

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования

ПЕНЗЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Факультет
физико-математических
и естественных наук

Кафедра
«Общая биология и биохимия»

Направление подготовки 06.04.01 Биология

Магистерская программа Физиология растений

Форма обучения очная

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

на тему:

**«АКТИВИЗАЦИЯ РАННИХ РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ ЗЕРНОВЫХ
КУЛЬТУР ПРИ ИСПОЛЬЗОВАНИИ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА»**

Студент

Лашкевич

Лашкевич Людмила Павловна

Руководитель

Тимошкин

Тимошкин О.А.

Рецензент

Л. Карпова

Карпова Л.В.

Нормоконтролер

Фатюнина

Фатюнина Ю.А.

Работа допущена к защите (протокол заседания кафедры от 11.06.2020 № 12)

Заведующий кафедрой

Карпова

Карпова Г.А.

Работа защищена с отметкой 5 отлично

(протокол заседания ГЭК от 22.06.2020 № 4)

Секретарь ГЭК

Фатюнина

Фатюнина Ю.А.

Пенза, 2020

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. РОСТ КАК ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС.....	5
1.1 Рост как физиологическая функция растительного организма	5
1.2 Механизмы роста и пути его регуляции.....	13
1.3 Рост и дифференциация в культуре клеток и тканей.. ..	22
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	29
2.1. Характеристика природных и синтетических регуляторов роста.....	29
ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА РАННИЕ РОСТОВЫЕ ПРОЦЕССЫ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР.....	32
3.1. Овес	32
3.2. Яровая пшеница.....	43
3.3. Ячмень.....	49
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	59
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	60

ВВЕДЕНИЕ

Исследование роста растений в настоящее время делится на две достаточно самостоятельные части: изучение структурных основ этого явления и гормональных, вообще регуляторных систем, управляющих ростом. В двадцатые годы нашего столетия изучали в основном первую часть проблемы, изучение второй ее части лишь начиналось. В настоящее время проблема эндогенной регуляции роста стала самостоятельной, в решении которой рассматривают главные объекты, на которых изучается рост: протопласты, клетки и ткани, как основные структурные элементы растущего организма. Одновременно рассматривают основные метаболические процессы, протекающие в изолированных органах, а также физиологические аспекты роста и дифференцировки высших растений. Существенные достижения наблюдаются в области инструментальных методов анализа фитогормонов и ингибиторов, позволяющих определять эти соединения количественно. Отдельно рассматриваются методические подходы к изучению эндогенных регуляторных факторов растительного организма. Особое внимание уделяется анализу воздействия природных и синтетических регуляторов роста, их влиянию на эпигенетические аспекты роста и индукторные процессы морфогенеза [13].

Таким образом, вопросы изучения процессов роста с учетом внешней регуляции данного процесса на уровне целого растительного организма с фиксацией изменений линейных и объемных показателей его органов является актуальным.

Цель исследований: изучение влияния природных и синтетических регуляторов роста на ростовые процессы зерновых культур на ранних этапах развития растений.

Задачи исследований:

- на основе литературных данных рассмотреть основные механизмы роста растений и пути его регуляции на клеточном, тканевом и организменном уровнях организации;

- используя литературные источники определить влияние регуляторов роста на рост и формирование корневой системы зерновых культур;
- изучить влияние данных факторов на рост и формирование листовой поверхности ювенильных растений;
- оценить воздействие регуляторов роста на накопление биомассы на ранних этапах роста и развития растений.

Научная новизна:

С использованием литературных источников проведен системный анализ влияния природных и синтетических регуляторов роста на рост и формирование корневой системы, листовой поверхности и биомассы зерновых культур на ювенильном этапе морфогенеза. Определено, что эндогенная регуляция способствует активизации ростовых процессов вегетативных органов растений. Наибольшая скорость роста наблюдается в возрастные периоды, соответствующие фазам кущения и выхода в трубку.

Практическая значимость:

Данные изложенные в работе, представляющие механизмы роста и пути его регуляции на клеточном, тканевом и организменном уровнях организации растений, а также влияние природных и синтетических регуляторов роста на рост и формирование корневой системы, листовой поверхности и биомассы зерновых культур, могут быть использованы как справочные и учебные материалы при изучении дисциплин «Физиология растений», «Сельское хозяйство с основами почвоведения» при подготовке бакалавров по направлениям 44.03.05 Педагогическое образование профили «Биология. Химия» и 06.03.01 Биология.

Апробация работы:

Карпова Г.А., Теплицкая Д.Г., Лашкевич Л.П. Фотосинтетическая деятельность растений в период вегетации при использовании регуляторов роста / В сборнике: Современная мировая экономика: проблемы и перспективы в эпоху развития цифровых технологий и биотехнологии Сб. научных статей по итогам работы девятого международного круглого стола. 2019. С. 272-274.

ГЛАВА 1. РОСТ КАК ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС

1.1 Рост как физиологическая функция растительного организма

Рост, включающий в себя увеличение массы живых тел и необратимое увеличение объема их частей, является обязательным атрибутом живой материи.

Растение в отличие от животного постоянно сохраняет способные к росту эмбриональные ткани, и его рост продолжается в течение всей жизни организма. Зоны роста располагаются апикально, т. е. на верхушке растущего органа (у главных и боковых побегов и корней), или базально (у листьев), или интеркалярно (например, над узлами в солоmine злаков).

У корней, растущих в почве, длина зоны роста составляет несколько миллиметров или еще меньше; благодаря небольшой длине этой нежной ткани и ее расположению под защитным корневым чехликом облегчается проникновение корня через твердую почву. У воздушных корней зона роста длиннее. У побегов она достигает 50 см длины и состоит из нескольких частей вследствие того, что ось побега расчленена на междоузлия, причем основание каждого междоузлия дольше сохраняет способность к росту, чем средняя и верхняя части.

Зоны роста интенсивно дышат, так как нуждающийся в энергии рост усиливает дыхание посредством механизма обратной связи.

В качестве критериев роста используют увеличение длины, объема, числа клеток, сырого и сухого веса, содержания белков или ДНК.

Для измерения роста целого растения трудно найти подходящий масштаб. При измерении длины пренебрегают ветвлением; объем вряд ли можно точно измерить. При определении числа клеток и ДНК пренебрегают размерами клеток; определения белка охватывают и запасные белки; определения веса включают также отложения запасных веществ, а определение сырого веса, кроме того, и транспирационные потери; взвешивания лучше подходят для учета фотосинтеза, чем роста.

Поэтому в каждом случае масштаб, который можно применить для из-

мерения роста целого растения, это специфическая проблема. Проще обстоит дело с ростом отдельного органа: у плодов определяют объем, у листьев - площадь, у побегов и корней – длину.

Скорость роста побегов составляет в среднем около 0,01 мм/мин (1,5 см/день), в тропиках - до 0,07 мм/мин, а у побегов бамбука - 0,20 мм/мин (30 см/день).

Если проследить за ростом клетки, части органа с ограниченным ростом (листа или плода), то можно обнаружить большой период роста: медленный постепенно ускоряющийся подъем скорости роста до максимума, который то или иное время остается постоянным, затем снижение до нуля. Прирост (длины, объема, веса и т. д.) идет по S-образной кривой, поэтому говорят о S-образном ходе роста. Скорость прироста сухого веса целых однолетних растений также нередко приобретает такой ход.

Напротив, органы с неограниченным ростом (верхушки побегов или корней) имеют постоянную скорость роста в течение длительных промежутков времени; прирост идет по прямой линии; это называют линейным ходом роста. И в этом случае ход роста отдельной клетки описывается сигмоидальной кривой, но в той же мере, как падает скорость роста стареющих клеток, возрастает скорость роста более молодых[3, 4].

Кажущийся линейный ход роста на самом деле представляет собой растянутую логарифмическую фазу S-образного роста. Рост в длину отдельных клеток может быть линейным в течение многих часов.

Скорость роста может, однако, описываться и многовершинной кривой. Это наблюдается у косточковых плодов, рост которых в фазе максимального роста временно замедляется или совсем приостанавливается, или у цветоножек с максимумами во время образования цветков и завязывания плодов.

Основой любого способа роста является рост клеток. Сюда относятся три различных процесса: деление клеток, рост протоплазмы и рост растяжением. Рост протоплазмы – это увеличение количества протоплазмы в клетке, а следовательно, новообразование живой материи при незначительном уве-

личении объема. Рост растяжением (растяжение клеток) представляет собой последующее увеличение объема клетки при сильном поглощении воды и образовании вакуолей, но с незначительным увеличением массы протоплазмы. Оба эти процесса протекают в растительных клетках (в отличие от животных) раздельно во времени, один после другого. За ростом растяжением следует дифференциация клеток, процесс развития.

Деление клеток и рост, протоплазмы происходят в меристеме (эмбриональной зоне) и поэтому могут быть объединены под названием эмбриональный рост.

В корнях или в coleoptilyах злаков эмбриональная зона и зона растяжения отчетливо разграничены. Например, у *Phleum* максимум митозов расположен на расстоянии 0,15 - 0,2 мм, а максимум растяжения клеток на расстоянии 0,6-0,65 мм от кончика корня. В верхушках побегов, напротив, эмбриональная зона и зона растяжения постепенно переходят друг в друга.

Клетка начинает свое существование благодаря делению эмбриональной (способной к делению) материнской клетки. Вследствие роста протоплазмы она вырастает приблизительно до размеров этой материнской клетки. При этом все плазматические структуры (например, пропластиды, митохондрии), субструктуры (например, элементарные мембраны) и вещества (ДНК, РНК, белки, липиды и т. д.) количественно удваиваются, т. е. достигают первоначального их количества в материнской клетке.

Таким образом, рост протоплазмы состоит из хорошо известных нам процессов репликации ДНК и последовательности реакций ДНК РНК фермент (белок) продукт, которая включает в себя транскрипцию, трансляцию и многие ферментативные реакции. Под продуктом мы понимаем здесь все плазматические структуры и вещества, несмотря на то, что последний этап этой последовательности реакций, а именно связь на молекулярном уровне между структурой белков и плазматическими (субморфологическими) структурами, еще совсем неизвестна[23].

В конусе нарастания рост протоплазмы одной клетки длится в среднем

15-20 ч. В середине этого промежутка времени (в зависимости от объекта раньше или позже) в течение 4-8 ч продуцируется ДНК (репликация), тогда как начинающаяся с транскрипции последовательность реакций

ДНК → РНК → фермент → продукт протекает в течение всего периода роста протоплазмы. При этом синтез РНК, начинающийся чаще всего уже во время клеточного деления (в поздней телофазе), опережает синтез белков, который достигает своей кульминации при репликации ДНК (гистоны) или только после этого (остальные белки).

Для эмбриональных клеток характерно определенное отношение размеров клеточного ядра и протоплазмы; возникающие при митозе отклонения корректируются при росте протоплазмы раньше, чем начинается репликация ДНК.

После окончания роста протоплазмы клетка может переходить к делению и, таким образом, оставаться эмбриональной или она может перейти в фазу растяжения, с тем, чтобы постепенно превратиться в клетку постоянной ткани. Уже с самого начала роста протоплазмы вскоре после возникновения клетки решается вопрос об ее детерминации. При этом значительную роль в детерминации играет положение клетки относительно верхушки органа и его поверхности.

В том случае, когда эмбриональная клетка вновь делится, период роста ее протоплазмы ограничен двумя митозами и называется интерфазой.

В профазе митоза, самое позднее в начале метафазы синтез РНК приостанавливается, рибосомы блокируются и рост протоплазмы прекращается. С этим, вероятно, связано и понижение интенсивности обмена веществ (интенсивности дыхания и др.) во время митоза[23].

Между каждыми двумя митозами происходит удвоение (репликация) ДНК. Этот синтез ДНК, хотя и являющийся предпосылкой следующего митоза, не обязательно должен приводить к митозу. Об этом свидетельствует существование эндорепликации (репликации ДНК без митоза), приводящей, например, к образованию чрезвычайно богатых ДНК (политенных) хромосом

слюнных желез у двукрылых. Однако если имеются все остальные условия для митоза, синтез ДНК может быть ограничивающим фактором и, таким образом, служить вызывающей митоз причиной. Пример: у различных микроорганизмов можно вызвать синтез ДНК температурным шоком; в результате происходит деление клеток.

В регуляции синтеза ДНК определенную роль играет тимидинкиназа, индуцибельный фермент, индукция которого возможна только во время короткого периода интерфазы незадолго до начала репликации ДНК; вне этого промежутка времени фермент заблокирован. Очевидно, ген для тимидинкиназы имеет временную регуляцию. Это же относится и к ДНК-полимеразе, которая активируется почти одновременно с тимидинкиназой.

Имеются даже указания на то, что конформационное состояние ДНК само регулируется временем: периодически происходит частичная денатурация двойной спирали с разрывом водородных мостиков.

