

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:

**«ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА ФИЗИОЛОГО-
БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ПРИ ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН»**

Студент Мартынова Мартынова Надежда Александровна

Руководитель Карпова Карпова Г.А.

Рецензент Кошеляев Кошеляев В.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 4 хорошо
(протокол заседания ГЭК от 22.06.2020 № 2)

Секретарь ГЭК Фатюнина Фатюнина Ю.А.

Пенза, 2020

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. МОРФОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ПРОРАСТАЮЩЕГО СЕМЕНИ	5
1.1. Морфологические и биохимические изменения в структуре семени при прорастании.....	5
1.2. Показатели прорастания сельскохозяйственных культур.....	20
1.3. Влияние регуляторов роста на морфофизиологические процессы у растений.....	22
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	33
2.1. Характеристика регуляторов роста.....	33
ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА ПРОЦЕССЫ, СВЯЗАННЫЕ С ПРОРАСТАНИЕМ.....	36
3.1. Изменение степени набухания семян	36
3.2. Активность ферментов α - и β -амилазы в прорастающих семенах сельскохозяйственных культур.....	45
3.3. Активность фермента каталазы.....	48
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	55
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	56

ВВЕДЕНИЕ

Долгосрочное хранение человеком семян зерновых культур при определенных условиях осуществляется за счет способности семян определенное количество времени, в зависимости от сорта, находиться в состоянии покоя. В тоже время особенность физиологического покоя у семян создает некоторые трудности для выращивания кормовых растений, а также усложняет работу по репродуцированию в ботанических садах, и селекционерам для хозяйственной деятельности человека. Свежеубранные зерновые культуры тяжело проращиваемы, потому что в них большую часть занимает зародыш, которые не смогут сразу прорасти. Всю свою энергию, которая пригодится для прорастания, они набирают в процессе созревания. Этот процесс может занять разное количество времени, он зависит от особенностей вида и ряда экзогенных условий, генетической силы роста, поэтому хранение может длиться многие недели, месяцы и годы. Все процессы, которые происходят в семенах на этапе созревании, прорастании и превращения их в новое растение находится в области изучения физиологии и биохимии растений.

Прорастание семян – это сложный многостадийный биохимический и физиологический процесс с точки зрения физиологии, который затрагивает геном семени. Для того, чтобы клетки зародыша растения обеспечить достаточно высоким количеством энергии, в растении должны произойти сложные реакции окислительного восстановления, за это отвечает митохондриальный комплекс[3].

Таким образом, вопросы изучения регуляторов роста и развития, их влияния на каждом этапе прорастания сельскохозяйственных культур является актуальным на сегодняшний день, и одним из ведущих направлений как в физиологии растений, так и в сельском хозяйстве.

Цель исследований: изучение влияния природных и синтетических регуляторов роста на биохимические и морфофизиологические процессы, которые происходят в семени на этапе его прорастания.

Задачи исследований:

- на основе литературных данных рассмотреть основные механизмы прорастания семени, биохимические и морфофизиологические изменения, которые происходят на молекулярном и клеточном уровнях организации;
- используя литературные источники выявить роль регуляторов роста на способность поглощения воды у сельскохозяйственных культур;
- изучить влияние данных регуляторов на активность ферментов α - и β -амилазы;
- оценить воздействие регуляторов роста на активность фермента каталазы.

Научная новизна:

С использованием литературных источников проведен системный анализ влияния природных и синтетических регуляторов роста на биохимические и физиологические процессы, которые происходят в семени зерновых культур на этапе прорастания. Определено, что эндогенная регуляция способствует активизации физиологических и биохимических процессов. Данное положительное воздействие оказывает влияние на последующий рост и развитие растений, что способствует увеличению их продуктивности.

Практическая значимость:

Данные изложенные в работе, представляющие прорастание семени, биохимические и морфофизиологические изменения происходящие в нем на молекулярном и клеточном уровнях организации, а также влияния синтетических и природных регуляторов на способность водопоглощения, активность ферментов α - и β -амилазы, фермента каталазы у 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.

ГЛАВА 1. МОРФОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ПРОРАСТАЮЩЕГО СЕМЕНИ

1.1. Морфологические и биохимические изменения в структуре семени при прорастании

Прорастание семян является сложным полифункциональным процессом, который до конца еще не исследован, но материала по данной теме существует уже внушительное количество.

Более 2000 лет назад, начиная с Древнего Рима и Древней Греции люди вероятно уже имели обширные практические знания, которые связаны с прорастанием семени, а с XVII века с развитием биологии началось более тщательное изучение этого физиологического процесса.

Сначала изучали морфологические признаки прорастающего семени, но на сегодняшний засчет высокого развития всей науки, ученые располагают тончайшими исследованиями на уровне биохимического и гистохимического анализа, что показывает сам химизм превращения сложнейших органических веществ при процессе прорастания[1].

Существует несколько фаз прорастания семян: фаза водопоглощения, набухания, рост первичных корешков, развитие ростка, становление проростка (рисунок 1).

