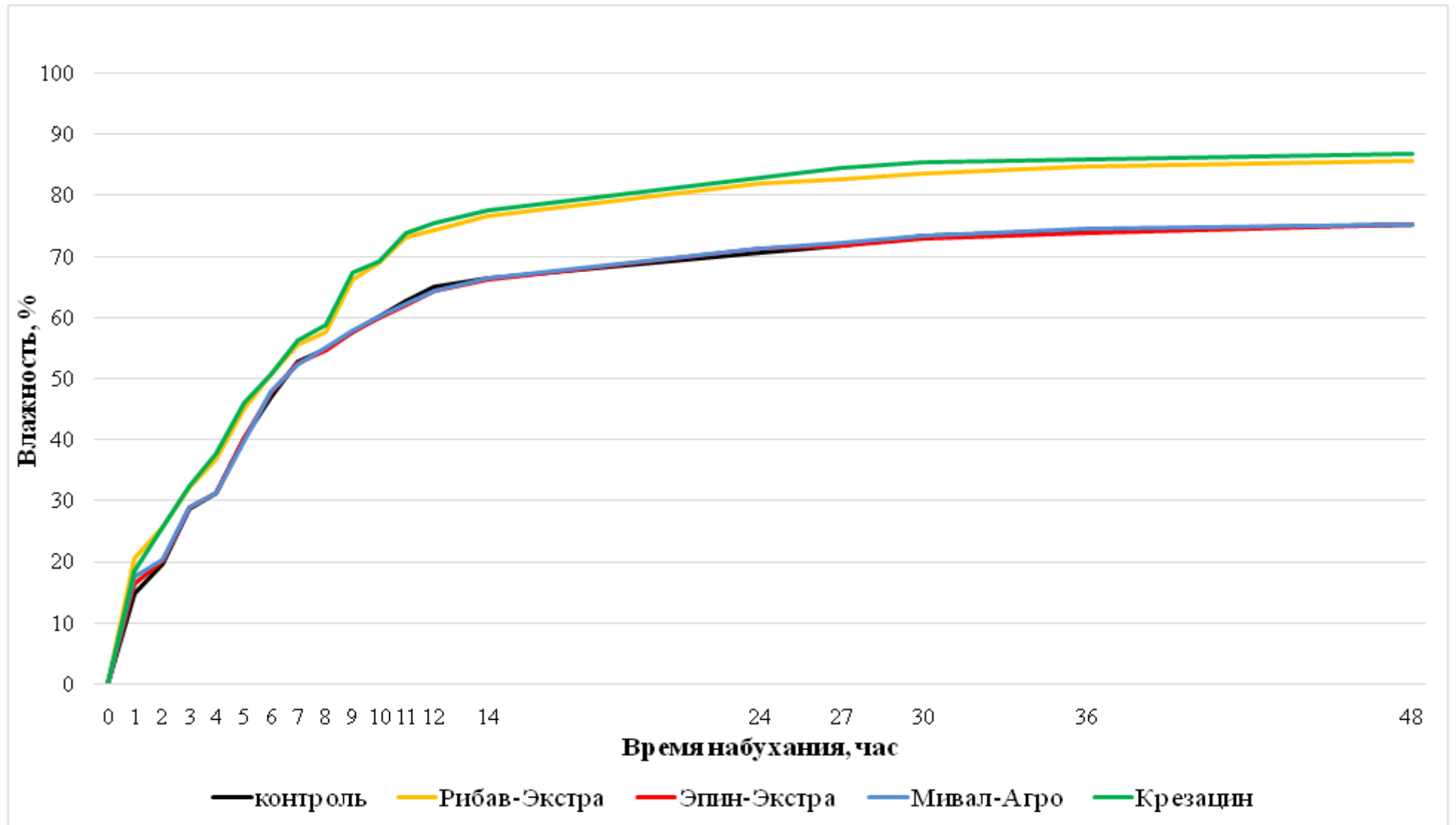


Рисунок 2 – Степень набухания (влажность) зерновок пшеницы, %

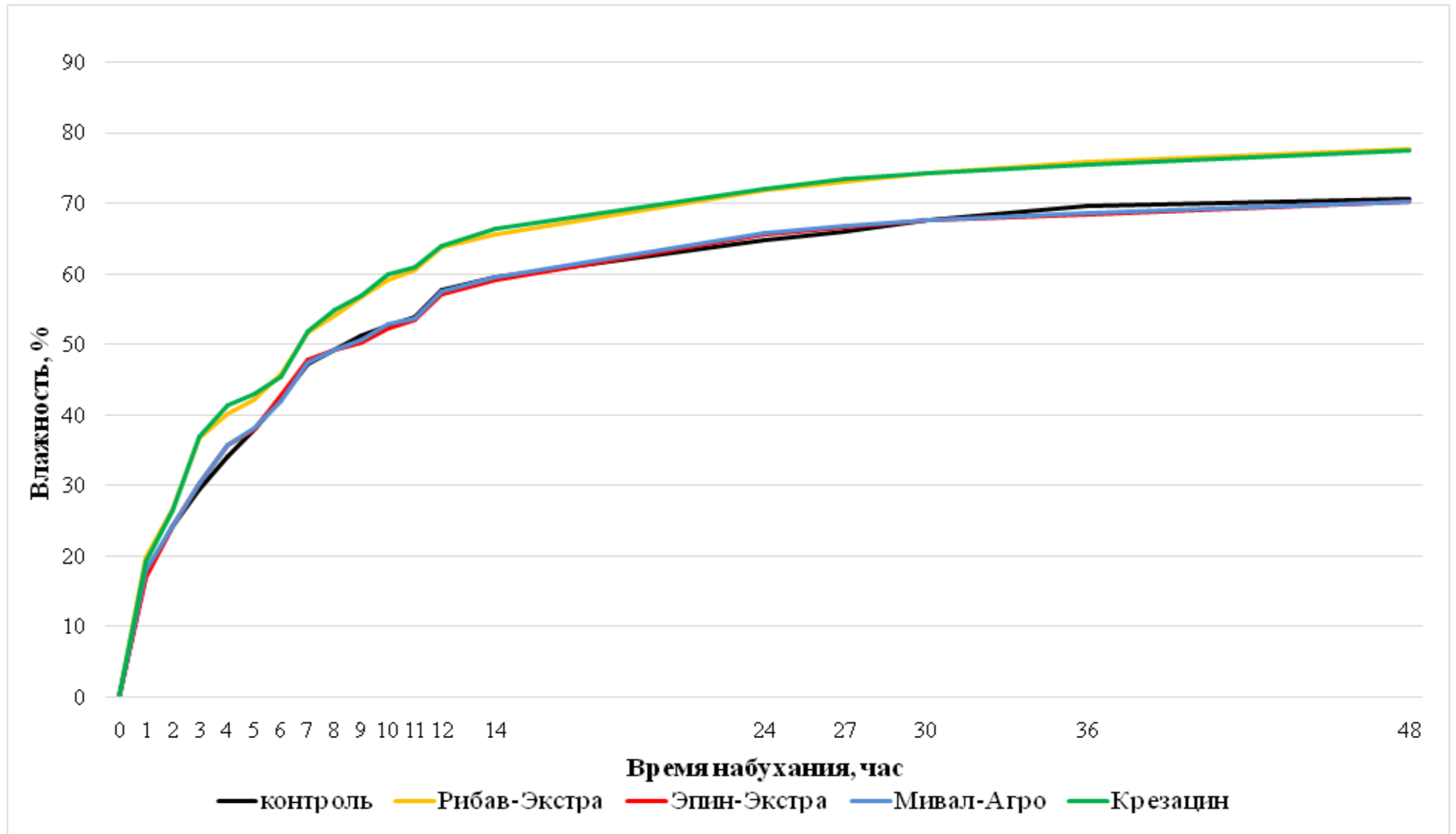


Рисунок 3 – Степень набухания (влажность) зерновок ячменя, %

Второй этап набухания, которому соответствует медленное поступление воды, в контрольном варианте длился практически до завершения измерений. Так влажность зерновок через 36 часов достигала значений 74,5% и через 48 часов – 75,2%. Затем, согласно литературным данным происходит переход к прорастанию [99].

В вариантах с использованием препаратов Эпин-Экстра и Мивал-Агро динамика поступления воды в зерновки пшеницы в течение всего периода измерений соответствовала контрольным значениям. Исключение составил 1 час измерений, когда степень набухания в данных вариантах была выше контроля на 1,6-2,7%.

Динамика степени набухания в вариантах с Крезацином и Рибавом-Экстра значительно отличалась от контроля. Так через 1 час от момента намачивания зерновок их влажность уже достигала значений 18,5-20,6%, то есть соответствовала первому пороговому уровню запуска метаболических процессов в семени. Быстрое поступление воды, характерное для первого этапа набухания завершилось уже через 8 часов, где показатели влажности соответствовали 57,7% (Рибав-Экстра) и 58,8% (Крезацин), т.е. были близки 60% уровню влажности. Второй этап или медленное поступление воды (лаг-период) сокращался до трех-четырех часов. Через 11 часов после намачивания влажность зерновок в варианте с Крезацином составляла 73,8%, в варианте с Рибавом-Экстра – 74,3% через 12 часов. Таким образом, уже через 14 часов в зерновках, обработанных данными препаратами, могли быть сформированы все системы, определяющие начало прорастания семян.

Темпы поступления воды в зерновки ячменя были ниже, чем в зерновках пшеницы (таблица 3). В контрольном варианте первый этап набухания завершался через 14 часов, когда влажность зерновок составляла 59,5%. Далее шло медленное поступление воды и концу периода измерений (48 часов), влажность составляла 70,7%.

Обработка Эпином-Экстра и Мивалом-Агро не оказала влияния на процессы набухания зерновок ячменя. Динамика поступления воды полностью соответствовала контрольным значениям.

Таблица 2 – Степень набухания зерновок пшеницы

часы	Контроль		Рибав-Экстра		Эпин-Экстра		Мивал-Агро		Крезацин	
	масса, г	влажность %	масса, г	влажность %	масса, г	влажность %	масса, г	влажность %	масса, г	влажность %
0	2	-	2	-	2	-	2	-	2	-
1	2,29±0,03	14,8±0,03	2,41±0,02	20,6±0,02	2,33±0,01	16,4±0,01	2,35±0,01	17,5±0,01	2,37±0,02	18,5±0,02
2	2,39±0,01	19,7±0,01	2,51±0,01	25,7±0,01	2,40±0,03	20,2±0,03	2,42±0,01	20,3±0,01	2,52±0,01	25,8±0,01
3	2,58±0,02	28,8±0,02	2,65±0,01	32,3±0,01	2,58±0,01	29,0±0,01	2,58±0,01	29,0±0,01	2,65±0,01	32,5±0,01
4	2,62±0,01	31,2±0,01	2,74±0,02	36,8±0,02	2,62±0,01	31,2±0,01	2,62±0,01	31,2±0,01	2,76±0,02	37,8±0,02
5	2,80±0,01	40,2±0,01	2,90±0,01	45,2±0,01	2,81±0,01	40,3±0,01	2,79±0,02	39,7±0,02	2,92±0,01	46,0±0,01
6	2,94±0,02	47,0±0,02	3,01±0,01	50,7±0,01	2,95±0,02	47,7±0,02	2,96±0,01	48,0±0,01	3,02±0,02	50,8±0,02
7	3,06±0,03	52,8±0,03	3,11±0,01	55,5±0,01	3,05±0,01	52,7±0,01	3,04±0,01	52,2±0,01	3,13±0,03	56,3±0,03
8	3,10±0,01	54,8±0,01	3,15±0,02	57,7±0,02	3,09±0,01	54,7±0,01	3,10±0,01	55,0±0,03	3,18±0,03	58,8±0,03
9	3,15±0,01	57,7±0,01	3,32±0,03	66,2±0,03	3,15±0,01	57,7±0,01	3,16±0,02	57,8±0,02	3,35±0,01	67,3±0,01
10	3,20±0,02	60,2±0,02	3,38±0,02	69,0±0,02	3,20±0,02	60,0±0,02	3,20±0,01	60,2±0,01	3,39±0,02	69,3±0,02
11	3,25±0,01	62,7±0,01	3,47±0,02	73,3±0,02	3,24±0,01	62,0±0,01	3,24±0,01	62,2±0,01	3,48±0,02	73,8±0,02
12	3,30±0,01	65,0±0,01	3,49±0,01	74,3±0,01	3,29±0,01	64,5±0,01	3,29±0,01	64,3±0,01	3,51±0,01	75,5±0,01
14	3,33±0,01	66,3±0,01	3,53±0,02	76,7±0,02	3,33±0,01	66,3±0,01	3,33±0,01	66,5±0,01	3,55±0,01	77,5±0,01
24	3,41±0,02	70,5±0,02	3,64±0,01	82,0±0,01	3,43±0,01	71,3±0,01	3,42±0,01	71,2±0,01	3,66±0,01	82,8±0,01
27	3,43±0,01	71,7±0,01	3,66±0,01	82,8±0,01	3,44±0,01	71,8±0,01	3,44±0,01	72,2±0,01	3,69±0,01	84,5±0,01
30	3,47±0,01	73,3±0,01	3,67±0,01	83,7±0,01	3,46±0,01	73,0±0,01	3,47±0,01	73,3±0,01	3,71±0,01	85,3±0,01
36	3,49±0,01	74,3±0,01	3,69±0,01	84,7±0,01	3,48±0,01	73,8±0,01	3,49±0,02	74,5±0,02	3,72±0,01	85,8±0,01
48	3,50±0,02	75,2±0,02	3,71±0,01	85,7±0,01	3,51±0,02	75,3±0,02	3,50±0,01	75,2±0,01	3,74±0,01	86,8±0,01

Таблица 3 – Степень набухания зерновок ячменя

часы	Контроль		Рибав-Экстра		Эпин-Экстра		Мивал-Агро		Крезацин	
	масса, г	влажность %	масса, г	влажность %	масса, г	влажность %	масса, г	влажность %	масса, г	влажность %
0	2	-	2	-	2	-	2	-	2	-
1	2,34±0,01	17,4±0,01	2,39±0,03	19,8±0,03	2,34±0,01	17,0±0,01	2,35±0,01	17,9±0,01	2,38±0,01	19,2±0,01
2	2,49±0,01	24,3±0,01	2,53±0,02	26,7±0,02	2,49±0,01	24,3±0,01	2,49±0,02	24,3±0,02	2,53±0,01	26,5±0,01
3	2,59±0,01	29,5±0,01	2,73±0,02	36,7±0,02	2,60±0,02	30,2±0,02	2,60±0,02	30,2±0,02	2,74±0,02	37,0±0,02
4	2,68±0,02	34,2±0,02	2,80±0,01	40,2±0,01	2,71±0,02	35,7±0,02	2,71±0,02	35,7±0,02	2,83±0,02	41,3±0,02
5	2,76±0,01	38,0±0,01	2,84±0,01	42,2±0,01	2,76±0,01	38,0±0,01	2,76±0,01	38,2±0,01	2,86±0,01	43,0±0,01
6	2,85±0,02	42,3±0,02	2,92±0,01	45,8±0,01	2,85±0,02	42,7±0,02	2,84±0,02	42,0±0,02	2,91±0,01	45,5±0,01
7	2,95±0,02	47,3±0,02	3,03±0,02	51,7±0,02	2,96±0,02	47,8±0,02	2,95±0,01	47,5±0,01	3,04±0,02	51,8±0,02
8	2,98±0,01	49,2±0,01	3,08±0,01	54,0±0,01	2,98±0,01	49,2±0,01	2,98±0,01	49,2±0,01	3,10±0,02	54,8±0,02
9	3,02±0,01	51,2±0,01	3,13±0,01	56,7±0,01	3,01±0,01	50,3±0,01	3,01±0,01	50,7±0,01	3,14±0,01	57,0±0,01
10	3,05±0,01	52,7±0,01	3,18±0,01	59,2±0,01	3,04±0,01	52,2±0,01	3,06±0,01	52,8±0,01	3,20±0,01	60,0±0,01
11	3,08±0,03	53,8±0,03	3,21±0,01	60,5±0,01	3,07±0,01	53,5±0,01	3,07±0,01	53,7±0,01	3,22±0,01	61,0±0,01
12	3,15±0,03	57,7±0,03	3,28±0,01	63,8±0,01	3,14±0,01	57,2±0,01	3,15±0,02	57,5±0,02	3,28±0,01	64,0±0,01
14	3,19±0,01	59,5±0,01	3,31±0,01	65,5±0,01	3,18±0,01	59,2±0,01	3,19±0,01	59,5±0,01	3,33±0,02	66,3±0,02
24	3,29±0,02	64,7±0,02	3,44±0,02	71,8±0,02	3,31±0,02	65,5±0,02	3,32±0,01	65,8±0,01	3,44±0,02	72,0±0,02
27	3,32±0,01	66,0±0,01	3,46±0,02	73,0±0,02	3,33±0,01	66,5±0,01	3,33±0,01	66,7±0,01	3,47±0,01	73,5±0,01
30	3,35±0,01	67,5±0,01	3,48±0,01	74,2±0,01	3,35±0,01	67,5±0,01	3,35±0,01	67,5±0,01	3,49±0,01	74,3±0,01
36	3,39±0,01	69,7±0,01	3,52±0,01	75,8±0,01	3,37±0,01	68,5±0,01	3,37±0,01	68,7±0,01	3,51±0,01	75,5±0,01
48	3,41±0,01	70,7±0,01	3,55±0,02	77,7±0,02	3,41±0,01	70,3±0,01	3,40±0,01	70,2±0,01	3,55±0,01	77,5±0,01

Так же как и на зерновках пшеницы в вариантах с использованием Крезацина и Рибав-Экстра наблюдалось сокращение во времени этапов набухания. Первый этап завершился через 10 часов в варианте с Крезацином, где влажность составляла 60,0%, и через 11 часов в варианте с Рибавом-Экстра (60,5%). Влажности 74,2% (Рибав-Экстра) и 74,3% (Крезацин) зерновки синхронно достигали через 30 часов от момента намачивания. Через 48 часов степень набухания зерновок под действием Крезацина составляла 77,5%, Рибав-Экстра – 77,7%.

Полученные нами данные согласуются с приводимыми данными литературы [35, 36, 46, 48, 49]. Указывается, что более быстрое достижение пороговых уровней оводненности семян может свидетельствовать об активном гидролизе углеводов и возрастании сосущей силы семян [42].

Таким образом, обработка препаратами Крезацин и Рибав-Экстра приводит к сокращению временного промежутка прохождения основных этапов набухания семян, что может приводить к повышению активности метаболических процессов под действием данных препаратов.

3.2 Суммарная активность α - и β -амилазы в семенах при набухании

При оценке жизнеспособности семян, способных к активации метаболизма под действием поступающей воды и дружному прорастанию, используют показатели активности окислительно-восстановительных и гидролитических ферментов – пептидаз, липаз и амилаз [120].

В первые часы набухания семян происходит либо переход уже имеющихся ферментов в активное состояние, либо их синтез, либо активация и синтез одновременно, что обуславливает повышение дыхания, и утилизацию запасных веществ семени [56].

На первых этапах набухания и прорастания семян активация ферментного комплекса рассматривается как процесс начальной функциональности фермента без синтеза белков, где вода является обязательным, но не лимитирующим фактором [160, 173, 174].

Реполимеризация запасных питательных веществ семени у однодольных зерновых культур, в отличие от двудольных растений, соотнесена с периодом про-

растания, что дает им преимущество в энергетическом обеспечении и времени осуществления данного процесса [141].

Распад вторичных метаболитов, отложенных в запас и необходимых для обеспечения прорастания, осуществляется на разных временных промежутках. В течение первых минут происходит использование низкомолекулярных углеводов, поддерживающих дыхание зародыша. В течение первых 24 часов фиксируется избирательный распад запасных углеводов, липидов и белков, что обеспечивает процессы дыхания, а также первичного синтеза. В последующие несколько суток осуществляется массовый распад запасных веществ под действием синтезированных гидролаз и контролем гормональной системы [82].

Амилазы относятся к группе гидролаз, катализирующих расщепление крахмала до мальтозы и декстринов с различной молекулярной массой. Отношение к расщепляемому субстрату привело к выделению α - и β -амилазы. Первая расщепляет декстрины высокой молекулярной массы, образуемые при действии β -амилазы на амилопектин крахмала, до соединений с более низкой молекулярной массой и некоторого количества мальтозы. Вторая – амилозу крахмала полностью переводит в моносахара (мальтоза), а амилопектин расщепляет до высокомолекулярных декстринов. Таким образом, только совместное действие амилаз способно полноценно катализировать расщепление крахмала (95%). Специфичность данных ферментов проявляется также в их термостабильности и отношению к кислотности среды. Высоким содержанием α - и β -амилазы характеризуются зерновки пшеницы, ржи, ячменя, при этом их количество и соотношение меняется в покоящихся и прорастающих семенах [64].

В регуляции активации и синтеза ферментов принимают участие факторы либо существующие в самом семени (зародыше, щитке, эндосперме), либо образующиеся в процессе прорастания. К таковым можно отнести как метаболиты (аминокислоты, жирные кислоты, моно- и дисахара) так и гормональные соотношения и взаимодействия. При этом внешнее воздействие оказывает существенное влияние на работу ферментов [44].

В проведенных нами исследованиях изучалось влияние регуляторов роста на показатели суммарной активности α - и β -амилазы в зерновках пшеницы и ячменя в интервале от момента намачивания семян до 12 часов, с измерениями, проводимыми каждый час. Было отмечено, что возрастание показателей активности амилазы по всем вариантам опыта проходило в первые 4 часа эксперимента. Затем показатели стабилизировались и не менялись значительно до завершения измерений.

Общеизвестно, что обменные процессы в семенах возрастают при набухании и последующем прорастании. Но не всегда та же динамика наблюдается при активации ферментов. Повышение активности ряда ферментов может наблюдаться в первые часы набухания, а затем сохраняется на определенном уровне длительный промежуток времени [82].

В сухих зерновках пшеницы активность общей амилазы составляла $23,11 \times 10^{-4}$ мг гидролизованного крахмала/мл ферментной вытяжки в час (таблица 4). Через час от момента намачивания зерновок в контрольном варианте показатель возрос в 3 раза и составил $71,11 \times 10^{-4}$ мг/мл·час. Затем шло значительное поступательное увеличение суммарной активности α - и β -амилазы до интервала, равного 4 часам от начала эксперимента. В данный промежуток времени показатель увеличивался относительно первого часа измерений в 2,8 раза, а относительно сухой зерновки – в 8,6 раза. Далее активность амилазы изменялась незначительно и через 12 часов составляла $207,14 \times 10^{-4}$ мг/мл·час.

В вариантах с регуляторами роста наблюдалась та же динамика суммарной активности α - и β -амилазы в течение всего периода измерений, но абсолютные значения изменялись. Эпин-Экстра вызывал повышение активности ферментов на 2,5-5,7% относительно контрольных показателей.

В варианте с Мивалом-Агро превышения контрольных значений отмечены через 2 и 3 часа и составили 7,6% и 1,3% соответственно.

Таблица 4 – Активность α - и β -амилазы в зерновках пшеницы при набухании, мг /мл·час($\times 10^{-4}$)

Вариант	Время набухания, часы						
	сухие зерновки	1	2	3	4	8	12
Контроль	23,11 \pm 0,02	71,11 \pm 0,02	94,22 \pm 0,02	138,67 \pm 0,01	199,11 \pm 0,03	205,41 \pm 0,01	207,14 \pm 0,03
Рибав- Экстра	-	80,00 \pm 0,01	108,44 \pm 0,01	156,44 \pm 0,01	199,11 \pm 0,01	206,00 \pm 0,03	206,76 \pm 0,01
Эпин-Экстра	-	72,89 \pm 0,02	99,56 \pm 0,01	142,22 \pm 0,03	200,89 \pm 0,01	204,34 \pm 0,02	207,52 \pm 0,01
Мивал-Агро	-	71,11 \pm 0,02	101,33 \pm 0,03	140,44 \pm 0,01	199,11 \pm 0,01	205,53 \pm 0,01	206,93 \pm 0,03
Крезацин	-	78,22 \pm 0,01	103,11 \pm 0,02	149,33 \pm 0,01	197,33 \pm 0,01	206,11 \pm 0,01	207,88 \pm 0,03

Крезацин и Рибав-Экстра вызывали более значительное увеличение активности ферментов в первые часы набухания семян.

Под действием Крезацина активность общей амилазы возрастала на 7,7-10,0%, при максимальном увеличении относительно контроля через 1 час после намачивания. Под действием Рибав-Экстра активность ферментов повышалась на 12,5-15,1%, но наибольшие превышения фиксировались через 2 часа.

В опыте на зерновках ячменя наблюдалась та же тенденция изменения активности общей амилазы в течение всего периода измерений.

Суммарная активность α - и β -амилазы в сухих зерновках ячменя составляла $28,91 \times 10^{-4}$ мг/мл·час (таблица 5). В первый час измерений она возрастала в 2,6 раза. Затем активность ферментов также как и в зерновках пшеницы, стремительно увеличивалась в течение трех последующих часов, и в интервале, соответствующем 4 часам от начала набухания превышала значения сухой зерновки в 6,5 раза.

В вариантах с регуляторами роста динамика изменения суммарной активности α - и β -амилазы соответствовала изменениям, регистрируемым в контрольном варианте с некоторым превышением абсолютных значений.

Под действием Эпина-Экстра активность гидролитических ферментов увеличивалась на 2,4-10,1%, Мивала-Агро – на 4,7-10,1%. Наибольшие превышения относительно контроля в обоих вариантах отмечены через 4 часа набухания.

Рибав-Экстра вызывал повышение активности общей амилазы на 7,1-17,0%, Крезацин – на 9,5-20,8% относительно контрольных значений. При этом максимальные превышения отмечены через 2 часа с момента начала набухания.

При анализе результатов влияния регуляторов роста на изучаемый показатель отмечено, что данные препараты не изменяют обычный ход процесса, так как динамика активности ферментов соответствовала контрольным значениям. На зерновках пшеницы максимальные превышения получены в варианте с Рибавом-Экстра, на зерновках ячменя – с Крезацином.

Таблица 5 – Активность α - и β -амилазы в зерновках ячменя при набухании, мг/мл·час($\times 10^{-4}$)

Вариант	Время набухания, часы						
	сухие зерновки	1	2	3	4	8	12
Контроль	28,91 \pm 0,04	75,88 \pm 0,03	95,75 \pm 0,02	140,92 \pm 0,03	178,86 \pm 0,31	197,11 \pm 0,04	201,41 \pm 0,08
Рибав- Экстра	-	81,30 \pm 0,01	112,01 \pm 0,08	158,99 \pm 0,02	199,75 \pm 0,02	201,07 \pm 0,03	202,76 \pm 0,02
Эпин-Экстра	-	77,69 \pm 0,02	101,17 \pm 0,02	146,34 \pm 0,03	196,93 \pm 0,01	198,04 \pm 0,01	201,52 \pm 0,01
Мивал-Агро	-	79,49 \pm 0,02	102,98 \pm 0,01	147,54 \pm 0,01	196,93 \pm 0,04	198,13 \pm 0,01	201,93 \pm 0,02
Крезацин	-	83,11 \pm 0,08	115,63 \pm 0,02	160,79 \pm 0,02	198,74 \pm 0,02	200,17 \pm 0,02	202,88 \pm 0,03

В литературе имеются данные об изменении активности амилазы в семенах при прорастании под действием температурных, физических воздействий, а также различных росторегулирующих веществ [23, 27, 96].

Таким образом, исходя из полученных результатов, можно предположить, что изучаемые регуляторы роста оказывают влияние на активность гидролитических ферментов (α - и β -амилазы) при набухании зерновок пшеницы и ячменя. Учитывая динамику изменения активности ферментов в интервале до 12 часов набухания, в большей степени стимулируется активность β -амилазы, которая присутствует в сухих зерновках. Для повышения активности α -амилазы необходим большой промежуток времени, обусловленный ее синтезом в прорастающих зерновках.

Установленное повышение активности гидролитических ферментов может способствовать более быстрой утилизации запасных веществ семени, и ускоренному прорастанию. Выявлена высокая корреляционная зависимость между активностью гидролитических ферментов (через 3 часа после намачивания) и энергией прорастания: для пшеницы коэффициент корреляции составил $R=0,9548$, $y=0,548x + 4,3381$, для ячменя $R=0,8964$, $y=0,4836x + 12,319$.

3.3 Степень активности пероксидазы в семенах при прорастании и проростках

Семена пшеницы и ячменя, относясь к группе ортодоксальных семян, в период покоя находятся в состоянии гипоболизма, что обусловлено низким содержанием воды и, соответственно, инактивацией ряда ферментов.