Если бы эта временная регуляция вызывалась предшествующим митозом, то мог бы существовать цикл следующих друг за другом процессов: митоз приводит к уменьшению количества ДНК на одну клетку; как следствие через механизм обратной связи (вышеупомянутая «временная регуляция») вызывается синтез ДНК, а затем опять митоз.

В этом регуляторном цикле могут, вероятно, участвовать и другие факторы. Например, у ацетабулярии обнаружена цитоплазматическая стимуляция деления ядра: зрелая шляпка, состоящая из вместилищ цист, вызывает деление ядра, расположенного в ризоиде. Доказательство: деление ядра задерживается срезанием почти зрелой шляпки и возбуждается заблаговременной прививкой чужой зрелой шляпки.

С делением клеток связаны прежде всего гормоны, особенно цитокинины, а также ауксины и гиббереллины (оба эти гормона вызывают, например, деление покоящихся клеток камбия) [7]. Относительно точки приложения гормонов при возбуждении клеточных делений известно недостаточно. У ряски, например, кинетин стимулирует сначала синтез ДНК, а затем синтез

РНК [13].

Физиологические часы также участвуют в контроле над делением клеток: существуют циркадные ритмы частоты митозов (максимум ночью).

Относительно механизма движений, происходящих при митозе (движения хромосом, образования нитей веретена и т. д.), имеются лишь самые начальные представления.

Рост растяжением – это ростовой процесс, легко наблюдаемый невооруженным глазом. При этом клетка, имевшая первоначальный размер 5-10 мкм, увеличивается в 10-50 и более раз со скоростью до 100%/ч. Быстрые ростовые процессы, например распускание почек весной, представляют собой рост растяжением [13].

Увеличение объема при растяжении клеток происходит главным образом благодаря поглощению воды при образовании вакуолей. При этом общее количество белков в отличие от процесса роста протоплазмы часто совсем не увеличивается, хотя и происходит новообразование специальных белков (дифференциальная активация генов). Значительный прирост массы клеточной стенки (синтез веществ, входящих в ее состав) в большинстве случаев равномерно распределяется по всей поверхности клетки. Лишь некоторые типы клеток имеют верхушечный рост: корневые волоски, пыльцевые трубки, гифы грибов.

Перед началом растяжения в клетке, которая еще является эмбриональной, при медленном синтезе веществ клеточной оболочки происходит постепенное затухание роста протоплазмы. К этому времени уже сформирована первичная клеточная оболочка, которая содержит много гемицеллюлоз и протопектина, образующих матрикс, и небольшое количество микрофибрилл целлюлозы. Видимых в световой микроскоп вакуолей еще нет.

Растяжение клетки начинается с того, что под влиянием ауксина клеточная оболочка становится более эластичной (разрыхление оболочки), ее давление на протоплазму падает [7, 38].

Уменьшение тургорного давления приводит к повышению сосущей си-

лы и, следовательно, к увеличению давления, с которым вода устремляется в клетку. Поступающая вода растягивает клетку в длину (растяжение) и образует большую центральную вакуоль. Следовательно, первичным процессом, вызывающим растяжение, является осмос.

Независимо от поглощения клеткой воды, растяжение происходит при неизменном потенциальном осмотическом давлении, которое поддерживается на одном уровне благодаря осморегуляции: поглощению веществ (прежде всего неорганических солей и сахара) и гидролизу поли- и дисахаридов до моносахаридов.

При растяжении, несмотря на сильное удлинение клеточной стенки, ее толщина остается постоянной благодаря синтезу составляющих ее веществ. В отличие от поглощения воды для осморегуляции и синтеза клеточной стенки требуется энергия.

Клеточная стенка при воздействии на нее какой-либо силы может подвергаться эластическому или пластическому растяжению (деформации). Эластическая деформация обратима и исчезает после прекращения воздействия вызвавшей ее силы, причем структура остова микрофибрилл остается ненарушенной. Пластическая деформация сохраняется, когда сила больше не действует, причем структура остова изменяется вследствие взаимного перемещения микрофибрилл. При росте в фазе растяжения пластическая деформируемость повышается под влиянием ауксина.

Пластичность клеточной стенки не является идеальной. Во-первых, степень деформации клеточной стенки является функцией величины воздействующей силы, тогда как при идеальной пластической деформации она не зависит от этой величины выше порогового значения. Во-вторых, при неизменной воздействующей силе деформация клеточной стенки прекращается через некоторое время, чего не происходит при идеальной пластической деформации. По этим признакам растяжение клеточной стенки можно считать необратимо закрепленным пластическим растяжением. Отличительным признаком деформации такого рода является укрепление клеточной стенки в ре-

зультате растяжения, а, следовательно, уменьшение ее растяжимости.

При росте в фазе растяжения, при необратимо закрепленном пластическом растяжении клеточная стенка разрыхляется под действием ауксина, при последующем растяжении становится жесткой, затем снова разрыхляется ауксином и т. д. Этот ступенчатый ход роста становится линейным, если разрыхление и закрепление быстро следуют одно за другим и граница между ними стирается, что фактически и можно установить при измерении.

Повышенная способность к пластической деформации (разрыхлению клеточной стенки) возникает благодаря разрыхлению остова, образованного микрофибриллами. Остов удерживается благодаря погружению микрофибрилл в разбухший цементообразный матрикс клеточной стенки. В этом матриксе молекулы пектиновой кислоты образуют непрерывный протопектиновый остов, а молекулы гемицеллюлоз соединены, вероятно, друг с другом через молекулы белка [13].

Имеются убедительные сведения, что ауксин регулирует деформируемость клеточной стенки при помощи белков. Это, по всей вероятности, ферментные белки, которые гидролитически расщепляют структурные элементы оболочки (например, пектин и гемицеллюлозы) или отделяют их друг от друга, или, может быть, структурные белки, такие, как экстенсин.

Начинающийся после разрыхления оболочки синтез происходит как бы по типу многосеточного роста. Вследствие растяжения толщина исходной первичной пластинки уменьшается, что компенсируется постепенным наложением новых пластинок (сеток) изнутри клетки. В противоположность этому внедрение веществ в уже имеющиеся стеночные пластинки играет второстепенную роль. Каждая вновь наслаивающаяся пластинка обладает сетчатой структурой с микрофибриллами, расположенными, преимущественно, горизонтально. Благодаря непрерывному растяжению клеточной стенки в процессе роста положение микрофибрилл становится все ближе к вертикальному, поэтому наиболее удаленные от цитоплазмы самые старые микрофибриллы располагаются наиболее отвесно.

1.2 Механизмы роста и пути его регуляции

Каждый живой организм подвергается постоянным количественным и качественным изменениям, прерываемым лишь при извечных условиях периодами покоя.

Рост – это необратимое новообразование структуры живого тела или объема его частей.

Развитие – это качественное изменение компонентов организма, при котором имеющиеся формы или функции превращаются в другие.

Например, увеличение любого органа растений благодаря размножению и увеличению клеток является ростовым процессом. Примеры процессов развития: возникновение высокоспециализированной ситовидной клетки из неспециализированной эмбриональной клетки меристемы, образование проростка из семени при прорастании, прекращение зимнего периода покоя у древесных растений.

Рост и развитие нельзя резко отделить друг от друга. Почти любой процесс развития связан с ростом.

Рост и развитие регулируются на клеточном уровне. Рост органа (или организма) складывается из роста его клеток», а морфогенез, т. е. образование специфических форм организации органа (или организма), является результатом тех путей развития, на которые вступают отдельные клетки. Детерминация (определение) пути развития каждой клетки является основой физиологии развития [23].

Эмбриональная, то есть еще не специализированная, меристематическая клетка может развиваться различными путями. При этом могут исчезать клеточное ядро и тонопласт (у члеников ситовидных трубок) или вся протоплазма (членики сосудов), количество митохондрий может сильно увеличиваться (железистые клетки клетки-спутницы) или уменьшаться (членики ситовидных трубок), клеточные стенки могут растворяться (поперечные стенки) или частично утолщаться (продольные стенки члеников сосудов), могут образовываться хлоро-, лейко- или хромопласты, а в клеточной стенке могут

откладываться лигнин или суберин.

Вступление на тот или иной путь развития определяется особым набором белков – каждая специализированная клетка вырабатывает лишь часть генетически возможных ферментов. Например, высокая концентрация α -амилазы наблюдается у ячменного зерна только в алейроновом слое; фенолоксидазы содержатся в эндодерме, но не в коре корня. Поскольку синтез каждого белка, каждого фермента управляется при посредстве мРНК одним геном, образование различных наборов ферментов в разных типах клеток является следствием дифференциальной активации генов (активация одной группы генов при одновременной инактивации других).

В процессе развития при постоянной структуре ДНК последовательно изменяется состав РНК (состав оснований) и белков (электрофоретические свойства, ферментативная активность). Эта биохимическая дифференциация является не следствием, а причиной морфологической дифференцировки.

Дифференциальная активация генов происходит не только в неспециализированных эмбриональных клетках. Например, свет может вызвать образование волосков или устьиц клетками эпидермиса – то есть процессы, для которых также требуется дифференциальная активация генов.

Механизм активации и блокирования генов неизвестен; возможно, происходят хромосомные регуляции, при участии гистонов, и индукции и репрессии ферментов.

Образующуюся, благодаря дифференциальной активации генов мРНК, которая участвует в морфогенезе, называют морфогенетической РНК. Наиболее убедительно роль этой РНК демонстрируется у одноклеточной сифоновой зеленой водоросли *ацетабулярии*.

Молодая водоросль, образующаяся из зиготы, сначала состоит только из ризоида и ножки, на которой позже развивается «шляпка». Шляпка состоит из многочисленных мешковидных вместилищ цист, служащих для размножения. До образования цист эта водоросль содержит только одноединственное ядро, расположенное в ризоиде и достигающее размера около

0,1 мм. Растения вида *A. mediterranea* имеют высоту до 5 см.

Acetabularia mediterranea и *A. wittsteinii* обладают различными по форме шляпками. В опытах с использованием прививок или путем трансплантации клеточных ядер (перенос ядра из ацетабулярии одного вида в молодые, еще не имеющие шляпок ацетабулярии другого вида, у которых предварительно удаляют собственное ядро) можно показать, что ядро определяет форму образующейся шляпки. Если при помощи трансплантации ядер выращивать многоядерные ацетабулярии с одинаковым количеством ядер разной видовой принадлежности, то образующиеся шляпки приобретают промежуточную форму между обоими видами.

Эти и другие опыты показывают, что в клеточном ядре образуется специфическая для каждого вида долгоживущая морфогенетическая мРНК, которая накапливается апикально (в сторону верхушки) и там управляет морфогенезом шляпки через синтез специфических белков [23].

Морфогенетическая функция РНК показана опытами с рибонуклеазой и актиномицином. Необходимость синтеза белка для проявления морфогенетического действия РНК, доказывается опытами с пуромицином. При прививках или трансплантации ядер изменяется также специфический для каждого вида, электрофоретически различимый изоферментный спектр в соответствии с видовой принадлежностью имеющегося клеточного ядра.

В особо значительных процессах дифференциальной активации генов (возможно, при детерминации развития эмбриональной клетки определенном направлении) принимают участие очень многие. Невозможно представить, что включающий фактор, например гормон, отдельно активирует каждый ген или каждую группу генов (оперон), так как при упорядоченном ходе развития гены становятся активными один за другим. Скорее следует думать, что многие гены объединены в функциональные единицы, которые можно сравнить с программами, заложенными в ЭВМ. Геном содержит ограниченное число программ, которые могут быть запущены определенными факторами. Как и в ЭВМ, в состав программы входят подпрограмма, подподпрограмма и

т. д. Например, в программу «палисадная клетка» входит формирование хлоропластов и синтез хлорофилла, а в программу «цветок» – тычинки и пыльцевого зерна[21].

Последний пример показывает, что такого рода программа предназначена для развития не только клеток, но и целых органов. Некоторые подпрограммы относятся только к одной-единственной программе (тычинка - к цветку), другие - к нескольким (ксилема - к побегу и к корню).

Если геном состоит из небольших элементов, таких, как опероны (или регулоны), то эти элементы могут быть взаимосвязаны благодаря тому, что они вырабатывают, кроме обычных генных продуктов (мРНК), молекулы модуляторов, функцией которых является включение или выключение других элементов генома; молекулы модуляторов состоят, возможно, из РНК или представляют вторичные генные продукты (белки). Существованием такого взаимосвязей объясняются явления сопутствующей индукции и репрессии.

Имеются указания о наличии элементов генома, образуемых в качестве единственного продукта молекулы модуляторов и служащих исключительно для координированной активации генов. Эти элементы, состоящие из интегрирующих генов, можно назвать интеграторами. Включающие факторы могут действовать (вероятно, в большинстве случаев косвенно, через промежуточный белок) на молекулы модуляторов или на особые сенсорные гены, которые контролируют действие интеграторов, так же как

ген → оператор → оперон.