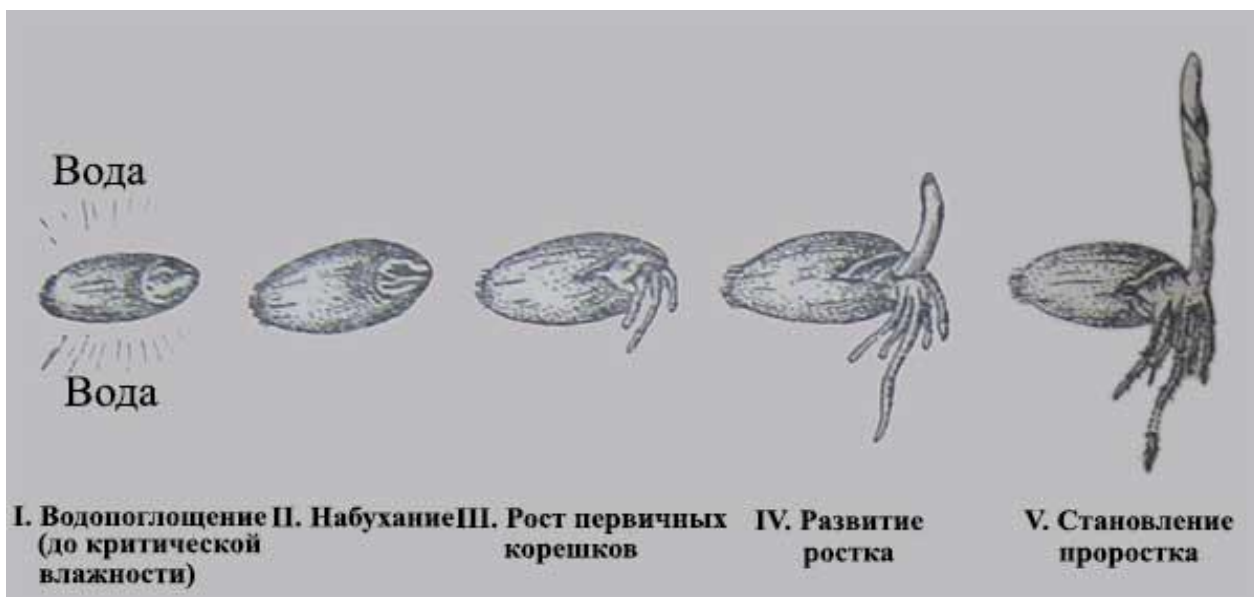


Рисунок 1 – Фазы прорастания семени

С точки зрения физиологии прорастанием называется сложный ряд биохимических и физических превращений, которые начинают происходить в покоем семени. В результате перехода из покоем семени в активную форму жизнедеятельности, образуется проросток, то есть новообразование, который способен дать рост растению, накоплению веществ[5].

При процессе прорастания происходят два параллельных процесса: непосредственно сам процесс роста, если говорить о качественных изменениях при прорастании, и период прорастания, подразумевая временной промежуток, то есть количество времени на те или иные преобразования морфологические[38].

Период прорастания состоит из поочередных этапов, по-другому это называют фазы прорастания, каждой из них соответствует свой определенный физиолого-биохимический и морфологический критерий, совокупность внешних условий. Рассмотрим более подробно каждую из фаз:

Первая фаза – водопоглощения. Суть ее в том, что покоем семена, находящиеся в состоянии покоя, поглощают воду из воздуха либо же из какого-либо субстрата до предела критической влажности, это определенная сугубо видовая величина. Гидрофильные коллоиды семени поглощают воду,

которая поступает в клетку, образуя различные соединения, поэтому в семени не происходит заметной активации биохимических процессов и морфологически не видно изменений в строении. Эта фаза незначительно может повысить интенсивность дыхания семян, но все равно общий уровень предельно низкий на этом этапе. В данной фазе семена обладают колоссальной силой всасывания, которая достигает у некоторых видов зерновых культур десятков атмосфер, а у сорняков – даже несколько сотен атмосфер[1].

Для успешного прохождения данной фазы путем поглощения относительная влажность должна быть выше 75%. Продолжительность этой фазы зависит от состояния самого семени и ряда экзогенных условий: температуры, влажности субстрата, воздуха. У каждого вида существует своя критическая точка влажности, как говорилось ранее, для успешного прохождения этой фазы зерно должно поглотить недостающее количество воды, например, если влажность зерна пшеницы 8 %, а его критическая влажность 14,5 %, то зерно должно поглотить 6,5 % воды для перехода к фазе набухания[7].

Вторая фаза – набухание, начинается с момента появления в семенах свободной влаги, которая автоматически увеличивает метаболизм клеток, катализирует ферментативную систему, дыхательную (которая увеличивается в несколько раз и даже тысячи раз). В процессе набухания, оболочка семени становится эластичной. Окончанием фазы набухания является фаза наклевывания[2].

Для процесса набухания и водопоглощения существуют некоторые меры выражения: первая мера – это количество воды в граммах, которое было поглощено семенем за период первой фазе набухания в пересчете на один грамм сухого вещества. Вторая мера – число набухания – количество воды в миллилитрах, которое поглощается одним миллилитром сухого вещества семени.

В некоторых случаях процесс набухания характеризуется еще дополнительными пунктами как: давлением, которое возникает за счет увеличения объема клеток при поступлении воды, так называемое давление набухания. Оно может достигать порядка 200 атмосфер, колебания происходят от вида или сорта растения (рисунок 2) [9].