Так в основе снижения дыхания, лежит изменение жирнокислотного состава мембран митохондрий и их ферментной системы, обеспечивающих процессы окислительного фосфорилирования. Но некоторая активность процессов окисления определяется во всех покоящихся семенах [131].

Уже в первые часы набухания семян регистрируется изменение активности оксидазных ферментов, в том числе пероксидазы. Она способствует реакциям окисления свободных радикалов, которые, в свою очередь, инициируют ПОЛ (перекисное окисление липидов), вызывая повышение дыхательной активности ми-

тохондрий. Возрастание активности пероксидазы, в данный момент, является свидетельством ее участия в процессах прорастания семян на самых ранних этапах [120].

Доказана роль пероксидазы в обеспечении метаболической функциональности активности покоящихся семян. В результате катализа последовательного восстановления кислорода до воды, обеспечивается оводненность осевых органов зародыша, что делает его жизнеспособным [116, 119].

Структура пероксидазы характеризуется наличием полипептидной цепи, состоящей из 200-300 аминокислот, и трехвалентным железом в комплексе с протопорфирином, что определяет ее как двухкомпонентный фермент. Согласно строению фермента, в нем выделяют два активных центра, которые могут определять его полифункциональность [64, 181, 192].

Функциональная активность пероксидазы в растениях связана с реакциями оксидазного и пероксидазного окисления, последние из которых определяют реакции, как индивидуального окисления субстратов, так и совместного окисления. Реакции индивидуального окисления субстратов делятся на реакции с медленно и быстро окисляемыми субстратами, являющиеся донаторами как электронов, так и водорода [116].

Пероксидазная активность сопряжена с содержанием перекиси водорода, которую фермент восстанавливает до воды с одновременным окислением низкомолекулярных антиоксидантов, как в прорастающих семенах, так и в проростках [117]. Последние, в свою очередь, аккумулируясь в тканях, обеспечивают подавление образования и накопления свободных радикалов, но в высоких концентрациях способны инактивировать пероксидазу. Согласно литературным данным, фермент способен окислять вещества, которые сами обладают антиокислительной активностью. Показано, что высокие концентрации аскорбиновой кислоты и гидрохинона снижали активность пероксидазы при экзогенном применении [116].

Субстратом фермента могут являться также различные биологически активные вещества, при окислении которых происходит образование свободных радикалов, и возрастают реакции ПОЛ. Как следствие, происходит активация общего

метаболизма в семенах, повышается уровень дыхания, что находит отражение в увеличении скорости процессов прорастания [117, 118].

Активность пероксидазы изучали в зерновках пшеницы и ячменя в интервале 24 часов изначально каждые 4 часа (4, 8, 12 часов) и по завершению первых суток набухания и прорастания (рисунки 4,5).

Активность пероксидазы в зерновках пшеницы на контроле составляла 66,42 ед/г сырой массы в минуту в интервале, соответствующем 4 часам от момента намачивания, что в 1,9 раза превышало содержание фермента в сухих зерновках (34,12 ед/г·мин). Затем показатель поступательно возрастал в течение всего периода измерений. Через 8 часов он составлял 75,54 ед/г·мин, 12 часов – 79,44 ед/г·мин и 24 часа – 82,38 ед/г·мин (приложение 1). Согласно полученным результатам можно свидетельствовать о том, что наиболее интенсивно активность фермента возрастала в первые 8 часов.

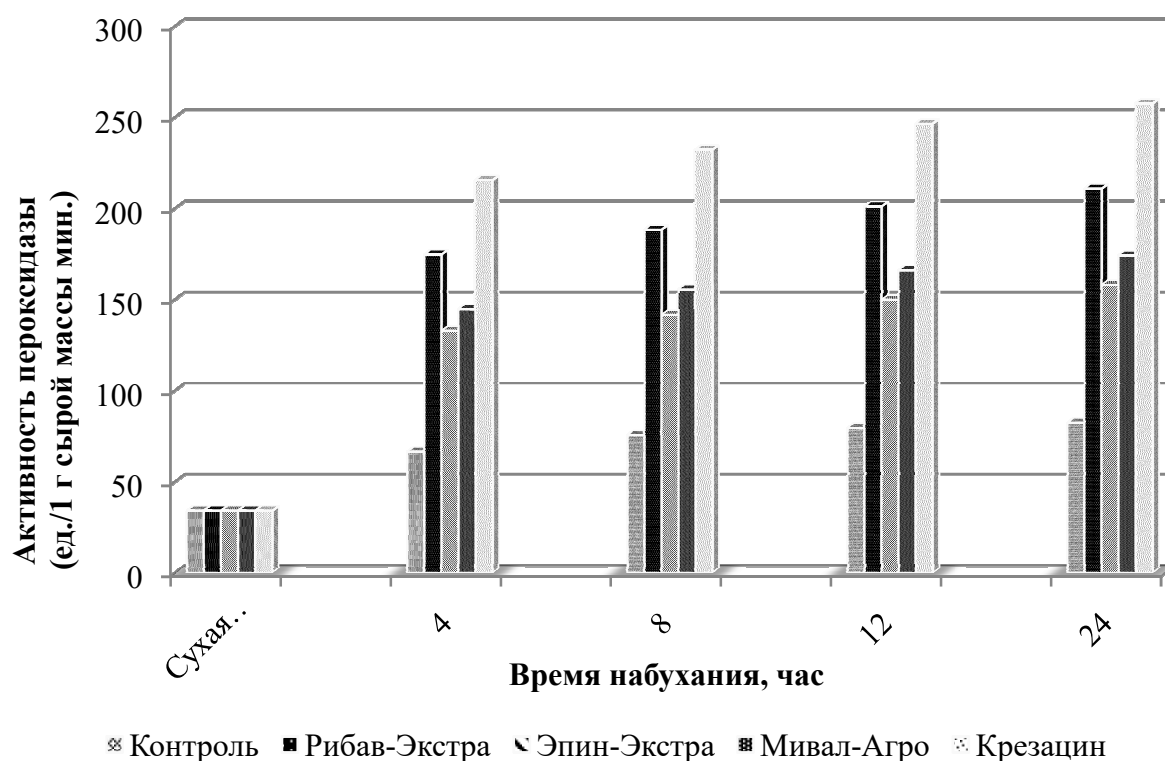


Рисунок 4 – Активность пероксидазы в зерновках пшеницы

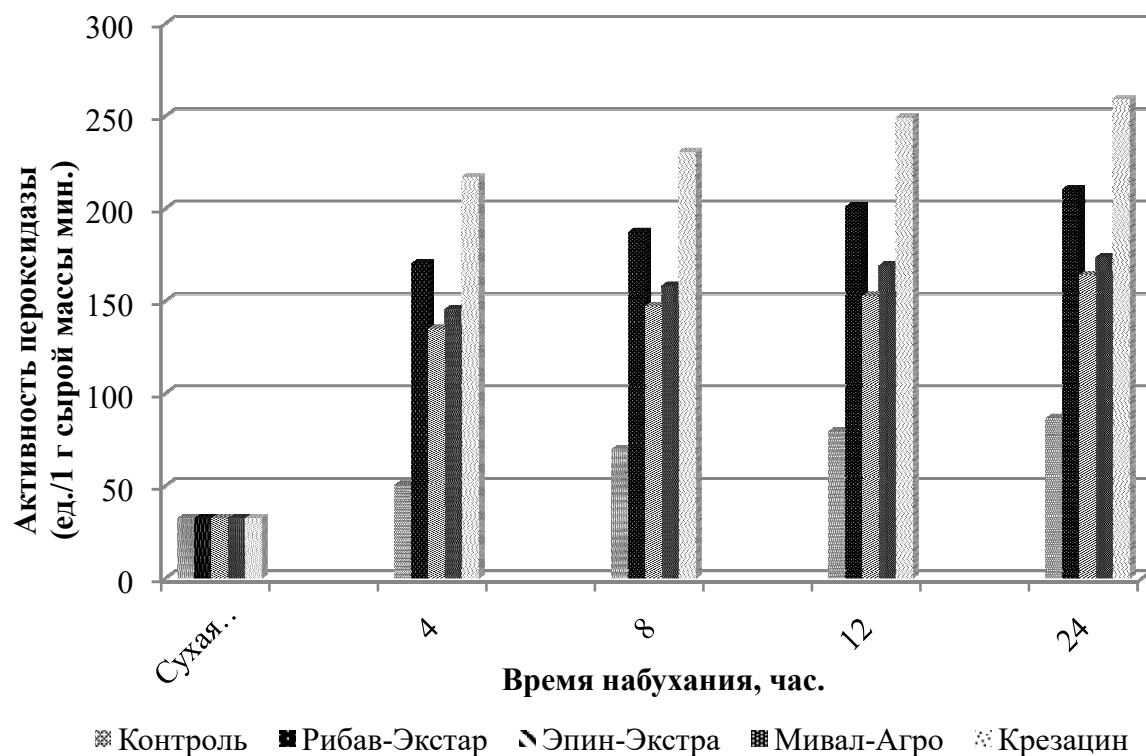


Рисунок 5 – Активность пероксидазы в зерновках ячменя

Затем показатели хоть и увеличивались, но скорость образования фермента несколько снижалась.

В вариантах с регуляторами роста сохранялась линейная зависимость возрастания активности пероксидазы, но интенсивность процесса существенно увеличивалась.

Обработка Эпином-Экстра вызвала увеличение активности фермента через 4 часа в 3,9 раза (132,78 ед/г·мин) относительно сухих зерновок.

Превышение относительно контрольных значений составляло 100%. В последующие часы измерений активность пероксидазы по абсолютным значениям превосходила контроль на 87,0-91,7%.

Еще большую эффективность проявил препарат Мивал-Агро. Относительно сухих зерновок через 4 часа набухания активность пероксидазы возрастала в 4,2 раза. Относительно контрольных значений наблюдалось увеличение изучаемого показателя на 105,6-117,6% в течение периода измерений.

Максимальные результаты были получены при обработке зерновок препаратами Рибав-Экстра и Крезацин. Первый увеличивал активность пероксидазы на 149,2-163,0% по сравнению с контролем в интервале от 4 до 24 часов набухания и прорастания семян. Второй повышал активность фермента на 207,4-224,4%. Возрастание изучаемого показателя на первом этапе измерений относительно сухих зерновок составляло 5,2 раза (Рибав-Экстра) и 6,3 раза (Крезацин).

По степени воздействия препараты располагались следующим образом: Эпин-Эстра < Мивал-Агро < Рибав-Экстра < Крезацин. Различия по вариантам были статистически достоверны ($P < 0,05$).

Активность пероксидазы в сухих зерновках ячменя составляла 32,46 ед/г·мин. Через 4 часа в контрольном варианте она возростала в 1,6 раза и составляла 50,52 ед/г·мин, через 8 часов – 69,72 ед/г·мин, 12 часов – 79,32 ед/г·мин, 24 часа – 86,58 ед/г·мин (приложение 2). То есть, как и в зерновках пшеницы наибольшая скорость образования фермента наблюдалась в первые 8 часов набухания.

Зерновки ячменя оказались несколько более восприимчивы к воздействию регуляторов роста. Так в варианте с Эпином-Экстра активность пероксидазы возростала в 4,2 раза (4 часа) относительно показателей сухой зерновки. Относительно контрольных значений показатель увеличивался на 89,3-166,8%.

Мивал-Агро способствовал повышению активности фермента на 100,5-188,0% относительно контроля в течение периода измерений. Через 4 часа набухания активность пероксидазы возростала в 4,5 раза по сравнению с количеством фермента в сухих зерновках.

Как и в опыте с зерновками пшеницы наибольшую эффективность показали препараты Рибав-Экстра и Крезацин. Через 4 часа от момента намачивания активность пероксидазы в данных вариантах относительно сухих зерновок возростала в 5,3 раза и 6,7 раза соответственно. Превышение над контрольными значениями составляли в первом случае 142,8-236,9%, во втором – 199,3-329,3%.

На обеих культурах максимальные превышения контрольных значений под действием регуляторов роста фиксировались через 4 часа набухания зерновок.

Далее стимулирующее воздействие несколько снижалось на зерновках ячменя, а на зерновках пшеницы данная динамика была менее выраженной.

Результаты корреляционно-регрессионного анализа показали положительную связь между активностью пероксидазы (через 24 часа набухания) и энергией прорастания: для пшеницы $R=0,7705$, $y=0,0501x + 75,181$, для ячменя $R=0,7027$, $y=0,0512x + 76,156$.

Пероксидаза, наряду с другими ферментами составляет антиоксидантную систему защиты растений, цель которой защитить организм от окислительного шока в период интенсивного роста посредством инактивации активных форм кислорода. В этой связи в семенах и последующих проростках фиксируется высокая активность фермента [116].

Активность пероксидазы изучали в проростках пшеницы и ячменя в возрасте 7, 9 и 11 суток (таблицы 6, 7).

Таблица 6 – Активность пероксидазы в проростках пшеницы (ед/г сырой массы·мин)

Вариант	Время прорастания, сутки		
	7	9	11
Контроль	877,20±1,59	918,60±2,40	1131,73±1,07
Рибав-Экстра	1371,00±6,35	1468,80±1,04	1867,73±1,17
Эпин-Экстра	1307,40±2,26	1330,80±2,16	1575,47±1,05
Мивал-Агро	1303,20±3,60	1386,60±1,20	1622,40±0,43
Крезацин	1902,60±1,04	2034,00±3,60	2386,1330±4,27

По абсолютным значениям на обеих культурах показатели в каждом варианте были очень близки. В проростках пшеницы на контроле активность пероксида-

зы составляла 877,20 ед/г·мин (возраст 7 суток), 918,60 ед/г·мин (возраст 9 суток) и 1131,73 ед/г·мин (возраст 11 суток).

Таблица 7 – Активность пероксидазы в проростках ячменя (ед/г сырой массы·мин)

Вариант	Время прорастания, сутки		
	7	9	11
Контроль	885,00±2,16	946,80±1,80	1262,93±2,13
Рибав-Экстра	1352,40±6,35	1508,40±5,20	1813,33±2,13
Эпин-Экстра	1322,40±1,59	1367,40±3,65	1605,33±2,82
Мивал-Агро	1290,60±2,08	1411,80±1,20	1729,07±5,64
Крезацин	1935,60±2,16	2161,20±0,60	2381,87±4,65

В проростках ячменя в контрольном варианте активность фермента составляла 885,0 ед/г·мин; 946,8 ед/г·мин; 1262,93 ед/г·мин на 7, 9 и 11 сутки соответственно. На обеих культурах с увеличением возраста проростков активность пероксидазы увеличивалась. Та же динамика отмечалась и в вариантах с регуляторами роста. То есть изучаемые препараты не влияли на ход процесса, но увеличивали его интенсивность.

У проростков пшеницы в возрасте 7 суток активность пероксидазы под действием препаратов возрастала на 48,6-116,9%, в возрасте 9 суток – на 44,9-121,0%, в возрасте 11 суток – на 39,2-111,0%. Некоторая тенденция к снижению стимулирующего воздействия отмечена на 11 сутки. Исключение составил вариант с Ри-

бавом-Экстра, где максимальные превышения фиксировались именно в этом возрасте проростков.

В проростках ячменя увеличение активности фермента относительно контроля на 7 сутки составляло 45,8-118,7%, на 9 сутки – 44,4-128,2%, на 11 сутки – 27,1-88,5%. Четкая тенденция к снижению стимулирующего эффекта по мере увеличения возраста проростков отмечена в варианте с Эпином-Экстра. В остальных вариантах наибольшая разница по абсолютным значениям активности пероксидазы между контрольным и опытными вариантами отмечена на 9 сутки. При этом на 11 сутки эта разница уменьшалась, хотя и оставалась достаточно значительной.

Согласно полученным результатам, наиболее эффективным оказалось использование препарата Крезацин, где отмечены наиболее высокие показатели активности пероксидазы, независимо от возраста проростков.

Полученные нами результаты согласуются с данными литературы, где различные экзогенные воздействия приводят к повышению активности пероксидазы в зерне пшеницы в 4-5 раз, проростках – в 1,8-2,0 раза, проростках ячменя – в 1,4-1,7 раза [25, 120, 123]. Отмечено также, что повышение активности пероксидазы в проростках ячменя может способствовать активизации процессов фотосинтеза и трансформации ксенобиотиков [113]. Активация синтеза фермента приводит к повышению жизнеспособности проростков пшеницы, и связана с устойчивостью к гипертермии и недостатку воды [54].

Таким образом, повышение активности пероксидазы под действием регуляторов роста может послужить критерием оценки эффективности препаратов при активации метаболических процессов в процессе набухания семян и развития проростков, и возможной последующей стрессоустойчивостью растений к влиянию абиотических факторов.

3.4 Энергия прорастания и всхожесть семян

Посевные качества семян – важный критерий получения высокого урожая сельскохозяйственных культур. Основными показателями для оценки выступают энергия прорастания и всхожесть.

Лабораторная всхожесть – способность семян образовывать функционально полноценные проростки при оптимальных условиях проращивания. При неблагоприятных погодных условиях показатели лабораторной и полевой всхожести могут существенно различаться. Важную роль при оценке качества семян играет энергия прорастания, регистрируемая через 72 часа от момента прорастания и характеризующаяся как способность к быстрому и дружному прорастанию семян за более короткий срок, чем при определении всхожести.

Нарушения процессов роста и развития проростков связаны преимущественно с изменением структуры клеточных мембран вследствие повреждения, в результате чего скорость поступления воды в семена увеличивается и наступает гипоксия зародыша [14]. При дальнейшем переходе от гипоксии к аэробному дыханию семена подвергаются окислительному стрессу вследствие образования свободных радикалов.

Всхожесть семян в анаэробных условиях объясняется способностью мобилизовать запасные вещества эндосперма и транспортировать их в зародыш с целью обеспечения синтеза достаточного количества АТФ [13].

Физиологические стрессовые факторы способны приводить к образованию наиболее опасных активных форм кислорода и свободных радикалов: пероксида водорода и супероксиданиона [162]. Данные вещества оказывают существенное влияние на активность антиоксидантных ферментов, в частности, пероксидаз, вследствие этого посевные качества семян снижаются [177].

Обнаружено уменьшение ферментативной активности дегидрогеназ и пероксидаз в результате понижения жизнеспособности и всхожести семян [120].

В результате снижения активности антиоксидантных ферментов в семенах начинается процесс денатурации белков, что приводит к изменению структуры ферментов и их функциональной перестройке.

Важную роль в состоянии макромолекул и мембран в процессе набухания семян играет баланс между антиоксидантной активностью ферментов и продуктов свободно-радикальных реакций [182]. Повышенной активностью антиоксидантных ферментов обладают зародыши семян высокого качества [154, 157, 158, 197].

По показателям посевных качеств семян проводят анализ ценности сорта и потенциальной продуктивности, что имеет большое значение в практическом растениеводстве.

Предпосевная обработка семян может существенно увеличить скорость прорастания семян, и таким образом, улучшить их посевные качества без ухудшения сортности [65].

В результате проведенных исследований установлено повышение энергии прорастания и лабораторной всхожести семян, обработанных регуляторами роста (рисунки 6,7, приложения 3,4).

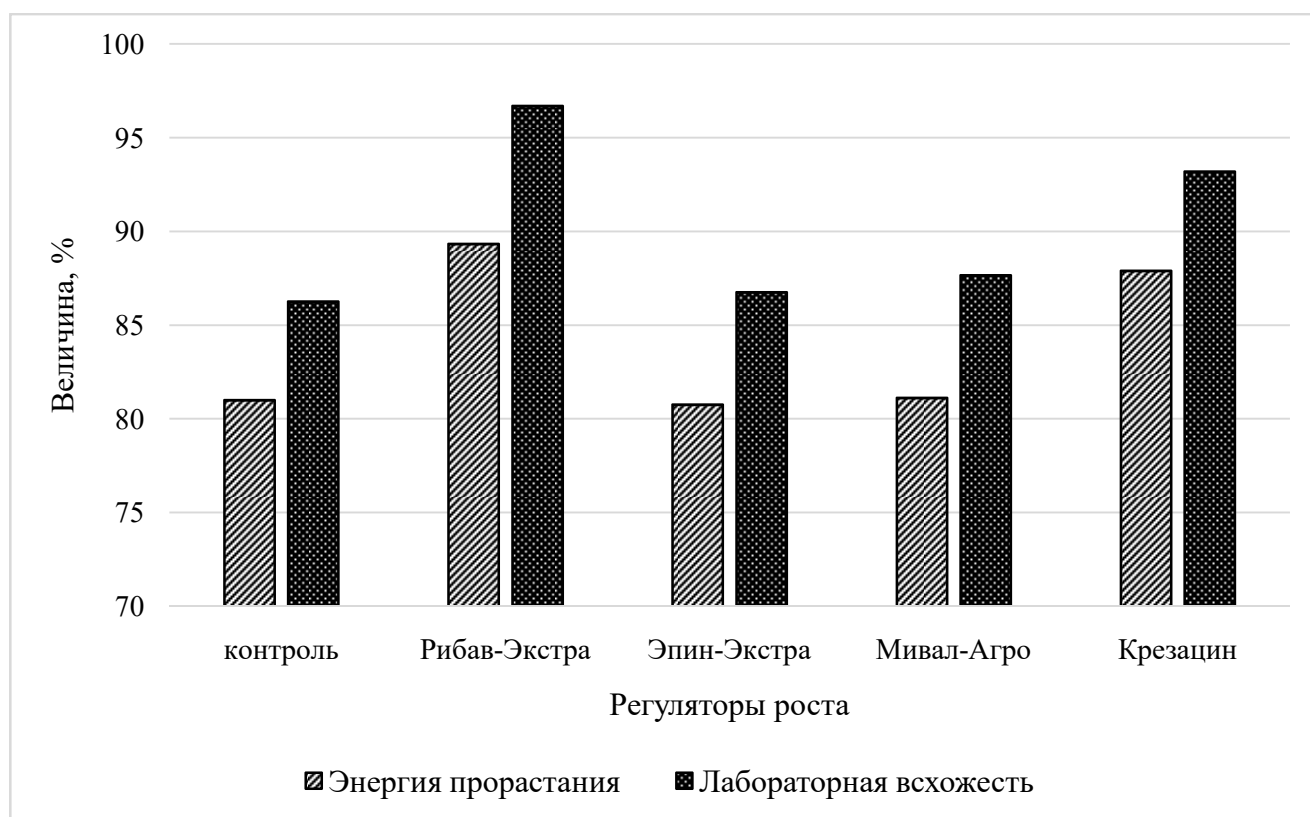


Рисунок 6 – Энергия прорастания и лабораторная всхожесть семян пшеницы, %

Обработка семян пшеницы регулятором роста Эпин-Экстра в среднем за три года не оказала влияния на посевные качества семян. Регистрируемые значения в варианте с Мивалом-Агро показали небольшое, но статистически достоверное увеличение лабораторной всхожести на 1,4% ($P < 0,05$). Энергия прорастания соответствовала контрольным значениям.

В вариантах с Рибавом-Экстра при обработке семян пшеницы энергия прорастания и лабораторная всхожесть увеличивались относительно контроля на 8,3% и 10,4% соответственно. Крезацин способствовал увеличению данных значений на 6,9% и 7,0% соответственно.

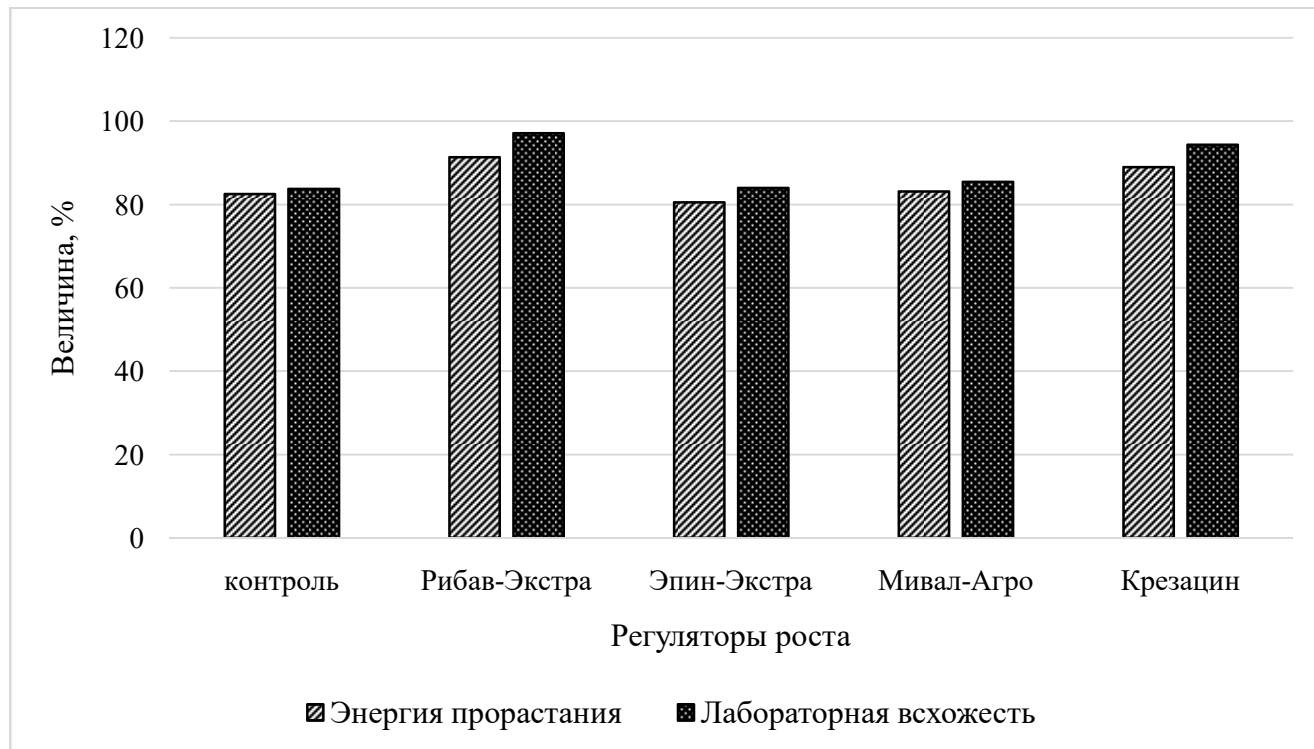


Рисунок 7 – Энергия прорастания и лабораторная всхожесть семян ячменя, %

Результаты корреляционно-регрессионного анализа показали прямую зависимость между энергией прорастания и лабораторной всхожестью семян пшеницы: коэффициент корреляции $R=0,9836$, уравнение регрессии имеет следующий вид: $y=1,0729x - 0,0342$.

Обработка семян ячменя Эпином-Экстра также не оказала существенного влияния на их посевные качества. Лабораторная всхожесть в варианте с регулятором роста Мивал-Агро увеличивались по сравнению с контрольным вариантом на 1,7% .

В вариантах с Рибавом-Экстра при обработке семян ячменя регистрируемые показатели увеличивались относительно контроля на 8,9% и 13,4% соответственно. Крезацин способствовал увеличению энергии прорастания и лабораторной всхожести на 6,5% и 10,6% соответственно.

При обработке семян ячменя регуляторами роста также обнаружена положительная корреляция между показателями энергии прорастания и лабораторной всхожести: коэффициент корреляции 0,9847, уравнение регрессии - $y=1,3452x - 25,803$.

Семена, имеющие высокие значения лабораторной всхожести, не всегда дают хорошие всходы. Густота всходов определяется показателем полевой всхожести, которая помимо физиолого-биохимических критериев качества семян зависит также и от условий внешней среды.

В результате проведенных исследований установлено повышение полевой всхожести семян пшеницы и ячменя при предпосевной обработке регуляторами роста (рисунки 8, 9, приложения 5,6).