Эти модели могут также объяснить два известных факта:

- 1) у высших организмов во многих участках ДНК последовательности оснований неоднократно повторяются – это могли бы быть интеграторы и рецепторы;
- 2) большая мРНК разрушается в ядре – это, возможно, РНК, образованная генами-интеграторами.

Как уже было сказано, участвующие в процессе развития гены активи-

руются друг за другом в определенной последовательности (временная генная модель). Детерминация посредством включающего фактора ограничивается, как правило, первыми шагами процесса развития; дальнейшие изменения генной модели управляются внутренними координирующими механизмами.

При изменении генной модели пuffed на гигантских хромосомах двукрылых только два первых пuffed активируются контролирующим гормоном экдизоном, а остальные – посредством сопутствующей индукции. Такого рода вторичные индукции протекают значительно медленнее, чем внутриядерная сопутствующая индукция. Предполагают, что вторичные генные продукты (белки), синтезируемые на рибосомах цитоплазмы, медленно проникают через ядерную мембрану и затем вызывают сопутствующую индукцию. Именно поэтому можно предотвратить вторичные индукции при помощи ингибиторов белкового синтеза и вместе с тем вызвать активацию генов в клеточных ядрах, трансплантированных в цитоплазму «чужих» клеток.

Самые разнообразные процессы роста и развития могут контролироваться одинаковыми факторами (гормоном, светопоглощающим пигментом и др.) [23].

Если на один и тот же процесс влияют несколько факторов (например, свет и гормон), то они действуют или независимо, или, взаимодействуя друг с другом, например таким образом, что один фактор (скажем, свет) влияет на синтез или распад другого (в данном случае гормона). Независимое действие двух факторов обнаруживается чаще всего по их «мультипликативному» поведению: каждый фактор ускоряет (или замедляет) регулируемый процесс в определенное число раз вне зависимости от действия другого фактора

Пример независимого действия двух факторов - мультипликативное поведение гормона ауксина и ингибитора кумарина при их влиянии на рост растяжением отрезков coleoptiles пшеницы.

Гормоны растений называют фитогормонами. Фитогормоны – это химические факторы, которые вырабатываются в очень малом количестве в од-

ной части растения, транспортируются в другую часть и там, в незначительном количестве могут проявлять регулирующее действие на процессы роста и развития.

В отличие от животных гормонов фитогормоны обладают лишь небольшой специфичностью действия: в зависимости от генной модели принимающей клетки и от характера и интенсивности (или концентрации) остальных действующих факторов эффект, вызываемый фитогормоном, оказывается различным.

Известны три класса фитогормонов, действующих по преимуществу как стимуляторы (ауксины, гиббереллины, цитокинины), и два класса фитогормонов оказывающих главным образом тормозящее действие (абсцизовая кислота, этилен).

Для индуцируемого гормоном процесса развития требуется участие большого числа генов, которые до этого были неактивны, естественно, возникает предположение о том, что гормоны вызывают соответствующие эффекты через дифференциальную активацию генов, оказывая, таким образом, решающее влияние на причинно-следственную цепь:

ДНК → мРНК → фермент → эффект.

Это представление скорее относится к влиянию гормонов на развитие, чем к гормональным ростовым эффектам, имеющим количественный характер и заключающимся в ускорении процесса, который происходит и без гормона. Например, в покоящихся почках картофельного клубня вся ДНК, насколько это можно установить, блокирована; напротив, в растущем состоянии, вызванном действием гормона, почки содержат транскрибирующую ДНК: выделенный хроматин индуцирует образование РНК.

Впрочем, согласно данному представлению, активация генов не обязательно является первичным гормональным эффектом; более того, можно думать, что гормон включается на более позднем этапе причинно-следственной цепи и вызывает активацию генов посредством механизма обратной связи.

Наиболее убедительным примером, свидетельствующим об активации

генов гормонами, является индукция гиббереллином образования α -амилазы в семенах ячменя и других злаков. Этот фермент используется при прорастании для расщепления запасов крахмала. К началу прорастания семян гиббереллин вызывает образование α -амилазы живым алейроновым слоем и выделение ее в мертвые клетки эндосперма, где отлагается запасной крахмал. Источником гиббереллина является зародыш; в эксперименте гормон может быть добавлен извне. Опыты с С- и Н-изотопами доказывают, что α -амилаза не активируется, а синтезируется *de novo* из аминокислот. Для этого необходим синтез РНК. Тем не менее, еще не установлено, действует ли гиббереллин непосредственно на транскрипцию или он влияет первично на трансляцию, а транскрипцию вызывает по принципу обратной связи. Во всяком случае, эта активация генов является дифференциальной: наряду с α -амилазой гиббереллин индуцирует рибонуклеазу и протеазы, но, к примеру, не нитратредуктазу [13].

Другие примеры избирательной активации генов гормонами: цитокинины индуцируют изоцитратлиазу, протеиназы (эндопептидазы), нитратредуктазу и др., ауксины индуцируют ферменты, синтезирующие целлюлозу, инвертазу и др.; аналогичные эффекты известны для животных стероидных гормонов (кортизона, эстрогена, андрогена, а также экдизона насекомых).

Ауксин и особенно цитокинины могут, по-видимому, вызывать ДНК посредством индукции ДНК-полимеразы. Отметим, что синтез *de novo* (из аминокислот) доказан не для всех индуцированных гормонами ферментов.

Характер реакции зависит от воздействующего гормона и от модели воспринимающей клетки; например, образование α -амилазы в алейроновом слое ячменя может индуцироваться гиббереллином только у зрелых зерен, а в гипокотиле фасоли оно вызывается цитокинином; в очень молодых проростках риса цитокинин индуцирует фосфоглюконатдегидрогеназу, а в более старых - рибулозодифосфаткарбоксилазу и триозофосфатдегидрогеназу. Вызванная гормонами индукция ферментов может, конечно, повлечь за собой сопутствующие явления индукции и репрессии, ведущие к изменению мета-

болизма всей клетки.

Способность гормонов вызывать дифференциальную активацию генов еще не доказывает, что это и есть тот путь, по которому они осуществляют свое влияние на рост и развитие.

Ауксины, гиббереллины и цитокинины стимулируют (подобно стероидным гормонам животных) *in vivo* и *in vitro* синтез РНК и белков даже у изолированных клеточных ядер, например из кокосового молока. Хотя в пользу преимущественного влияния гормона на синтез мРНК или хотя бы (как у эстрогена животных) влияние их на начальные стадии этого процесса редко приводятся доказательства, единичные указания такого рода имеются все же для всех трех групп гормонов. Измененный состав оснований РНК после обработки гормонами также указывает на дифференциальную активацию генов [36].

Является ли доказанная экспериментально стимуляция гормонами образования РНК составной частью влияния гормонов на рост и развитие?

Проявлению многочисленных эффектов ауксинов, гиббереллинов и цитокининов препятствуют рибонуклеаза, актиномицин (ингибитор синтеза РНК), а также пуромицин (ингибитор синтеза белков). Такого рода данные нередко считают за положительный ответ на поставленный выше вопрос. Это неверно, так как в ходе любого гормонального эффекта должны рано или поздно происходить изменения обмена веществ и, следовательно, активация генов; если блокировать эти изменения, то гормональный эффект прекращается, подобно тому как можно устранить его при помощи ингибиторов дыхания (блокада энергоснабжения), хотя из этого не следует, что гормон оказывает первичное влияние на дыхание.

Функцию РНК как промежуточного звена между первичным действием гормонов и их влиянием на рост или развитие могут доказать эксперименты следующего типа: обработка гормоном экстрагирование РНК из обработанной ткани, введение этой РНК в ткань, не содержащую гормона, и наблюдение за специфичным для данного гормона действием в этой ткани. До сих

пор это удавалось с экдизоном, эстрогеном и гиббереллином. Гиббереллин способствует тому, что дрожжи (а также ткани из клубней топинамбура) приобретают способность реагировать на ауксин растяжением клеток. Такой же эффект вызывает экстрагируемая РНК, которая образуется в клетках дрожжей (или клубней топинамбура) после обработки гиббереллином.

Эти выводы не следует обобщать для всех гормонов и гормональных эффектов.

Несмотря на некоторые данные о разрыве водородных мостиков в изолированных двойных спиральных ДНК под влиянием ауксина, гиббереллина, цитокинина и животных стероидов, гормоны, по-видимому, не оказывают прямого действия на ДНК.

У изолированного хроматина можно вызвать образование РНК при помощи гормонов (ауксина, цитокинина) только после добавления специальной белковой фракции. Из животных тканей были выделены низкомолекулярные (4S - 10S) рецепторные белки, которые весьма специфично реагируют со стероидами. И для растений имеются указания о связывании гормонов с ядерными белками (гистонами) [22].

В конечном итоге гиббереллин, очевидно, повышает матричную активность молекулы ДНК или ее определенных участков или, как утверждают, усиливает при посредстве ауксина активность РНК-полимеразы (как может быть эта активация генов дифференциальной?).

Существуют также гормональные эффекты на уровне трансляции со стимуляцией транскрипции по принципу механизма обратной связи. У ацетабулярий, лишенных ядер, ауксин и цитокинины активны, несмотря на отсутствие синтеза РНК. Для прорастания зародышей пшеницы получены аналогичные данные с гибберелловой кислотой. Обсуждается вопрос о стабилизирующем действии ауксина и гиббереллина на мРНК даже для индукции амилазы в алейроновом слое, равно как и о прямом влиянии ауксина и цитокининов на синтез белка. Например, цитокинин может вызвать образование клубней у картофеля; как показали исследования с ингибиторами, к этому

эффекту причастен не синтез ДНК и РНК, а синтез белков. Во всех случаях предполагаемое действие гормонов на уровне трансляции остается неясным. Неизвестно, каким образом подобная индукция может быть специфичной, а активация генов – дифференциальной.

Внешние факторы (свет, температура и т. д.) могут вызывать в организме прямые и индуктивные эффекты.

При прямых эффектах, если только речь не идет об обратимых или необратимых повреждениях (засуха, жара и т.п.), действие внешних факторов чаще всего связано с притоком энергии (свет, повышение температуры) или ее отнятием (понижение температуры). Эффект продолжается до тех пор, пока действует внешний фактор. Примеры: свет как источник энергии для фотосинтеза, зависимость роста от температуры [25].

При индуктивных эффектах внешний фактор поставляет (или отнимает) лишь столько энергии, чтобы привести в действие пусковой механизм, который, подобно нажатию на кнопку звонка, включает процесс, происходящий за счет внутренних источников энергии. Эффект нередко продолжается и тогда, когда внешний фактор больше не действует. Примеры: стимуляция прорастания семян или образования цветков под действием низких температур или света.

1.3 Рост и дифференциация в культуре клеток и тканей

Как известно, отдельные фазы роста и дифференцировки сопровождаются активацией и подавлением специфических путей биосинтеза. В связи с этим, рост растений необходимо рассматривать как интегральный процесс, в реализации которого участвует ряд компонентов усложняющихся систем, находящихся в постоянном взаимодействии (клетки, ткани, органы). Именно эти части растительного организма в последнее время выбираются исследователями как основные упрощенные модели для изучения роста и морфогенеза. Особое внимание уделяется эпигенетическим аспектам роста и индукторным процессам морфогенеза. Вторичные биосинтезы лежат в основе об-

разования многих физиологически активных веществ. Эти механизмы синтеза, их ограничения и регуляция рассматриваются на фоне перехода клеток к росту, дедифференцировке и вторичной дифференцировке.

Выращивание растительных клеток вне организма, на искусственной питательной среде привлекает внимание биологов разных специальностей. Метод начал развиваться в 30х годах, и первое время имел чисто лабораторное применение. Совершенствование его, а именно:

- 1) разработка техники выращивания клеток в виде суспензии в жидкой питательной среде, в специально созданной аппаратуре, предполагающей параметрическое управление процессами роста и метаболизма;

- 2) освоение методов клонирования от отдельной клетки, позволяющее селектировать генетически измененные формы;

- 3) освоение техники получения и культивирования клеток без оболочки изолированных протопластов определило использование клеточных культур для глубокого изучения биологии соматической клетки растения.

В контролируемых условиях выращивания и воздействия стали доступными для изучения генетика соматических клеток, механизмы регуляции роста и метаболизма в норме и при патологии, особенности поведения клеток в популяции, способность к адаптации при изменении внешних условий и в ответ на стрессовые воздействия (экстремальные температуры, соли, бактериальные токсины). Именно клеточная биология, в основу которой положены методы *in vitro*, может стать плацдармом, на котором сблизятся интересы молекулярных биологов и генетиков, с одной стороны, и физиологов и биохимиков, изучающих целое растение, с другой.

Наибольшим достоинством культивируемых растительных клеток как объектов для изучения роста и дифференциации является возможность, с одной стороны, использовать технику и логику микробиологического эксперимента при манипулировании с клетками, с другой – получить из этих клеток опять целое растение.