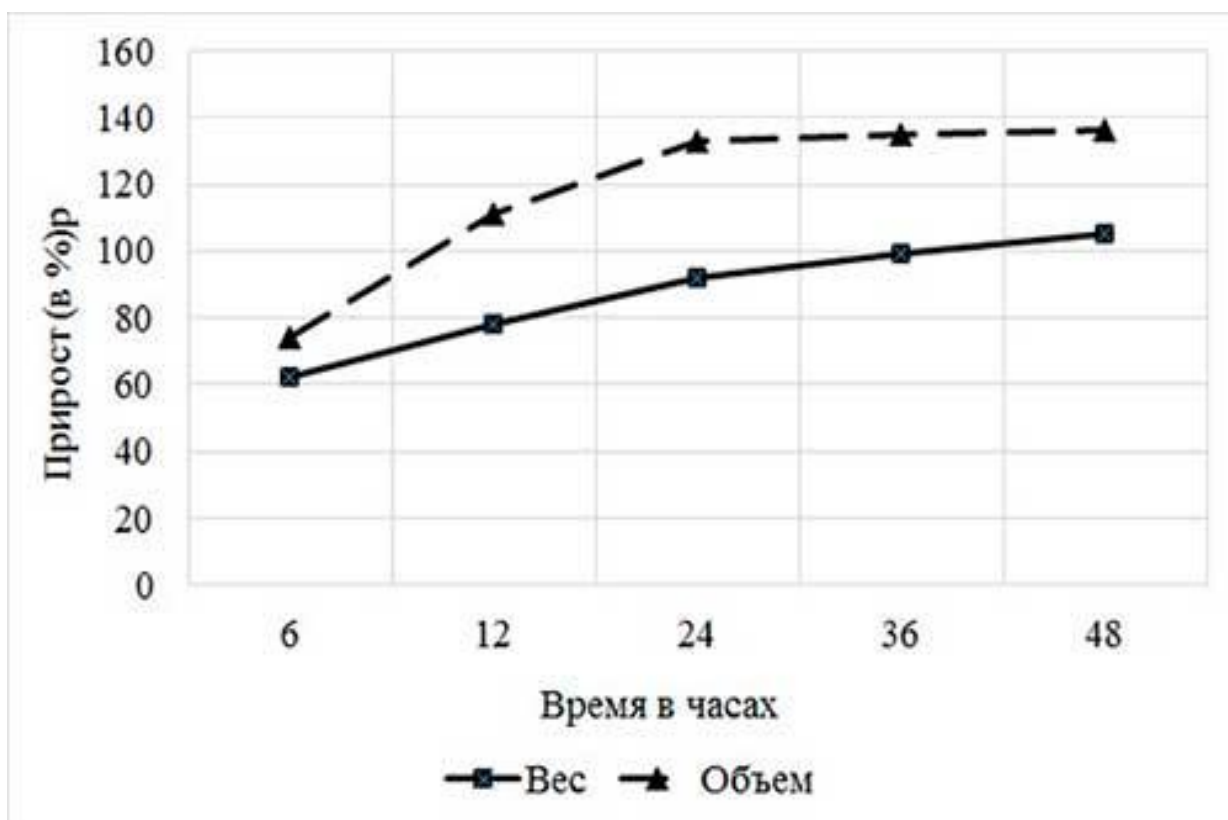


Рисунок 2 – Прирост веса и набухания у семян ячменя (по Н.Л. Лосевой, 2001 г.)

Прирост веса при поглощении воды и прирост объема нарастают не в геометрической прогрессии – первым делом увеличивается объем, но через определенное количество времени это заканчивается, в отличие от прироста веса. Например, на рисунке 2 видно, что интенсивность прироста веса и объема у ячменя при 10° различна. Подобные явления наблюдаются и у других зерновых культур. Меньше всего воды для своего прорастания требуют семена проса, больше всего бобовые культуры. Семена масличных культур также поглощают около 50 % воды, кроме культур, имеющих слизистые се-

мена (лен и др.), которые впитывают в 2 раза больше воды. Насыщение водой клеток прекращается вследствие полного насыщения клеток[8].

Следующая фаза это рост первичных корешков, которая начинается с момента деления клеток первичного корешка, но внешне этот процесс можно заметить чуть позже, когда произойдет разрыв оболочки и появится первый корешок. Данная фаза помимо видимых изменений еще характеризуется рядом биохимических перестроек. Заканчивается фаза готовностью семени к развитию ростка[7].

Четвертая фаза – это фаза развития ростка, которая начинается с появления ростка. Остальное развитие растений продолжается так же, но помимо развития корешка еще происходит рост побега. Для успешного роста его необходим ряд условий: питание, температура, освещенность, влажность.

Последний пункт важен, так как из этой фазы нет возврата и при малейшем подсыхании семя быстро гибнет. Это промежуточная фаза между взрослым растением и проростком.

Результатом последовательных стадий является проросшее семя, которое имеет сформированный проросток[8].

Морфологическим критерием прорастания является его набухание, а затем появление корешка. Корешок растет в длину благодаря наличию апикальной меристемы, которая многократно и быстро увеличивается, благодаря этому образуется ростовая зона корешка. Снаружи он прикрыт корневым чехликом, который осуществляет защиту и способствует продвижению корня между частицами почвы.

После ряда сложных биохимических превращений в зародыше начинает развиваться корешок, как только он достает до семенной кожуры, он прорывает ее, а сделать это не составляет труда, так как она становится достаточно мягкой. Разрыв семенной кожуры происходит вблизи микропиле, для выхода наружу, захватывая еще и плодовую оболочку[13].

У некоторых представителей злаковых растений, запас питательных веществ которых представлен эндоспермом, корешок обычно слабый, у семян с периспермом – относительно толще[18].