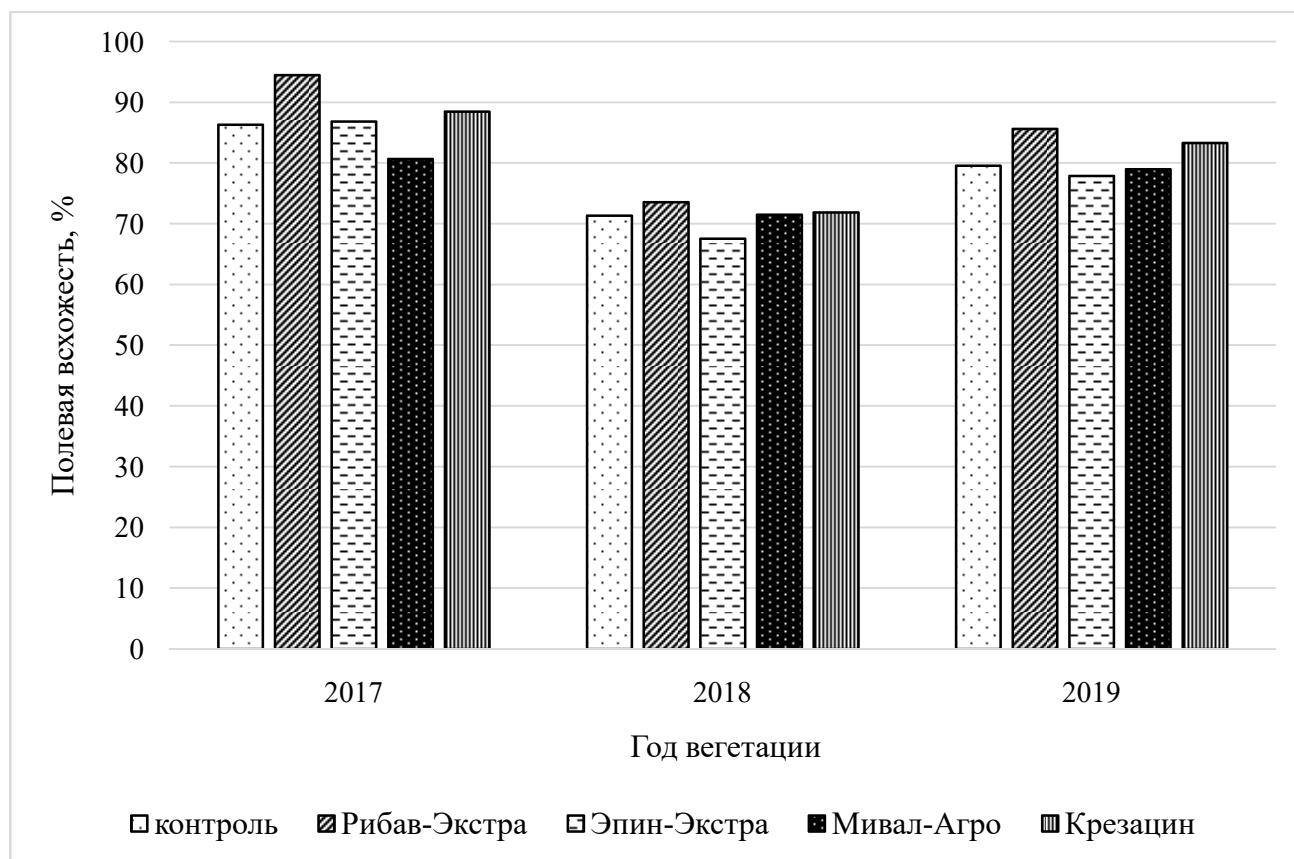


Рисунок 8 – Показатели полевой всхожести семян пшеницы, %

В 2017 году (ГТК посев-всходы – 1,92) в полевых опытах на пшенице было отмечено увеличение полевой всхожести в варианте с Рибавом-Экстра на 8,2%, Крезацином – 2,2%. Остальные регуляторы не оказали влияния на полевую всхо-

жесть семян пшеницы. Полевая всхожесть семян в контрольном варианте составляла 86,4%.

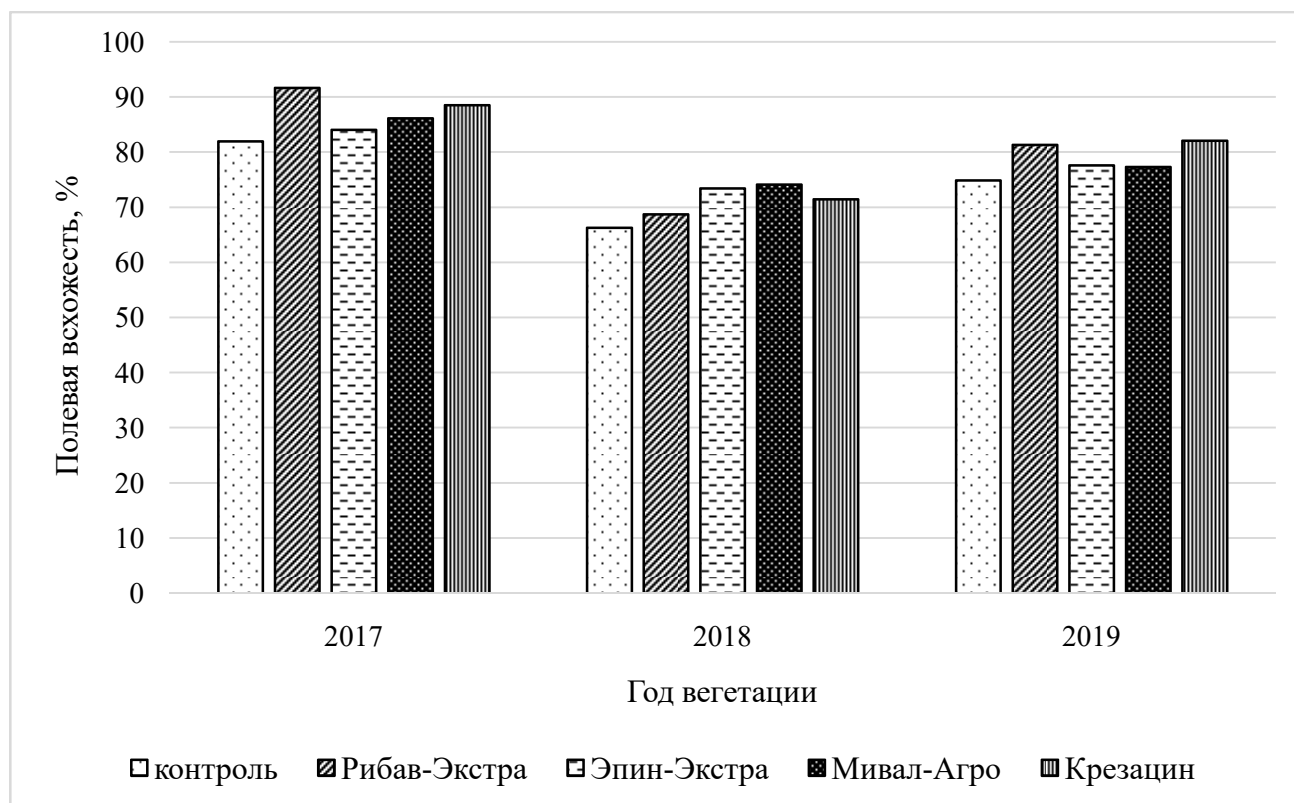


Рисунок 9 – Показатели полевой всхожести семян ячменя, %

Результаты корреляционно-регрессионного анализа показали прямую зависимость между лабораторной и полевой всхожестью семян пшеницы: коэффициент корреляции $R=0,7945$, уравнение регрессии имеет следующий вид: $y=0,854x + 10,462$.

При обработке семян ячменя регуляторами роста положительный эффект наблюдался по всем вариантам опыта. Изучаемый показатель увеличивался на 2,1% (Эпин-Экстра), 4,2% (Мивал-Агро), 6,6% (Крезацин), 10,7% (Рибав-Экстра). Полевая всхожесть семян в контрольном варианте составляла 82,0%.

Корреляционный коэффициент $R=0,9171$, уравнение регрессии: $y=0,6084x + 31,645$.

В 2018 году (ГТК посев-всходы – 0,08) регуляторы роста не оказали существенного влияния на полевую всхожесть семян пшеницы. Только в варианте с

Рибавом-Экстра она достоверно увеличивалась на 2,2%. Полевая всхожесть семян в контрольном варианте составляла 71,4%.

Обнаружена средняя корреляция между лабораторной и полевой всхожестью семян пшеницы: коэффициент корреляции $R=0,6993$, уравнение регрессии имеет следующий вид: $y=0,3338x + 41,128$.

При обработке семян ячменя положительный эффект наблюдался по всем вариантам опыта. Изучаемый показатель увеличивался на 2,4-7,8%. Полевая всхожесть семян в контрольном варианте составляла 66,4%.

Результаты корреляционно-регрессионного анализа показали слабую отрицательную зависимость между лабораторной и полевой всхожестью семян пшеницы: коэффициент корреляции $R= - 0,1935$, уравнение регрессии имеет следующий вид: $y=-0,1048x + 80,288$. Период посев-всходы 2018 года характеризовался крайне неблагоприятными условиями, что объясняет различия между полевой и лабораторной всхожестью и отсутствие зависимости между этими показателями.

В 2019 году (ГТК посев-всходы – 0,17) в полевых опытах на пшенице было отмечено увеличение полевой всхожести в варианте с Рибавом-Экстра на 6,0%, Крезацином – 3,7%. Полевая всхожесть семян в контрольном варианте составляла 79,6%

Несмотря на неблагоприятные условия в период от посева до всходов, в данном году было значительное количество осадков зимой. Таяние снега обеспечило достаточный запас ранневесенней влаги в почве, что и позволило семенам прорасти.

Обнаружена высокая положительная корреляция между лабораторной и полевой всхожестью семян пшеницы: корреляционный коэффициент $R=0,9727$, уравнение регрессии имеет следующий вид: $y=0,6858x + 19,338$.

При обработке семян ячменя регуляторами роста положительный эффект наблюдался по всем вариантам опыта. Изучаемый показатель увеличивался на 2,4-7,2%, при максимальных показателях в вариантах с Рибавом-Экстра и Крезацином. Полевая всхожесть семян в контрольном варианте составляла 74,9%.

Результаты корреляционно-регрессионного анализа показали прямую зависимость между лабораторной и полевой всхожестью семян пшеницы: коэффициент корреляции $R=0,9500$, уравнение регрессии имеет следующий вид: $y=0,4905x + 35,374$.

Таким образом, в результате проведенных исследований было установлено, что обработка семян пшеницы и ячменя отдельными регуляторами роста приводит к повышению энергии прорастания и лабораторной всхожести.

Результаты, полученные в лабораторных условиях частично подтверждаются экспериментальными данными полевых опытов, что отражено в показателях полевой всхожести.

3.5 Динамика линейных и количественных показателей роста проростков

Активизация процессов метаболизма при набухании и прорастании зерновок пшеницы и ячменя реализуется в стратегии роста проростков, которая объективно отражает интенсивность начальных процессов, происходящих в семени.

Стратегию роста под действием изучаемых препаратов рассматривали в динамике у проростков в возрасте 7, 9, и 11 суток по регистрации линейных (длина ростка, длина корня) и количественных показателей (количество нормально развитых корней). С учетом разной скорости роста зародышевых корней целесообразным сочли определять среднее значение длины всех развитых корней, среднее значение длины трех наиболее развитых корней и максимальную длину корня в формирующейся корневой системе растений.

В контрольном варианте длина ростков проростков пшеницы в возрасте 7 суток составляла 10,21 см и в возрасте 11 суток увеличивалась до 11,94 см (таблица 8). Количество корней у 7-суточных проростков фиксировалось на уровне 6,53 штук на растение. Средняя длина всех нормально развитых корней составляла 3,99 см. При этом длина трех наиболее развитых корней была на уровне 4,16 см, максимальная длина корня составляла 4,27 см. Затем шло поступательное увеличение показателей длины корней с увеличением возраста проростков от 7-х суток к 11-ым суткам.

Таблица 8 – Динамика линейных и количественных показателей роста проростков пшеницы

Вариант	Средние значения изучаемых параметров					Отношение длина ростка/ максимальная длина корня
	длина ростков, см	кол-во корней, шт.	длина всех корней, см	длина 3 наиболее развитых корней, см	максимальная длина корня, см	
7 сутки						
Контроль	10,21±0,10	6,53±0,14	3,99±0,02	4,16±0,07	4,27±0,04	2,39
Рибав-Экстра	14,61±0,50	8,00±0,19	5,15±0,06	5,90±0,06	6,14±0,10	2,38
Эпин-Экстра	10,31±0,09	7,18±0,18	3,98±0,01	4,09±0,18	4,20±0,02	2,45
Мивал-Агро	10,47±0,13	7,23±0,22	4,01±0,01	4,17±0,01	4,25±0,02	2,46
Крезацин	15,33±0,42	8,78±0,20	5,44±0,06	6,17±0,02	6,43±0,05	2,38
9 сутки						
Контроль	10,77±0,11	6,53±0,14	4,18±0,01	4,31±0,01	4,40±0,03	2,45
Рибав-Экстра	16,04±0,49	8,00±0,19	5,62±0,05	6,33±0,11	6,49±0,10	2,47
Эпин-Экстра	11,03±0,11	7,18±0,18	4,19±0,01	4,31±0,01	4,36±0,02	2,53
Мивал-Агро	10,97±0,14	7,23±0,22	4,19±0,01	4,32±0,01	4,40±0,02	2,49
Крезацин	16,76±0,44	8,78±0,20	6,03±0,05	6,76±0,06	7,11±0,10	2,36
11 сутки						
Контроль	11,94 ±0,13	6,53±0,14	4,58±0,02	4,77±0,02	4,91±0,04	2,43
Рибав-Экстра	17,53±0,53	8,00±0,19	6,56±0,05	7,19±0,07	7,47±0,15	2,35
Эпин-Экстра	12,22±0,12	7,18±0,18	4,54±0,01	4,71±0,01	4,90±0,02	2,49
Мивал-Агро	12,09±0,12	7,23±0,22	4,46±0,01	4,69±0,01	4,96±0,02	2,44
Крезацин	18,43±0,42	8,78±0,20	6,91±0,05	7,52±0,05	7,88±0,11	2,34

Средние значения длины всех корней, трех наиболее развитых корней и максимальной длины корня составляли 4,58 см, 4,77 см и 4,91 см соответственно. Количество корней к 11 суткам оставалось неизменным.

В вариантах с регуляторами роста сохранялась закономерность роста ростков и корней, а также формообразования корней. Регистрировалось увеличение длины ростков и корней без изменения их количества у проростков в возрасте от 7-и до 11-и суток. Однако скорость ростовых процессов, как надземных, так и подземных органов, а также количество корней менялись под действием изучаемых препаратов.

Длина ростка в варианте с Эпином-Экстра на 7 сутки соответствовала контрольным значениям, но достоверно превышала контрольные показатели в возрасте 9 и 11 суток на 2,4% и 2,3% соответственно ($P < 0,05$). Количество корней в течение всего периода измерений возрастало на 9,9%. При этом длина корней проростков всех возрастов соответствовала контрольным показателям.

Мивал-Агро вызывал увеличение длины ростка у проростков в возрасте 7 суток на 2,6%. Далее разница в длине ростка нивелировалась и у 9-11-суточных проростков соответствовала контрольным значениям. Количество развитых корней возрастало на 10,6%, однако, скорость роста корней не изменялась по сравнению с контрольными растениями.

Наиболее значительные изменения отмечались в вариантах с препаратами Рибав-Экстра и Крезацин. Так, в варианте с применением первого препарата длина ростка увеличивалась на 43,1-48,9% в течение всего периода измерений.

Максимальные превышения контрольных показателей зафиксированы у проростков в возрасте 9 суток.

Количество корней в данном варианте возрастало на 22,4%. Средняя длина всех корней увеличивалась на 29,1-43,0%, длина трех наиболее развитых корней – на 42,0-50,8%, максимальная длина корня – на 43,7-52,1%. При этом стимулирующее воздействие возрастало с увеличением возраста растений.

Крезацин вызывал максимальные изменения параметров роста и формообразования проростков пшеницы. Длина ростка у 7-11-суточных проростков увели-

чивалась на 50,1-55,6% по сравнению с контрольными растениями. Так же как и в варианте с Рибавом-Экстра максимальное превышение фиксировалось у проростков в возрасте 9 суток. Количество развитых корней возрастало на 34,4% и составляло 8,78 шт. против 6,53 шт. у контрольных растений. Средняя длина всех корней увеличивалась на 36,4-50,6%, длина трех наиболее развитых корней – на 48,4-57,7%, максимальная длина корня – на 50,6-61,5%. Как и в предыдущем варианте, превышения относительно контрольных растений возрастали у проростков с увеличением их возраста.

Линейные и количественные характеристики проростков ячменя на контроле в возрасте 7,9 и 11 суток по абсолютным значениям не имели существенных различий с проростками пшеницы. Так длина ростка в контрольном варианте составляла 10,04-12,13 см в течение периода измерений (таблица 9). Количество корней составляло 6,20 шт. на растение и не изменялось с их возрастом. Средняя длина всех корней, длина трех наиболее развитых корней и максимальная длина корня постепенно увеличивались с возрастом проростков и изменялись в пределах 3,97-4,55 см, 4,07-4,67 см и 4,13-4,76 см соответственно.

Однако влияние регуляторов роста на линейные и количественные показатели роста проростков ячменя носило несколько иной характер.

Препарат Эпин-Экстра не оказывал влияния на линейные параметры ростка и количество корней проростков ячменя в течение всего периода измерений в отличие от проростков пшеницы. При этом стимулировал рост корней.

Средние величины длины всех корней, трех наиболее развитых корней и максимальной длины корня превышали показатели контрольных растений на 4,5-11,6%, 6,3-13,2% и 8,9-16,0% соответственно, с возрастанием стимулирующего воздействия по мере увеличения возраста растений.

Влияние Мивала-Агро на изучаемые показатели носило тот же характер. Исключение составил показатель количества корней, который был выше контроля на 7,7%. Линейные показатели роста корней возрастали на 10,7-17,3% (средняя длина всех корней), на 12,3-20,0% (длина трех наиболее развитых корней) и на 12,7-20,8% (максимальная длина корня).

Таблица 9 – Динамика линейных и количественных показателей роста проростков ячменя

Вариант	Средние значения изучаемых параметров					Отношение длина ростка/ максимальная длина корня
	длина ростков, см	кол-во корней, шт.	длина всех корней, см	длина 3 наи- более разви- тых корней, см	максимальная длина корня, см	
7 сутки						
Контроль	10,04±0,11	6,20±0,17	3,97±0,01	4,07±0,01	4,13±0,02	2,43
Рибав-Экстра	15,73±0,44	7,29±0,14	5,64±0,04	5,82±0,06	5,98±0,11	2,63
Эпин-Экстра	9,90±0,37	6,06±0,13	4,15±0,04	4,33±0,05	4,50±0,09	2,20
Мивал-Агро	9,93±0,28	6,65±0,10	4,39±0,04	4,57±0,06	4,65±0,11	2,14
Крезацин	11,07±0,75	7,38±0,24	5,00±0,07	5,28±0,10	5,58±0,22	1,98
9 сутки						
Контроль	11,11±0,14	6,20±0,17	4,18±0,01	4,26±0,01	4,32±0,02	2,57
Рибав-Экстра	17,10±0,39	7,29±0,14	6,02±0,04	6,21±0,07	6,36±0,13	2,69
Эпин-Экстра	10,92±0,38	6,06±0,12	4,53±0,04	4,71±0,06	4,85±0,11	2,25
Мивал-Агро	10,98±0,31	6,65±0,10	4,67±0,04	4,86±0,06	4,97±0,11	2,21
Крезацин	12,41±0,78	7,38±0,23	5,48±0,07	5,80±0,11	6,12±0,23	2,03
11 сутки						
Контроль	12,13±0,14	6,20±0,17	4,55±0,01	4,67±0,01	4,76±0,03	2,55
Рибав-Экстра	18,50±0,38	7,29±0,13	6,85±0,04	7,08±0,05	7,25±0,08	2,55
Эпин-Экстра	12,19±0,36	6,06±0,12	5,07±0,05	5,28±0,07	5,52±0,13	2,21
Мивал-Агро	12,29±0,34	6,65±0,10	5,33±0,05	5,60±0,07	5,75±0,14	2,14
Крезацин	14,51±0,73	7,38±0,23	6,52±0,07	6,83±0,11	7,15±0,26	2,03

Рибав-Экстра вызывал увеличение длины ростка на 52,5-56,6%, при снижении стимулирующего эффекта с возрастом проростков. Количество корней увеличивалось на 17,6% в возрасте проростков 7 суток и не изменялось в течение периода измерений. Средняя длина всех корней возрастала на 42,3-50,6%, средняя длина трех наиболее развитых корней – на 43,0-51,6%, максимальная длина корня 44,9-52,2%. Максимальные превышения контрольных показателей отмечались в возрасте 11 суток.

Влияние Крезацина на динамику роста проростков ячменя отличалось от проростков пшеницы. Длина ростка увеличивалась на 10,2-19,6%, тогда как на проростках пшеницы эффект был выражен гораздо сильнее. Количество корней превышало контрольные показатели на 19,1%, а на пшенице разница составляла 34,4%. Стимулирование роста линейных показателей корней ячменя было менее выраженным, но все же значительным. Так средняя длина всех корней была выше контрольных значений на 26,0-43,3%, длина трех наиболее развитых корней – на 29,8-46,4%, максимальная длина корня – на 35,1-50,2%.

Для анализа характера воздействия регуляторов роста на ростовые процессы проростков пшеницы и ячменя нами были проведены расчеты отношения длины ростка к максимальной длине корня. Полученные результаты показали, что соотношение роста надземных и подземных органов в контрольном и опытных вариантах на обеих культурах, имеют равные или близкие значения. То есть регуляторы роста, вызывая даже значительную активацию роста проростков, не нарушают нормальных коррелятивных взаимоотношений между корнем и побегом, а лишь стимулируют потенциальные возможности молодых растений.

Анализируя полученные результаты в целом, можно предположить, что регуляторы роста оказывают разное стимулирующее воздействие на культуры и их влияние носит видоспецифичный характер, что имеет определенное практическое значение при использовании препаратов в сельскохозяйственном производстве.

3.6 Содержание фотосинтетических пигментов в проростках

При прорастании семян и развитии проростков важным аспектом является формирование фотосинтезирующей системы первых листьев, которая способна

сыграть ведущую роль в переходе от гетеротрофного типа питания проростка, характерного для начальных этапов развития растений, к автотрофному. Новообразование фотосинтетических органелл, а также развитие их внутренней структуры является важным аспектом в развитии всей системы фотосинтеза, необходимой для создания ассимилятов и обеспечения процессов роста растений.

Организация структуры системы фотосинтеза, как правило, рассматривается на уровне органа – листа или основной функционирующей единицы – хлоропласта. В биогенезе хлоропласта выделяют ряд последовательных этапов, где одним из ведущих является последний этап, который характеризуется дифференциацией гран и активным синтезом хлорофилла. Основные функции хлорофилла заключаются в поглощении фотонов (квантов света), запасании поглощенной энергии и ее миграции, то есть осуществление фоторецепции [142].

Все хлорофиллы по химической структуре являются магнийпорфиринами, но наличие некоторых структурных модификаций привело к образованию нескольких типов. У высших растений они представлены хлорофиллом *a* и хлорофиллом *b*. Различия данных типов обусловлены наличием во втором пиррольном кольце либо метильного остатка (хлорофилл *a*), либо формальдегидной группы (хлорофилл *b*). Наличие разной химической структуры хлорофиллов обуславливает разный спектр поглощения световой энергии, что в целом приводит к увеличению ее количества, поглощаемой растением [143].

Хлорофилл *a* является основным пигментом фоторецепции, так как входит в состав реакционных центров, и единственный у высших растений способен к преобразованию поглощенной энергии.

Хлорофилл *b* играет ведущую роль в формировании антенного комплекса фотосистемы II – ССКII, сборка которого непосредственно связана с формированием гран в хлоропластах [142].

Наряду с хлорофиллами функцию рецепции световой энергии выполняет обширная группа полиизопреноидов, которые представляют класс пигментов – каротиноидов. Для них характерно поглощение коротковолновой части спектра (400-550 нм). Важная роль каротиноидов выражается в их способности помимо

светособирающей функции обеспечивать нейтрализацию синглетного кислорода и триплетных состояний хлорофилла, что обуславливает защиту реакционных центров. При высокой интенсивности светового потока ксантофиллы, входящие в группу каротиноидов, способны структурно изолировать антенный комплекс и липиды мембран хлоропластов, что снижает их чувствительность к окислительному стрессу. Тем самым осуществляется функция фотопротекции [166, 178, 195].

Формирование хлоропластов в клетках растений находится под контролем генома, который регулирует процессы транскрипции, трансляции и сборки хлорофиллбелковых комплексов. Важная роль в биогенезе фотосинтезирующих органелл принадлежит фоторегуляции, посредством которой происходит активация ферментов, запускающих синтез пигментов. На уровне растения синтез хлорофиллов и каротиноидов регулируется также фитогормональной системой, обеспечивая как новообразование и дифференцировку хлоропластов, так и их деструкцию [81, 135].

Таким образом, на формирование системы фотосинтеза растений оказывают влияние как внутренние, так и внешние факторы.

Так изменение содержания фотосинтезирующих пигментов в проростках, оценивается как показатель эффективности предпосевной обработки семян зерновых культур постоянным магнитным полем в комплексе с озоном и УФ-излучением [114].

Использование регуляторов роста при обработке семян может также оказать определенное воздействие.

Влияние регуляторов роста на формирование фотосинтезирующей системы оценивали по содержанию хлорофиллов *a* и *b*, а также каротиноидов в динамике у 7-9 суточных проростков (таблицы 10-15).

Содержание хлорофилла *a* в контрольном варианте у проростков пшеницы оставляло 1,3954-1,4431 мг/г сырого веса с тенденцией к увеличению от 7 суток до 11 суток. Данная динамика прослеживалась и во всех опытных вариантах, но действие препаратов было неоднозначным.