Последнее становится возможным благодаря уникальной способности

растительной клетки под влиянием экспериментальных воздействий реализовать присущую ей тотипотентность, и дать начало целому организму. Несмотря на то, что далеко не всегда и часто без достаточно хорошей воспроизводимости экспериментаторы, работающие в области морфогенеза в культуре тканей и клеток, могут индуцировать развитие от клетки до организма, это не изменило представление о тотипотентности растительной клетки. Неудачи, с которыми встречаются экспериментаторы, пытающиеся вызвать морфогенез в культуре тканей и клеток бобовых, злаковых и некоторых других растений, связаны с недостатком знания внутренних механизмов роста и дифференцировки, а также регуляторных систем, управляющих ими на клеточном и межклеточном уровнях. Решение проблемы индуцированного морфогенеза, важное не только для теоретической биологии, но и для практических задач, стоящих перед генетиками, селекционерами и растениеводами, очевидно, связано с углублением знаний о процессах регулирования клеточного роста и дифференцировок. Углубленное изучение не исключает, однако, чисто эмпирические подходы и поиски химических соединений, которые могли бы служить триггерами тех событий в клетке или ткани, которые приводят к морфогенезу.

Оправданием эмпирических поисков новых индукторов морфогенеза служат удачные результаты индукции морфогенеза у злаков с помощью веществ, отличающихся от обычно используемых фитогормонов (дикамба, пиклорам).

Ценность культуры клеток и тканей для решения проблем клеточной биологии, особенно физиологии взаимодействия ядра и несущих генетическую информацию органелл в процессах дифференциации и морфогенеза, возросла благодаря разработке метода получения, гибридизации и культивирования изолированных протопластов [4].

Преимуществом использования стерильных культур для изучения метаболизма, роста и морфогенеза растений является возможность обеспечить строгий контроль за условиями выращивания и питания и исключить влия-

ние сопутствующей микрофлоры. В стерильной культуре выращиваются системы разной степени сложности от взрослых растений и проростков до изолированных протопластов.

Для изучения роста и ростового метаболизма используют либо популяции каллусных клеток, либо одиночные клетки и изолированные протопласты. Принято различать следующие фазы ростового цикла:

1) латентная или lag-фаза, во время которой отсутствует видимый рост, но идет активный процесс поглощения клетками воды и питательных веществ;

2) экспоненциальная фаза роста, в которой по любому принятому критерию (сырой и сухой вес культуры, число клеток) наблюдается возрастание удельной скорости роста (прирост в единицу времени);

3) линейная фаза обычно очень короткая, в которой удельная скорость роста остается постоянной;

4) фаза замедления роста, в которой удельная скорость роста уменьшается;

5) стационарная фаза, в которой по любому принятому критерию рост не меняется (удельная скорость роста равна нулю);

6) фаза гибели клеток и уменьшения массы ткани.

Переход клеточной или тканевой культуры из одной фазы роста в другую определяется комплексом внутренних и внешних причин. К внутренним причинам относятся:

- величина пула клеток, способных к пролиферации;
- число последовательных или повторных делений, в которые может вступить отдельная клетка;
- продолжительность митотического цикла клетки;
- преобладающий размер выросших клеток;
- плотность засева (величина инокулюма и трансплантата);
- изменение состава среды вследствие истощения важных факторов питания;

- появления продуктов клеточного метаболизма [23].

Изучение сложных взаимодействий названных факторов возможно только при выращивании клеточных культур в установках, позволяющих их строго контролировать. В разных работах, проведенных с суспензионной культурой клеток, показано, что число последовательных делений клетки ограничено. По данным Кинга, для суспензии клеток явора [43] число «волн» делений в синхронизированной культуре равнялось 7, по данным Курца и Констебля [44] 5. Гамбург с сотрудниками [45], выращивая в установке хемотатного типа клетки сои, показали, что разные клеточные линии различались по времени удвоения клеток (32 и 22 ч.). Для быстро размножающейся линии фаза линейного роста наблюдалась в течение 10 дней, что соответствует примерно 10 последовательным делениям каждой клетки. То же число делений называют М. К. Павлова и В. И. Малюк для суспензионной культуры клеток сахарной свеклы [28]. По данным Г. С. Бычковой [5, 6, 33], синтез ДНК наблюдается в 60% клеток женьшеня, выращиваемых в асинхронной суспензионной культуре, однако не все клетки вступают затем в митоз.

В цикле выращивания каллусных и клеточных культур наблюдается обычно 3 пика митотической активности [6, 33]. Промежуток времени между пиками не позволяет считать, что это последовательные деления одних и тех же клеток. Вернее предположить либо повторное вступление в деление клеток той же части популяции (из Gофазы), либо вступление в деление клеток другой субпопуляции [33].

Изучение синтеза (нуклеиновых кислот) и белка показывает совпадение между максимумами их и периодами усиления митотической активности [46], однако активность ферментов, участвующих в синтезе ДНК, усиливается еще в латентной фазе, до начала делений [41]. Синтез некоторых вторичных соединений связан с переходом культуры в фазу замедления роста [4, 14, 17]. В цикле выращивания суспензии клеток петрушки морфометрия клеточных структур, проведенная на электронномикроскопическом уровне, показа-

ла закономерные изменения в числе и размерах клеточных органелл при переходе из одной фазы роста в другую. Гетерогенность клеток по всем показателям увеличивалась в фазу замедления роста.

Метаболизм, связанный с прохождением клетками митотического цикла, изучали на частично синхронизированных популяциях [39]. Изучали место действия гормонов в цикле [40], интенсивность синтеза ДНК, РНК, белка и активность некоторых ферментов [41], дыхание и энергетический обмен [10].

Некоторые аспекты роста и ростового метаболизма удобнее изучать, используя в качестве модели изолированные протопласты или одиночные клетки, высеянные с определенной плотностью на агаризованную питательную среду. Изолированные протопласты наиболее интересны для изучения механизма регенерации клеточной оболочки. В культуре протопластов изучалось действие некоторых компонентов среды и фитогормонов на процесс регенерации оболочки [42], а также процесс синтеза и внутриклеточного транспорта веществ оболочки.

Хорошей моделью для изучения синтеза веществ оболочки и роста клетки растяжением является волокно хлопчатника. Эта модель разработана Бисли с соавторами в культуре семян хлопчатника [37].

Высеянные на агаризованную среду одиночные клетки – уникальный объект для изучения стимулов, определяющих вступление клетки в деление. Значение плотности посева [11], посадки ткани «няньки» [26, 27], наличия «кормящего слоя» [45] для индукции деления в одиночной клетке указывают на важную роль межклеточных взаимодействий в этом процессе. Однако, Као и Михайлюку удалось разработать сложную по составу среду, на которой к делению индуцируются клетки и при очень низкой плотности посева [42]. Этот результат свидетельствует о том, что в основе клеточных взаимодействий при индукции делений лежит обмен между ними определенными физиологически активными веществами.

Таким образом, клеточные и метаболические аспекты роста – это слож-

ный процесс новообразования элементов структуры растительного организма. Изучение процессов роста на всех уровнях организации растительных организмов является одной из ведущих задач современной физиологии растений.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Характеристика природных и синтетических регуляторов роста

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 (фазы 3х листьев или фазы 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 мелкоделяночных 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.

Авторами препарата мелафен являются С.Г. Фаттахов, Н.Л. Лосева и др. – сотрудники Института органической и физической химии им. А.Э. Арбузова Казанского научного центра РАН [32] .

По химическому составу он представляет меламинавую соль бис (оксиметил) фосфиновой кислоты. Мелафен применяется в очень низких концентрациях, но обладает широким спектром действия и высокой эффективностью. Согласно данным авторов он и не обладает ДНК-повреждающей и мутагенной активностью, в связи с этим разрешен к применению. Для синтеза мелафена используются промышленно доступные вещества. Он хорошо растворим в воде. Его растворы стабильны в течение длительного промежутка времени.

Пектин – синтетический препарат природного происхождения, который представляет собой метоксилированную полигалактуроновую кислоту. Автором является Хазиев Р.Ш., который выделил его из *Amaranthus cruentus*.

Кроме D-галактуроновой кислоты в свободной или этерифицированной форме в состав пектиновых молекул входят нейтральные сахара: галактоза, арабиноза, ксилоза, глюкоза, фруктоза и ряд других. Молекулярная масса зависит от условий выделения и изменяется от 10000 до 180000. Для активизации физиолого-биохимических процессов и повышения продуктивности сельскохозяйственных культур используют пектиновые вещества с молекулярной массой 20000 у.е. из *Amaranthus cruentus*, оказывающие как активирующее, так и ингибирующее действие. Препарат пектин разрешен к применению.

Крезацин – трис-(2-оксиэтил)аммоний-о-крезоксиацетат или триэтаноламинавая соль крезоксисукусной кислоты. Регулятор роста ауксинового типа. Малотоксичен, не обладает канцерогенными, мутагенными, тератогенными и кумулятивными свойствами [35].

Рибав-Экстра – препарат представляет собой комплекс биологически активных веществ, полученный из корней женьшеня. Действующее вещество: 0,00125г/л L-аланина, 0,00196 г/л L-глутаминовой кислоты. Рибав-

Экстра повышает укореняемость большинства культур и приживаемость растений при посадке. Обладает широким спектром действия, может быть использован на зерновых и овощных культурах в открытом и защищенном грунте. Микроэлементы усиливают действие регулятора роста. Данный препарат совместим с любыми средствами защиты растений [29].

Циркон – препарат, являющийся регулятором корнеобразования, роста, плодоношения и цветения. Он способствует растению легче переносить стресс при воздействии неблагоприятных факторов среды, является индуктором болезнеустойчивости. Данный препарат получают из эхинацеи пурпурной.

ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА РАННИЕ РОСТОВЫЕ ПРОЦЕССЫ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР

3.1 Овес

Важность корневой системы для жизнедеятельности растений неоспорима. Корень – первый из вегетативных органов, начинающий свой рост при прорастании семян всех растений. Транспортная, механическая и поглощательная функции корней общеизвестны. Однако не менее важной является метаболическая функция корня.

Корень как часть целого растения вступает во взаимодействие с другими частями растений посредством образующихся в нем гормонов и витаминов. Цитокинины, образующиеся в корне, оказывают влияние на рост и дифференциацию побега. Кроме этого, из корня поступает гиббереллин, регулирующий рост стебля и листа в длину. При этом, данные гормоны активируют синтез ауксинов в побеге, который необходим для нормальных процессов корнеобразования и формирования корневой системы [30,36].

Находясь в тесных взаимоотношениях корень и побег постоянно взаимодействуют. Такая связь определяет донорно-акцепторные отношения, которые затрагивают не только обмен продуктами жизнедеятельности, но и прямую зависимость ростовых процессов взаимодействующих органов.

У зерновых злаков характерен активный рост корневой системы в ювенильный период. Все продукты деятельности листьев в данный момент, в основном, расходуются на формирование корней. С переходом к генеративному развитию рост корней замедляется, а в период созревания зерна рост корней не только прекращается, но возможно и отмирание их части. Такой корневой опад неизбежен, но имеет определенное положительное значение, так как сохраняет часть органических веществ в почве, что в дальнейшем будет способствовать ее плодородию [18].

По сравнению с другими злаками овёс имеет определенные преимущества. Формирующийся у растений овса, особенно при благоприятных усло-

виях, второй узел кушения отличает его от других зерновых культур. Таким образом, у растений овса существует потенциальная возможность к развитию большего количества корней, чем у пшеницы или ячменя. При этом формируется мощная мочковатая корневая система, обладающая высокой поглотительной способностью. Важной особенностью корневой системы овса является также способность к потреблению из почвы труднорастворимых соединений [29].

Максимальных размеров – 1,5-2 м корневая система овса достигает к моменту молочной или восковой спелости зерна. Но уже на первых этапах развития растений рост ее достаточно активен. В фазу 3х листьев она может достигать 70-80см. Важным фактором роста корней овса, как и других культур, остается уровень влагообеспеченности верхних слоев почвы, где первоначально происходит рост.

По данным Кудряшова Д.Б. в условиях Среднего Поволжья рост корневой системы растений овса находился в тесной зависимости от погодных условий вегетации растений [16].

Меньшее количество осадков было зафиксировано в начале вегетационного периода 2007 года. Максимально экстремальные условия наблюдались от посева до всходов семян. Данный период роста соответствовал второй и третьей декаде мая – начало июня. В этот промежуток времени гидротермические условия были крайне неблагоприятными. Полное отсутствие осадков не давало возможности нормального роста и развития корневой системы растений овса.

В 2008 году период от посева до всходов и затем начало вегетационного периода овса сопровождались достаточным количеством осадков при средних значениях температур. Такие условия создали предпосылки для активного роста корней на ранних этапах развития растений.