Но количество и морфология корешка – это признаки в большей мере видовые. Например, зерновые культуры как: пшеница озимая имеет от трех до семи корешков, а пшеница яровая от двух до пяти. Рожь озимая с четырех до восьми в среднем, ячмень пять, ячмень двудерный около девяти, овес два-три. Но в этом правиле есть исключения: семена кукурузы, чумиза, мога-ра физиологически прорастает только одним главным корешком.

Зародышевый корешок играет важную роль в жизни растения не только на стадии прорастания, но еще и на протяжении всей жизни. Например, если взять пшеницу или ячмень, доля участия зародышевого корешка от всей корневой системы в жизни растения составляет порядка 30%, а также их число влияет на качество семени[11].

Имеется большой объем практических данных, который показывает влияние зародышевого корешка на питание растений и формирование урожая, поэтому физиологи растений уделяют большое влияние изучению зародышевого корешка.

Корешок на протяжении всего роста, а это от корневого чехлика до семени покрыт многочисленными волосками, это выросты эпиблемы, они необходимы для увеличения площади всасыванию и питания растения[17].

У двудольных растений как только появляется зародышевый корешок начинает расти гипокотиль (еще называют подсемядольное колено), которое способствует выходу наружу семядолям, зачаточной почки (рисунок 3) [19].

За тем из зачаточной почки будет формироваться побег со своим стеблем, листом (один из признаков, по которому определяют принадлежность к тому или иному семейству). Но у некоторых растений семейства бобовых после появления зародышевого корешка начинает расти сначала эпикотиль (или так называемое надсемядольное колено), таким образом семядоли у них остаются под землей (рисунок 4) [16].

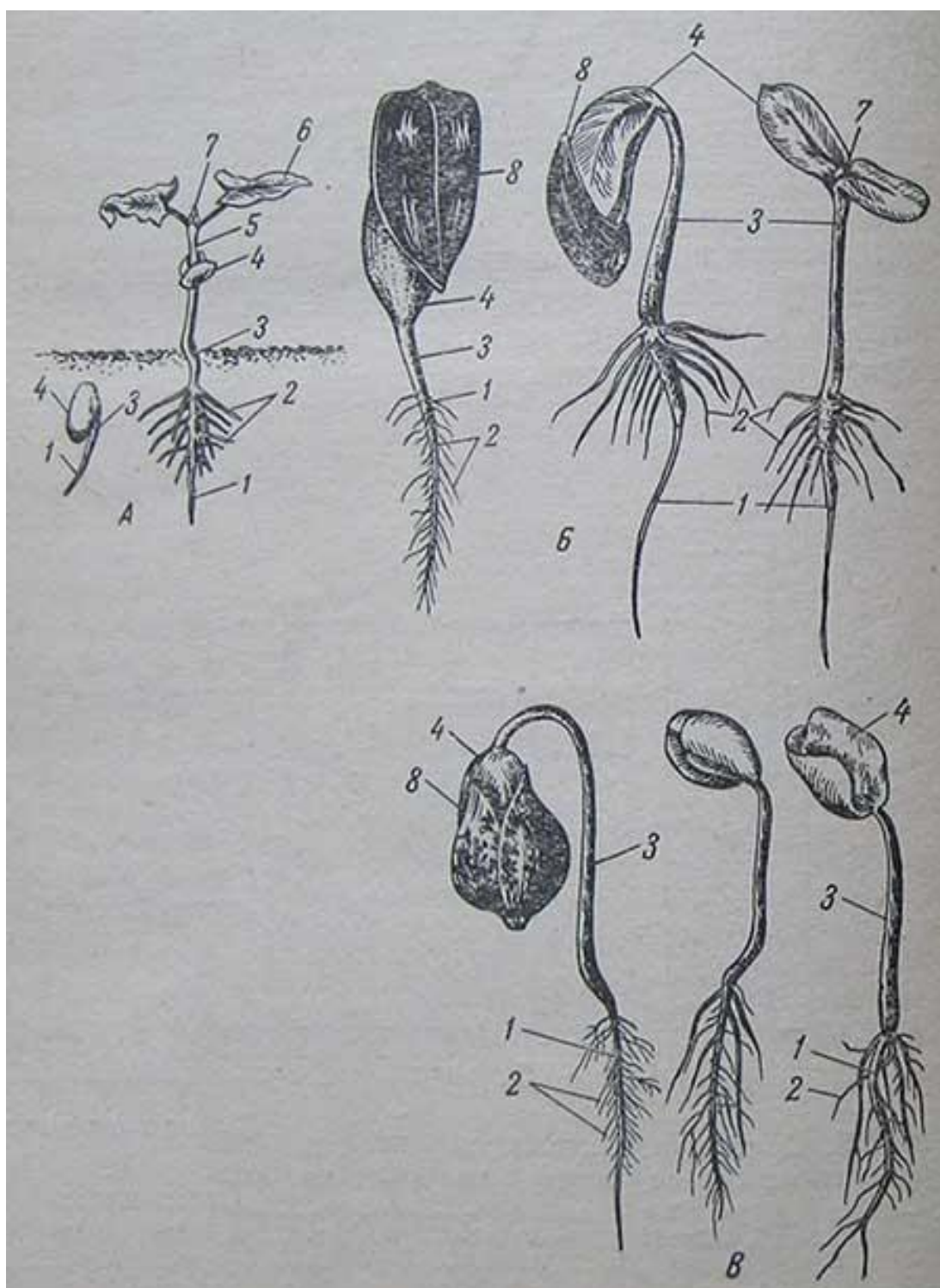


Рисунок 3. Прорастание семян и строение проростка у культур, выносящих семядоли на поверхность почвы: **А** – фасоль обыкновенная; **Б** – подсолнечник; **В** – гречиха: 1 – главный зародышевый корень; 2 – боковые корни;