Таблица 10 – Содержание фотосинтезирующих пигментов в проростках пшеницы (возраст **7 суток**), мг/г сырой массы

Вариант	Содержание хлорофилла <i>a</i>	Содержание хлорофилла <i>b</i>	Суммарное содержание хлорофилла <i>a+b</i>	Содержание каротиноидов	Отношение хлорофиллов <i>a/b</i>	Отношение хлорофиллов <i>a+b/</i> каротиноидов
Контроль	1,3954 ± 0,0007	0,4853 ± 0,0015	1,8807 ± 0,0022	0,6261 ± 0,0012	2,88	3,00
Эпин-Экстра	1,3969 ± 0,0014	0,4767 ± 0,0049	1,8736 ± 0,0021	0,6343 ± 0,0009	2,93	2,95
Мивал-Агро	1,4158 ± 0,0006	0,4850 ± 0,0029	1,9006 ± 0,0039	0,6313 ± 0,0005	2,99	3,01
Рибав-Экстра	1,6030 ± 0,0019	0,9447 ± 0,0043	2,5477 ± 0,0025	0,6817 ± 0,0003	1,70	3,74
Крезацин	1,6052 ± 0,0011	0,9660 ± 0,0026	2,5713 ± 0,0038	0,6911 ± 0,0009	1,66	3,72

Таблица 11 – Содержание фотосинтезирующих пигментов в проростках пшеницы (возраст **9 суток**), мг/г сырой массы

Вариант	Содержание хлорофилла <i>a</i>	Содержание хлорофилла <i>b</i>	Суммарное содержание хлорофилла <i>a+b</i>	Содержание каротиноидов	Отношение хлорофиллов <i>a/b</i>	Отношение хлорофиллов <i>a+b/</i> каротиноидов
Контроль	1,4173 ± 0,0026	0,5353 ± 0,0008	1,9526 ± 0,0030	0,6648 ± 0,0004	2,65	2,94
Эпин-Экстра	1,3969 ± 0,0014	0,5288 ± 0,0025	1,9257 ± 0,0015	0,6994 ± 0,0001	2,64	2,75
Мивал-Агро	1,4158 ± 0,0006	0,5286 ± 0,0032	1,9444 ± 0,0033	0,6623 ± 0,0025	2,68	2,94
Рибав-Экстра	1,6307 ± 0,0014	0,9952 ± 0,0025	2,6259 ± 0,0015	0,6909 ± 0,0005	1,64	3,80
Крезацин	1,6272 ± 0,0016	1,0198 ± 0,0028	2,6470 ± 0,0012	0,7193 ± 0,0007	1,60	3,68

Таблица 12 – Содержание фотосинтезирующих пигментов в проростках пшеницы (возраст **11 суток**), мг/г сырой массы

Вариант	Содержание хлорофилла <i>a</i>	Содержание хлорофилла <i>b</i>	Суммарное содержание хлорофилла <i>a+b</i>	Содержание каротиноидов	Отношение хлорофиллов <i>a/b</i>	Отношение хлорофиллов <i>a+b/</i> каротиноидов
Контроль	1,4431 ± 0,0005	0,5813 ± 0,0032	2,0244 ± 0,0033	0,7167 ± 0,0008	2,48	2,83
Эпин-Экстра	1,4232 ± 0,0020	0,5858 ± 0,0075	2,0090 ± 0,0058	0,7354 ± 0,0007	2,66	2,73
Мивал-Агро	1,4380 ± 0,0030	0,5860 ± 0,0065	2,0240 ± 0,0039	0,6992 ± 0,0004	2,45	2,90
Рибав-Экстра	1,6568 ± 0,0037	1,0354 ± 0,0086	2,6922 ± 0,0054	0,7322 ± 0,0017	1,60	3,67
Крезацин	1,6486 ± 0,0016	1,0720 ± 0,0027	2,7206 ± 0,0038	0,7520 ± 0,0008	1,54	3,62

Таблица 13 – Содержание фотосинтезирующих пигментов в проростках ячменя (возраст 7 суток), мг/г сырой массы

Вариант	Содержание хлорофилла <i>a</i>	Содержание хлорофилла <i>b</i>	Суммарное содержание хлорофилла <i>a+b</i>	Содержание каротиноидов	Отношение хлорофиллов <i>a/b</i>	Отношение хлорофиллов <i>a+b/</i> каротиноидов
Контроль	1,3514 ± 0,0014	0,3647 ± 0,0025	1,7161 ± 0,0015	0,6448 ± 0,0008	3,71	2,66
Эпин-Экстра	1,3420 ± 0,0032	0,3629 ± 0,0030	1,7049 ± 0,0019	0,6470 ± 0,0007	3,69	2,64
Мивал-Агро	1,3485 ± 0,0015	0,4490 ± 0,0056	1,7975 ± 0,0045	0,6303 ± 0,0014	3,00	2,85
Рибав-Экстра	1,6349 ± 0,0008	0,8196 ± 0,0037	2,4545 ± 0,0029	0,6848 ± 0,0001	1,99	3,58
Крезацин	1,5655 ± 0,0025	0,8751 ± 0,0048	2,4406 ± 0,0026	0,7030 ± 0,0010	1,79	3,47

Таблица 14 – Содержание фотосинтезирующих пигментов в проростках ячменя (возраст **9 суток**), мг/г сырой массы

Вариант	Содержание хлорофилла а	Содержание хлорофилла b	Суммарное содержание хлорофилла a+b	Содержание каротиноидов	Отношение хлорофиллов a/b	Отношение хлорофиллов a+b/ каротиноидов
Контроль	1,3692 ± 0,0010	0,4998 ± 0,0019	1,8690 ± 0,0020	0,6711 ± 0,0080	2,74	2,78
Эпин-Экстра	1,3577 ± 0,0006	0,4957 ± 0,0032	1,8534 ± 0,0033	0,7107 ± 0,0013	2,74	2,61
Мивал-Агро	1,3718 ± 0,0013	0,4970 ± 0,0062	1,8688 ± 0,0053	0,6663 ± 0,0032	2,76	2,81
Рибав-Экстра	1,6495 ± 0,0016	0,8661 ± 0,0028	2,5157 ± 0,0011	0,6974 ± 0,0006	1,90	3,61
Крезацин	1,5859 ± 0,0008	0,9316 ± 0,0037	2,5175 ± 0,0029	0,7305 ± 0,0011	1,70	3,45

Таблица 15 – Содержание фотосинтезирующих пигментов в проростках ячменя (возраст **11 суток**), мг/г сырой массы

Вариант	Содержание хлорофилла <i>a</i>	Содержание хлорофилла <i>b</i>	Суммарное содержание хлорофилла <i>a+b</i>	Содержание каротиноидов	Отношение хлорофиллов <i>a/b</i>	Отношение хлорофиллов <i>a+b/</i> каротиноидов
Контроль	1,3936 ± 0,0020	0,5297 ± 0,0011	1,9233 ± 0,0009	0,7180 ± 0,0009	2,63	2,68
Эпин-Экстра	1,3751 ± 0,0007	0,5219 ± 0,0071	1,8970 ± 0,0065	0,7500 ± 0,0010	2,64	2,53
Мивал-Агро	1,4022 ± 0,0042	0,5210 ± 0,0055	1,9232 ± 0,0017	0,7092 ± 0,0001	2,69	2,71
Рибав-Экстра	1,6698 ± 0,0025	0,9190 ± 0,0044	2,5887 ± 0,0026	0,7361 ± 0,0003	1,82	3,52
Крезацин	1,6076 ± 0,0030	0,9911 ± 0,0431	2,5987 ± 0,0038	0,7612 ± 0,0008	1,62	3,41

Значение изучаемого показателя в варианте с Эпином-Экстра либо соответствовало контрольным значениям (7 суток), либо несколько снижалось (9,11 сутки). В варианте с Мивалом-Агро достоверное превышение отмечено только у проростков в возрасте 7 суток, которое составляло 1,5%. Стабильное повышение содержания хлорофилла *a* в проростках давала обработка семян препаратами Рибав-Экстра и Крезацин.

Превышение над контролем составляло 14,2-15,1% в течение всего периода измерений. Статистически достоверных различий между вариантами выявлено не было.

Содержание хлорофилла *b* у проростков пшеницы на контроле составляло 0,4853-0,5813 мг/г сырой массы, с повышением показателя от 7 суток к 11 суткам. Показатели в вариантах с Эпином-Экстра и Мивалом-Агро соответствовали контрольным значениям проростков в возрасте 7 и 11 суток, при незначительном снижении изучаемого показателя у 9-суточных проростков (1,2% и 1,3% соответственно). В варианте с Рибавом-Экстра превышение над контролем составляло на 7 сутки 94,7%, 9 сутки 85,9%, 11 сутки 78,1%.

Максимальные показатели содержания хлорофилла *b* отмечены в варианте с Крезацином, где превышение над контролем составило 99,1%, 90,5%, 84,4% в возрасте 7,9 и 11 суток соответственно.

Суммарное содержание хлорофиллов *a* и *b* в проростках пшеницы в вариантах с Эпином-Экстра и Мивалом-Агро соответствовало контрольным значениям в течение всего периода наблюдений, с незначительными положительными или отрицательными отклонениями в пределах 0,3-1,3%. Рибав-Экстра способствовал повышению суммы хлорофиллов в проростках пшеницы на 33,0-35,5%, Крезацин – на 34,4-36,7%, с максимальным превышением контрольных значений на 7 сутки. Различия в данных вариантах были статистически достоверны ($P < 0,05$).

Установлена прямая корреляционная зависимость между содержанием хлорофиллов (*a+b*) и интенсивностью фотосинтеза $R=0,7279$, уравнение регрессии $y=4,789x + 2,6245$ (пшеница); $R=0,8273$, уравнение регрессии $y=8,4796x - 5,1723$ (ячмень).

Содержание каротиноидов в проростках пшеницы под действием регуляторов роста изменялось менее значительно. В варианте с Эпином-Экстра количество пигментов достоверно увеличивалось на 2,6-5,2% (максимум в возрасте 9 суток). Рибав-Экстра повышал содержание каротиноидов в проростках на 2,2-8,8%, Крезацин – на 4,9-10,4% (максимум в возрасте 7 суток).

Содержание хлорофилла *a* в проростках ячменя составляло 1,3514-1,3936 мг/г сырой массы, при наибольших значениях у 11-суточных проростков. Под действием Эпина-Экстра и Мивала-Агро данный показатель существенно не изменялся, и количество хлорофилла *a* в данных вариантах соответствовало контрольным значениям не зависимо от возраста проростков. Крезацин увеличивал содержание пигмента на 15,4-15,9%, что в целом соответствовало значениям, полученным на проростках пшеницы. Рибав-Экстра в большей степени оказал влияние на содержание пигмента в проростках ячменя. Содержание хлорофилла *a* повышалось на 19,8-20,9%.

Эпин-Экстра не оказывал влияния на содержание хлорофилла *b* растений ячменя. Значения данного показателя у проростков в возрасте 7-11 суток соответствовали контрольным значениям. Мивал-Агро способствовал увеличению содержания пигмента у проростков в возрасте 7 суток на 23,1%. Но на 9 и 11 сутки количество хлорофилла *b* вновь соответствовало контролю. Значительно содержание пигмента возрастало в вариантах с Рибавом-Экстра и Крезацином. У 7-суточных проростков количество увеличивалось на 124,7% и 140,0%, 9-суточных проростков – на 73,3% и 86,4%, 11-суточных проростков – на 73,5% и 87,1% соответственно. В большей степени на данный показатель повлияла обработка семян Крезацином, и на 7 сутки разница по вариантам была статистически достоверна ($P < 0,05$).

Общее содержание хлорофиллов *a* и *b* в проростках ячменя под действием Крезацина и Рибав-Экстра увеличивалось на 7 сутки на 42,2-43,0%, на 9 и 11 сутки – на 34,6-35,1% соответственно.

Содержание каротиноидов в проростках ячменя под действием регуляторов роста также как и в проростках пшеницы изменялось менее значительно, и досто-

верные превышения контрольных значений отмечены в вариантах Рибав-Экстра и Крезацин. Количество пигментов у 7-11-суточных проростков увеличивалось на 2,5-6,2% (Рибав-Экстра) и 6,0-9,0% (Крезацин). В обоих вариантах максимальный стимулирующий эффект регуляторов проявился у проростков в возрасте 7 суток.

В литературе имеются данные о сопряженности процессов синтеза хлорофилла *b* и белков фотосинтетической антенны, где им отводится ведущая роль [188, 189]. Хлорофилл *b* обуславливает синтез белка ЛНСВІ, необходимого для осуществления формирования политилакоидных гранн в хлоропластах. Данный факт подтвержден на примере мутантного ячменя при изучении ультраструктуры хлоропластов [137].

Анализ содержания хлорофиллов и каротиноидов представлен для селекционной оценки сортов пшеницы в связи перспективами увеличения ее продуктивности и засухоустойчивости [4, 109]. Количественное увеличение хлорофилла выступает одним из признаков в селекции растений на термоустойчивость, так как показывает снижение ингибирующего эффекта при действии факторов стресса [161, 163, 169, 190].

Важными показателями состояния системы фотосинтеза растений являются показатели соотношений хлорофиллов *a/b* и суммы хлорофиллов (*a+b*) к каротиноидам, которые составляют примерно 3:1 [143, 153].

Соотношение хлорофилла *a* и *b* как показатель эффективности фотосинтетической системы показаны в исследованиях [125].

В проростках пшеницы на контроле отношение хлорофиллов *a/b* составляло 2,48 - 2,88, проростках ячменя – 2,63-3,71 в течение периода наблюдений. В вариантах с Эпином-Экстра и Мивалом-Агро колебания данного показателя были в пределах 2,64-2,93 и 2,45-2,99 на пшенице и 2,64-3,80 и 2,69-2,98 на ячмене соответственно. Но, в целом, значения соответствовали классическим представлениям о соотношении хлорофиллов в растениях. Под действием Рибав-Экстра показатели снижались до 1,60-1,70 у проростков пшеницы и до 1,89-1,99 у проростков ячменя. И наибольшее снижение соотношения *a/b* отмечено в варианте с Крезацином – 1,54-1,66 (пшеница), 1,62-1,79 (ячмень).

Согласно литературным данным снижение показателя хлорофиллов a/b является предпосылкой к повышению устойчивости растений при действии абиотического стресса [101, 171, 175].

Соотношение хлорофиллов $(a+b)$ /каротиноиды в контроле у проростков пшеницы составляло 2,83-3,00 и 2,66-2,78 у проростков ячменя. От 2,73 до 3,01 показатели отмечены в вариантах Эпин-Экстра и Мивал-Агро на пшенице и от 2,53 до 2,85 на ячмене. При использовании Рибав-Экстра и Крезацина суммарное содержание хлорофиллов относительно каротиноидов возрастало до 3,62-3,80 у проростков пшеницы и до 3,41-3,61 у проростков ячменя.

Увеличение показателя отношения суммы хлорофиллов a и b к каротиноидам может свидетельствовать о повышении устойчивости растений к абиотическому стрессу (недостаточная влагообеспеченность) [43].

Таким образом, регуляторы роста (Рибав-Экстра и Крезацин), вызывая повышение уровня содержания пигментов фотосинтеза и изменение их соотношений в растениях пшеницы и ячменя, возможно, могут способствовать их адаптации к температурному и водному стрессу.

3.7 Сопряженность процессов фотосинтеза и дыхания в проростках пшеницы и ячменя

Фотосинтез является сложным многоступенчатым процессом, который характеризуется последовательностью реакций, различающихся по времени, скорости течения, физической и химической природе. Течение этих реакций обеспечивается определенной структурной организацией в растениях на молекулярном, органном, клеточном уровнях. Система фотосинтеза в клетке определена наличием сложноорганизованной системы мембран хлоропластов, обеспечивающих функционирование светособирающих комплексов (ССК), реакционных центров (РЦ), электронно-транспортной цепи (ЭТЦ), ферментных комплексов [88].

Структурная мембранная организация позволяет обеспечить ориентацию пигментов для поглощения и преобразования энергии, строго упорядочить компоненты реакционного центра, осуществить разделение в пространстве и во вре-

мени фотоокисленных и восстановленных продуктов, создать строгую ориентацию переносчиков ЭТЦ [184].

Активное функционирование мембран обеспечивается в ходе биогенеза хлоропластов, находящегося под контролем как внутренней (генетическая, гормональная), так и внешней регуляции [62].

Экзогенное воздействие может приводить как положительным, так и отрицательным сдвигам в работе системы фотосинтеза.

Так, изучение реакционных центров на молекулярном уровне показывает их строгую структурную организацию, что свидетельствует о высокой степени консервативности процессов фотосинтеза на первых этапах [195]. Увеличение содержания пигментов, обуславливающих активность ССК показано в ряде работ, как факторов повышающих общий ход фотосинтеза в растениях [101, 125].

Изменение содержания фотосинтезирующих пигментов и их соотношений, отмеченное нами в проростках, при использовании регуляторов роста могло оказать влияние функционирование ССК и отразится на интенсивности процессов фотосинтеза.

Изучение интенсивности фотосинтеза проводили в динамике у проростков пшеницы и ячменя в возрасте 7, 9 и 11 суток с учетом процессов дыхания. Интенсивность процесса определяли по количеству усвоенного CO_2 единицей листовой поверхности, отнесенной к временному промежутку. Данная величина согласно литературе колеблется в пределах 5- 25 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$ [153].

В контрольном варианте у проростков пшеницы интенсивность фотосинтеза изменялась в пределах 10,02-11,29 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$ в зависимости от их возраста (таблица 16).

В вариантах с препаратами Эпин-Экстра и Мивал-Агро у проростков в возрасте 7 и 9 суток не было отмечено расхождений с показателями контрольных растений. Значения изучаемого параметра находились в пределах статистической погрешности. У 11-суточных проростков интенсивность фотосинтеза увеличивалась на 9,6% (Мивал-Агро) и 17,7% (Эпин-Экстра).

Рибав-Экстра способствовал увеличению скорости фотосинтеза у проростков пшеницы. Так в возрасте 7 суток интенсивность фотосинтеза возрастала на 22,5%, 9 суток – на 15,6%, 11 суток – на 18,0%.

Использования препарата Крезацин повышало интенсивность изучаемого процесса на 28,6-57,6% с увеличением стимулирующего эффекта у проростков от 7 до 11 суток.

Таблица 16 –Интенсивность фотосинтеза в проростках пшеницы (мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$)

Вариант	Возраст проростков, сутки		
	7	9	11
Контроль	10,02±0,57	11,10±0,46	11,29±1,07
Рибав-Экстра	12,27±0,25	12,83±0,61	13,32±0,21
Эпин-Экстра	11,00 ±0,47	11,91±0,23	13,29±0,23
Мивал-Агро	10,06±0,25	11,23±0,61	12,37±0,40
Крезацин	12,89±1,49	16,11±0,37	17,79±0,53

Значения показателей интенсивности фотосинтеза у проростков ячменя в контрольном варианте по абсолютным значениям были близки к показателям проростков пшеницы и составляли 10,65-12,60 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$ (7-11 суток) (таблица 17).

Препараты Эпин-Экстра и Мивал-Агро не оказали влияние на скорость фотосинтеза у проростков ячменя. В течение всего периода измерений значения изучаемого параметра соответствовали значениям, фиксируемым у контрольных растений.

В варианте с Рибавом-Экстра интенсивность фотосинтеза увеличивалась на 18,3% (7 суток), 10,0% (9 суток) и 12,6% (11 суток).

Таблица 17 – Интенсивность фотосинтеза в проростках ячменя (мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$)

Вариант	Возраст проростков, сутки		
	7	9	11
Контроль	10,65±0,69	12,50±0,31	12,60±1,15
Рибав-Экстра	12,16±0,26	13,75±0,65	14,20±0,23
Эпин-Экстра	10,31±0,46	12,81±0,21	13,10±0,35
Мивал-Агро	10,39±0,23	12,52±0,57	13,60±0,37
Крезацин	16,32±2,27	17,41±0,61	19,33±0,64

Максимальные значения интенсивности фотосинтеза отмечены у проростков в варианте с препаратом Крезацин, которые составляли от 16,32 до 19,33 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$ и превышали значения контрольных растений на 39,2-53,4%.

Роль фотосинтеза в обеспечении энергозатрат клетки считается доминирующей при значительном подавлении дыхания в световую фазу. Однако взаимосвязь этих процессов в клетках растений является важным звеном в цепи общего метаболизма.

Показано, что даже в световую фазу фотосинтеза АТФ митохондрий обеспечивает энергией процессы синтеза, протекающие в цитоплазме клетки. При этом АТФ хлоропласта обеспечивает ассимиляцию CO_2 в матриксе. Ингибирование АТФ-синтетазы митохондрий на 30-40% снижает интенсивность фотосинтеза [172].

Согласно современным представлениям о сопряженности процессов фотосинтеза и дыхания в клетках растений, способных к ассимиляции, между митохондриями и хлоропластами идет активный обмен метаболитами. Возрастающая фотосинтетическая активность является источником избыточных восстановленных соединений (НАДФ·Н, НАД·Н), которые способны поступать в дыхательную цепь митохондрий. Посредством данного процесса происходит предупреждение фотоингибирующего эффекта при высокой интенсивности фотосинтеза [167].

Наличие альтернативных оксидазы и дегидрогеназы в дыхательной цепи митохондрий растений также может служить фактором, возможно, обеспечивающим динамическое равновесие фотоассимиляции и потребностей метаболизма [183].

Таким образом, фотосинтез и дыхание в клетках растений должны находиться в состоянии баланса, некоторое смещение которого возможно в сторону процессов диссимиляции.

Интенсивность дыхания в проростках пшеницы на контроле составляла 10,80-13,99 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$ в течение периода измерений (рисунок 10, приложение 7).

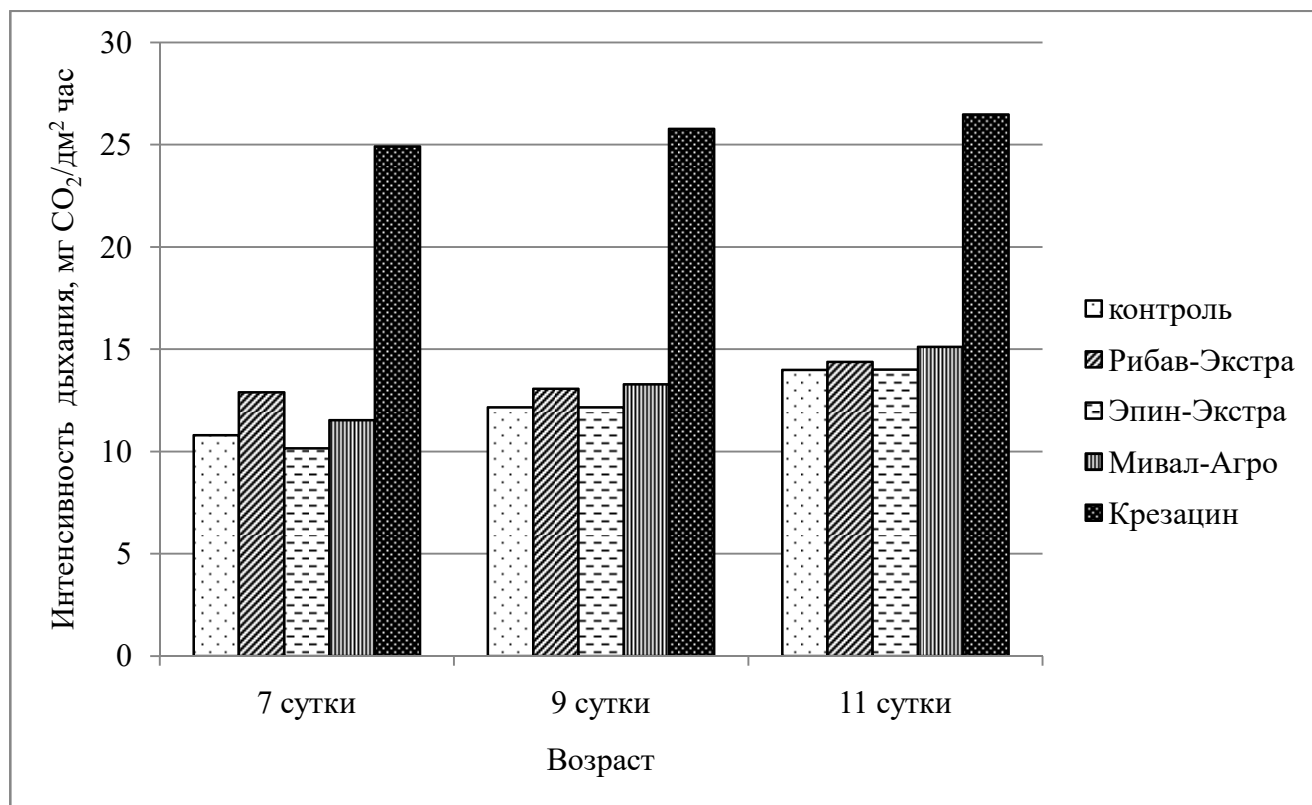


Рисунок 10 – Интенсивность дыхания в проростках пшеницы, мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$

В вариантах с препаратом Эпин-Экстра количество углекислого газа, выделяемого проростками в единицу времени соответствовало контрольным значениям.

Мивал-Агро повышал дыхательные функции растений на 5,5-8,1%.

Рибав-Экстра увеличивал активность дыхания на 2,8%-19,4% с наибольшим превышением контрольных значений у проростков в возрасте 7 суток.

Максимальная активность дыхания проростков отмечена в варианте с обработкой семян Крезацином. Интенсивность процесса возрастала в 1,9-2,3 раза относительно контрольных растений.

Интенсивность дыхания проростков ячменя, так же как и интенсивность фотосинтеза по абсолютным значениям была близка к показателям проростков пшеницы и составляла 10,30-13,46 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$ (рисунок 11, приложение 8).

Препарат Мивал-Агро способствовал повышению дыхательной активности на 5,3-13,9% у проростков в возрасте 9 и 11 суток.

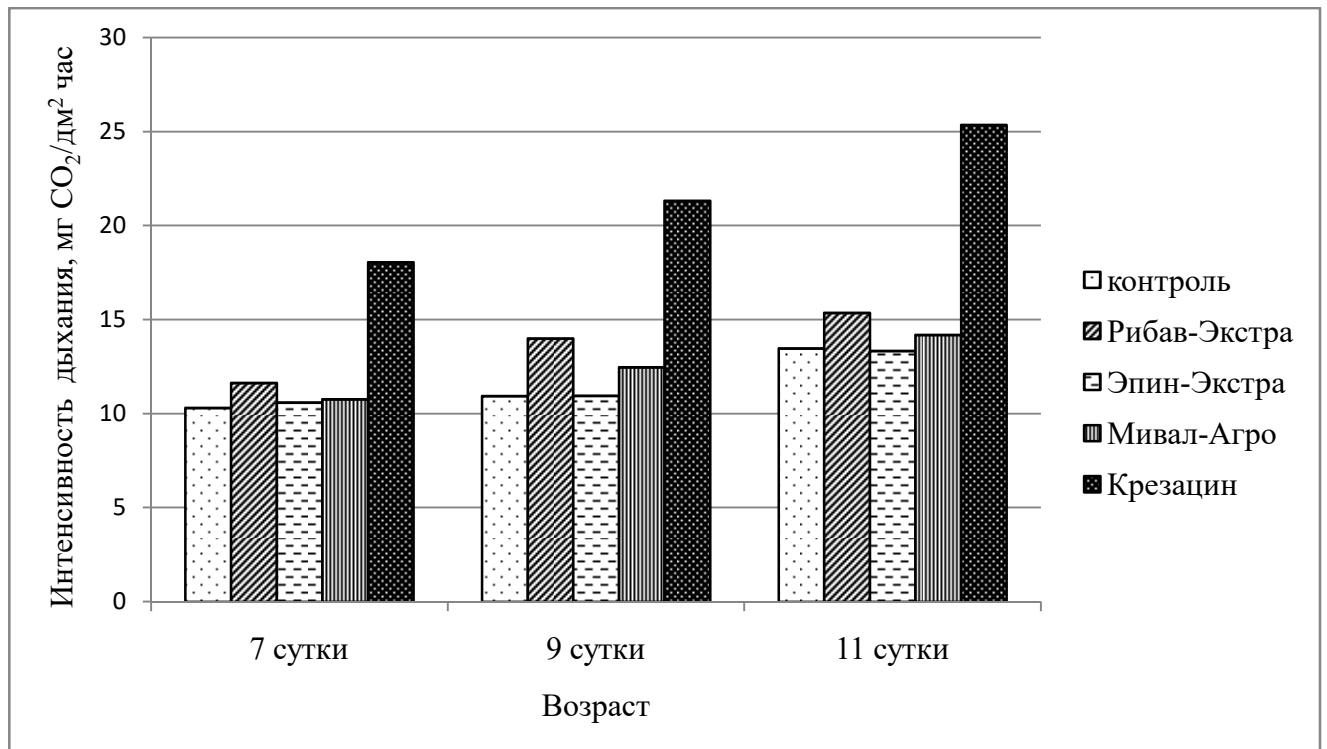


Рисунок 11 – Интенсивность дыхания в проростках ячменя, мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$

При обработке семян Рибавом-Экстра в проростках наблюдали увеличение интенсивности дыхания относительно контрольных растений на 12,9% (7 сутки), 27,9% (9 сутки) и 14,0% (11 сутки).

В наибольшей степени активации дыхания проростков способствовала обработка семян Крезацином. Количество углекислого газа, выделяемого растениями, превышало контрольные показатели на 75,1% (7 сутки), 94,8% (9 сутки) и 88,2% (11 сутки).

Таким образом, под действием препаратов Рибав-Экстра и Крезацин в проростках фиксируется повышение интенсивности фотосинтеза и дыхания. При этом наиболее выраженный баланс процессов отмечен у растений в варианте с Рибавом-Экстра. Крезацин вызывает превышение дыхательной активности над фотосинтетической. Обработка семян Эпином-Экстра не вызывает изменений процессов дыхания и фотосинтеза у проростков ячменя, при некотором увеличении скорости фотосинтеза у проростков пшеницы. Под действием препарата Мивал-Агро отмечено в большей степени повышение дыхательной активности проростков на обеих культурах.

Установлена прямая высокая корреляционная зависимость показателей активности пероксидазы в проростках и интенсивности дыхания: $R=0,7989$, уравнение регрессии имело вид $y=0,0104x - 1,6193$ (пшеница); $R=0,8948$, уравнение регрессии $y=0,0116x - 4,2407$ (ячмень).

4 ПОКАЗАТЕЛИ РОСТОВОЙ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ЛИСТОВОГО АППАРАТА В ОНТОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЙ, ФОРМИРОВАНИЕ БИОМАССЫ И ПРОДУКТИВНОСТИ ПОСЕВОВ

4.1 Динамика морфогенеза листового аппарата и нарастания биомассы по фазам вегетации

Физиологическое состояние растений в течение вегетационного периода может быть оценено по функциям роста, так как данный процесс наиболее полно отражает все метаболические и функциональные изменения в онтогенезе [152].

Анализ воздействия регуляторов роста на уровне целого организма позволяет определить их влияние на разные аспекты роста (линейные и массовые показатели) и индукцию морфогенеза.

Исследования, проведенные в полевых опытах, были направлены на изучение ростовых функций листьев, изменение сырой и сухой массы растений пшеницы и ячменя по основным фазам вегетации.

Листья разных ярусов, формирующиеся в соответствии с увеличением длины соломины, имеют разные параметры и продолжительность линейного роста. Наиболее объективным показателем в данном случае, может явиться показатель средней площади листа одного растения, регистрируемый в отдельные фазы вегетации.

С учетом количества листьев на каждом этапе измерений фиксировали показатель суммарной листовой поверхности одного растения.

Вариации по количественным признакам у злаковых растений не выходят за границы одного метамера, так как определяются генотипом. Однако влияние внешних факторов может привести к максимальной его реализации [74].