Вегетационный период 2009 года характеризовался двумя пиками высокой влагообеспеченности при оптимальных для данных периодов температурах. Они наблюдались в моменты, соответствующие прохождению фазы

кущения и трубкования, а также цветения. Такие гидротермические условия сезона 2009 года способствовали активизации ростовых процессов корней овса.

В исследованиях Кудряшова Д.Б. показано, что независимо от погодных условий увеличение объема корневой системы происходило до фазы молочной спелости. Но скорость роста менялась по межфазным периодам [16].

За три года исследований максимальный рост корней фиксировался в период всходы - выход в трубку, что соответствует биологическим характеристикам растений овса (таблица 1).

Таблица 1 – Объем корневой системы растений овса (см³)

Вариант	Фазы роста и развития растений			
	кущение		выход в трубку	
Контроль	0,43	%	0,74	%
Мелафен $1 \cdot 10^{-7}\%$	0,61	41,9	1,02	37,8
Пектин $5 \cdot 10^{-2}\%$	0,59	37,2	0,94	27,0
Ризоагрин	0,46	0,7	0,95	28,3
Ризоагрин + мелафен $1 \cdot 10^{-7}\%$	0,60	39,5	1,11	50,0
Ризоагрин + пектин $5 \cdot 10^{-2}\%$	0,59	37,2	1,07	44,6

Затем происходит снижение скорости роста, которая в период формирования зерна минимальна. Причем данная тенденция отмечена во всех вариантах опыта, включая контрольные значения. Это дает возможность предположить, что использование регуляторов роста и бактериальных препаратов в

опытах Кудряшова Д.Б. не изменяет направленность процессов, происходящих в растениях (динамика роста корня), но может влиять на их скорость и интенсивность [16].

Обработка семян перед посевом регуляторами роста привела к изменению ростовых процессов корней овса.

Показано, что максимальный эффект давал мелафен, при использовании которого объем корневой системы увеличивался на 16,2%-45,5% за весь период измерений.

Пектин был менее эффективен, но и при его использовании растения овса формировали корневую систему более развитую, чем в контрольном варианте. Превышение контрольных значений составляло 10,1-25,3%.

Важно отметить, что на первых этапах развития растений скорость ростовых процессов под действием регуляторов роста была максимальной. Превышение над контролем в фазы кущения и выхода в трубку составляли 37,2-41,9% и 27,0-37,9% соответственно.

Положительное влияние мелафена и пектина на формирование корневой системы сельскохозяйственных растений отмечено в работах Костина В.И., Офицера Е.Н., Исайчева В.А. (1999), Костина В.И., Смирнова П.В. [15].

По мнению Кудряшова Д.Б. активный рост корней на ранних этапах роста и развития растений овса под действием регуляторов был обусловлен стимуляцией физиолого-биохимических процессов при прорастании семян. Как следствие, данные растения имели некоторое преимущество перед контрольными растениями, что проявилось в скорости ростовых процессов далее [16].

В исследованиях, проведенных в полевых условиях, данное преимущество сохранилось и фиксировалось более высокими показателями объема корневой системы в течение всего срока измерений.

В данных исследованиях также были использованы бактериальные препараты отдельно и совместно с регуляторами роста растений.

Однако в варианте с препаратом ризоагрин достоверных изменений в скорости роста корневой системы овса на ранних этапах развития растений не отмечено. Значительное превышение контрольных значений показано в фазу выхода в трубку, которое составило 28,3%. По мнению автора, такая тенденция может быть связана с возможностью развития ризосферных бактерий в прикорневой зоне овса.

При одновременном использовании препарата ризоагрин и регуляторов роста отмечены максимальные значения объема корневой системы растений овса. Бинарное влияние регуляторов роста и бактериальных препаратов носило суммарный характер. Согласно приведенным данным, именно в этих вариантах в течение всего вегетационного периода отмечались самые высокие значения изучаемого показателя.

Так совместное использование ризоагрина и мелафена привело к активации роста корней овса в фазу выхода в трубку. Увеличение относительно контроля составляло 50,0%.

При совместном применении ризоагрина и пектина объем корневой системы овса увеличивался на 44,6%

Исходя из анализа представленных данных, можно заключить, что регуляторы роста оказывают положительное влияние на ростовые процессы корневой системы растений овса на этапе ювенильности. При этом, именно в данный период скорость ростовых процессов возрастает наиболее значительно, что показано максимальными превышениями над контрольными значениями за весь период измерений.

Важным аспектом активизации формирования корневой системы под действием внешних факторов (регуляторы роста, бактериальные препараты) является дополнительное поступление элементов минерального питания в растения.

Оптимальные условия минерального питания растений, в свою очередь, отражаются на показателях роста всех органов не только на ранних этапах развития растений, но и при формировании продуктивности культуры.

Учитывая, что существуют определенные уровни-параметры содержания минеральных элементов в растениях, которые отражают уровень их обеспеченности основными органогенами, результаты, полученные в исследованиях необходимо сопоставлять с этими значениями. Таким образом, можно судить о достаточном или недостаточном содержании азота, фосфора и калия для нормального роста и развития растений[16].

В исследованиях, проведенных Кудряшовым Д.Б., показано, что в контрольном варианте содержание азота в зеленой массе растений в течение всей вегетации находилось на низком уровне. При этом содержание фосфора и калия было оптимальным.

Обработка регуляторами роста привела к повышению содержания азота в растениях овса в 1,12 и 1,09 раза (мелафен и пектин соответственно).

Общее содержание азота в растениях выходило за пределы низкого уровня и достигало оптимальных значений только во вторую половину вегетации (таблица 2).

Несмотря на то, что обеспеченность растений овса фосфором и калием без обработки уже находилась на оптимальном уровне, использование регуляторов роста повышало содержание данных элементов в растениях. Количество фосфора в варианте с мелафеном на первых этапах развития растений было выше контрольных значений на 13,5-25,8%. Содержание калия увеличивалось на 8,9-16,8%. Пектин также вызывал повышение содержания данных элементов в растениях овса, но в меньшей степени.

Важно отметить, что обеспеченность фосфором и калием в период кушение-выход в трубку достигала высокого уровня, что не могло не способствовать активизации не только процессов роста вегетативных органов, но и всех метаболических процессов, происходящих в растениях.

При совместном использовании регуляторов роста и бактериальных препаратов наблюдалась та же закономерность. Различия по абсолютным значениям по вариантам не были достоверны (таблица 3).

Однако превышение контрольных значений были статистически значимы. Так в фазу кущения содержание азота, фосфора и калия возрастало в 1,04; 1,14 и 1,13 раза соответственно. В фазу выхода в трубку – в 1,20; 1,32 и 1,06 раза соответственно.

Рост корневой системы, активное поглощение элементов минерального питания нашли свое отражение и в формировании площади листовой поверхности растений овса. Учитывая степень взаимодействия органов в составе целого растения, можно предположить активацию ростовых процессов листьев при использовании регуляторов роста. Однако степень активации может существенно отличаться, так как стимуляция роста подземных органов не всегда вызывает стимуляцию роста надземных в той же степени.

Согласно данным Кудряшова Д. Б. максимальная листовая поверхность одного растения овса сорта Аллюр, возделываемого на территории Пензенской области в неблагоприятные годы составляла 83,56-97,33 см². В благоприятные по температурным показателям и влагообеспеченности годам возрастала до 163,00 – 197,00 см² [16].

Известно, что наибольшего размера листовые пластины растений достигают к моменту перехода от вегетативного роста к генеративному размножению. Прирост листьев, как по биометрическим показателям, так и по количеству идет поступательно от одной фазы к другой. Но при использовании регуляторов роста данная тенденция может меняться.

Учитывая, что рост листовой поверхности и рост корневой системы в составе целого растения имеет определенные корреляционные связи, автором было отмечено, что максимальных размеров площадь листьев достигала также при переходе к генеративному этапу в жизни растений овса.

Таблица 2 – Содержание макроэлементов в растениях овса при использовании регуляторов роста, (%)

Вариант	Фазы роста и развития растений					
	кущение			выход в трубку		
	N	P	K	N	P	K
Контроль	4,75	0,96	5,01	2,44	0,66	4,13
Мелафен $1 \cdot 10^{-7} \%$	4,90	1,09	5,85	2,92	0,83	4,50
Пектин $5 \cdot 10^{-2} \%$	4,98	1,01	5,70	2,76	0,80	4,49

Таблица 3 – Содержание макроэлементов в растениях овса при использовании регуляторов роста и бактериальных препаратов, (%)

Вариант	Фаза роста и развития растений					
	кущение			выход в трубку		
	N	P	K	N	P	K
Контроль	4,75	0,96	5,01	2,44	0,66	4,13
Ризоагрин	4,77	0,98	5,02	2,59	0,77	4,83
Ризоагрин + мелафен $1 \cdot 10^{-7} \%$	4,98	1,09	5,68	2,94	0,87	4,39
Ризоагрин+ пек- тин $5 \cdot 10^{-2} \%$	4,90	1,02	5,30	2,71	0,84	4,17

В вариантах с регуляторами роста в течение всего периода измерений было отмечено превышение контрольных значений по площади листовой поверхности. Но максимальный эффект отмечен именно на первых этапах роста и развития растений (таблица 4).

Таблица 4 – Площадь листовой поверхности растений овса(1 растение, см²)

Вариант	Фазы роста и развития растений			
	кущение		выход в трубку	
Контроль	36,89	%	58,00	%
Мелафен $1 \cdot 10^{-7}$ %	42,35	14,8	76,04	31,1
Пектин $5 \cdot 10^{-2}$ %	38,65	4,8	70,55	21,6
Ризоагрин	36,90	-	54,89	-
Ризоагрин+мелафен $1 \cdot 10^{-7}$ %	41,79	13,3	80,62	39,0
Ризоагрин+пектин $5 \cdot 10^{-2}$ %	40,73	10,4	73,55	26,8

В фазу кущения площадь листовой поверхности увеличивалась под действием пектина и мелафена на 4,8-14,8%. В фазу выхода в трубку – на 21,6-31,1%

Роль регуляторов роста в стимуляции ростовых процессов связывают, прежде всего, с изменением гормонального статуса растений. Такое влияние может быть как прямым, так и опосредованным. Повышение содержания азота в растениях вызывает повышение уровня цитокининов. Они перемещаются в листья и регулируют процессы их роста и функционирования, вызывая тем самым определенные изменения [25].

В вариантах, где проходило совместное применение регуляторов роста с бактериальным препаратом превышение контрольных значений было несколько выше, чем при отдельном использовании регуляторов роста.

Несмотря на то, что принцип действия регуляторов роста и бактериальных препаратов различен, то и эффект от их применения проявляется на разных этапах развития растений. Однако в данном случае наблюдалось некоторое взаимное усиление их действия. Автором было отмечено, что в вариантах ризоагрин+мелафен и ризоагрин+пектин площадь листовой поверхности растений овса возрастала не только за счет изменения линейных размеров листа, но также и их количества.

В фазу кущения площадь листовой поверхности растений овса в вариантах совместного действия регуляторов роста и ризоагрина увеличивалась относительно контрольных значений на 10,4-13,3%. Затем скорость ростовых процессов, а возможно и количество листьев возрастало, и превышение над контролем в фазу выхода в трубку уже составляло 26,8-39,0%.

По абсолютным величинам значения в варианте с мелафеном были несколько выше, чем с пектином.

Согласно данным Кудряшова Д.Б. сырая масса растений овса изменялась в соответствии с изменениями роста корневой системы и листовой поверхности (таблица 5) [16].

Однако превышение контрольных значений по показателям сырой массы растений были несколько ниже, чем суммарный эффект от стимуляции роста корня и показателей объема корневой системы и листовой поверхности растений овса.

Это может быть связано с неточностью измерений или обусловлено некоторыми потерями растительного материала при анализе из одной пробы на разные показатели.

Сырая масса одного растения в варианте с мелафеном в фазу кущения составила 3,1 г, что превышало контрольные показатели на 25,6%.

Таблица 5 – Сырая масса растений овса (1 растение, г)

Вариант	Фазы роста и развития растений			
	кущение		выход в трубку	
Контроль	2,45	%	6,01	%
Мелафен $1 \cdot 10^{-7}$ %	3,10	26,5	7,88	31,1
Пектин $5 \cdot 10^{-2}$ %	2,93	19,6	7,69	27,9
Ризоагрин	2,43	-	7,12	18,4
Ризоагрин+мелафен $1 \cdot 10^{-7}$ %	3,24	32,2	8,17	35,9
Ризоагрин+пектин $5 \cdot 10^{-2}$ %	3,16	28,9	7,78	29,4

В варианте с пектином данный показатель увеличивался на 19,6%.

В фазу выхода в трубку превышения контроля в обоих вариантах были более значительнее и составляли 31,1% и 27,9% соответственно.

Использование регуляторов роста совместно с ризоагрином давало еще больший эффект. Сырая масса одного растения в данных вариантах увеличивалась относительно контрольных значений на 28,9-32,2% в фазу кущения и на 29,4-35,9% в фазу выхода в трубку. При этом, несколько большие показатели отмечены в варианте с мелафеном.