решки; 3 – гипокотиль; 4 – семядоли; 5 – надсемядольное колено; 6 – первые листочки; 7 – верхушечная почка; 8 – плодовая оболочка

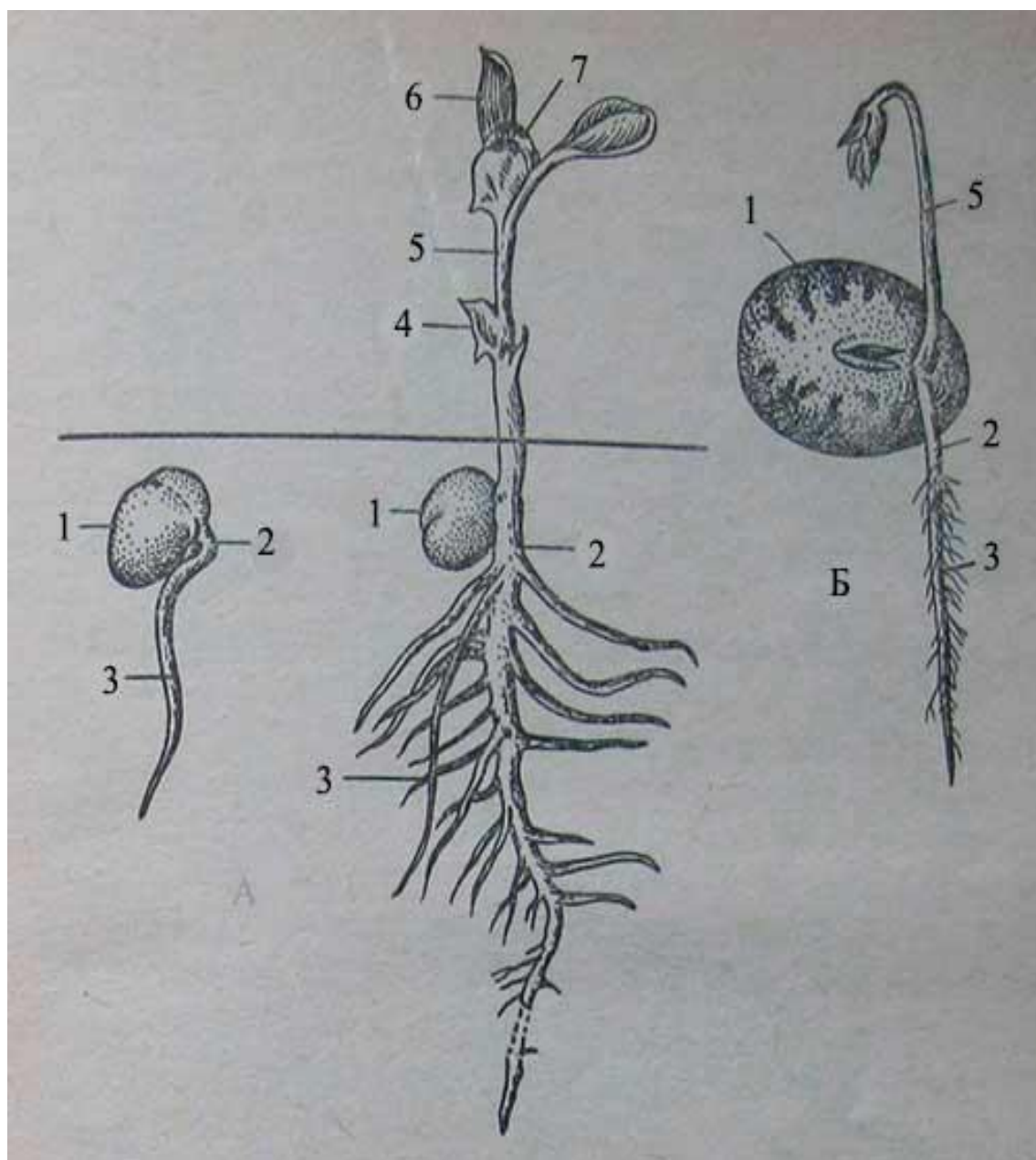


Рисунок 4. Прораствание семян и строение проростка у культур, не выносящих семядоли на поверхность почвы: *А* – горох посевной; *Б* – вика посевная: 1 – семядоли, покрытые семенными оболочками; 2 – гипокотиль; 3 – корешки; 4 – прилистники; 5 – эпикотиль; 6 – первичные листочки; 7 – верхушечная почка

Колеоптиле может удлиняться в процессе роста, что способствует появлению нормальных всходов при разной глубине заделки семян, то есть

наблюдается явление саморегуляции. Максимальная длина coleoptile в полевых условиях достигает (в см): у пшеницы твердой– 15, у пшеницы яровой мягкой– 12,8, у ячменя – 10,8, у овса – 14,2. У овса удлиняется не только coleoptile, но и epicotile, что и объясняет его способность давать всходы при довольно глубокой заделке семян.

Вслед за корешком у злаковых начинает расти и росток (его часто называют «перышко» или coleoptile) (рисунок 5).