На основе полученных данных по фиксации средней площади одного листа каждого растения в течение вегетационного периода отмечали, что изменение данного показателя соответствовало классическим представлениям о закономерностях роста растений [185]. Скорость линейного роста имела вид сигмовидной кривой. Период до кущения мог соответствовать начальному периоду медленного роста. Затем наблюдалось интенсивное увеличение средней площади одного лис-

та на растении, в интервале от кущения до входа в трубку, что соответствовало большому периоду роста (лаг-период). От выхода в трубку до колошения происходило замедление роста, где отмечали минимальное увеличение средней площади одного листа за весь период вегетации. До фазы восковой спелости наблюдалось стационарное состояние или окончание роста листьев.

Подобная закономерность отмечалась на обеих культурах по всем вариантам опыта, включая контрольные растения. Обработка семян регуляторами роста в целом не изменяла характер роста листьев, но оказала влияние на интенсивность данного процесса.

В контрольном варианте у растений пшеницы средняя площадь одного листа в фазу кущения составляла 2,66 см², выхода в трубку – 4,53 см², колошения 5,87 см² и восковой спелости – 5,62 см² (среднее за три года) (таблица 18). Количество листьев варьировало от 6,83 шт. (фаза восковой спелости) до 11,77 шт. (фаза колошения). Однако вариации изучаемых показателей по годам исследований были значительные, так как обусловлены температурным и водным режимом каждого года. Так средняя площадь листа на растении по фазам вегетации в условиях вегетационного периода 2017 года (ГТК-1,26) в 1,3-2,2 раза превышала те же показатели, фиксированные в 2018 году (ГТК-0,66) (приложение 9). При этом количество развитых листьев не менялось так значительно (отклонения не выходили за рамки одного-двух единиц в разные фазы вегетации). В 2019 году растения формировали площадь одного листа, имеющую средние значения за три года исследований, что в большей степени определялось характером распределения осадков по фазам вегетации, а не водным и температурным режимом вегетационного периода в целом (ГТК-0,70).

В литературе имеются сведения, о взаимосвязи показателей площади листа и его водоудерживающей способности при оценке сортов яровой мягкой пшеницы на засухоустойчивость. Показано, что существует тесная прямая связь между показателями длины листовой пластинки и водоудерживающей способностью листа

Таблица 18 – Динамика морфогенеза листового аппарата растений пшеницы в онтогенезе (2017-2019 гг.)

Вариант	Фаза кущения		Фаза выхода в трубку		Фаза колошения		Фаза восковой спелости	
	средняя S листа, см ²	кол-во ли- стьев на растении	средняя S листа, см ²	кол-во ли- стьев на растении	средняя S листа, см ²	кол-во ли- стьев на растении	средняя S листа, см ²	кол-во ли- стьев на растении
Контроль	2,66 ±0,23	7,45±0,59	4,53±0,30	9,93±0,62	5,87±0,34	10,77±0,46	5,62±0,35	6,83±0,34
Рибав-Экстра	3,20 ± 0,59	8,63±0,68	6,15±0,58	11,38±0,09	7,27±0,68	12,77±0,17	6,46±0,30	8,20±1,17
Эпин-Экстра	3,17±0,43	7,48±0,65	4,88±0,36	10,05±0,75	6,29±0,40	10,57±0,34	6,04±0,27	6,50±0,10
Мивал-Агро	3,96±0,42	8,05±0,71	5,73±0,42	11,60±0,89	6,97±0,52	12,50±0,58	6,78±0,30	7,58±0,66
Крезацин	3,96±0,29	8,52±0,38	6,53±0,47	11,95±0,08	7,60±0,53	12,62±0,51	7,41±0,33	7,65±0,98

у высокоустойчивых сортов, а также средняя обратная связь с показателем площади листа у тех же сортов, преимущественно в годы неустойчивого увлажнения [10].

Обработка семян препаратом Эпин-Экстра не оказала влияние на линейный рост и заложение листьев пшеницы. В течение всего вегетационного периода средняя площадь листа на растении, а также их количество, если и превосходили значения контрольных растений, не были статистически достоверными ($P > 0,05$).

Мивал-Агро способствовал увеличению средней площади одного листа по фазам вегетации на 18,6-48,9%, при максимальном стимулирующем эффекте в фазу кущения. Количество листьев достоверно увеличивалось в период трубкование-восковая спелость на 11,0-16,8% ($P < 0,05$).

В варианте с предпосевной обработкой семян Рибавом-Экстра фиксировали превышение контрольных показателей по средней площади одного листа на 15,0-35,8%, количества листьев на растении – на 14,6-20,1% от фазы выхода в трубку до восковой спелости.

Обработка семян Крезацином привела к максимальной стимуляции ростовых и формообразовательных функций растений пшеницы в течение всего периода вегетации. Средняя площадь одного листа на растении увеличивалась на 29,5-48,9%, количество листьев возрастало на 12,0-20,3%.

В контрольном варианте растения ячменя в среднем за три года формировали среднюю площадь листа на растении в фазу кущения $3,33\text{см}^2$, фазу выхода в трубку – $4,72\text{см}^2$, фазу колошения – $6,00\text{см}^2$, восковой спелости – $5,69\text{см}^2$ (таблица 19). Количество листьев на растении изменялось в пределах от 5,20 шт. (кущение) до 8,60 шт. (колошение). Вариации изучаемых показателей по годам также, как и у растений пшеницы, определялись гидротермическими условиями вегетационного периода (приложение 10).

Эпин-Экстра вызывал у растений ячменя некоторую активацию ростовых процессов, и в фазу выхода в трубку средняя площадь одного листа на растении увеличивалась на 18,0%. Других изменений в течение вегетации зафиксировано не было.

Таблица 19 – Динамика морфогенеза листового аппарата растений ячменя в онтогенезе (2017-2019 гг.)

Вариант	Фаза кущения		Фаза выхода в трубку		Фаза колошения		Фаза восковой спелости	
	средняя S листа, см ²	кол-во листьев на растении	средняя S листа, см ²	кол-во листьев на растении	средняя S листа, см ²	кол-во листьев на растении	средняя S листа, см ²	кол-во листьев на растении
Контроль	3,33±0,23	5,20±0,10	4,72±0,22	7,88±0,41	6,00±0,25	8,60±0,60	5,69±0,34	5,27±0,39
Рибав-Экстра	4,92±0,18	5,02±0,16	7,13±0,33	8,72±0,39	8,00±0,41	9,77±0,37	6,61±0,29	5,27±0,38
Эпин-Экстра	3,63±0,17	4,72±0,16	5,57±0,29	7,78±0,43	5,95±0,28	9,03±0,67	5,81±0,26	5,48±0,50
Мивал-Агро	3,22±0,11	4,35±0,08	5,94±0,18	7,43±0,58	5,98±0,22	9,00±0,71	5,35±0,22	5,23±0,38
Крезацин	5,08±0,43	5,63±0,07	7,41±0,58	8,63±0,61	8,38±0,66	9,72±0,54	7,44±0,31	5,58±0,65

Аналогичная ситуация отмечена в варианте с предпосевной обработкой семян Мивалом-Агро, но площадь листа возрастала на 25,8%.

Стабильные превышения контрольных значений по средней площади одного листа на растении, в течение вегетационного периода отмечены в вариантах с предпосевной обработкой семян Рибавом-Экстра и Крезацином, которые составляли 16,2-51,1% и 30,8-57,0% соответственно. Количество листьев достоверно увеличивалось в обоих вариантах в фазу колошения на 13,0-13,6% и в фазу кущения на 8,3% (Крезацин) ($P < 0,05$).

Создание активной ассимиляционной поверхности целого растения при использовании регуляторов роста в первую половину вегетационного периода может способствовать как повышению биологической продуктивности растений, так и хозяйственной продуктивности через перераспределение пластических веществ в растениях в период репродукции.

Согласно литературным данным, в условиях умеренной засухи более высокая продуктивность растений находится в корреляционной зависимости от скорости роста листьев и транспирации [159, 164].

Суммарная листовая поверхность одного растения пшеницы в контрольном варианте закономерно увеличивалась до фазы колошения, и несколько снижалась в фазу восковой спелости, что в большей степени было обусловлено снижением количества листьев на растении в данный период. Так в фазу кущения она составляла 19,55 см², фазу выхода в трубку – 44,52 см², фазу колошения – 62,50 см², восковой спелости – 37,71 см² (рисунок 12, приложение 11).

Препарат Эпин-Экстра не вызвал значительных изменений изучаемого показателя. Регистрируемые превышения контрольных значений не были статистически достоверны.

Предпосевная обработка семян Рибавом-Экстра способствовала увеличению листовой поверхности растения на 34,4-57,2%. При этом статистически значимые результаты были отмечены от фазы выхода в трубку ($P < 0,05$).

В вариантах с обработкой семян Мивалом-Агро и Крезацином изучаемый показатель возрастал на 31,1-61,1% и 45,9-75,3% соответственно.

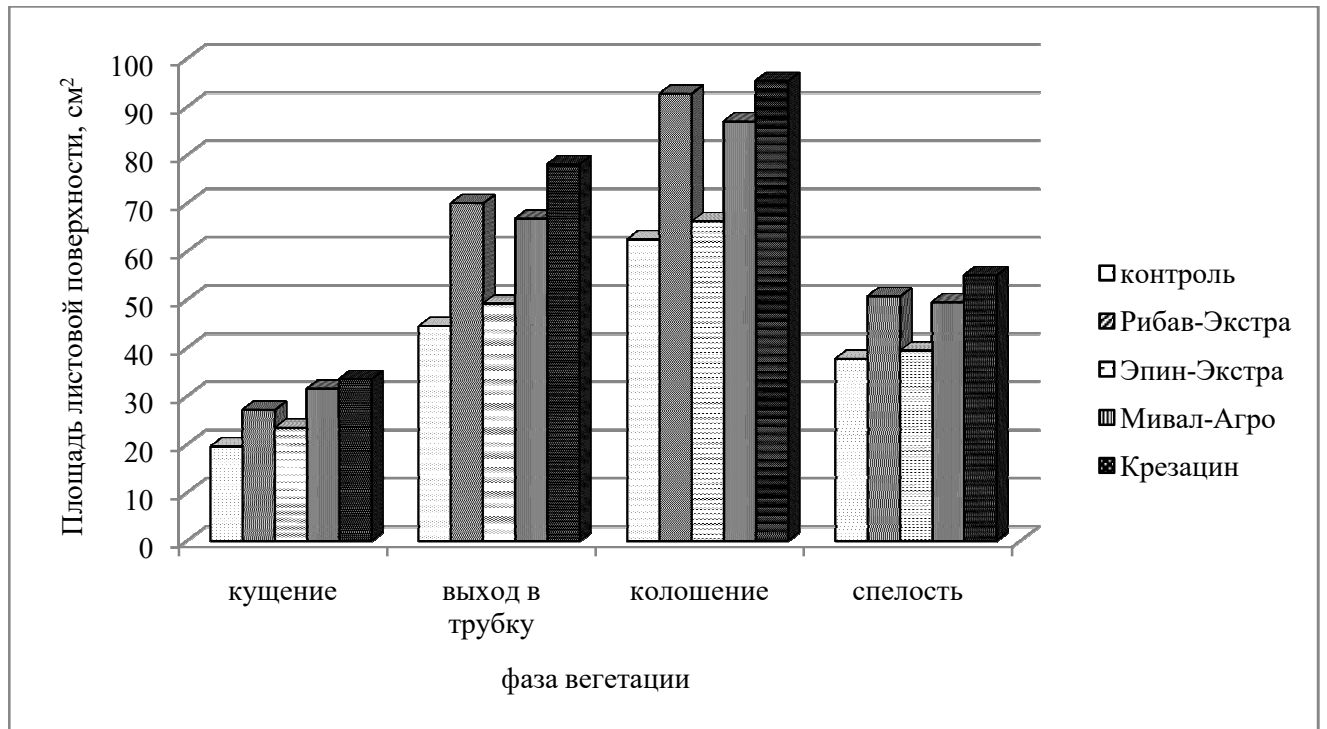


Рисунок 12 – Площадь ассимиляционной поверхности растений пшеницы по фазам вегетации (одно растение, cm^2) (2017-2019 гг.)

Во всех вариантах максимальные превышения относительно контрольных растений наблюдались в фазы кущения (Мивал-Агро) и выхода в трубку (Рибав-Экстра, Крезацин).

Контрольные растения ячменя в среднем за три года исследований формировали следующую ассимиляционную поверхность одного растения: $17,22 \text{ cm}^2$ (кущение), $37,34 \text{ cm}^2$ (выход в трубку), $52,23 \text{ cm}^2$ (колошение) и $30,60 \text{ cm}^2$ (восковая спелость) (рисунок 13, приложение 12).

Предпосевная обработка семян препаратами Эпин-Экстра и Мивал-Агро вызвала изменение площади листовой поверхности целого растения в соответствии с увеличением средней площади одного листа на растении и фиксировалась в фазу выхода в трубку. Превышения по вариантам составляли 15,5% (Мивал-Агро) и 17,2% (Эпин-Экстра).

Рибав-Экстра и Крезацин способствовали увеличению площади листовой поверхности растений ячменя на 15,7-59,6% и 35,0-71,8% соответственно. При этом максимальный эффект проявлялся в фазу выхода в трубку.

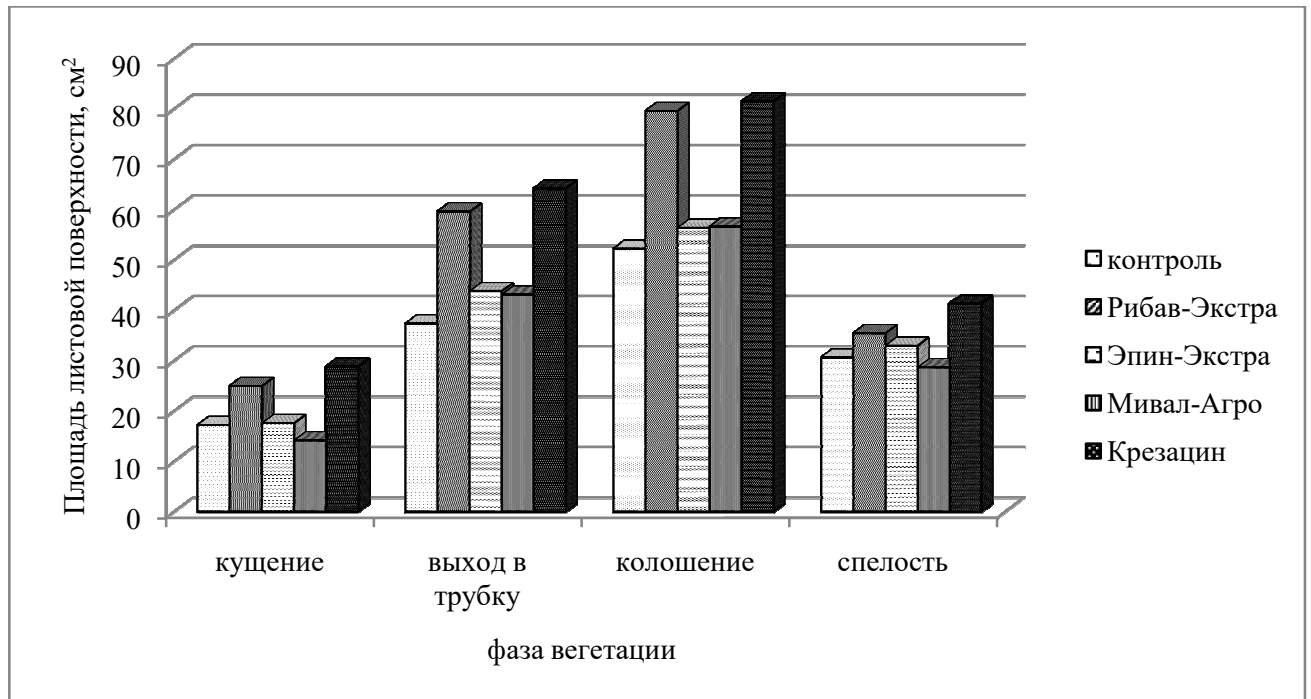


Рисунок 13 – Площадь ассимиляционной поверхности растений ячменя по фазам вегетации (одно растение, см²) (2017-2019 гг.)

В онтогенезе растений пшеницы и ячменя в динамике по основным фазам вегетации фиксировали изменения сырой и сухой массы.

Сырая масса одного растения пшеницы в среднем за три года исследований составляла от 1,61г (фаза кущения) до 4,53г (фаза колошения), где и была максимальной (таблица 20). В фазу молочной спелости она несколько снижалась, что было обусловлено потерей части листьев нижнего яруса на растении и их общим подсыханием. Во всех изучаемых вариантах данная динамика сохранялась, но показатели значительно превосходили контрольные.

Для растений пшеницы и риса показано, что в условиях умеренной засухи повышение продуктивности сопряжено с быстрым старением листьев в период налива зерна [187, 196].

Предпосевная обработка семян Эпином-Экстра вызвала увеличение сырой массы растений на 35,4% в фазу кущения, с сохранением преимущества относительно контрольных растений на уровне 14% в последующие фазы вегетации. Учитывая, что в данном варианте не было отмечено стимулирование роста листьев и изменения их количества, данные результаты могли быть обусловлены сти-

муляцией роста корней. Данная тенденция была отмечена нами при оценке морфометрических показателей проростков.

Сырая масса растений в вариантах с использованием препаратов Рибав-Экстра увеличивалась на 36,8-50,3%, Мивала-Агро – на 39,4-57,1%, Крезацин – на 50,9-68,3%. Максимальный эффект в данных вариантах наблюдался в фазу кущения.

Таблица 20 – Сырая и сухая масса растений пшеницы по фазам вегетации (одно растение) (2017-2019 гг.)

Вариант	Фаза кущения	Фаза выхода в трубку	Фаза колошения	Фаза восковой спелости
сырая масса, г				
Контроль	1,61±0,14	3,63±0,07	4,53±0,11	3,83±0,15
Рибав-Экстра	2,42±0,29	5,13±0,17	6,72±0,08	5,24±0,17
Эпин-Экстра	2,18±0,38	4,15±0,15	5,15±0,17	4,40±0,09
Мивал-Агро	2,53±0,27	5,17±0,19	6,77±0,20	5,34±0,26
Крезацин	2,71±0,23	5,52±0,18	6,94±0,12	5,78±0,23
сухая масса, г				
Контроль	0,53±0,16	1,14±0,09	1,33±0,10	2,49±0,09
Рибав-Экстра	0,82±0,19	1,61±0,16	1,94±0,17	3,12±0,13
Эпин-Экстра	0,64±0,35	1,29±0,14	1,52±0,08	2,86±0,11
Мивал-Агро	0,73±0,20	1,63±0,25	1,94±0,17	3,19±0,19
Крезацин	0,77±0,21	1,97±0,23	2,10±0,15	3,60±0,22

Сухая масса растений пшеницы в контрольном варианте составляла 0,53-2,49 г с максимальными значениями в фазу молочной спелости. Динамика накопления воздушно-сухого вещества сохранялась и в опытных вариантах. Однако в среднем за три года исследований увеличение сухой массы растений в вариантах с регуляторами роста относительно контроля статистически значимым было в фазы выхода в трубку, колошения и восковой спелости. Исключение составил вариант с предпосевной обработкой семян Эпином-Экстра, где превышения относительно контрольных растений фиксировались на уровне 14% только в период колошение-восковая спелость.

В других вариантах увеличение сухой массы растений было более значительным: 25,3-41,2% (Рибав-Экстра); 28,1-45,9% (Мивал-Агро); 44,5-72,8% (Крезацин).

Отмеченные у растений пшеницы особенности накопления сырой и сухой массы в течение вегетационного периода фиксировались также у контрольных и опытных растений ячменя (таблица 21).

Контрольные растения ячменя имели сырую массу растений в среднем за три года исследований от 1,42г до 4,55г, сухую массу – от 0,44г до 2,30г.

Эффективность препаратов на данной культуре несколько изменялась. Предпосевная обработка семян препаратами Эпин-Экстра и Мивал-Агро вызывала практически равное увеличение сырой массы растений в пределах от 6,4% до 16,7% по фазам вегетации. Сухая масса в данных вариантах была выше контрольных значений в фазу колошения на 20,2 % (Мивал-Агро) и восковой спелости – на 15,5% (Эпин-Экстра) и 19,1% (Мивал-Агро).

В варианте с использованием препарата Рибав-Экстра сырая масса растений увеличивалась на 31,3-42,9%, сухая масса возрастала на 29,1-40,0%. Максимальную эффективность, так же как и на пшенице проявил препарат Крезацин. В данном варианте растения имели более высокую сырую массу в течение всего периода вегетации (38,0-54,2%) и сухую массу (34,8-45,5%).

Необходимо отметить, что наиболее значительные превышения в опытных вариантах относительно контрольных растений, как по показателям сырой массы,

так и накопления воздушно-сухого вещества фиксировались в первую половину вегетации. То есть первичный стимул при предпосевной обработке семян был направлен на быстрый и мощный вегетативный рост растений, что позволило им сохранить превосходство на этапе репродукции, хотя и в меньшей степени.

Таблица 21 – Сырая и сухая масса растений ячменя по фазам вегетации (одно растение) (2017-2019 гг.)

Вариант	Фаза кущения	Фаза выхода в трубку	Фаза колошения	Фаза восковой спелости
сырая масса, г				
Контроль	1,42±0,04	3,14±0,13	4,55±0,06	3,42±0,15
Рибав-Экстра	1,94±0,14	4,49±0,14	6,47±0,10	4,49±0,21
Эпин-Экстра	1,58±0,10	3,46±0,09	4,85±0,06	3,99±0,09
Мивал-Агро	1,39±0,10	3,55±0,12	4,84±0,03	3,97±0,16
Крезацин	2,9±0,18	4,8±0,08	6,51±0,10	4,2±0,14
сухая масса, г				
Контроль	0,44±0,07	1,00±0,08	1,34±0,06	2,30±0,18
Рибав-Экстра	0,58±0,11	1,40±0,13	1,86±0,14	2,97±0,19
Эпин-Экстра	0,46±0,05	1,02±0,08	1,46±0,07	2,65±0,08
Мивал-Агро	0,41±0,08	1,05±0,08	1,61±0,10	2,74±0,14
Крезацин	0,64±0,17	1,45±0,05	1,95±0,12	3,10±0,13

4.2 Показатели функциональной активности листового аппарата в посевах пшеницы и ячменя

Функциональная активность листового аппарата растений в посевах определяется нарастанием листовой поверхности в период вегетации, количеством растений на единицу площади агроценоза, длительностью фотосинтетического функционирования растений. Для прогнозирования потенциальной продуктивности наиболее значимым показателем является площадь листовой поверхности агроценоза. Динамика нарастания листовой поверхности в значительной степени определяется внешними (температурный фактор, влагообеспеченность, уровень азотного питания) и внутренними (видовые особенности, возраст растения и его отдельных листьев) факторами [94]. Совокупность всех работающих листьев всех растений посева и образует ассимиляционную поверхность агроценоза.

Известно, что при формировании листовой поверхности в пределах 40-50 тыс.м² на гектар, посевы потребляют до 90% фотосинтетически активной радиации (ФАР). При этом возможно формирование хозяйственного урожая до 35 ц/га и более [63, 73, 75, 85, 86, 87, 93, 94, 95, 146].

В результате проведенных исследований установлено, что в целом динамика формирования листовой поверхности агроценоза соответствовала формированию ассимиляционного аппарата одного растения, т.е. наблюдалось поступательное увеличение изучаемого показателя до фазы колошения.

В агроценозе пшеницы в среднем за три года в контрольном варианте в фазу колошения площадь листовой поверхности составила 25,54 тыс.м²/га (рисунок 14, приложение 13).

Увеличение площади ассимиляции наблюдалось во всех опытных образцах. В варианте с применением регулятора роста Эпин-Экстра площадь листовой поверхности агроценоза в фазу кущения увеличилась на 17,6% относительно контрольного варианта. Однако, в последующие фазы вегетации превышения относительно контрольных значений не были статистически достоверны.

При использовании препарата Мивал-Агро наблюдалось увеличение площади листовой поверхности агроценоза в фазы кущения, выхода в трубку, колошения и восковой спелости зерна на 58,3%; 48,4%; 44,1% и 35,2% соответственно.

Регулятор роста Рибав-Экстра способствовал повышению значений показателя на 48,0%; 69,3%; 62,8% и 47,4% соответственно изучаемым фазам вегетации.

В варианте с использованием Крезацина наблюдалось увеличение площади листовой поверхности 73,7% (кущение), 79,7% (выход в трубку), 59,3% (колошение) и 50,8% (восковая спелость).

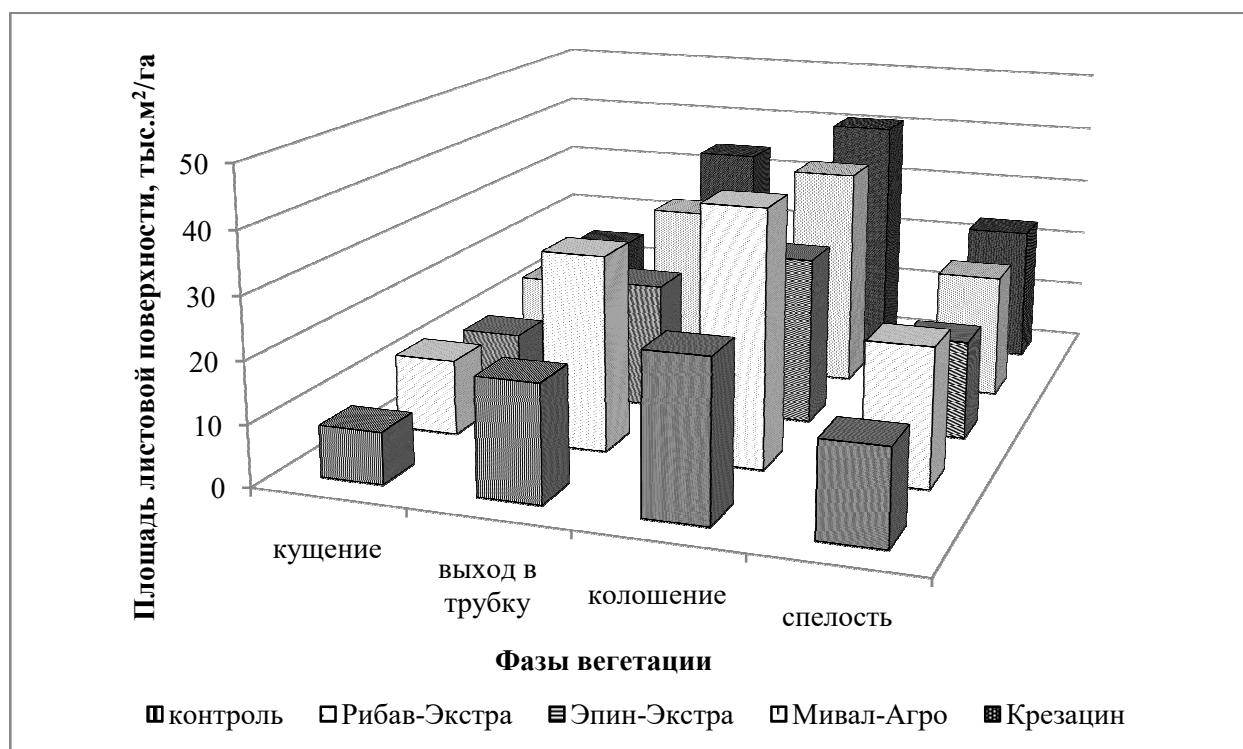


Рисунок 14 – Площадь листовой поверхности агроценоза пшеницы (2017-2019 гг.)

При изучении динамики нарастания листовой поверхности посевов ячменя в контрольном варианте в фазу колошения данный показатель составлял 21,66 тыс.м²/га (рисунок 15 , приложение 14).

В варианте с Эпином-Экстра листовая поверхность посева в фазы выхода в трубку и колошения превышала контроль на 21,7% и 11,9% соответственно.

При использовании препарата Мивал-Агро наблюдалось увеличение площади листовой поверхности агроценоза также в фазы выхода в трубку и колошения на 22,4% и 14,8% соответственно.

Наибольший эффект оказали регуляторы роста Рибав-Экстра и Крезацин. Рибав-Экстра способствовал повышению значений показателя на 60,2%;74,5%; 65,4% и 28,9% по фазам вегетации.

В варианте с использованием Крезацина отмечали увеличение площади листовой поверхности на 80,9% (кущение), 86,2% (выход в трубку), 68,2% (колошение) и 45,9% (восковая спелость).