Таким образом, анализ изученных данных показал, что регуляторы роста оказывают положительное влияние на ростовые показатели растений овса. По данным Кудряшова Д.Б. стимулирующий эффект может проявляться в течение вегетационного периода. Однако мы отмечаем активацию именно ранних ростовых процессов, так как наибольшие превышения контрольных значений наблюдаются в ювенильный период [16].

3.2 Яровая пшеница

В данных, приводимых Фроловой Е.Ю. для изучения влияния регуляторов роста на морфометрические показатели яровой пшеницы определялись объем корневой системы, площадь листовой поверхности, сырая масса одного растения в течение вегетационного периода по основным фазам развития яровой пшеницы.

Яровая пшеница характеризуется образованием большого количества придаточных корней. Для нее характерна мочковатая корневая система, которая позволяет развивать ей большую поглощающую поверхность. Более интенсивный рост корней наблюдается в первую половину вегетации. Питательные вещества фотосинтеза тратятся в основном на нарастание корневой системы. Процесс укоренения при благоприятных условиях может продолжаться до молочно-восковой спелости, но чаще он прекращается к фазе цветения, так как растение к этому времени исчерпывает свои корнеобразовательные возможности [18].

Необходимым условием нормального роста и развития растения является обеспечение его почвенной влагой.

Главный орган потребления воды – это корень. Огромная всасывательная поверхность корня обеспечивает поступление воды из почвы. Русскими учеными-физиологами В.Г. Ротмистровым, А.П. Модестовым, И.В. Красовской было установлено, что общая плотность поверхности корней как правило, преобладает над поверхностью надземных органов в 140-150 раз. Так корневые системы злаковых могут достигать до 1,5-2 м в глубину. Это указывает на огромную потенциальную способность к росту корней. Однако в агрофитоценозах объемы корневых систем заметно уменьшаются [30, 36].

Обработка семян яровой пшеницы регуляторами роста способствовала изменению объема корневой системы в течение всего периода вегетации (таблица 6).

Таблица 6 – Объем корневой системы растений яровой пшеницы,
(1 растение, см³)

Вариант	Фаза роста и развития растений	
	кущение	выход в трубку
Контроль	0,47	1,45
Мелафен $1 \cdot 10^{-7}$ %	0,53	1,57
Крезацин	0,44	1,44
Рибав-Экстра	0,57	1,65
Циркон	0,44	1,48

В вариантах, где использовались регуляторы роста, на первых этапах развития растений прирост корневой системы составил 8,3-12,8% при использовании мелафена, 1,9% – крезацина, 13,5-21,3% – рибав-Экстра, 1,4-13,5% – циркона.

Положительное влияние регуляторов роста на рост корневой системы было отмечено и в работах В.В. Сысоева, А.В. Долбилина, А.В. Лянденбургской (2014), П.Г. Аленина (2012), где указывалось увеличение длины и массы корней при воздействии регуляторов роста[1].

Согласно полученным Фроловой Е.Ю. данным, применение предпосевной обработки семян регуляторами роста способствовали увеличению объема корневой системы по всем вариантам опыта относительно контроля по всем фазам вегетации, что способствовало лучшему снабжению растения водой и минеральными веществами. Это в свою очередь приводило к большему накоплению вегетативной массы надземной части растения и более интенсивному фотосинтезу.

На ход образования продукции определяющее значение оказывает морфометрические показатели листа как центра образования органических веществ в растении, которые впоследствии будут использоваться на образование генеративных органов и закладки цветков в соцветии. Кроме того, лист является не только поставщиком продуктов питания и энергии для развития растения, но и центром регуляции процессов жизнедеятельности всего организма. В зависимости от меняющихся запросов растения лист способен менять состав синтезируемых продуктов, состав компонентов энергетического метаболизма, направление транспорта и использования ассимилятов (Ничипорович).

Главной характеристикой ассимиляционного аппарата растения является площадь листовой поверхности, которая складывается из количества листьев на одном растении и площади листовых пластин, способных к фотосинтезу. На закладку количества листьев на одном растении огромное влияние оказывают внешние условия возделывания данной культуры. Так жаркий и засушливый период сокращает количество вегетативных метамеров, а прохладная и влажная весна с достаточным минеральным питанием способствует закладке большего числа метамеров. Варьирование числа листьев на одном растении яровой пшеницы по годам невелико и редко выходит за рамки одного метамера. Гораздо сильнее условия выращивания сказываются на размерах листьев [18, 19, 20].

Исследования, проведенные Фроловой Е.Ю., показывают увеличение площади листовой поверхности во всех вариантах опыта на протяжении всего вегетационного периода относительно контроля (таблица 7).

Наибольшее увеличение площади листовой поверхности одного растения наблюдалось в вариантах при использовании регуляторов роста. Максимальное влияние на увеличение площади листовой поверхности оказали мелафен и рибав-Экстра. Так в фазу кущения прирост составил 19,3% и 26,8% соответственно, в фазу выхода в трубку – 22,4% и 32,7%.

Таблица 7 – Площадь листовой поверхности растений яровой пшеницы
(1 растение, см²)

Вариант	Фазы роста и развития растений	
	кущение	выход в трубку
Контроль	40,33	65,00
Мелафен $1 \cdot 10^{-7}$ %	48,12	79,54
Крезацин	42,24	69,96
Рибав-Экстра	51,12	86,25
Циркон	42,69	71,93

В вариантах с использованием регуляторов роста прирост ассимиляционной поверхности присутствовал, особенно в период ювенильного роста растений. При этом наибольшим образом, менялись размеры листовых пластин. Число изменялось в меньшей степени. Крезацин и циркон оказывали стимулирующее воздействие, но менее значительное.

Палисадная или столбчатая паренхима – это основная ассимиляционная ткань листа, в которой находится наибольшее количество хлоропластов. Именно в хлоропластах происходит процесс фотосинтеза.

Хлоропласты – это двумембранные органоиды клетки, внутренняя мембрана которых образует особые структуры органоида – тилакоиды, которые соединены между собой ламеллами. Именно в них сосредоточены пигменты, за счет которых протекает процесс фотосинтеза. К этим пигментам относятся хлорофилл – основной пигмент, определяющий ход данного процесса, каротиноиды с ксантофиллами и фикобилины, которые поглощают недоступные для хлорофилла лучи света и передают эту энергию на молекулу хлорофилла. Поэтому по содержанию в листьях растения этих пигментов

можно предположить о потенциальной возможности более полного протекания процесса фотосинтеза [8].

Проведенные Фроловой Е.Ю. исследования по определению количества этих пигментов в листьях яровой пшеницы указывают на увеличение количества хлорофилла в опытных образцах, что как следствие, возможно, будет способствовать более интенсивному процессу фотосинтеза и получению лучшего урожая. Данные по содержанию пигментов представлены в таблице 8. Из таблицы видно, что увеличение содержания хлорофилла отмечалось при использовании мелафена и рибав-Экстра – на 7,2-9,7 %, значительно возрастало содержание ксантофилла (на 65,4-69,7 %), при этом содержание каротина оставалось практически без изменений.

*Таблица 8 – Содержание пигментов в листьях яровой пшеницы,
(мг/г сырого веса)*

Вариант	Пигмент		
	суммарный хлорофилл	ксантофиллы	каротины
Контроль	5,68±0,12	1,42±0,03	0,84±0,01
Мелафен1·10 ⁻⁷ %	6,05±0,09	2,16±0,04	0,70±0,02
Крезацин	4,87±0,11	1,18±0,05	0,73±0,02
Рибав-Экстра	6,01±0,12	2,26±0,05	0,59±0,01
Циркон	5,11±0,08	2,13±0,03	0,41±0,01

Увеличение объема корневой системы и площади листовой поверхности одного растения способствуют и накоплению биомассы яровой пшеницы.

Накопление биомассы растений может определять и качество урожая сельскохозяйственной культуры. При накоплении большей зеленой массы растение производит больше питательных веществ, что в свою очередь коррелирует с будущим урожаем данной культуры.

Проведенные исследования указывают на накопление сырой массы растений при обработке семян регуляторами роста по всем вариантам опыта относительно контроля в течение всего вегетационного периода. Однако наиболее интенсивный набор массы происходил на первых этапах развития растений, что свидетельствует о высоких ростовых темпах по наращиванию надземной части растения, поскольку идет интенсивное развитие листовой поверхности и формирование корневой системы (таблица 9).

Таблица 9 – Сырая масса растений яровой пшеницы (1 растение, г)

Вариант	Фазы роста и развития растений	
	кущение	выход в трубку
Контроль	3,10	4,72
Мелафен $1 \cdot 10^{-7}$ %	3,49	5,27
Крезацин	3,00	4,89
Рибав-Экстра	3,69	6,01
Циркон	3,04	4,99

Наибольшее воздействие на растение яровой пшеницы по накоплению сырой массы оказали такие регуляторы роста как мелафен и рибав-Экстра, меньшее воздействие по прибавке массы зеленой части растения оказал крезацин. При обработке семян только регуляторами роста наибольшее увеличение сырой массы растений наблюдалось также в ювенильный период. Так

в фазу кущения изучаемый показатель в варианте с мелафеном был выше контрольных значений на 12,6%, в варианте с рибавом-Экстра – на 19,0%. В фазу выхода в трубку превышение над контролем в данных вариантах составляло 11,6% и 27,3% соответственно.

Таким образом, по данным Фроловой Е. Ю. наибольшее положительное влияние на рост и формирование корневой системы, листовой поверхности, накопление сырой массы растений яровой пшеницы оказала предпосевная обработка семян такими регуляторами роста как рибав-Экстра и мелафен. Влияние других регуляторов роста было менее значительным, что может свидетельствовать об определенной специфичности ростовых и метаболических реакций растений яровой пшеницы на разные по спектру действия препараты.

3.3 Ячмень

Согласно литературным данным, особенностью ярового ячменя как культуры, является слабое, по сравнению с другими злаками, развитие корневой системы, а также их меньшая поглотительная способность. Дополнительным фактором, влияющим на формирование корней, является почвенная влагообеспеченность в ризосферной зоне. Если во время кущения верхний слой почвы быстро высыхает, узловые корни не образуются, и ячмень развивается только за счет зародышевых корней. Продуктивность культуры при этом сильно снижается [29].

Росту корня на ранних этапах развития растений ячменя придается особое значение, так как только при наличии дополнительных колеоптельных и узловых корней возможно нормальное развитие всего растения в целом.

Использование регуляторов роста может оказать существенное влияние на формирование первичной корневой системы, которая имеет особое значение в жизни растений.

Так, исследования, проведенные Мироновой М.Е. на светло-серой лесной почве в условиях Среднего Поволжья, показали, что рост и формирование корневой системы ячменя зависели от гидротермических условий года выращивания.

Однако регуляторы роста оказывали значительное влияние на изучаемый показатель (таблица 10).

Таблица 10 – Объем корневой системы растений ячменя (1 растение, см³)

Вариант	Фаза роста и развития растений	
	кущение	выход в трубку
Контроль	0,40	1,25
Мелафен $1 \cdot 10^{-7}\%$	0,54	1,73
Пирафен $1 \cdot 10^{-7}\%$	0,51	1,66
Пектин $5 \cdot 10^{-2} \%$	0,50	1,65

Именно на первых этапах роста растений ячменя отмечалось максимальное стимулирующее воздействие используемых регуляторов. Наибольший эффект наблюдался в варианте с мелафеном. Рост корневой системы был интенсивнее, чем на контроле на 33,9% в фазу кущения и на 38,4% в фазу выхода в трубку.

Объем корневой системы в вариантах с пектином и пирафеном увеличивался на 25,0-27,5% в фазу кущения и 32,0-32,8% соответственно. При этом различия по степени воздействия в данных вариантах не были существенными.

Ряд других авторов также отмечает положительное влияние различных регуляторов роста на формирование корневой системы растений ячменя [15].

Увеличение показателей роста корневой системы под действием регуляторов роста, несомненно, явилось фактором, обеспечившим увеличение содержания азота, фосфора и калия в растениях ячменя, в следствии активного процесса поглощения данных элементов минерального питания из почвы.

Быстрый активный рост растений на начальных этапах развития приводит к активному поглощению ими элементов минерального питания. Ранние с возрастной точки зрения части растения содержат больше основных органоенов и физиологически активных веществ, а с увеличением их возраста – количество значительно снижается.

Однако на содержание основных элементов в растении оказывает влияние степень доступности и концентрации минеральных соединений в почве, а также температурные условия, условия увлажненности и аэрации в зоне корней, поглотительная способность корневой системы. Таким образом, количественное содержание элементов минерального питания в растениях может варьировать.