После появления на поверхности почвы coleoptile рост его прекращается, но лист, который в нем находится, растет, он разрывает coleoptile и на свету зеленеет. У бобовых роль первых листьев выполняют позеленевшие семядоли, но в течение 1–2 недель они отмирают.

С самого начала прорастания у злаков клетки эпителия щитка сильно удлиняются, приобретают булавовидную форму и внедряются в крахмалоносную часть эндосперма. Морфологическим изменениям при прорастании зерновых злаков подвергаются прежде всего крахмалоносные клетки глубоких слоев эндосперма[15].

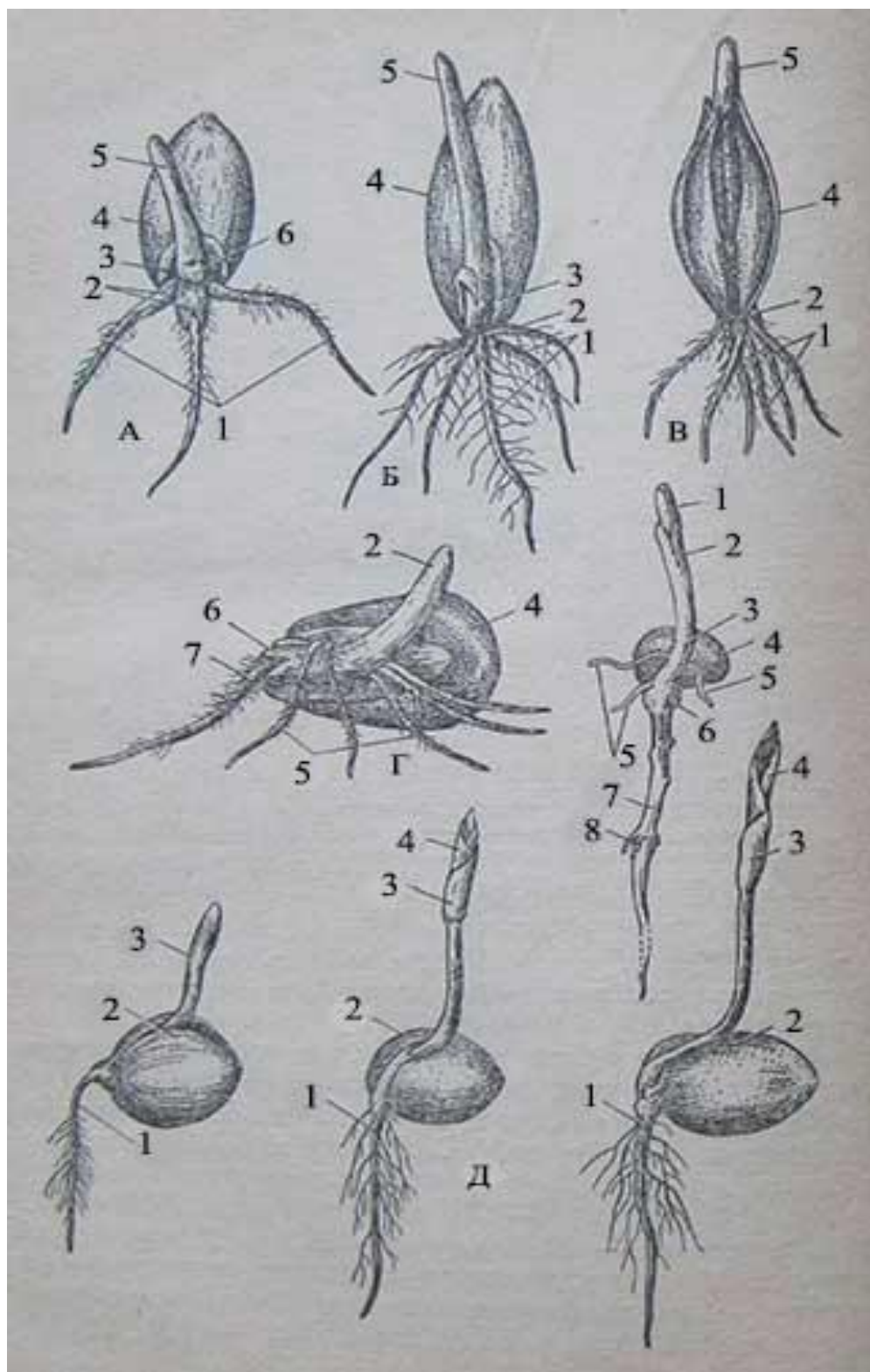


Рисунок 5. Этапы прорастания семени и строение проростка у злаков: А – пшеница; Б – рожь; В – ячмень, Г – кукуруза, Д – просо.

Под номером 1 у пшеницы, ржи и ячменя изображен зародышевый корешок, 2 – coleoptila (еще его называют корневое влагалище), 3 – щиток, 4 – семядоли, 5 – coleoptil, 6 – семенная кожура.

У проса строение чуть изменено: под номером один изображен первичный корешок, 2 – семядоли, 3 – coleoptil, 4 – первый зародышевый лист. На всех изображениях хорошо видно, что на корень покрыт волосками по всей поверхности, что увеличивает S всасывающей поверхности.