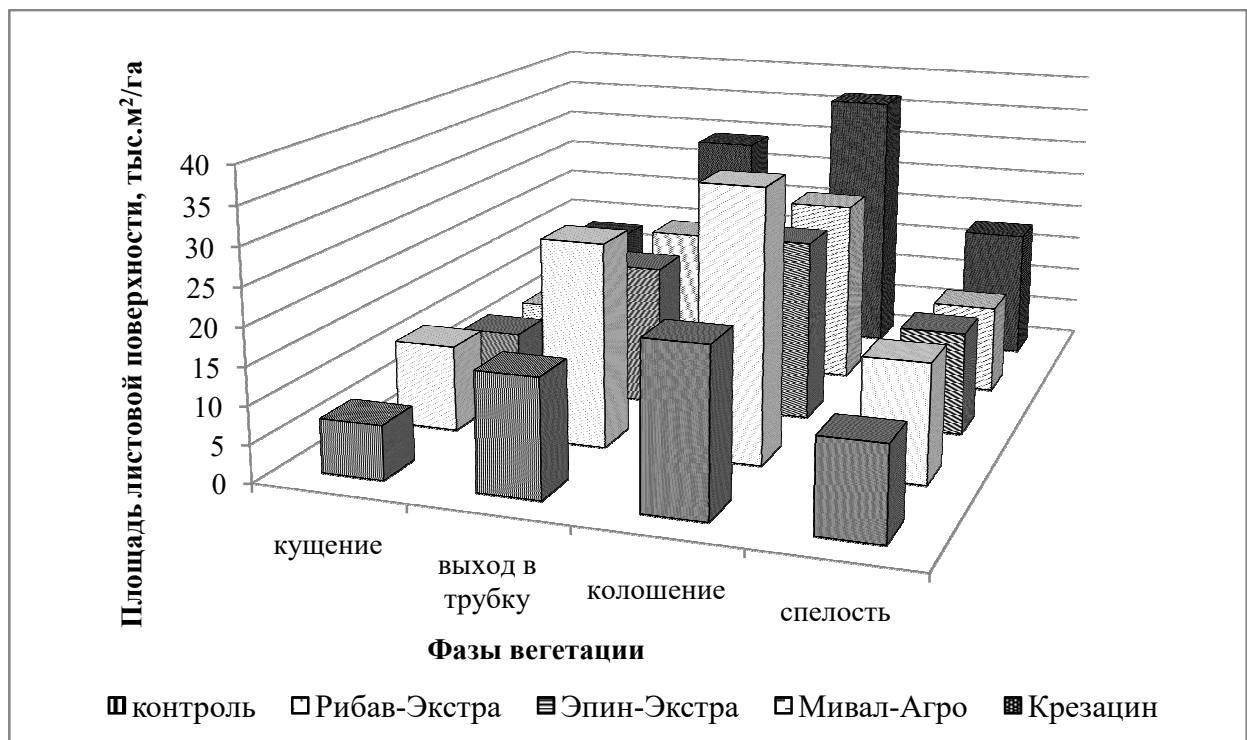


Рисунок 15 – Площадь листовой поверхности агроценоза ячменя (2017-2019 гг.)

Результаты корреляционно-регрессионного анализа показали прямую зависимость между площадью листовой поверхности посева в фазу колошения и урожайностью: для пшеницы коэффициент корреляции составляет 0,9587, уравнение регрессии имеет следующий вид: $y=0,030x + 1,969$; для ячменя $R=0,9949$, $y=0,040x + 1,816$.

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что обработка семян перед посевом регуляторами роста позволяет растениям сформировать большую площадь ассимиляции.

Важной интегральной характеристикой функциональной активности листового аппарата является фотосинтетический потенциал (ФП), определяемый как за отдельные периоды (по фазам развития), так и за вегетационный период в целом. По данным В.А. Кумакова величина фотосинтетического потенциала более точно, чем величина однократно измеренной площади листьев, характеризует мощность ассимиляционного аппарата посева в целом за вегетацию. Посевы (при благоприятных условиях) с площадью листьев 20-25 тыс. м²/га при вегетационном периоде 85 дней имеют ФП около 800-900 тыс. м²-сутки и урожайность 20-25 ц/га, а с площадью 40-50 тыс. м²/га при вегетации 90 дней соответственно 1,5-2,0 млн. м²-сутки и урожайность 35-40 ц/га. В острозасушливые годы с более коротким вегетационным периодом и меньшей площадью листовой поверхности фотосинтетический потенциал и урожайность падают. При площади листьев 10-12 тыс. м²/га и продолжительности вегетационного периода 75 дней ФП посева составит около 300-350 тыс. м²-сутки/га, а урожайность – не более 6-8 ц/га [74].

В результате проведенных исследований установлено, что растения пшеницы в среднем за три года в период вегетации сформировали величину фотосинтетического потенциала в пределах 1376,81-2246,37 тыс. м²/га-сутки (таблица 22). Значения изучаемого показателя линейно увеличивались до колошения, что обусловлено аналогичным нарастанием ассимиляционной площади агроценоза.

Регулятор роста Эпин-Экстра не оказал существенного влияния на формирование величины фотосинтетического потенциала. За вегетационный период ФП увеличивался на 10,0%.

Обработка препаратом Мивал-Агро способствовала увеличению ФП на 58,6%; 47,9%; 44,9% и 34,0% по периодам соответственно. В целом за вегетацию – на 46,1%.

Таблица 22 – Фотосинтетический потенциал растений пшеницы, тыс. м²/га сутки (2017-2019гг.)

Вариант	Вегетационный период				за весь период
	всходы-кущение	кущение-выход в трубку	выход в трубку-колошение	колошение-восковая спелость	
Контроль	214,06	347,81	592,83	222,11	1376,81
Рибав-Экстра	317,08	581,51	969,77	312,94	2181,30
Эпин-Экстра	251,42	380,14	643,02	240,77	1515,36
Мивал-Агро	339,43	514,59	859,25	297,58	2010,84
Крезацин	371,54	612,01	947,84	314,98	2246,37

Таблица 23 – Фотосинтетический потенциал растений ячменя, тыс. м²/га-сутки (2017-2019 гг.)

Вариант	Вегетационный период				За весь период
	всходы-кущение	кущение-выход в трубку	выход в трубку-колошение	колошение-восковая спелость	
Контроль	182,83	284,18	506,21	183,10	1156,32
Рибав-Экстра	294,59	495,82	841,03	235,61	1867,04
Эпин-Экстра	196,50	343,30	568,70	209,51	1318,12
Мивал-Агро	161,61	344,85	583,08	178,51	1268,05
Крезацин	331,02	530,90	850,70	262,30	1974,91

Наибольший эффект на формирование величины ФП оказали регуляторы роста Рибав-Экстра и Крезацин. При обработке семян Рибавом-Экстра изучаемый показатель увеличивался относительно контроля на 48,1%; 67,2%; 63,6% и 41,0%

по периодам соответственно. В целом за вегетационный период ФП превышал контрольные показатели на 58,4%.

Максимально способствовал повышению значений ФП Крезацин. В целом за вегетационный период изучаемый показатель превышал ФП контрольных растений на 63,2%.

Растения ячменя в период вегетации сформировали величину фотосинтетического потенциала в пределах 1156,32 – 1974,91 тыс. м²/га·сутки (таблица 23). Значения показателя также линейно увеличивались до колошения.

Регуляторы роста Мивал-Агро и Эпин-Экстра не оказали значительного влияния на формирование величины ФП. За вегетационный период в целом он увеличивался на 9,7% и 14,0% соответственно.

Наибольший эффект на формирование величины ФП растений ячменя оказали регуляторы роста Рибав-Экстра и Крезацин. Обработка Рибавом-Экстра способствовала увеличению показателя за вегетационный период на 61,5%, Крезацином – 70,8%.

Результаты корреляционно-регрессионного анализа показали прямую зависимость между величиной фотосинтетического потенциала и урожайностью: для пшеницы коэффициент корреляции составляет 0,9793, уравнение регрессии $y=0,0021x + 1,925$; для ячменя $R=0,9791$, $y=0,017x + 1,846$.

Для оценки продуктивности работы листьев используется показатель чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ).

На наш взгляд он наиболее информативен в период колошение-спелость, когда идет формирование зерна. В 2017 году величина чистой продуктивности фотосинтеза растений пшеницы в период колошение-восковая спелость составила 7,93-10,72 г/м²/га·сутки (рисунок 16, приложение 15).

Обработка Эпином-Экстра способствовала увеличению показателя на 3,1%, Крезацином – на 14,5% относительно контрольных значений. В вариантах с регуляторами роста Мивал-Агро и Рибав-Экстра ЧПФ снижалась: на 15,3% и 11,1% соответственно. В 2018 и 2019 годах величина чистой продуктивности фотосинтеза составляла 4,33-11,02 и 8,44-12,90 г/м²·сутки соответственно. Превышение по

ЧПФ отмечено в варианте с Эпином-Экстра – на 16,2% (2018) и 14,5% (2019). Препараты Мивал-Агро, Крезацин и Рибав-Экстра вызывали снижение ЧПФ на 25,4-54,4% в 2018 и 15,5-25,1% в 2019 году.

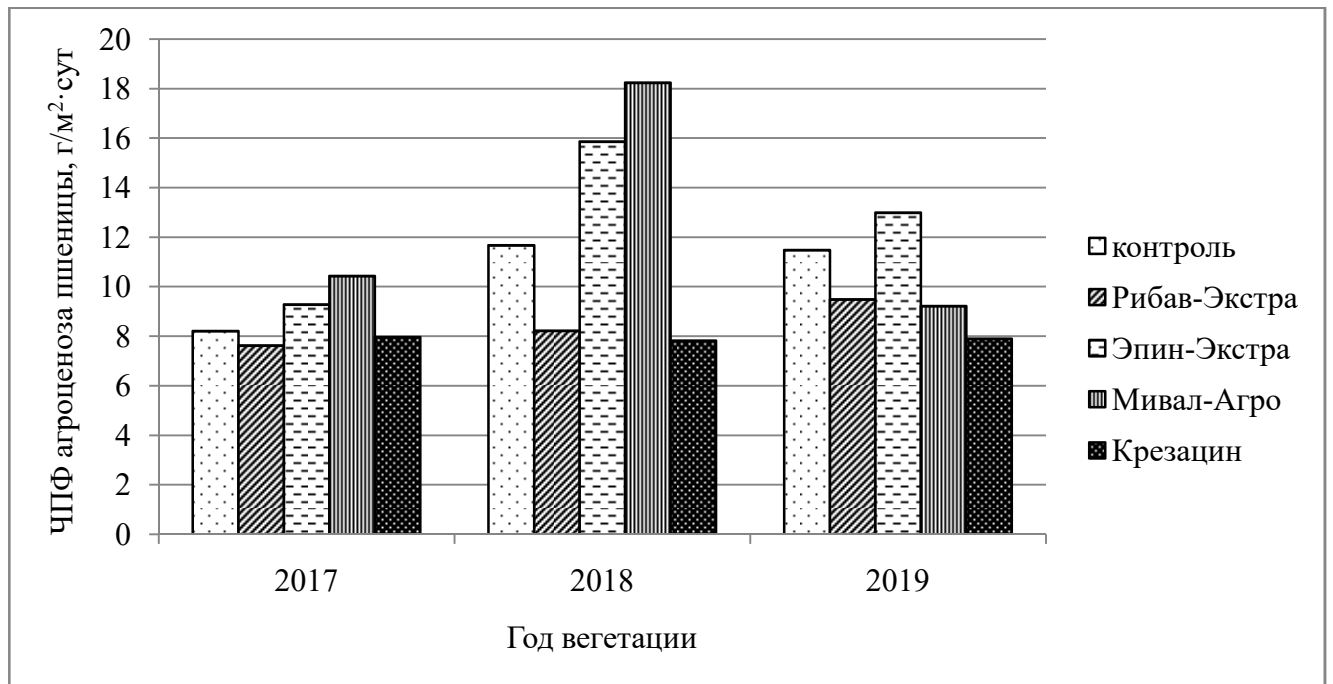


Рисунок 16 – ЧПФ растений пшеницы (период колошение – восковая спелость), $г/м^2 \cdot сутки$

В 2017 году величина чистой продуктивности фотосинтеза растений ячменя в период колошение – восковая спелость составила 7,63-10,44 $г/м^2 \cdot сутки$ (рисунок 17, приложение 16). ЧПФ в вариантах с регуляторами роста Мивал-Агро и Эпин-Экстра на 27,2% и 13,2% соответственно. В вариантах с Рибавом-Экстра и Крезацином наблюдалось незначительное снижение данного показателя: на 7,1% и 2,9% соответственно.

В 2018 году величина ЧПФ за изучаемый период находилась в пределах 7,82-18,24 $г/м^2 \cdot сутки$. Такие значительные величины ЧПФ могли стать следствием высокой интенсивности фотосинтеза каждой единицы посева, так в условиях вегетационного периода (ГТК-0,66) растения формировали гораздо меньшую листовую поверхность, характерную для данного сорта.

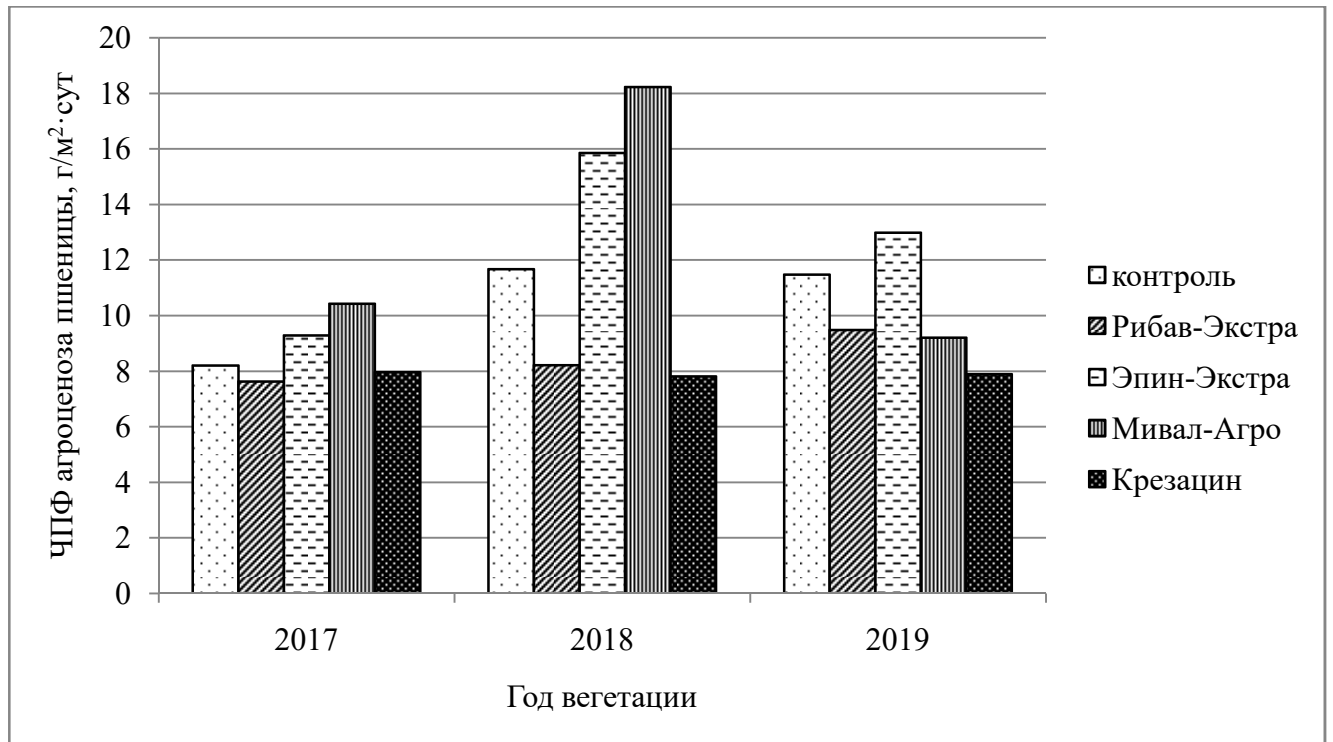


Рисунок 17 – ЧПФ растений ячменя (период колошение – восковая спелость), г/м²·сутки

Наибольшее превышение по ЧПФ относительно контроля наблюдалось в вариантах с Эпином-Экстра и Мивалом-Агро: 35,9% и 56,2% соответственно. В вариантах Рибав-Экстра и Крезацин отмечено снижение ЧПФ на 29,6% и 33,0% соответственно.

При использовании регуляторов роста Крезацин и Рибав-Экстра потребности растений в ассимилятах покрывались достаточной площадью листа без интенсивной нагрузки на хлоропласт, поэтому, на наш взгляд, меньшие значения ЧПФ фиксировались в вариантах с большей листовой поверхностью.

В 2019 году ЧПФ в период колошение-восковая спелость в варианте с Эпином-Экстра превышала контрольные значения на 13,3%. Рибав-Экстра, Мивал-Агро и Крезацин имели показатели ЧПФ ниже контрольных значений.

Полученные данные по ЧПФ в целом сочетаются с литературными данными о снижении данного показателя при мощном развитии листовой поверхности растений в силу эффекта «затенения» и отсутствия запроса на ассимиляты, который покрывается не интенсивностью процессов фотосинтеза, а формированием доба-

вочной листовой поверхности в период вегетации под действием внешних факторов [47, 72, 75, 97, 146].

Таким образом, препараты Рибав-Экстра и Крезацин при предпосевной обработке семян способствуют повышению функциональной активности листового аппарата в посевах пшеницы и ячменя, вызывая увеличение площади ассимиляции агроценоза и, как следствие, фотосинтетического потенциала. Величина ЧПФ, при этом, снижается.

Мивал-Агро проявляет большую эффективность на пшенице, где сохраняется динамика показателей, сходная с предыдущими вариантами. Однако, повышает ЧПФ растений ячменя, не влияя значительно на величину ФП.

Эпин-Экстра способствует повышению ЧПФ, при меньшем влиянии на другие показатели на обеих культурах.

4.3 Продуктивность агроценозов пшеницы и ячменя

Фотосинтетическая деятельность растений в период вегетации определяет конечную продуктивность растений, слагаемыми которой являются биологический и хозяйственный урожай. Биологический урожай рассматривается как накопление сухой массы за вегетационный период при выделении в его составе хозяйственно-ценного продукта, ради которого выращивалась культура, то есть урожай хозяйственный [94].

Накопление биомассы (биологического урожая) происходит в онтогенезе растений с момента появления всходов и связано с процессами роста и развития, которые обусловлены всей совокупностью физиологических процессов.

Формирование хозяйственного урожая зависит от способности растений к перераспределению накопившихся ассимилятов из вегетативных органов в репродуктивные, то есть донорной способностью фотосинтезирующих листьев и акцепторной способностью зерен колоса [152].

Все факторы, которые оказывают влияние на растение в онтогенезе, в конечном итоге, влияют на его продуктивность. Однако наиболее значимыми являются те, которые способствуют возрастанию доли хозяйственного урожая.

Анализ накопления сухой массы растениями пшеницы и ячменя в динамике по фазам вегетации с учетом количества растений на единицу площади посева позволил нам определить накопление биомассы в агроценозах.

Растения пшеницы в контрольном варианте в среднем за три года формировали 9,40 т/га сухой массы, урожайность составила 2,67 т/га (таблица 26, приложение 17). Предпосевная обработка семян препаратом Эпин-Экстра не оказала влияние на формирование хозяйственной части урожая растений пшеницы. Различия между опытным и контрольным вариантом не были статистически достоверны.

Мивал-Агро способствовал повышению сухой массы агроценоза на 42,8%, при этом урожайность увеличилась на 17,6%, прибавка составила 0,47 т/га.

Обработка семян регулятором роста Рибав-Экстра вызывала увеличение сухой массы агроценоза на 27,2%, урожайности – на 18,4% (прибавка к контролю 0,49 т/га).

Крезацин способствовал повышению общей продуктивности агроценоза пшеницы на 46,5%, при повышении хозяйственного урожая на 21,7% (прибавка к контролю 0,58 т/га).

Таблица 26 – Продуктивность пшеницы (2017-2019 гг.)

Вариант	$K_{\text{хоз}}$	Сухая масса растений, т/га	Урожайность, т/га
Контроль	0,28	9,40±0,36	2,67±0,11
Рибав-Экстра	0,26	11,96±0,62	3,16±0,09
Эпин-Экстра	0,26	10,98±0,50	2,87±0,12
Мивал-Агро	0,23	13,42±0,95	3,14±0,08
Крезацин	0,24	13,77±1,01	3,25±0,09

Растения ячменя в агроценозе в контрольном варианте накапливали 8,71 т/га сухой массы. Урожайность составляла 2,69 т/га (таблица 27, приложение 18).

Таблица 27 – Продуктивность ячменя (2017-2019 гг.)

Вариант	$K_{\text{хоз}}$	Сухая масса растений, т/га	Урожайность, т/га
Контроль	0,30	8,71±0,87	2,69±0,05
Рибав-Экстра	0,28	11,64±1,05	3,31±0,06
Эпин-Экстра	0,28	10,15±0,39	2,80±0,07
Мивал-Агро	0,27	10,54±0,68	2,87±0,14
Крезацин	0,27	12,02±0,72	3,28±0,07

Предпосевная обработка семян Эпином-Экстра увеличивала сухую массу агроценоза ячменя на 16,5%. Обработка семян Мивалом-Агро повышала биологическую продуктивность на 21,0%. Прибавка урожая относительно контроля в данных вариантах хоть и составляла 0,11-0,18 т/га в среднем за три года, но не была статистически достоверной.

Наиболее эффективной оказалась предпосевная обработка семян препаратами Рибав-Экстра и Крезацин. В данных вариантах сухая масса агроценоза ячменя возрастала на 33,6% и 38,0%, урожайность увеличивалась на 23,1% и 21,9% (прибавка к контролю 0,62 т/га и 0,59 т/га). Статистически достоверные различия по вариантам не выявлены.

Результаты корреляционно-регрессионного анализа показали прямую зависимость между накоплением сухой массы и урожайностью: для пшеницы коэффициент корреляции составил $R=0,9441$, уравнение регрессии $y=0,124x + 1,535$, для ячменя $R=0,9405$, $y=0,207x + 0,791$.

В результате проведенных исследований было отмечено, что в агроценозах пшеницы и ячменя по всем опытным вариантам снижалась доля хозяйственного

урожая в показателях общей продуктивности относительно контрольных растений ($K_{хоз}$). Такая динамика могла быть обусловлена погодными условиями в период вегетации. За все три года исследований период от колошения до спелости характеризовался как засушливый и остро засушливый (2017 год ГТК- 0,47; 2018 год ГТК- 0,53; 2019 год ГТК- 0,34).

У сортов современной селекции коэффициент хозяйственной эффективности ($K_{хоз}$) составляет 30-40%. Однако его реализация значительно зависит от гидротермических условий в течение вегетационного периода. Для максимальной реализации хозяйственного урожая возможны весенние засухи, но необходимо нормальное увлажнение в период налива зерна. Обратные условия приводят к его снижению до 15-20% [74].

Таким образом, предпосевная обработка семян пшеницы и ячменя регуляторами роста Рибав-Экстра и Крезацин способствовала повышению биологической и хозяйственной продуктивности данных культур. Несмотря на снижение хозяйственной доли урожая в общей биомассе посева, данные регуляторы способствовали повышению урожайности в неоднозначных гидротермических условиях, складывающихся в годы исследований в регионе. Эффективность препарата Мивал-Агро экспериментально подтверждена только в агроценозе пшеницы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Всестороннее изучение в онтогенезе растений процессов роста и развития и их физиологических функций при предпосевной обработке семян регуляторами роста показало эффективность данного агроприема в технологии выращивания районированных сортов яровой мягкой пшеницы Экада 113 и ячменя Сурский фаворит в почвенно-климатических условиях Пензенской области (2017-2019 гг).

Использование препаратов Крезацин и Рибав-Экстра приводит к сокращению временного промежутка прохождения основных этапов набухания семян, что вызывает повышение их метаболической активности. Возрастает содержание гидролитических ферментов (α - и β -амилазы), ферментов антиоксидантной системы (пероксидазы).

Изменение физиологических процессов обуславливает повышение энергии прорастания и лабораторной всхожести семян, находящихся в корреляционной зависимости с ними.

Лабораторная всхожесть имеет высокую положительную взаимосвязь с показателями полевой всхожести семян, увеличение которой обусловило большее количество растений в посевах за все годы исследований.

Анализ реализации стратегии роста на ранних этапах показал, что данные препараты, вызывая даже значительную активацию роста проростков, не нарушают нормальных коррелятивных взаимоотношений между корнем и побегом, а лишь стимулируют потенциальные возможности молодых растений.

Данные фиторегуляторы вызывают повышение содержания пигментов фотосинтеза и изменение их соотношений в проростках, что, возможно, может способствовать их адаптации к температурному и водному стрессу в период вегетации. На этом фоне увеличивается скорость фотосинтеза и интенсивность дыхания.

Исследования, проведенные в условиях полевого опыта показали, что первичный стимул при предпосевной обработке семян проявляется в увеличении средней площади листа каждого растения и количества листьев в течение вегетации, что повышает суммарную листовую поверхность растений. Данная тенден-

ция сохраняется по годам независимо от гидротермических условий, как в отдельные фазы развития растений, так и за весь период в целом.

Препараты Рибав-Экстра и Крезацин способствуют повышению функциональной активности листового аппарата в посевах пшеницы и ячменя, вызывая увеличение площади ассимиляции агроценоза, обусловленную также большим количеством растений и, как следствие, фотосинтетического потенциала. Величина ЧПФ, при этом, снижается.

Изменение морфологических и физиологических параметров в онтогенезе растений пшеницы и ячменя при предпосевной обработке семян, выражается в показателях биологической и хозяйственной продуктивности. Несмотря на снижение хозяйственной доли урожая в общей биомассе посева, данные регуляторы способствовали повышению урожайности в неоднозначных гидротермических условиях, складывающихся в годы исследований в регионе.

Эффективность препарата Мивал-Агро экспериментально подтверждена только в агроценозе пшеницы, что было обусловлено, в определенной степени, повышением количества растений на единице площади посева, связанной с показателями полевой всхожести. Некоторая стимуляция ростовых функций листа обеспечила большую площадь ассимиляции в посевах пшеницы и повышение фотосинтетического потенциала, что обеспечило возрастание биологической и хозяйственной продуктивности данной культуры.

Предпосевная обработка семян, как пшеницы, так и ячменя фиторегулятором Эпин-Экстра вызывала определенные изменения морфофизиологических процессов в онтогенезе растений, которые в целом за три года исследований не смогли определить достоверное повышение хозяйственной продуктивности данных культур в условиях Пензенской области.

ВЫВОДЫ

1. Обработка семян пшеницы и ячменя препаратами Рибав-Экстра и Крезацин приводит к сокращению временного промежутка прохождения основных этапов набухания семян. Достижение порогового значения 60% влажности на пшенице сокращается на 2 часа, ячмене – на 3 и 4 часа.

2. Суммарная активность α - и β -амилазы в зерновках пшеницы под действием регуляторов роста повышается в первые 3 часа набухания на 2,5-5,7% (Эпин-Экстра); 1,3-7,6% (Мивал-Агро); 7,7-10,0% (Крезацин); 12,5-15,1% (Рибав-Экстра), в зерновках ячменя – на 2,4-10,1% (Эпин-Экстра); 4,7-10,1% (Мивал-Агро); 7,1-17,0% (Рибав-Экстра); 9,5-20,8% (Крезацин).

3. Активность пероксидазы наиболее значимо увеличивается в первые 8 часов набухания семян. В зерновках пшеницы под действием регуляторов роста количество фермента возрастает в течение 24 часов набухания в 1,87-3,24 раза, зерновках ячменя – 1,89-4,29 раза. Степень эффективности препаратов: Эпин-Экстра < Мивал-Агро < Рибав-Экстра < Крезацин.

4. Предпосевная обработка Крезацином повышает энергию прорастания семян пшеницы на 6,9%, ячменя – 6,5%; лабораторную всхожесть пшеницы – 7,0%, ячменя – 10,6%. Рибав-Экстра повышает энергию прорастания семян пшеницы на 8,3%, ячменя – 8,9%; лабораторную всхожесть пшеницы – 10,4%, ячменя – 13,4%. Между показателями лабораторной и полевой всхожести существует высокая положительная корреляция.

5. Препараты Рибав-Экстра и Крезацин повышают скорость ростовых процессов проростков: длина ростка увеличивается на 43,1-55,6% (пшеница), 10,2-56,6% (ячмень); средняя длина всех корней – 29,1-50,6% (пшеница), 26,0-50,6% (ячмень); количество корней – 22,4-34,4% (пшеница), 17,6-19,1% (ячмень).

6. В проростках пшеницы и ячменя под действием препаратов Рибав-Экстра и Крезацин возрастает содержание хлорофилла b на 73,3-140,0%, суммарное содержание хлорофиллов (a+b) – 33,0-43,0%. Скорость фотосинтеза увеличивается на 10,0-57,6%.