Поступление азота у растений ячменя наиболее активно проходит на первых этапах развития, то есть в ювенильный период, несмотря на то, что потребность в данном элементе сохраняется до созревания зерна. Общеизвестно, что на фоне достаточного азотного снабжения процессы роста всех органов растений значительно увеличиваются, повышается скорость роста листьев и общее нарастание биомассы. Затем, по мере формирования урожая, возрастает его количество и в положительную сторону изменяется его качество.

Важность фосфора, как одного из основных органоенов определена его участием в составе органических соединений, которые являются определяющими в обмене веществ растений. Недостаток его отрицательно сказывается на процессах дыхания, фотосинтеза и других физиологических функциях организма.

Необходимость данного элемента отмечена не только на ранних этапах роста и развития растений, связанных с ростом и синтетическими функциями

растений, но и в момент формирования урожая, когда идет заложение запасных питательных веществ семени [36].

Необходимость калия у ярового ячменя отмечается несколько позднее, чем азота и фосфора (период от выхода в трубку до молочной спелости зерна). Несмотря на это, важность данного элемента в питании зерновых культур неоспорима.

Соли калия растворимы и участвуют в регуляции осмотического потенциала клетки. В частности большое значение имеет K^+ в регуляции работы устьиц, также от присутствия этого иона в пасоке зависит корневое давление. Влияние калия на транспорт углеводов определяет его роль в формировании урожая [36]. Потребность растений в основных органогенах связана напрямую с процессами роста и обмена веществ. Ранние периоды жизни растений характеризуются высокой интенсивностью всех происходящих процессов, а значит и наибольшей потребностью в элементах питания. Любой рост должен быть обеспечен всеми пластическими веществами, синтез которых невозможен без обеспеченности минеральными элементами.

Максимальное поглощение питательных веществ растениями ячменя наблюдается во время усиленного их роста и развития – в период кущения – выход в трубку. При переходе в репродуктивную стадию развития происходит перераспределение элементов в органах растений и наибольшая их часть оттекает к генеративным органам, что фиксируется снижением их содержания в листьях и стеблях ячменя [9].

По данным исследований Мироновой М.Е. показано, что растения ячменя в контрольном варианте на темно-серой лесной почве без дополнительного внесения удобрений на ранних этапах роста (фаза кущения) содержали 3,20 % азота в пересчете на абсолютно-сухое вещество (таблица 11). Учитывая данные литературы, такие значения характеризуют недостаток азота в растениях ячменя [34]. Применение регуляторов роста привело к увеличению содержания элемента в 1,09-1,12 раза. Благодаря такому воздействию обес-

печенность азотом растений несколько превышала границы низкого уровня содержания элемента.

Таблица 11 – Содержание азота, фосфора и калия в растениях ячменя, (% на абсолютно-сухое вещество)

Вариант	Фазы роста и развития растений	
	кущение	выход в трубку
Азот		
Контроль	3,20	2,72
Мелафен	3,59	3,22
Пирафен	3,52	3,12
Пектин	3,49	3,08
Фосфор		
Контроль	0,40	0,47
Мелафен	0,50	0,59
Пирафен	0,48	0,58
Пектин	0,46	0,54
Калий		
Контроль	3,68	3,10
Мелафен	4,05	3,53
Пирафен	4,01	3,50
Пектин	3,94	3,47

Фиксация данных по азоту в период трубкования в зеленой массе контрольных растений показала, что и в этот момент роста и развития обеспеченность была недостаточной. При использовании регуляторов роста содержание азота возрастало в 1,13-1,18 раза, и показатели соответствовали оптимальному уровню содержания данного элемента.

Степень обеспеченности растений ячменя фосфором и калием была аналогичной в контрольном варианте. То есть соответствовала низкому уровню, как в фазу кущения, так и в фазу выхода в трубку.

Применение мелафена, пектина и пирафена вызывало повышение концентрации элементов в вегетативных органах ячменя, что приводило к среднему уровню содержания, характерному для данной культуры на ранних этапах роста и развития растений. Согласно полученным данным количество фосфора возрастало в 1,15-1,25 раза, калия – в 1,07-1,14 раза

Для концентрации продуктов фотосинтеза в урожае главным условием является рост листьев растений и заложение большего их числа при одновременном увеличении периода их функционирования.

Вместе с тем неограниченная интенсификация ростовых процессов ведет к возникновению противоречия между размерами растений и качеством урожая: листья оказываются способным обеспечить только элементарные процессы роста и не могут создавать большую массу подвижных пластических и энергетических веществ [2].

В связи с этим рост не может быть бесконечным, так как он ограничивается генетическим потенциалом конкретного растения. Также необходимо соблюдение соотношения развития листовой поверхности, продуктивности фотосинтеза и затрат его продукции на собственный рост органов.

Все вегетативные органы молодых растущих растений принимают непосредственное и опосредованное участие в формировании будущего зерна. На первых этапах роста происходит активная ассимиляция веществ и прямой поток в зерновку. После цветения процессы роста останавливаются, и накопленные вещества перераспределяются между органами, поступая также в формирующуюся зерновку [31].

Для ярового ячменя характерен более короткий период вегетации по сравнению с другими зерновыми культурами. При этом возможность получения высокого урожая может напрямую зависеть от развития листового аппарата растений.

Быстрый рост листьев и заложение большего их числа на ранних этапах морфогенеза становится компенсацией при условии более коротких межфазных периодов.

Абсолютное значение листовой поверхности растений складывается из количества листьев и площади каждого листа. Данные параметры зависят от генотипа растения, но максимальных размеров они могут достигать при оптимальных условиях в период их роста [22, 24]. По данным Мироновой М.Е. активный рост листьев ярового ячменя отмечался в годы с благоприятными условиями выпадения осадков при средних показателях температуры (ГТК-1,35). Автор указывает, что наблюдалось достаточное количество растений, и они хорошо кустились. Листовая поверхность формировалась поступательно и в соответствии с ростом листьев увеличивалась и сырая масса растений.

При иных погодных условиях автор наблюдал изменение динамики роста листьев в зависимости от гидротермических условий. Быстрый рост на первых этапах сменялся торможением процессов, обусловленным отсутствием осадков (ГТК-0,25). При этом скорость ростовых процессов напрямую зависела как от температурного режима, так и влагообеспеченности.

Особенно важно наличие благоприятных условий на первых этапах развития растений. До фазы выхода в трубку происходит нарастание, как листа, так и стебля. При максимально возможном развитии стебля образуется максимально возможное количество листьев. Даже, если следующие периоды вегетации будут протекать при недостатке влаги и высоких температурах, заложившиеся органы смогут обеспечить выживание растения в экстремальных условиях. А скорость ростовых процессов будет восстановлена благодаря адаптивным возможностям организма.

Применение регуляторов роста на этапе предпосевной обработки семян ячменя сорта Нутанс 642 способствовало изменению показателей листовой поверхности (таблица 12). Отмечено, что в ювенильный период роста, соответствующий фазам кущения и выхода в трубку превышение контрольных

показателей было 18,8-23,7%. Изменялись параметры листовых пластин (длина листа), без изменения количества листьев на растении.

В соответствии ростом листовой поверхности были проведены наблюдения и за изменением показателей сырой массы растений. Установлено, что в период от кущения до выхода в трубку она увеличивалась по отношению к контролю на 26,7-32,9% (таблица 13).

В период кущение-выход в трубку, соответствующий III-IV этапам органогенеза, уже предопределяется возможная величина колоса. Благоприятные условия развития растений на данном этапе обеспечивают закладку более мощных колосьев, так как образуется большее число колосков и, как следствие, зерен в колосе [21].

Таблица 12 – Листовая поверхность растений ячменя, см²

Вариант	Фазы роста и развития растений	
	кущение	выход в трубку
Контроль	54,02	82,15
Мелафен $1 \cdot 10^{-7}$ %	66,83	104,69
Пирафен $1 \cdot 10^{-7}$ %	64,18	102,81
Пектин $5 \cdot 10^{-2}$ %	64,17	101,09

Таблица 13 – Сырая масса растений ячменя, (1 растение, г)

Вариант	Фазы роста и развития растений	
	кущение	выход в трубку
Контроль	2,85	5,46
Мелафен $1 \cdot 10^{-7}$ %	3,47	7,33
Пирафен $1 \cdot 10^{-7}$ %	3,35	6,97
Пектин $5 \cdot 10^{-2}$ %	3,37	6,97

Многие авторы также показывают положительное влияние регуляторов роста на формирование листовой поверхности и сырой массы растений как зерновых, так и овощных культур [12].

Для сельскохозяйственного производства важным показателем является листовой индекс (ЛИ). Данная величина напрямую связана с ростом листьев и площадью листовой поверхности растений. При возделывании культуры она служит характеристикой обеспечения растений водой и минеральными веществами. Величина ЛИ может находиться в пределах $1-7 \text{ м}^2/\text{м}^2$ [38].

Для зерновых культур оптимальным является ЛИ – $4-5 \text{ м}^2/\text{м}^2$. При этом поглощается максимальное количество фотосинтетически активной радиации [18, 206].

Превышение оптимальных значений ЛИ недопустимо с точки зрения нерационального расходования влаги растениями в первый период вегетации. Иссущение почвенного слоя приведет впоследствии к экстремальным условиям существования в период формирования урожая.

Исходя из выше изложенного, стимуляция ростовых процессов растений не может быть безконтрольной. Действие регуляторов роста ограничивается самим генотипом растений.

По данным, приводимым Мироновой М.Е показатель ЛИ значительно изменялся в зависимости от температурного режима, обеспеченности посевов ячменя влагой, периода проводимых наблюдений и т.д. Величина его составляла от 1,1 м²/м² до 6,6 м²/м².

Таблица 14 - Листовой индекс посевов ячменя (м²/м²)

Вариант	Фазы роста и развития растений	
	кущение	выход в трубку
Контроль (обр.сем. водой)	2,0	2,9
Мелафен – 1·10 ⁻⁷ %	2,6	3,9
Пирафен – 1·10 ⁻⁷ %	2,4	3,7
Пектин – 5·10 ⁻² %	2,5	3,7

В целом за годы исследований величина листового индекса посевов ячменя под действием регуляторов роста изменялась в соответствии с динамикой роста листовой поверхности. Активный рост листьев на ранних этапах развития растений приводил к изменению и данного показателя. Мелафен, пирафен и пектин способствовали повышению показателей листового индекса на 20,0-30,0% в фазу кущения и на 27,6-34,5% в фазу выхода в трубку.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По литературным данным, проведен анализ механизмов роста растений и пути его регуляции на клеточном, тканевом и организменном уровнях организации. Определено влияние регуляторов роста на рост и развитие корневой системы и листовой поверхности, а также накопления сырой массы сельскохозяйственных растений.

На основе проведенного исследования можно заключить, что использование регуляторов роста как природного, так и синтетического происхождения оказывает определенное положительное влияние на ростовые процессы растений зерновых культур. На этапах ювенильного роста происходит наиболее максимальная стимуляции ростовых процессов, которая позволяет растениям в опытных вариантах сохранять преимущество по сравнению с контрольными растениями до конца вегетации.

Данные изложенные в работе, представляющие механизмы роста и пути его регуляции на клеточном, тканевом и организменном уровнях организации растений, а также влияние природных и синтетических регуляторов роста на рост и формирование корневой системы, листовой поверхности и биомассы зерновых культур, могут быть использованы как справочные и учебные материалы при изучении дисциплин «Физиология растений», «Сельское хозяйство с основами почвоведения» при подготовке бакалавров по направлениям 44.03.05 Педагогическое образование профили «Биология. Химия» и 06.03.01 Биология.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аленин, П.Г. Комплексные водорастворимые удобрения в технологии возделывания козлятника восточного / П.Г. Аленин // Нива Поволжья, Февраль. – 2012. – № 1(22). – С. 2-5.
2. Бегишев, А.Н. Работа листьев различных сельскохозяйственных растений в полевых условиях / А.Н. Бегишев // Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР.- 1953.-Т. 8. Вып. 1.-С. 113-118.
3. Бутенко Р. Г. В кн.: Рост и гормональная регуляция жизнедеятельности растений. Иркутск, 1974.
4. Бутенко Р. Г., Холодова В. П., Урманцева В. В. Физиология растений, 1972. Вып. 5. С.926—936.
5. Бычкова Г. С. Физиология растений, 1976. Вып. 2. С.347—352.
6. Бычкова Г. С., Бутенко Р. Г. Докл. АН СССР, 1974. 217с., 489 с.
7. Гамбург К.З. Биохимия ауксина и его действие на клетки растений Н.: Наука, 1976. 271с.
8. Долгачева, В.С. Ботаника / В.С. Долгачева, Е.М. Алексахина. – М.: Академия, 2008. – 416 с.
9. Елагина, Е.М. Роль цитокининов и абсцизовой кислоты в регуляции возрастных изменений листьев пшеницы и яблони / Е.М. Елагина // Регуляторы роста и развития растений. — М., 1999. — С. 28.
10. Жолкевич В. Н., Бутенко Р. Г., Бычкова Г. С., Пейсахзон Б. И. Докл. АН СССР, 1974. 217 с., 1194 с.
11. Каракова С. Л., Шамина З. Б., Рапопорт Н. А. Генетика, 1976. С.36-40.
12. Карпова, Г.А. Влияние мелафена и пектина на амилолитическую активность и посевные качества семян яровой пшеницы / Г.А. Карпова, Е.Н. Зюзина // Регуляция роста, развития и продуктивности растений: Материалы 5-ой Международной научной конференции. - Минск: ИООО «Право и экономика», 2007. - С.95.
13. Кефели В.И. Рост растений и природные регуляторы. М.: Наука, 1977. С.3-5.