По литературным данным известно, что любое семя обладает рядом ферментов в покоящейся форме. После поступления некоторого количества воды они из связанной формы переходят в физиологически активное состояние. Например, амилаза у пшеницы. Через 10 часов она активизирует все внутренние процессы на биохимическом уровне. Поэтому в прорастающем семени увеличивается количество витаминов таких, как: аскорбиновая кислота, никотиновая кислота, рибофлавин, фолиевая кислота, холин, органических кислот и множества других. Но величина их возрастает не только благодаря поступлению воды и перехода их из состояния связанной формы, но и благодаря возможности биосинтеза[23].

Биохимически активные вещества, накопление которых происходит в зародыше, а конкретно в aleurone layer, около основного хранилища запасных питательных веществ – эндосперма. Таким образом, проникновение воды в семя происходит быстрее, что способствует переходу ферментов в активное состояние и происходит гидролиз питательных веществ.

Семена крахмалистые. В процессе прорастания их всегда отмечается убыль крахмала, что свидетельствует о его распаде и интенсивном использовании[27].

В прорастающих семенах ячменя и пшеницы появляется мальтоза, но некоторые исследователи ее не находят, ибо она быстро превращается в сахарозу. В замоченных семенах пшеницы и ячменя обнаружена рафиноза, но затем она быстро исчезает при прорастании (рисунок 6). В прорастающих семенах обнаружены также трисахариды и дисахариды[33].



Рисунок 6. Этапы прорастания семени крахмалистых.

Сахароза имеется в покоящихся семенах, но при прорастании количество ее возрастает, хотя может наблюдаться и убыль, если проросток энергично ее потребляет в процессе роста. Глюкоза давно обнаружена в прорастающих семенах кукурузы и других злаков. Восстанавливающиеся сахара появляются у пшеницы через 12 часов, а у прорастающей кукурузы через 20 часов[27].

В зародыше покоящегося семени крахмала нет или есть только его следы, но с началом роста он появляется: сначала в корешке и корневом влагалище, а затем в листьях почка и в корневом чехлике.

Перемещение углеводов напрямую зависит от щитка. После анализа литературы можно с уверенностью заявить, что щиток – это не только орган растения, вмещающий в себя большое количество ферментов, но еще и регулятор ферментативной системы растения[29].

Общепризнано, что при прорастании эпителий щитка выделяет фермент – амилазу, растворяющую клеточные оболочки и крахмал эндосперма. Крахмал расщепляется ферментом диастазой. Особенно активна диастаза у ржи, затем пшеницы, ячменя, овса, риса и проса, но у каждой культуры наблюдаются большие сортовые отличия. Роговидные сорта кукурузы обла-

дают более активной амилазой, чем крахмалистые. Однако, установлено, что активность амилазы у раннеспелых и позднеспелых сортов пшеницы одинакова, но имеется различие в активности пероксидазы и каталазы[13].

Семена масличные. В них при прорастании в основном протекают аналогичные процессы, но при этом происходит расщепление жира, а затем синтез углеводов, которые и используются зародышем так же, как и у крахмалистых семян[19].

При прорастании масличных семян под действием липазы жир гидролизуются на глицерин и свободные жирные кислоты, которые очень легко используются при различных синтезах, протекающих в ростках. Распад идет до низкомолекулярных соединений, содержащих всего 2–3 углеводных атома в молекуле, используемых непосредственно или путем последующего синтеза (рисунок 7). При прорастании потребляются преимущественно ненасыщенные кислоты. В прорастающих семенах подсолнечника ненасыщенные кислоты превращаются в насыщенные. В семенах тыквы найден фермент сатураза, который катализирует превращение ненасыщенных жирных кислот в насыщенные[21].



Рисунок 7. Этапы прорастания семени масличных.

Под действием липазы у фосфатидов отщепляются молекулы жирных кислот от глицерина. Оставшаяся часть молекулы фосфатида гидролизуются

под действием фосфатазы. Продукты расщепления фосфатидов – глицерин, жирные кислоты, фосфорная кислота и азотистое основание – вовлекаются в реакции обмена веществ. Главным продуктом, возникающим в результате распада жира, является сахар, который в прорастающих семенах накапливается за счет жира.

Семена белковых содержат недостаточное количество углеводов и жиров, чтобы зародыш пророс, для этого в процесс вовлекается белковое соединение, которое в результате гидролиза используется для дыхания и синтеза вторичных веществ. Крахмал нужен для процесса прорастания в первую очередь[22].

На этапах прорастания происходит гидролитическое расщепление, олигосахариды распадаются до моносахарид. Гемицеллюлоза превращается в сахар, который при прорастании гидролизуется, тем самым давая на дыхание и дифференциацию тканей проростка около 90%. Глюкоза при своем гидролизе отдает тратит около 96% полисахарид[27].

Гидролиз веществ на поздних стадиях находится в прямой зависимости от семядолей и первого настоящего листа. Поэтому установлено, что для синтеза витамина С у гороха, триптофана у фасоли и других соединений необходимы семядоли (рисунок 8).



Рисунок 8. Этапы прорастания белковых.

На этапах прорастания под влиянием различных ферментов белок, являясь полимером, расщепляется на множество мономеров – аминокислоты,

которые далее будут использованы растением в качестве питательного вещества для развития зародыша и построения ростка.

В прорастающих семенах подсолнечника вещества, ускоряющие прорастание – это в малых концентрациях витамин В1, В2 и С, а также в больших концентрациях молочная кислота, этилен, этиленгликоль[3].

Если рассматривать этот вопрос, то он имеет исключительно практическое значение. Для сельского хозяйства в целом важно знать, можно ли убирать сельскохозяйственные культуры на семена, не дожидаясь созревания, к тому же сбор должен производиться в нужной фазе.