7. Под действием регуляторов роста в проростках пшеницы и ячменя повышается активность пероксидазы на 27,1-128,2%, интенсивность дыхания возрастает на 5,3-13,9% (Мивал-Агро); 2,8-27,9% (Рибав-Экстра); 75,1-131,0% (Крезацин).

8. Препараты Мивал-Агро, Рибав-Экстра и Крезацин увеличивают среднюю площадь листа и количество листьев у растений пшеницы в течение вегетационного периода. У растений ячменя возрастает средняя площадь листа одного растения под действием Крезацина и Рибав-Экстра.

9. Листовая поверхность посева пшеницы в среднем за три года возрастает при предпосевной обработке семян регуляторами роста Мивал-Агро, Рибав-Экстра и Крезацин на 35,2-79,7%, ФП вегетационного периода увеличивается на 634,0-869,6 тыс. м²/га·сутки. В посевах ячменя ассимиляционная поверхность возрастает на 28,9-86,2%, ФП увеличивается на 710,7-818,6 тыс. м²/га ·сутки под действием препаратов Рибав-Экстра и Крезацин. Максимальный стимулирующий эффект на формирование листовой поверхности проявляется в период кущение-выход в трубку.

10. Регуляторы роста повышали биологическую продуктивность растений пшеницы на 16,8-46,5%, ячменя – на 16,5-38,0%. Урожайность пшеницы составила 3,14 т/га, прибавка к контролю 0,47 т/га (Мивал-Агро); 3,16 т/га, прибавка к контролю 0,49 т/га (Рибав-Экстра); 3,25 т/га, прибавка к контролю 0,58 т/га (Крезацин). Урожайность ячменя – 3,28 т/га, прибавка к контролю 0,59 т/га (Крезацин); 3,31 т/га, прибавка к контролю 0,62 т/га (Рибав-Экстра).

ПРЕДЛОЖЕНИЯ ПРОИЗВОДСТВУ

С целью повышения биологической продуктивности и хозяйственного урожая яровой мягкой пшеницы Экада 113 и ячменя Сурский фаворит в агроклиматических условиях Пензенской области рекомендуем проводить предпосевную обработку семян следующими регуляторами роста: пшеница – Рибав-Экстра ($3 \cdot 10^{-3}$ л/л в расчете 10 л на 1 т), Крезацин ($1 \cdot 10^{-3}$ л/л в расчете 10 л на 1 т), Мивал-Агро (0,5 г/л в расчете 10 л на 1 т); ячмень – Рибав-Экстра ($3 \cdot 10^{-3}$ л/л в расчете 10 л на 1 т), Крезацин ($1 \cdot 10^{-3}$ л/л в расчете 10 л на 1 т).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдуллаева Т.М., Магомедова М.А. Действие теплового шока на ростовые процессы проростков пшеницы // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки, 2008. № 4. С. 42-48.
2. Агроклиматические ресурсы Пензенской области. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 131 с.
3. Алексеева К.Л. Вакуленко В.В. Эпин-Экстра для шампиньона и вешенки // Картофель и овощи: научно-производственный и популярный журнал, 2017. № 3. С. 20-21.
4. Амунова О.С. Влияние метеоусловий вегетации на содержание фотосинтетических пигментов в листьях мягкой яровой пшеницы // Аграрная наука Евро-Северо-Востока, 2018. Т.67. № 6. С. 26-32.
5. Андрианова И.А., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. М.: Наука, 2000. 135 с. с ил.
6. Архивы и статистика погоды по городам России. Пензенская область. Пенза: [электронный ресурс]. URL: https://climate-energy.ru/weather/archive_weather_279620.php
7. Бадовская Л.А., Тлехусеж М.А., Ненько Н.И. Влияние гетарил-1,3-оксазолидинов на посевные качества семян озимой пшеницы // Агрохимия, 2017. № 1. С. 46-49.
8. Безрукова М. В., Кудоярова Г. Р., Лубянова А. Р., Масленникова Д. Р., Шакирова Ф. М.. Влияние 2,4-эпибрассинолида на водный обмен отличающихся по засухоустойчивости сортов пшеницы при осмотическом стрессе // Физиология растений, 2021. № 2(68). С. 161-169.
9. Бельтюков Л.П., Ситало Г.М., Мажара В.М., Кувшинова Е.К., Донцов В.Г. Влияние биоудобрений и регуляторов роста на урожайность подсолнечника // Вестник аграрной науки Дона, 2017. №37.1. С. 46-52.
10. Боме Н.А., Ушакова Т.Ф., Моденова Е.А., Боме А.Я. Изучение зависимости водоудерживающей способности листьев *Triticum aestivum* L. От их ли-

нейных размеров и площади // Международный научно-исследовательский журнал. 2016. № 4 (46). С. 13-16.

11. Важнейшие разновидности зерновых культур: учебное пособие / А.В. Загорюлько, Т.Я. Бровкина, И.С. Сысенко, Т.В. Фоменко, В.А. Калашников. Краснодар: КубГАУ, 2017. 285 с.

12. Вакуленко В.В. «НЭСТ М» – картофелеводам // Картофель и овощи: научно-производственный и популярный журнал, 2018. № 3. С. 28.

13. Вартапетян Б.Б. Учение об анаэробном стрессе растений – новое направление в экологической физиологии, биохимии и молекулярной биологии растений. 1. Становление новой научной дисциплины // Физиология растений, 2005. Т.52. № 6. С. 931-953.

14. Веселова Т.В., Веселовский В.А., Усманов П.Д., Усманова О.В., Козарь В.И. Гипоксия и повреждения при набухании стареющих семян // Физиология растений, 2003. Т.50. № 6. С. 930-937.

15. Воскобулова Н.И., Верещагина А.С., Неверов А.А. Влияние регуляторов роста на посевные качества семян и ростовые процессы кукурузы // Животноводство и кормопроизводство, 2016. №2 (94). С. 108-111.

16. Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу: учеб.пособие для студ.вузов; под редакцией И.П. Ермакова. М.: Издательский центр « Академия», 2003. 256 с.

17. Галиулина А. А. Влияние регуляторов роста растений на рост и развитие земляники // Вестник ОГУ, 2008. №5-2, С.11-13.

18. Гамзаева Р.С. Влияние регуляторов роста на физиолого-биохимические показатели и продуктивность ярового ячменя // Известия СПбГАУ. 2017. №1 (46). С.75-79.

19. Гамзаева Р.С. Влияние фиторегуляторов Эпин и Циркон на амилолитическую активность и содержание редуцирующих сахаров в прорастающих зёрнах пивоваренного ячменя // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета, 2016. № 44. С. 27-32.

20. ГлавАгроном. Пшеница Экада 113: [Электронный ресурс]. URL: <http://glavagronom.ru/base/seeds/zernovie-pshenica-myagkaya-yarovaya-ekada-113-samarskiy-niish-8854038>.
21. Говоркова С. Б., Гафуров Р.М., Цымбалова В.А., Калабашкина Е.В. Изучение влияния нового регулятора роста растений с ретардатными свойствами на степень полегания озимой пшеницы // Земледелие: теоретический и научно-практический журнал, 2019. № 5. С. 39-41.
22. Головацкая И. Ф., Винникова Ю. М. Роль гиббереллинов и брассино-стероидов в регуляции роста и развития арабидопсиса // Вестник ТГПУ, 2007. №6. С. 48-53.
23. Гридина С.Б., Зинкевич Е.П., Владимирцева Т.А., Забусова К.А. Ферментативная активность зерновых культур//Вестник КрасГАУ, 2014. № 8. С. 57-60.
24. Гришина Л.А., Орлов Д.Е. Система показателей гумусного состояния почвы. В кн.: Проблемы почвоведения. М.: Наука, 1978. С.200-217.
25. Давидянц Э. С. Влияние обработки семян тритерпеновыми гликозидами на активность пероксидазы, ИУК-оксидазы и полифенолоксидазы в проростках пшеницы // Химия растительного сырья, 2014. № 4. С. 225-231.
26. Двухфазность перехода семени от состояния покоя к активному росту при прорастании как начальный этап развития растения / Н.В. Обручева, М.И. Азаркович, О.В. Антипова, М.Е. Илюшкина, Л.М. Котова // Информационный бюллетень РФФИ. 1995.
27. Деревинская А.А., Кабашникова Л.Ф. Влияние модифицированных комплексных препаратов на основе полимеров на структурно-функциональное состояние плазматических мембран проростков и активность амилаз прорастающих семян пшеницы в норме и при водном дефиците. Реферат // Весці НАН Беларусі. Сер. Біял. навук, 2012. № 1.
28. Дерфлинг К. Гормоны растений. Системный подход. М.: Мир, 1985. 303 с.

29. Джен Р.К., Амен Р.Д. Что такое прорастание / в кн. Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М.: Колос, 1982. С. 19-44.
30. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: 1985. 351 с.
31. Дюкова Г. Р. Особенности почвообразования, распространения и динамики основных типов почв Пензенской области // Известия ПГУ им. В.Г. Беллинского. Сер.: Естественные науки, 2007. № (5)9. С. 5-16.
32. Евдокимова М.А., Марьина-Чермных О.Г. Влияние регуляторов роста на фотосинтетическую деятельность посевов ярового ячменя // Вестник Ульяновской ГСХА, 2018. №4 (44). С.91-97.
33. Записоцкий Д.Н., Барчукова Д.Н. Влияние регуляторов роста растений на урожай сои // Сахарная свекла: научно-практический журнал, 2018. № 9. С. 38-42.
34. Заец С.А., Гальченко Н. Н., Нетис В. И. Эффективность регуляторов роста растений при выращивании сои на орошаемых землях юга Украины // Кормопроизводство: научно-производственный журнал, 2017. № 10. С. 29-32.
35. Зюзина Е.Н., Карпова Г.А. Использование регуляторов роста для активации ранних ростовых процессов растений яровой мягкой пшеницы Нива 2 // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур: Сборник статей XI Всероссийской научно-практической конференции (Пенза, 2007). Пенза: РИО ПГСХА. 2007. С. 35-37.
36. Зюзина Е.Н. Оптимизация физиолого-биохимических процессов при прорастании семян яровой пшеницы под влиянием регуляторов роста // Инновации молодых ученых агропромышленному комплексу: Научно-практическая конференция молодых ученых (Пенза, 2007). Пенза. 2007. С. 22-23.
37. Иванова Е. П., Кириллова Л. Л., Назарова Г. Н. Всхожесть семян и продуктивность растений амаранта под влиянием гибберсиба // С.-х. биол., Сельхозбиология, S-h biol, Sel-hoz biol, Sel'skokhozyaistvennaya biologiya, Agricultural Biology, 2014. №1. С. 91-97.

38. Игнатенко И.С. Влияние экологических условий года репродукции семян на развитие амилолитической активности в прорастающих семенах ярового ячменя // Научный журнал КубГАУ. 2011. № 70. С. 617-626.

39. Игнатенко И.С., Казакова А.С. Влияние генотипа и факторов среды в период формирования семян на стартовую амилолитическую активность прорастающего семени ярового и озимого ячменя // Вестник аграрной науки Дона, 2011. №2. С. 93-97.

40. Казакова А.С. Влияние предпосевной обработки семян ячменя переменным электромагнитным полем на эффективность использования запасных веществ эндосперма // Вестник аграрной науки Дона, 2019. №45. С.72-76.

41. Казакова А.С., Козяева С.Ю. Изменение активности амилазы прорастающих семян ярового ячменя по микрофенологическим фазам прорастания // Вестник аграрной науки Дона, 2009. №3. С. 57-61.

42. Казакова А.С., Куриленко Т.К. Обоснование режимов предпосевной обработки семян ячменя в электротехнологиях на основе регистрации микрофенологических фаз их прорастания // Вестник аграрной науки Дона, 2018. №4 (44.1). С.50-56.

43. Калинина А.В., Лящева С.В. Состав и содержание пигментов фотосинтеза в листьях проростков озимой мягкой пшеницы // Известия Самарского научного центра Российской академии науки, 2018. Т. 20. № 2(2). С. 286-290.

44. Кан А.А. Предварительная обработка, прорастание и жизнедеятельность семян / В кн. Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М.: Колос, 1982. С. 320-356.

45. Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е.. Участие оксида азота в индуцировании теплоустойчивости coleoptилей пшеницы 2,4-эпибрассинолидом: функциональное взаимодействие NO с АФК и ионами кальция // Физиология растений, 2018. С. 111-120.

46. Карпова Г.А., Зюзина Е.Н., Позднякова М.Е. Влияние регуляторов роста на ранние этапы развития семян пшеницы и ячменя // Энергосберегающие

технологии в растениеводстве: Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. Пенза: РИО ПГСХА. 2005. С. 45-47.

47. Карпова Г.А. Оптимизация продукционного процесса агрофитоценозов проса, яровой пшеницы и ячменя при использовании регуляторов роста и бактериальных препаратов в лесостепи Среднего Поволжья: дисс. ... доктора сельскохозяйств. наук. Пенза: 2009. 379 с.

48. Карпова Г.А. Темпы водопоступления и общая метаболическая активность семян проса при использовании регуляторов роста // Известия ПГУ им. В.Г. Белинского, 2011. №25. С.618-623.

49. Карпова Г.А., Карпова Л.В., Фролова Е.Ю. Активация ранних ростовых процессов семян под действием регуляторов роста как фактор повышения полевой всхожести и урожайности яровой пшеницы // Нива Поволжья. 2016. № 1 (38). С. 29-35.

50. Кефели В.И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М.: Наука, 1974. 132 с.

51. Кефели В.И. Рост растений. М: Колос, 1984. 175 с.

52. Князева Т.В. Регуляторы роста растений в Краснодарском крае: монография. Краснодар: ЭДВИ, 2013. 128 с.

53. Ковалев В.М. Теоретические основы оптимизации формирования урожая. М.: Изд-во МСХА, 1997. 284 с.

54. Кокорев А.И., Ястреб Т.О., Швиденко Н.В., Горелова Е.И., Колупаев Ю.Е. Влияние экзогенных полиаминов на активность антиоксидантных ферментов в проростках пшеницы и теплоустойчивость / Регуляция роста, развития и продуктивности растений: Материалы IX Междун. науч. конф. (г.Минск, 24-26 октября 2018) / Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси. Минск: Колорград, 2018. С.66.

55. 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 // Физиология растений, 2019. Т.66. № 1. С. 26-34.

56. Кондратьев М.Н., Ларилова Ю.С. Экофизиология семян. Формирование фитоценозов: Учебное пособие. М.: Изд-во РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, 2011. 279 с.
57. Костин В.И., Исайчев В.А. Использование мелафена в качестве экологически безопасного фиторегулятора озимой пшеницы // Экологическая и производственная безопасность: научно-технический калейдоскоп. Ульяновск, 2001. С. 27-30.
58. Костин В.И., Исайчев В.А., Костин О.В. Элементы минерального питания и росторегуляторы в онтогенезе сельскохозяйственных растений: монография. М.: Колос, 2006. 290 с.
59. Костин В.И., Офицеров Е.Н., Исайчев В.А. Использование пектинов *Amaranthus sculentus* и микроэлементов в качестве энергосберегающего приема при возделывании яровой пшеницы // Ресурсно-энергосберегающие приемы и технологии возделывания сельскохозяйственных культур: материалы всероссийской научно-практ. конф. Рязань, 1998. С.176-177.
60. Костин В.И., Офицеров Е.Н., Исайчев В.А. Использование пектина и микроэлементов как регуляторов роста и развития растений // Вестник УГСХА, серия «Агрономия». Ульяновск, 2000. №1. С.5-8.
61. Костин В.И., Федорова И.Л., Чуваева С.С. Физиолого-биохимические аспекты ростовых процессов озимой пшеницы под влиянием OrgaNIKALife // Вестник Ульяновской ГСХА, 2017. №3 (39). С.63-69.
62. Кочубей С.М. Организация фотосинтетического аппарата высших растений. Киев.: Изд-во «Альтерпрес», 2001.
63. Кошкин Е.И. Патопфизиология сельскохозяйственных культур. М.: РГ-Пресс, 2016. 360 с.
64. Кретович В.Л. Биохимия растений/Учебник.- 2-е изд. перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1986. 503с.
65. Кругликов Н.А., Александров А.В., Быструшкин А.Г., Леспух И.Н., Коткова В.В., Волков А.Ю. Влияние бар обработки на посевные качества семян / Регуляция роста, развития и продуктивности растений: Материалы IX Междун.

науч. конф. (г. Минск, 24-26 октября 2018) / Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси. Минск: Колорград, 2018. С.74.

66. Кудоярова Г. Р., Холодова В. П., Веселов Д. С. Современное состояние проблемы водного баланса растений при дефиците воды // Физиология растений, 2013. №2(60). С. 155-165.

67. Кудоярова Г.Р. Иммунохимические исследования гормональной системы растений: регуляторы роста и ответы на внешнее воздействие: дисс. ... доктора биол. наук. М.: 1995. 273 с.

68. Кузнецов В.В. Хлоропласты. Структура и экспрессия пластидного генома // Физиология растений, 2018. №4(65). С. 243-255.

69. Кулаева О.Н. Этилен в жизни растений // Соросовский образовательный журнал, 1998. № 11. С. 78-84.

70. Кулаева О.Н. Как регулируется жизнь растений // Соросовский образовательный журнал, 1995. № 1. С.20-27.

71. Кулаева О.Н., Кузнецов В.В. Новейшие достижения и перспективы в области изучения цитокининов // Физиология растений, 2002. № 4.

72. Кумаков В.А. Физиология яровой пшеницы. М.: Колос, 1980. 207 с.

73. Кумаков В.А. Физиологические подходы к селекции растений на продуктивность и засухоустойчивость // Сельскохозяйственная биология. 1985. № 6. С. 27-34.

74. Кумаков В.А. Биологические основы возделывания яровой пшеницы по интенсивной технологии. М.: Росагропромиздат, 1988. 104 с.

75. Кумаков В.А. Физиология формирования урожая яровой пшеницы и проблемы селекции // Сельскохозяйственная биология. 1995. № 5. С. 3-19.

76. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений: морфофизиологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений: учебное пособие для биол.специальностей вузов. 3-е изд., доп. М.: Высшая школа, 1977. 288 с.

77. Курьянович А.А., Володина И.А., Абраменко И. С. Влияние регуляторов роста на продуктивность и качество урожая люцерны изменчивой сорта

Изумруд // Известия Оренбургского государственного аграрного университета : теоретический и научно-практический журнал, 2017. № 1. С. 25-28.

78. Ломов С.П. Почвенный покров Пензенской области, его характеристика и мелиоративная оценка: учеб. Пособие. Пенза: ПГУАС, 2014. 92 с.

79. Лотова Л.И. Ботаника. Морфология и анатомия высших растений. М.: Изд-во Либроком, 2013. 512 с.

80. Лукаткин А.С., Башмаков Д.И., Шаркаева Э.Ш., Лукаткина А.А. Определение эффективности регуляторов роста при анализе действия стрессовых факторов на растения // IX съезд Общества физиологов растений России «Физиология растений - основа создания растений будущего». Казань. 2019. С.264.

81. Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н. и др. Генетика развития растений. СПб.: Наука, 2000.

82. Майер А.М. Метаболическая регуляция прорастания / В кн. Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М.: Колос, 1982. С. 397- 424.

83. Мамытова Н. С., Кузовлев В. К., Хакимжанов А. А., Фурсов О. В. Сахара как репрессоры гиббереллин-индуцируемого синтеза α -амилазы пшеницы // Физиология растений, 2014. №3. Т.61. С. 412-418.

84. Мильков Ф.Н. Среднее Поволжье. М: Издательство Академии наук СССР, 1953. 262 с.

85. Мокроносков А.Т. Донорно-акцепторные отношения в онтогенезе растений // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С.235-250.

86. Мокроносков А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М.: Наука, 1983.

87. Мокроносков А.Т. Фотосинтез и продукционный процесс // Физиология растений на службе продовольственной программы. Сер. Биология. М., 1988. С. 3-18.

88. Мокроносков А.Т., Гавриленко В.Ф. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Изд-во МГУ, 1992.

89. Муромцев Г.С. Основы химической регуляции роста и продуктивности растений. М.: Агропромиздат, 1987. 383 с.

90. Муромцев Г.С., Агнестикова В.Н. Гиббереллины. М: Наука, 1984. 207 с.
91. Нарайкина Н.В., Синькевич М.С., Дерябин А.Н., Трунова Т.И. Активность нейтрализующих пероксид водорода ферментов при низкотемпературном закаливании растений картофеля, трансформированного геном *desA* Δ 12-ацил-липидной десантуразы // Физиология растений, 2018. №5(65). С.340-347.
92. Нест-М. Эпин-экстра: [Электронный ресурс]. URL: <https://nest-m.ru/produktsiya/regulatory-rosta/epin-ekstra>.
93. Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М.: Изд. АН СССР, 1961. 185 с.
94. Ничипорович А.А. Физиология фотосинтеза и продуктивность растений // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С.7-33.
95. Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений как основа их продуктивности в биосфере и земледелии // Фотосинтез как продукционный процесс. М.: Наука, 1988. С.5-28.
96. Новиков Н.Н. Формирование качества зерна хлебопекарной пшеницы при выращивании на дерново-подзолистой среднесуглинистой почве//Известия ТСХА. Вып. 1, 2010. С.59-72.
97. Образцов А.С. Потенциальная продуктивность культурных растений: М-во сел. хозяйства Рос. Федерации. М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2001. 502 с. ил., табл.
98. Обручева Н.В., Антипова О.В. Физиология инициации прорастания семян // Физиология растений. 1997. Т. 44. С. 287-302.
99. Обручева Н.В. Переход от гормональной к негормональной регуляции на примере выхода семян из покоя и запуска прорастания // Физиология растений, 2012. №4(59). С.591-600.
100. Обручева Н. В., Синькевич И. А., Литягина С. В., Новикова Г. В.. Особенности водного режима при прорастании семян // Физиология растений, 2017. №4(64). С. 311-320.

101. Осипова Л.В., Курносова Т.Л., Быковская И.А., Верниченко И.В., Носиков В.В., Литвинский В.А. Влияние предпосевной обработки семян кремнием на формирование продуктивности ярового ячменя при действии абиотического стресса / Регуляция роста, развития и продуктивности растений: Материалы IX Междун. науч.конф. (г. Минск, 24-26 октября 2018)/Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси. Минск: Колорград, 2018. С.106.

102. Павлова В.Н., Варчева С.Е.. Оценка климатических рисков при производстве зерновых культур в Приволжском федеральном округе // Материалы Всероссийской научной конференции (с международным участием) «Агроэкосистемы в естественных и регулируемых условиях: от теоретической модели к практике прецизионного управления». Санкт-Петербург, 21-23 сентября 2016 г. СПб.: ФГБНУ АФИ, 2016. С. 219-224.

103. Панкина И.А., Борисова Л.М. Исследование набухания и растворимости сухих веществ семян зернобобовых культур // Научный журнал НИУ ИТМО. Серия "Процессы и аппараты пищевых производств". 2016. № 2. С. 13-20.

104. Плешков Б.П. Практикум по биохимии растений: 3-е изд., доп. и перераб. М.: Колос, 1985. 255с.

105. Полевой В.В. Физиология растений: учеб. для биол. спец. Вузов. М.: Высш. шк., 1989. 464 с.

106. Полевой В.В. Роль ауксина в регуляции роста и развития растений // Гормональная регуляция онтогенеза растений. М.: Наука, 1984. 168 с.

107. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений: учеб.пособие. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1991. 240 с.

108. Поляков А. В., Алексеева Т. В., Логинов С. В., Стороженко П. А. Влияние регулятора роста Лостор на урожайность чеснока // Картофель и овощи: научно-производственный и популярный журнал, 2019. № 12. С. 27-28.

109. Прядкина Г.А. Пигменты, эффективность фотосинтеза и продуктивность пшеницы // Plant Varieties Studying and Protection, 2018. Vol. 14. № 1. С. 97-108.

110. Пузина Т.И. Гормональная регуляция как основа целостности и продуктивности растительного организма: дисс. ... доктора биол. наук. Орел: 1999. 361 с.

111. Пузина Т.И., Макеева И.Ю., Чванова М.В., Бычков И.А. Влияние кофейной кислоты на дыхание и активность супероксиддисмутазы *Solanum Tuberosum* при действии гипотермии // ученые записки Орловского государственного университета. Серия: естественные, технические и медицинские науки. Орел: Орловский государственный университет им. И.С. Тургенева. 2015. С. 195-197.

112. Пузина Т.И., Макеева И.Ю., Прудников П.С. действие кофейной кислоты и селена на продуктивность растений картофеля // Актуальные проблемы картофелеводства: фундаментальные и прикладные аспекты: Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием / ответственный редактор М.В. Ефимова. Томск: Национальный исследовательский Томский государственный университет. 2018. С. 148-151.

113. Пурыгин П.П., Цаплев Д.А., Цаплева Е.В., Зарубин Ю.П. Определение удельной активности пероксидазы ячменя обыкновенного и проса обыкновенного при воздействии озона и постоянного магнитного поля // Бутлеровские сообщения. 2013. Т.35. № 9. С. 90-93.

114. Пурыгин П.П., Цаплев Д.А., Пурыгин В.А., Зарубин Ю.П., Васильева Т.И. Исследование уровня каротиноидов, хлорофиллов а и b в проростках семян ячменя обыкновенного (*Hordeum vulgare*) после предпосевной обработки семян постоянным магнитным полем и УФ излучением в присутствии озона // Бутлеровские сообщения. 2015. Т.42. № 5. С. 23-25.

115. Рибав-Экстра. Регулятор роста растений: [Электронный ресурс]. URL: <http://www.ribav.ru/ribav>.

116. Рогожин В.В. Пероксидаза как компонент антиоксидантной системы живых организмов. СПб.: ГИОРД, 2004. 240 с.

117. Рогожин В.В., Верхотуров В.В., Курилюк Т.Т., Охлопкова Е.П. Влияние температуры, ультрафиолетового излучения и функционально активных веществ на всхожесть семян пшеницы // Известия ТСХА. М. 1999, № 3. С. 105-124.

118. Рогожин В.В., Егорова П.С. Влияние экзогенных этанола и ацетальдегида на жизнеспособность семян пшеницы // В сб. науч. Трудов «Этанол и его метаболизм в высших организмах». Якутск: Из-во ЯНЦ СО АН СССР, 1991. С.90-99.
119. Рогожин В.В., Курилюк Т.Т.. Роль пероксидазы в механизмах покоя и прорастания зерновок некоторых злаковых культур // Известия ТСХА, 2010. №4. С. 22-31.
120. Рогожин В.В., Курилюк Т.Т., Рогожина Т.В. Об участии оксидоредуктаз в механизмах покоя и прорастания зерновок у пшеницы // Сельскохозяйственная биология, 2012.№1. С.60-65.
121. Рогожин В.В., Рогожина Т.В.. Физиолого-биохимические механизмы прорастания зерновок пшеницы // Вестник Алтайского государственного университета, 2011. № 8(82). С.17-21.
122. Романов Г.А. Как цитокинины действуют на клетку // Физиология растений, 2009. №2(56). С. 295-319.
123. Румянцев С.Д. Роль про-антиоксидантной системы в регуляции устойчивости растений пшеницы к злаковой тле *Schizaphis graminum* Rond эндофитами *Bacillus spp.* Автореф. дисс. ...Уфа. 2019. 19с.
124. Савин А.П. Влияние стимуляторов роста растений на всхожесть семян сальфии пронзеннолистной // Пчеловодство: научно-производственный журнал, 2019. № 1. С. 28-29.
125. Семкина Л.А., Тишкина Е.А. Сравнительная характеристика содержания фотосинтетических пигментов *Juniperus Communis* L. // Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии им. В.Р. Филиппова. 2021. № 3(64). С.116-124.
126. Сельдимирова О.А., Безрукова М.В., Галин И.Р., Лубянова А.Р., Шакирова Ф.М., Круглова Н.Н. Влияние 2,4-эпибрассинолида на формирование, ростовые показатели и регенерационную способность каллусов *in vitro* контрастных по засухоустойчивости сортов пшеницы // Физиология растений, 2017. 6 (64). С.461-472.