14. Корецкая Т. Ф., Запрометов М. Я. Физиология растений, 1975. Вып. 4. 941с.
15. Костин, В.И. Элементы минерального питания и росторегуляторы в онтогенезе сельскохозяйственных культур / В.И. Костин, В.А. Исайчев, О.В. Костин. – М.: Колос, 2006. – 290 с.
16. Кудряшов Д.Б. Канд. диссертация. П., 2011.
17. Кузовкина И. Н. Канд. диссертация. М., 1975.
18. Кумаков, В.А. Биологические основы возделывания яровой пшеницы по интенсивной технологии / В.А. Кумаков. – М.: Росагропромиздат, 1988. – 104 с.
19. Кумаков, В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы / В.А. Кумаков. – М.: Агропромиздат, 1985.
20. Кумаков, В.А. Физиология формирования урожая яровой пшеницы и проблемы селекции / В.А. Кумаков // Сельскохозяйственная биология. – 1995. – № 5. – С. 3-19.
21. Куперман Ф.М., Ржанова Е.И. Биология развития растений. М.: Высшая школа, 1963. С.46-81.
22. Куперман, Ф.М. Морфофизиология растений7 Ф.М. Куперман. 2-е изд., перераб. и доп. - М.: Высшая школа, 1973. — С. 201-217.
23. Либберт Э. Физиология растений. М.: Мир, 1976. С.344-383.
24. Миллер, М.С. Влияние условий внешней среды на распределение питательных веществ между надземными органами и корневой системой растений / М.С. Миллер // Ученые записки Ленингр. гос. пед. ин-та. — Л.: 1969.
25. Мокроносов А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М.: Наука, 1983. 64 с.
26. Павлова М. К-, Бутенко Р. Г. Докл. АН СССР, 1969. № 5. С.1186-1188.
27. Павлова М. К. Канд. диссертация. Киев, Ин-т ботаники, 1969.
28. Павлова М. К., Малюк В. И. Сборник трудов II Всес. конференции по культуре клеток растений. Киев, «Наукова думка», 1976.

29. Растениеводство / Г.С. Посыпанов, В.Е. Долгодворов, Б.Х. Жеруков и [др.]; под ред. Г.С. Посыпанова. – М.: КолосС, 2007. 612 с.
30. Третьяков Н.Н., Аканов Э.Н., Кондратьев Н.В., Югочкова Н.М. СОг-газообмен яровой пшеницы при изменении осмотического давления в корневой зоне // Известия ТСХА, 2004. № 1, С. 48-54.
31. Уразлин, М.Х. Ячмень яровой / М.Х. Уразлин. Уфа, 1998. - С. 28-30.
32. Фаттахов, С.Г. Меламинавая соль бис(оксиметил)фосфиновой кислоты (Мелафен) как регулятор роста и развития растений нового поколения / С.Г. Фаттахов, В.С. Резник, А.И. Коновалов // Сборник науч. тр. XIII Межд. конф. по химии соединений фосфора. – СПб, 2002. 80 с.
33. Фролова Л. В., Шамана З. Б. Культура клеток растений. Киев, «Наукова думка».
34. Церлинг В.В., Толстоусов В.П., Горшкова М.А. Применение методов растительной диагностики для определения потребности озимых зерновых в подкормке азотом 7/ Химия в сельском хозяйстве. — 1982. -№5.С.5—10.
35. Шевелуха В.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. М.: Колос, 1992. 594с.
36. Якушкина Н.И. Физиология растений: учебник для студентов вузов, обучающихся по специальности 032400 «Биология» / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: Гуманитар. изд. центр ВЛАДОС, 2005. 463 с.
37. Beasley C. A., Ting I. P., Linkins A. E., Birnbaum E. H. In Tissue Culture and Plant Science. London, N. Y., Acad. Press, 1974. C.169-192.
38. Butenko R. G., Bychkova G. S., Zholkevich V. N., Peisakhzon B. I. Abstracts 3rd Internal. Congr. Plant. Tissue and Cell Culture, Leicester, 1974. N 28.
39. Erikson T. Physiol, plantarum, 1967. 20 с., 348с.
40. Jouanneau J. P., Tandeau de Marsac N. Exptl Cell Res., 1975. 91с., C.184-190.
41. Kaminec M., Lustines J. Z. Pflanzenphysiol., 1974. 73, N 1, C.74—81.
42. Kao Kn., Michayluk M. R. Planta, 1975. 126 с., C.105-110.

43. King P. J., Street H. E. In: Plant Tissue and Cell Culture. Bot. Monographs 11. Oxford, London, Blackwell Sci. Publ., 1973.
44. Kurz W. G. W., Constabel F. Abstracts 3rd Internat. Congr. Plant and Cell Culture, Leicester, 1974. N 29.
45. Miller R. A., Shyluk J. P. Gamborg O. L. Science, 1968. 159, p. C.540—542.
46. Plant Tissue and Cell Culture. Bot. Monographs, v. II. H. E. Street (Ed.). Oxford-London, Blackwell Sci. Publ., 1973.

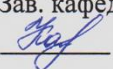
МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования

ПЕНЗЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Факультет
физико-математических
и естественных наук

Кафедра
«Общая биология и биохимия»

Направление подготовки
06.04.01 Биология
Магистерская программа «Физиология растений»

Утверждаю:
Зав. кафедрой
 Г.А. Карпова

« 5 » декабря 20 18 г.

Задание

По ВКР студента: Лашкевич Людмилы Павловны

Тема работы: «Активизация ранних ростовых процессов зерновых культур
при использовании регуляторов роста»

Утверждена приказом по Университету от « 28 » ноября 201 8 г. № 1096/0

Срок сдачи студентом законченной работы « 26 » мая 20 20 г.

КАЛЕНДАРНЫЙ ПЛАН ВКР

№ п/п	Перечень подлежащих разработке вопросов:	Сроки выполнения этапов	Примечания
1.	Определение цели, задач и предмета исследования по теме магистерской диссертации.	Декабрь 2018-январь 2019	выполнено
2.	Анализ учебной, научной, справочной литературы по теме: «Активизация ранних ростовых процессов зерновых культур при использовании регуляторов роста».	Февраль 2018-апрель 2019	выполнено
3.	Изучение методов экспериментального исследования, материалов исследования. Изучение спектра действия природных и синтетических регуляторов роста.	Май-август 2019	выполнено
4.	Проведение экспериментальных и аналитических исследований влияния регуляторов роста на ранние ростовые процессы зерновых культур.	Сентябрь 2019-апрель 2020	выполнено
5.	Оформление результатов исследования.	Май 2020	выполнено

Дата выдачи задания « 5 » декабрь 2018 г.Руководитель: Тимошкин О.А. ТимошкинЗадание принял к исполнению Тимошкин

ОТЗЫВ
РУКОВОДИТЕЛЯ ВЫПУСКНОЙ КВАЛИФИКАЦИОННОЙ РАБОТЫ

Тема выпускной квалификационной работы «Активизация ранних ростовых процессов зерновых культур при использовании регуляторов роста»

Автор (студент/ка) Лашкевич Людмила Павловна

Факультет физико-математических и естественных наук

Кафедра «Общая биология и биохимия»»

Группа 18 ФБм4

Направление подготовки 06.04.01 Биология

Магистерская программа Физиология растений

Руководитель Тимошкин Олег Алексеевич, д.с.-х.н., профессор кафедры ОБиБ

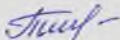
Показатели оценки выпускной квалификационной работы

Показатель оценивания	Критерии			
	Отлично	Хорошо	Удовлетв.	Неудовл.
Актуальность и обоснование выбора темы	+			
Логика работы, полнота и соответствие теме	+			
Уровень владения предметными знаниями		+		
Самостоятельность	+			
Достоверность выводов	+			
Оформление ВКР	+			
Качество подготовленного доклада	+			
Литература		+		
Возможность внедрения	+			
Общая оценка	отлично			

Отмеченные достоинства: магистрант проявил высокую степень самостоятельности при работе над диссертацией, проработан достаточный теоретический материал по изучаемому вопросу, работа отличается логичностью изложения, научностью.

Отмеченные недостатки: значительных недостатков не отмечено

Заключение: Работа выпускника магистратуры полностью соответствует требованиям ФГОС, предъявляемым к уровню подготовки соискателя степени магистра.

Руководитель: 

« 9 » июня 2020 г.

РЕЦЕНЗИЯ

на магистерскую диссертацию

Рецензент – Карпова Лидия Васильевна
доктор с.-х. наук, профессор кафедры «Селекция, семеноводство и биология
растений» ФГБОУ ВО «Пензенский государственный аграрный универси-
тет»

Соискатель степени магистра – студент Лашкевич Людмила Павловна
представил на рецензию магистерскую диссертацию на тему:
«Активизация ранних ростовых процессов зерновых культур при использо-
вании регуляторов роста»
объемом 63 стр. (А-4), выполненную на кафедре «Общая биология и биохимия»

Направление подготовки 06.04.01 Биология
Магистерская программа Физиология растений

1. Анализ существа и основных положений магистерской диссертации

Рост является важнейшей функцией растений, через изменения которой, можно судить всех метаболических процессах происходящих в растениях. Изменение направления роста и его активности возможно под действием внешних факторов. Регуляторы роста широко используются в производстве сельскохозяйственной продукции. Однако влияние данных факторов весьма разносторонне. Получая положительный результат на одной культуре, невозможно прогнозировать данный эффект на другой. В связи с этим, системный анализ данного вопроса даже на основе литературных данных является актуальным.

Представленная работа содержит сведения о механизмы роста и пути его регуляции на клеточном, тканевом и организменном уровнях организации растений, а также влияние природных и синтетических регуляторов роста на рост и формирование корневой системы, листовой поверхности и биомассы зерновых культур на ранних этапах развития.

Последовательность изложения материала, его научность, логичность построения анализа, графические данные являются достоинством данной работы.

2. Основные выводы по магистерской диссертации:

Работа выполнена на достаточном научном уровне, хорошо иллюстрирована, изложена логично и грамотно. Работа выпускника магистратуры полностью соответствует требованиям ФГОС, предъявляемым к уровню подготовки соискателя степени магистра.

Рассмотренная магистерская диссертация рекомендуется к защите в ГЭК на соискание академической квалификационной степени магистра по направлению 06.04.01 Биология

Рецензент Л. Карпова

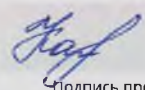


Зачину подпись Карповой Л.В.
достоверю
Начальник управления кадров
Л.Е. Бычкова

СПРАВКА

о результатах проверки текстового документа на наличие заимствований

Проверка выполнена в системе
Антиплагиат.ВУЗ

Автор работы	Лашкевич Людмила Павловна
Подразделение	кафедра "Общая биология и биохимия"
Тип работы	Магистерская диссертация
Название работы	АКТИВИЗАЦИЯ РАННИХ РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР ПРИ ИСПОЛЬЗОВАНИИ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА
Название файла	Магистерская Лашкевич с литературой.docx
Процент заимствования	29.31 %
Процент самоцитирования	0.00 %
Процент цитирования	5.89 %
Процент оригинальности	64.79 %
Дата проверки	13:05:17 09 июня 2020г.
Модули поиска	Модуль поиска ИПС "Адилет"; Модуль выделения библиографических записей; Сводная коллекция ЭБС; Модуль поиска "Интернет Плюс"; Коллекция РГБ; Цитирование; Модуль поиска переводных заимствований; Модуль поиска переводных заимствований по elibrary (EnRu); Модуль поиска переводных заимствований по интернет (EnRu); Коллекция eLIBRARY.RU; Коллекция ГАРАНТ; Коллекция Медицина; Диссертации и авторефераты НББ; Модуль поиска перефразирований eLIBRARY.RU; Модуль поиска перефразирований Интернет; Коллекция Патенты; Модуль поиска "ПГУ"; Модуль поиска общеупотребительных выражений; Кольцо вузов
Работу проверил	Карпова Галина Алексеевна ФИО проверяющего
Дата подписи	9 июня 2020г.  Подпись проверяющего

Чтобы убедиться
в подлинности справки,
используйте QR-код, который
содержит ссылку на отчет.



Ответ на вопрос, является ли обнаруженное заимствование
корректным, система оставляет на усмотрение проверяющего.
Предоставленная информация не подлежит использованию
в коммерческих целях.