127. Серегина И.И., Белопухов С.Л., Черных Н.А., Зубкова В.М. Защитно-стимулирующая роль микроэлементов и регуляторов роста в растениеводстве: монография. М.: Проспект, 2021. 184 с.
128. Сидельников Н.И., Ковалев Н.И., Хазиева Ф.М. Роль регуляторов роста и микроудобрений при введении лекарственных растений в культуру // Вестник российской сельскохозяйственной науки, 2018. № 3. С. 62-66.
129. Симонова Е.Н., Игнатъева Н.Г. Активность ферментов в прорастающих семенах мягкой озимой пшеницы после обработки электроактивированными растворами // Вестник аграрной науки Дона, 2011. №3(15). С. 81-86.
130. Ситало Г.М., Мажара В.М., Бельтюков Л.П., Гордеева Ю.В. Влияние биопрепаратов и регуляторов роста на продуктивность гороха сорта Ангела // Вестник аграрной науки Дона, 2015. №32. С. 45-52.
131. Скулачев В.П. Кислород в живой клетке: добро и зло//Соросовский Образовательный Журнал, 1996. №3. С.4-10.
132. Старикова Д.В. Влияние стимуляторов, биологических препаратов и микроудобрений на урожайность и качество зерна озимой мягкой пшеницы // Научный журнал КубГАУ, 2014. №98. С. 769-782.
133. Табаленкова Г.Н..Продуктивность сельскохозяйственных культур в подзоне средней тайги и европейского северо-востока России: дисс. ... доктора биол. наук. Сыктывкар: 2007. 309 с.
134. Тарчевский И.А., Андрианова И.А. Содержание пигментов как показатели мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиология растений, 1980. Т.27. № 2. С. 390-395.
135. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. М.: Наука, 2002.
136. Третьяков Н.Н. Практикум по физиологии растений. М.: КолосС, 2003. 163с.
137. Тютерева Е.В., Иванова А.Н., Войцеховская О.В. К вопросу о роли хлорофилла b в онтогенетической адаптации растений // Успехи современной биологии, 2014. Т. 134. №3. С. 249-256.

138. Усова К.А., Белопухов С.Л., Шайхиев И.Г. Экологически безопасные высокоэффективные регуляторы роста растений для цветочно-декоративных культур (обзор Российской литературы) // Вестник Казанского технологического университета. 2016. №21. С. 193-198.

139. Фаттахов С.Г., Резник В.С., Коновалов А.И. Меламиновая соль бис (оксиметил)фосфиновой кислоты (мелафен) как регулятор роста и развития растений нового поколения // Тез. 13-й Межд. конф. по химии соединений фосфора. С.-Петербург, 2002. С.80.

140. Фёдорова В.М., Яркова Н.Н., Елисеев С.Л. Растениеводство: учебное пособие. В 3 ч. Ч.1 Зерновые и зерновые бобовые культуры. Пермь.: ИПЦ «Прокрость», 2014. 112 с.

141. Физиология и биохимия покоя и прорастания семян / Пер. с англ. Н.А. Аскоченской, Н.А. Гумилевской, Е.П. Заверткиной, Э.Е. Хавкина; Под ред. М.Г. Николаевой, Н.В. Обручевой, с предисл. М.Г. Николаевой. М.: Колос, 1982. 495 с.

142. Физиология растений: учебник для студ.вузов / Н.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко и др.; под ред. И.П. Ермакова. М.: Издательский центр «Академия», 2005. 640 с.

143. Хелдт Г.-В. Биохимия растений. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011. 472 с.

144. Хлебова Л.П., Арзуманян А.А. Оценка возможности сокращения периода покоя семян зерновых культур в регулируемых условиях выращивания // Acta Biologica Sibirica. 2015. №1-2. С. 22-37.

145. Холодный Н.Г. Проблема роста в современной физиологии растений // Успехи современной биологии. 1935. Т. 14, вып. 6. С. 26-37.

146. Частная физиология полевых культур: учебник для студентов высших учебных заведений / Е.И. Кошкин [и др.]. М.: КолосС, 2005. 344 с.

147. Чайлахян М.Х., Бутенко Р.Г., Кулаева О.Н. и др. Терминология роста и развития высших растений. М.: Наука, 1982. 96 с.

148. Чмелева С.И., Кучер Е.Н., Решетник Г.В. Влияние препарата Мивал-Агро на ростовые процессы растений ячменя на ранних этапах онтогенеза // Эко-системы, 2013. №9 (28). С. 206-214.
149. Чупахин Г.Н. Физиологические и биохимические методы анализа растений: Практикум. Калининград: Калинингр. ун-т. 2000. 59 с.
150. Шаповал О.А., Можарова И.П. Ауксин и эффективность применения регуляторов роста класса ауксинов в период корнеобразования сельскохозяйственных и декоративных культур // МСХ, 2021. №6. С. 79-83.
151. Шаповал О.А., Можарова И.П., Коршунов А.А. Регуляторы роста растений в агротехнологиях // Защита и карантин растений, 2014. №6. С.16-20.
152. Шевелуха В.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. М.: Колос, 1992. 598 с.
153. Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю. Физиология растений: учеб. для студентов вузов, обучающихся по специальности 032400 «Биология». М.: Гуманитар.изд.центр ВЛАДОС, 2005. 463 с.: ил.
154. Balesevic-Tubic S., Malencic D., Tatic M., Miladinovic J. Influence of aging process on biochemical changes on sunflower seeds // Helia, 2005. Vol. 28. P. 107-114.
155. Baskin J.M., Baskin C.C. Some Considerations for Adoption of Nikolaeva's Formula System into Seed Dormancy Classification // Seed Sci. Res. 2008. V. 18. P. 131-137.
156. Bewley J.D. Seed Germination and Dormancy // Plant Cell. 1997. V. 9. P. 1055-1066.
157. Bowler C., van Montagi M., Inze D. Superoxide dismutase and stress tolerance // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1992. Vol. 43. P. 83-116/
158. Bowler C., van Camp W., van Montagi M., Inze D. Superoxide dismutase in plant // Crit. Rev. Plant Science, 1994. Vol. 13. P. 199-218.
159. Collins N.C., Tardieu F., Tuberosa R. Quantitative Trait loci and Crop Performance under Abiotic Stress: Where Do We Stand? // Plant Physiol. 2008. V. 147. P. 469-486.

160. Colombo R., Prada M., Rollo F. 1973 *Experientia* 29, 145-147.
161. Demming-Adams B., Adams W.W. III The role of xanthophylls cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends and Plant Science*. 1996. Vol. 1. pp. 21-27.
162. Hendry G.A.F. Oxygen, free radical processes and seed longevity // *Seed Science Research*, 1993. Vol.3. P. 141-153.
163. Houborga R., McCabe M.F., Cescattib A., Gitelson A.A. Leaf chlorophyll constraint on model simulated gross primary productivity in agricultural system. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*. 2015. No. 43. pp. 160-176.
164. Jones H.G. *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1992. 323 p.
165. Fujii H., Chinnusamy V., Rodrigues A., Rubio S., Antoni R., Park S.Y., Culter S.R., Sheen J., Rodriguez P.L., Zhu J.K. In vitro Reconstitution of an Abscisic Acid Signalling Pathway // *Nature*. 2009. V. 462. P. 660-664.
166. Futai M., Omote H., Sambongi Y., Wada Y. Synthase (H^+ -ATPase): coupling between catalysis, mechanical work and proton translocation // *Biochim. Biophys. Acta*, 2000. V.1458. P. 276-288.
167. Kersher S.J. Diversity and origin of alternative NADH: ubiquinone oxidoreductases // *BBA*, 2000. V.1459. P. 274-283.
168. Lee S., Cheng H., King K.E., Wang W., He Y., Hussain A., Lo J., Harbend N.P., Peng J. Gibberellin Regulates Arabidopsis Seed Germination via RGL2 a GAI/RGA-Like Gene Whose Expression Is Up-Regulated Following Imbibition // *Gene Dev.* 2002. V. 16. P. 646-658.
169. Li X., Xiao J., He B. Chlorophyll fluorescence observed by OCO-2 is strongly related to gross primary productivity estimated from flux towers in temperate forests. *Remote Sensing of Environment*. 2018. No. 204. pp. 659-671.
170. Lichtenfeld C., Manteuffel R., Muntz K., Neumann D., Scholz C., Weber E. Protein degradation and proteolytic activities in germinating field beans (*Vicia faba* L., var. minor) // *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*. 1979. V. 174. P. 255-274.

171. Lichtenthaler H.K., Bushmann C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. 2001. F4.3.1-F4.3.8.
172. Mackenzie S., McIntosh L. Higher plant mitochondria // *Plant Cell*, 1999. V. 11. P. 571-585.
173. Mayer A.M., Poljakoff-Mayber A. 1975. *The Germination of Seeds*. 2nd ed., Pergamon Press, London.
174. Mayer A.M., Poljakoff-Mayber A. 1963. In: *Int. Symp. Physiol. Eco and Biochem. Of Germination. Abstracts. Ernst.-Moritz-Arndt-Universitat Greifswald*.
175. Metodika gosudarstvennogo sortoisrytaniya sel'skokhozyaystvennykh kul'tur. [Methods of state variety testing of agricultural crops]. Moscow, 1985. Vol. 1. 270 p.
176. Muntz K., Belozersky M.A., Dunaevsky Y.E., Schlereth A., Tiedermann J. Stored proteinases and the initiation of storage protein mobilization in seeds during germination and seedling growth // *J. Exp. Bot.* 2001. V. 52. P. 1741–1752.
177. Nandi S., Sen-Mandi S., Sinha T.P. Active oxygen and their scavengers in rice seeds (*Oryza sativa* cv. IET 4094) aged under tropical environmental conditions // *Seed Science Research*, 1997. Vol.7. P. 253-259.
178. Nugent J.H.A., Rich A.N., Evans M.C.W. Photosynthetic water oxidation: towards a mechanism // *Biochim. Biophys. Acta*, 2001. V. 1503. P.138-146.
179. Obroucheva N.V. *Seed germination: a guide to the early stages*. Backhuys Publishers: Leiden, 1999.
180. Otegui M.S., Herder R., Schulze J., Jung R., Staehelin L.A. The proteolytic processing of seed storage proteins in *Arabidopsis* embryo cells starts in the multivesicular bodies // *Plant Cell*. 2006 V. 18. P. 2567–2581.
181. Pang A., Catesson A.-M., Francesch C., Rolando C., Goldberg R. ON substrate specificity of peroxidases involved in the lignification process// *J. Plant Physiol.* 1989. Vol. 135. N 2. P. 325-331.

182. Puntario S., Boveris A. Effect of natural and accelerated aging on the hydroperoxide metabolism of soybean embryonic axes // *Plant Science*, 1990. Vol. 68. P. 27-32.
183. Rasmusson A.G., Heiser V., Zabaleta E. et al. Physiological, biochemical and molecular aspects of mitochondrial complex I in plants // *BBA*, 1998. V. 1364. P. 101-111.
184. Robblee J.H., Cinco R.M., Yachandra V.K. X-ray spectroscopy-based structure of Mn cluster and mechanism of photosynthetic oxygen evolution // *Biochim. Biophys. Acta*, 2001. V. 1503. P. 7-23.
185. Sack L., Holbrook N.M. Leaf Hydraulics // *Ann. Rev. Plant Biol.* 2006. V. 57. P. 361-381.
186. Seo M., Hanada A., Kuwahara A., Endo A., Okamoto M., Yamauchi Y., North H., Marion-Poll A., Sun T.P., Koshiba T., Nambara E. Regulation of Hormone metabolism in Arabidopsis Seeds: Phytochrome Regulation of Abscisic Acid Metabolism // *Plant J.* 2006. V. 48. P. 354-356.
187. Sobrano M.A. Relationship of Water Transport to Anatomical features in the mangrove *Laguncularia racemosa* Grown under Contrasting Salinities // *New Phytol.* 2007. V. 173. P. 584-591/
188. Tanaka R., Tanaka A. Chlorophyll b is not just an accessory pigment but a regulator of the photosynthetic antenna // *Porphyrins*. 2000. V. 9. № 1. P. 240-480.
189. Tanaka R., Tanaka A. Chlorophyll cycle regulates the construction and destruction of the light-harvesting complexes // *Biochimica and Biophysica Acta*. 2011. V. 1807. P. 968-976.
190. Tarasenko S., Zhivlyuk E. Pigmentnyy sostav sortov myagkoy ozimoy pshenitsy. [Pigment composition of soft winter wheat varieties]. *Nauka I innovatsii*, 2009. No. 7(77). pp. 25-28.
191. Weber E., Neumann D. Protein bodies, storage organelles in plant seeds // *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*. 1980. V. 175. P. 279-306.

192. Welinder K.G., Smillie L.B., Schonhaum G.R. Amino acid sequence studies of horseradish peroxidase. I. Tryptic peptides//*Canad. J. Biochem.* 1972. Vol.50., N 1. P.44-62.
193. Went F.W., Thimann K.W. *Phytogormones*. N.Y.: Mac Millan Co, 1937. 184 p.
194. Wintermans J.E.G., De Mots A. Spectrophotometric Characteristics of Chlorophyll a and b and Their Phaeophytins in Ethanol // *Biochimica et Biophysica Acta*. 1965. 109. P. 448-453.
195. Wollman F.-A., Minai L., Nechushtai R. The biogenesis and assembly proteins in thylakoid membranes // *Biochim. Biophys. Acta*, 1991. V. 1411. P. 21-85.
196. Zhang H., Xue Y., Wang Z., Yang J., Zhang J. Morphological and Physiological Traits of Roots and Their Relationships with Shoot Growth in 'Super' Rice // *field Crops Res.* 2009. V.113. P. 31-40.
197. Zhu C., Chen J. Changes in soluble sugar and antioxidant enzymes in peanut seeds during ultra dry storage and after accelerated aging // *Seed Science and Technology*, 2007. Vol. 35. P. 387-401.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1 – Активность пероксидазы в зерновках пшеницы (ед/1 г сырой массы*мин)

Вариант	Время набухания, час			
	4	8	12	24
Контроль	66,42±0,36	75,54±0,67	79,44±0,24	82,38±0,42
Рибав-Экстра	174,66±1,03	188,28±0,28	201,06±0,55	210,84±0,42
Эпин-Экстра	132,78±0,79	141,54±0,24	149,82±0,61	157,98±1,97
Мивал-Агро	144,54±0,31	155,34±0,55	165,96±0,18	174,12±0,12
Крезацин	215,46±0,28	232,20±1,43	246,42±0,10	257,52±0,12

Приложение 2 – Активность пероксидазы в зерновках ячменя (ед/1 г сырой массы*мин)

Вариант	Время набухания, час			
	4	8	12	24
Контроль	50,52±0,24	69,72±0,16	79,32±0,06	86,58±0,21
Рибав-Экстра	170,22±0,16	187,20±0,42	200,88±0,75	210,30±0,16
Эпин-Экстра	134,82±0,42	147,06±0,37	152,64±0,10	163,92±0,22
Мивал-Агро	145,50±0,16	158,16±0,24	169,06±0,16	173,64±0,22
Крезацин	216,90±0,10	230,46±0,16	249,06±0,37	259,14±0,16

Приложение 3 – Энергия прорастания и лабораторная всхожесть зерновок пшеницы, %

Вариант	Энергия прорастания	Лабораторная всхожесть
Контроль	81,00±0,50	86,25±0,46
Рибав-Экстра	89,34±0,44	96,70±0,52
Эпин-Экстра	80,75±0,36	86,75±0,37
Мивал-Агро	81,12±0,45	87,66±0,44
Крезацин	87,90±0,51	93,20±0,51

Приложение 4 – Энергия прорастания и лабораторная всхожесть зерновок ячменя, %

Вариант	Энергия прорастания	Лабораторная всхожесть
Контроль	82,50±0,56	83,75±0,25
Рибав-Экстра	91,35±0,47	97,15±0,62
Эпин-Экстра	80,50±0,52	84,00±0,37
Мивал-Агро	83,14±0,36	85,45±0,35
Крезацин	89,00±0,55	94,35±0,46

Приложение 5 – Полевая всхожесть семян яровой мягкой пшеницы, % (2017-2019 гг.)

Вариант	Год			Среднее за три года
	2017	2018	2019	
Контроль	86,36±0,37	71,41±0,43	79,64±0,39	79,14±0,39
Рибав-Экстра	94,55±0,52	73,59±0,44	85,68±0,42	84,61±0,45
Эпин-Экстра	86,90±0,41	67,59±0,51	77,95±0,44	77,48±0,46
Мивал-Агро	80,72±0,51	71,54±0,50	79,05±0,35	77,10±0,44
Крезацин	88,55±0,36	71,91±0,39	83,36±0,49	81,27±0,42

Приложение 6 – Полевая всхожесть семян ярового ячменя, % (2017-2019 гг.)

Вариант	Год			Среднее за три года
	2017	2018	2019	
Контроль	82,00±0,42	66,36±0,38	74,91±0,39	74,42±0,39
Рибав-Экстра	92,72±0,53	68,77±0,35	81,36±0,46	80,94±0,44
Эпин-Экстра	84,09±0,39	73,45±0,42	77,63±0,43	78,39±0,42
Мивал-Агро	86,20±0,52	74,17±0,50	77,35±0,50	79,24±0,49
Крезацин	88,59±0,46	71,50±0,51	82,14±0,49	80,74±0,48

Приложение 7 - Интенсивность дыхания в проростках пшеницы, $\text{мгСО}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$

Вариант	Возраст		
	7 сутки	9 сутки	11 сутки
Контроль	10,80±0,25	12,16±0,26	13,99±0,43
Рибав-Экстра	12,89±0,50	13,06±0,00	14,39±0,21
Эпин-Экстра	10,16±0,23	12,16±0,61	14,00±0,40
Мивал-Агро	11,54±0,25	13,29±0,23	15,12±0,40
Крезацин	24,91±1,55	25,77±0,37	26,48±0,53

Приложение 8 – Интенсивность дыхания в проростках ячменя, $\text{мгСО}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$

Вариант	Возраст		
	7 сутки	9 сутки	11 сутки
Контроль	10,31±0,10	10,93±0,21	13,46±0,27
Рибав-Экстра	11,63±0,26	13,99±0,00	15,35±0,23
Эпин-Экстра	10,59±0,21	10,95±0,37	13,33±0,20
Мивал-Агро	10,77±0,23	12,46±0,21	14,18±0,37
Крезацин	18,04±1,49	21,31±0,00	25,34±0,21

Приложение 9 – Динамика морфогенеза листового аппарата растений пшеницы в онтогенезе (2017-2019 гг.)

Вариант	Фаза кущения		Фаза выхода в трубку		Фаза колошения		Фаза восковой спелости	
	средняя S листа, см ²	кол-во ли- стьев на растении	средняя S листа, см ²	кол-во ли- стьев на растении	средняя S листа, см ²	кол-во ли- стьев на растении	средняя S листа, см ²	кол-во ли- стьев на растении
2017								
Контроль	3,01±0,26	6,20±0,21	6,05±0,29	9,15±0,31	7,35±0,34	9,85±0,17	7,48±0,66	6,65±0,07
Рибав-Экстра	3,57±0,69	6,80±0,40	6,73±0,67	11,45±0,62	7,68±0,80	12,45±0,47	7,43±0,41	6,65±0,10
Эпин-Экстра	3,52±0,58	6,30±0,23	6,39±0,43	10,05±0,61	8,37±0,52	10,15±0,26	8,28±0,48	6,55±0,13
Мивал-Агро	4,43±0,59	7,10±0,70	7,22±0,48	11,95±0,53	9,13±0,56	12,05±0,44	9,38±0,36	6,55±0,12
Крезацин	4,21±0,37	7,00±0,49	7,62±0,52	12,00±0,49	8,14±0,61	12,35±0,38	7,90±0,49	6,45±0,11
2018								
Контроль	2,37±0,25	8,60±0,22	3,48±0,28	9,50±0,32	4,48±0,31	11,25±0,45	3,40±0,11	7,50±0,39
Рибав-Экстра	2,84±0,57	10,85±0,63	5,96±0,61	11,20±0,45	6,99±0,73	13,05±0,39	4,51±0,18	10,50±0,15
Эпин-Экстра	2,81±0,46	8,55±0,18	4,01±0,38	8,75±0,27	4,67±0,40	10,30±0,52	3,88±0,14	6,30±0,82
Мивал-Агро	3,46±0,46	9,45±0,63	4,93±0,46	9,70±0,39	5,42±0,50	11,80±0,09	4,16±0,17	8,80±0,51
Крезацин	3,70±0,30	10,05±0,44	5,93±0,48	12,05±0,47	6,53±0,52	13,60±0,40	5,65±0,17	9,60±0,48
2019								
Контроль	2,60±0,18	7,55±0,15	4,05±0,34	11,15±0,14	5,78±0,37	11,20±0,17	5,97±0,28	6,35±0,18
Рибав-Экстра	3,19±0,50	8,25±0,57	5,76±0,48	11,50±0,18	7,12±0,53	12,80±0,31	7,43±0,31	7,45±0,42
Эпин-Экстра	3,17±0,26	7,60±0,16	4,25±0,28	11,35±0,17	5,84±0,27	11,25±0,18	5,96±0,18	6,65±0,22
Мивал-Агро	4,00±0,23	7,60±0,19	5,03±0,34	13,15±0,48	6,36±0,50	13,65±0,42	6,79±0,35	7,40±0,42
Крезацин	3,97±0,19	8,50±0,19	6,03±0,41	11,80±0,37	8,13±0,45	11,90±0,44	8,68±0,33	6,90±0,30

Приложение 10 – Динамика морфогенеза листового аппарата растений ячменя в онтогенезе (2017-2019 гг.)

Вариант	Фаза кущения		Фаза выхода в трубку		Фаза колошения		Фаза восковой спелости	
	средняя S листа, см ²	кол-во ли- стьев на растении	средняя S листа, см ²	кол-во ли- стьев на растении	средняя S листа, см ²	кол-во ли- стьев на растении	средняя S листа, см ²	кол-во ли- стьев на растении
2017								
Контроль	4,52±0,18	5,00±0,14	6,64±0,24	8,00±0,51	8,83±0,25	8,75±0,61	7,58±0,64	5,75±0,29
Рибав-Экстра	7,31±0,15	5,00±0,13	11,14±0,34	7,40±0,45	11,08±0,45	10,35±0,44	8,59±0,44	5,70±0,36
Эпин-Экстра	5,74±0,16	4,85±0,11	9,24±0,26	7,40±0,46	8,94±0,28	9,95±0,60	8,49±0,53	5,85±0,33
Мивал-Агро	4,93±0,11	4,45±0,42	10,37±0,16	6,55±0,33	9,28±0,21	9,85±0,48	7,69±0,38	5,45±0,41
Крезацин	6,95±0,58	5,70±0,24	10,62±0,67	8,80±0,42	11,55±0,78	10,25±0,51	10,03±0,57	5,50±0,32
2018								
Контроль	2,16±0,35	5,30±0,10	3,50±0,22	6,25±0,51	3,80±0,23	7,15±0,23	3,91±0,17	4,50±0,09
Рибав-Экстра	2,59±0,13	4,75±0,45	4,98±0,33	7,25±0,51	6,29±0,39	7,15±0,11	4,92±0,05	4,50±0,11
Эпин-Экстра	1,56±0,13	4,40±0,0,55	3,04±0,23	6,25±0,32	3,57±0,30	6,90±0,14	3,61±0,05	4,50±0,14
Мивал-Агро	1,50±0,09	4,20±0,21	2,91±0,16	6,30±0,33	3,34±0,18	6,55±0,42	3,43±0,07	4,50±0,09
Крезацин	3,11±0,52	5,50±0,08	4,88±0,64	7,15±0,43	6,17±0,69	7,15±0,13	6,10±0,10	4,50±0,10
2019								
Контроль	3,31±0,16	5,30±0,22	4,01±0,21	9,40±0,29	5,37±0,26	9,90±0,24	5,59±0,21	5,55±0,25
Рибав-Экстра	4,86±0,27	5,30±0,19	5,27±0,32	11,50±0,67	6,63±0,38	11,80±0,44	6,33±0,38	5,60±0,11
Эпин-Экстра	3,60±0,22	4,90±0,23	4,44±0,37	9,70±0,31	5,35±0,26	10,25±0,23	5,34±0,18	6,10±0,31
Мивал-Агро	3,24±0,15	4,40±0,69	4,54±0,22	9,45±0,27	5,31±0,26	10,60±0,47	4,93±0,20	5,75±0,26
Крезацин	5,19±0,18	5,70±0,17	6,72±0,43	9,95±0,29	7,43±0,51	11,70±0,39	6,20±0,26	6,75±0,33

Приложение 11 – Площадь ассимиляционной поверхности растений пшеницы по фазам вегетации (одно растение, см²) (2017-2019 гг.)

Вариант	Фаза кущения	Фаза выхода в трубку	Фаза колошения	Фаза восковой спелости
Контроль	19,55±4,42	44,52±6,55	62,50±6,37	37,71±1,61
Рибав-Экстра	27,16±8,89	70,00±10,77	92,69±11,75	50,70±1,58
Эпин-Экстра	23,44±9,45	49,18±9,80	66,25±9,14	39,44±1,65
Мивал-Агро	31,50±7,63	66,75±10,72	86,93±10,32	49,44±1,59
Крезацин	33,48±6,31	78,03±11,36	95,36±12,50	55,02±1,70

Приложение 12 – Площадь ассимиляционной поверхности растений ячменя по фазам вегетации (одно растение, см²) (2017-2019 гг.)

Вариант	Фаза кущения	Фаза выхода в трубку	Фаза колошения	Фаза восковой спелости
Контроль	17,22±1,39	37,34±2,91	52,23±2,68	30,60±1,09
Рибав-Экстра	24,96±1,41	59,61±3,51	79,58±5,25	35,41±1,61
Эпин-Экстра	17,58±1,22	43,76±2,30	56,34±3,07	32,95±1,30
Мивал-Агро	14,16±0,63	43,12±1,86	56,60±2,10	28,67±1,13
Крезацин	28,78±2,69	64,15±6,12	81,45±5,77	41,31±1,38

Приложение 13 – Динамика формирования листовой поверхности агроценоза пшеницы по фазам вегетации, тыс.м²/га (2017-2019 гг.)

Вариант	Фаза кущения	Фаза выхода в трубку	Фаза колошения	Фаза восковой спелости
Контроль	8,35±0,44	18,87±0,96	25,54±2,65	15,22±0,69
Рибав-Экстра	12,36±0,31	31,94±2,19	41,58±3,53	22,43±0,58
Эпин-Экстра	9,82±0,93	20,82±1,24	27,54±2,57	16,15±1,03
Мивал-Агро	13,22±0,65	28,00±1,47	36,81±3,12	20,57±0,18
Крезацин	14,50±1,08	33,90±2,52	40,68±3,11	22,95±0,38

Приложение 14 – Динамика формирования листовой поверхности агроценоза ячменя по фазам вегетации, тыс.м²/га (2017-2019 гг.)

Вариант	Фаза кущения	Фаза выхода в трубку	Фаза колошения	Фаза восковой спелости
Контроль	7,13±0,39	15,54±1,37	21,66±0,93	12,18±0,66
Рибав-Экстра	11,48±0,59	27,11±0,99	35,90±1,14	15,70±0,28
Эпин-Экстра	7,64±0,59	18,91±1,18	24,24±1,38	13,79±0,91
Мивал-Агро	6,28±0,32	19,02±0,65	24,87±0,54	11,90±0,15
Крезацин	12,90±3,03	28,94±4,90	36,51±3,67	17,77±0,21

Приложение 15 – ЧПФ растений пшеницы (период колошение – восковая спелость), г/м²·сутки.

Вариант	Год			Среднее за три года
	2017	2018	2019	
Контроль	9,37	9,49	11,27	10,04
Рибав-Экстра	8,33	4,33	8,84	7,17
Эпин-Экстра	9,66	11,02	12,90	11,19
Мивал-Агро	7,93	7,08	8,44	7,82
Крезацин	10,72	5,31	9,53	8,52

Приложение 16 – ЧПФ растений ячменя (период колошение – восковая спелость), г/м²·сутки.

Вариант	Год			Среднее за три года
	2017	2018	2019	
Контроль	8,21	11,68	11,48	10,46
Рибав-Экстра	7,63	8,22	9,49	8,45
Эпин-Экстра	9,29	15,87	13,00	12,72
Мивал-Агро	10,44	18,24	9,22	12,64
Крезацин	7,97	7,82	7,90	7,90

Приложение 17 – Урожайность пшеницы, т/га (2017-2019 гг.)

Вариант	Год вегетации		
	2017	2018	2019
Контроль	3,09	2,02	2,91
Рибав-Экстра	3,60	2,38	3,52
Эпин-экстра	3,44	2,27	2,91
Мивал-Агро	3,85	2,62	2,95
Крезацин	3,96	2,26	3,54

Приложение 18 – Урожайность ячменя, т/га (2017-2019 гг.)

Вариант	Год вегетации		
	2017	2018	2019
Контроль	3,34	1,90	2,83
Рибав-Экстра	4,12	2,30	3,50
Эпин-экстра	3,60	1,88	2,93
Мивал-Агро	3,78	1,81	3,03
Крезацин	4,10	2,15	3,60