Для агрокомплекса ранний срок уборки урожая позволяет лучше использовать уборочную технику, убирая растения до наступления осенних заморозков[32].

При анализе литературы выявлена информация о способности прорастания сорных растений в недозрелом состоянии, что является актуальным для агротехнических мероприятий, чтобы разработать комплекс мер по уничтожению сорняков, это имеет большое прикладное значение.

На данную тему накоплено уже достаточно много материала, особенно по кукурузе, так как она прорастает даже при малейшей влажности.

Некоторые сведения имеются по другим культурам, которые также способны произрастать незрелыми и показывать высокую всхожесть. Установлено, что незрелые семена ржи весом всего в 1/16 от веса нормального зерна способны давать растения даже сильнее, чем зрелые семена, а семена пшеницы, ржи и ячменя весом около 10 % от нормальных обладали нормальной всхожестью и продуктивностью[31].

У некоторых зерновых культур хорошая проницаемость семенной кожуры наблюдается только в зрелом виде, но по мере созревания она становится водонепроницаемой и всхожесть семян снижается. Известны также семена другого типа, у которых семенная кожура по мере созревания становится более проницаемой, и всхожесть повышается по мере созревания семян[29].

1.2 Показатели прорастания сельскохозяйственных культур

Показатель прорастания семян – это процент хорошо проросших семян в любой пробе, взятой на анализ. Лабораторная всхожесть один из многих важных показателей качества семени, который имеет хозяйственное значение. Этот показатель показывает готовность культуры к высадке по нормам посева.

Семена, которые обладают хорошим коэффициентом прорастания, соответственно, дают одновременно высокие, мощные и здоровые всходы. Семена, показывающие нормальные показатели в условиях лабораторных опытов и удовлетворяющие требования стандарта допускаются к посеву, в противном случае не допускаются[31].

Энергией прорастания называют показатель общей всхожести в пересчете на определенную площадь поверхности. Семена, которые имеют высокую степень прорастания обычно более устойчивы к различным неблагоприятным условиям среды, заражениям болезнетворными бактериями, отличаются высоким ростом и скоростью развития.

Лабораторная всхожесть и энергия прорастания определяются лабораторными методами, при которых проращивание семян осуществляется в оптимальных условиях согласно ГОСТу 12038-84, что позволяет определить эти показатели у основных полевых культур за короткий срок[27].

Для определения всхожести используются семена исследуемой культуры, выделенные при установлении чистоты семян. Отсчитывают вручную без выбора или при помощи счетчика-раскладчика 4 пробы по 100 штук, для крупно-семянных культур (кукуруза, кормовые бобы и др.) по 50 штук.

Подсчет проросших семян при определении всхожести отмечают в определенный срок для каждой культуры. Первым показателем является энергия прорастания, а вторым – всхожесть. День закладки опыта на всхожесть и день подсчета энергии – считается за одни сутки.

Для тщательного исследования проводят подсчет каждого из нормально проросших, набухших, тверды и загнивших семян. Но нужно отметить, что в условиях агрокультуры % всхожести можно выявляется обобщенно только по нормально проросшим семенам[25].

К удовлетворительно проросшим относят семена, проростки у которых имеют морфологически крепкие и неповрежденные корешки и росток; у культур, семена которых прорастают несколькими зародышевыми корешками (у хлебов 1 группы), к числу нормально проросших относят семена, имеющие не менее двух нормально развитых корешков размером более длины семени и росток размером не менее половины его длины; у культур, семена которых прорастают одним корешком (хлеба 2 группы, зернобобовые и др.), к числу нормально проросших относят семена, имеющие развитый главный зародышевый корешок размером более длины семени и сформировавшийся росток.

Набухшие, твердые семена относятся к непроросшим. У ряда бобовых культур (люцерна, донник, люпин и др.) ко времени подсчета всхожести семена остаются ненабухшими. Такие семена называются твердыми, и их подсчитывают отдельно.

Среднеарифметический процент всхожести и допустимые отклонения четырех проб с учетом допускаемых отклонений по стандарту (рисунок 9).

Культура	Годы хранения							
	1	3	5	7	9	11	13	15
Пшеница	100	98	97	97	95	93	88	80
Ячмень	100	98	96	95	94	92	88	82
Овес	100	99	98	97	96	92	90	85
Рожь	100	98	91	83	72	59	26	0
Сорго сахарное	100	112	117	120	119	100	—	—
Соя	100	93	90	61	42	21	5	0
Кукуруза	92	97	87	87	80	66	48	36

Рисунок 9. Показатели всхожести при разных сроках хранения (по В.И. Костину, 2001 г.)

1.3. Влияние регуляторов роста на морфофизиологические процессы у растений

В изучении регуляторов роста за последние сто лет, с момента их открытия, произошло несколько важных этапов. Первый был связан с открытием этилена, его действием и применением его свойств на практике.

Второй период считается успешным в области изучения его биосинтеза, и ответной реакции растения в ответ на внешнее воздействие. Третий период протекает в данный период. На сегодняшний день актуальным вопросом изучения является генетическая и молекулярная биология растения, а точнее как именно воспринимается гормональный сигнал и способ его передачи в растение[16].

Одним из перспективных направлений в области физиологии растений является создание химических и выявление эффективных природных регуляторов роста растений. Интеграция физиологии и нанотехнологий помогает применять стимуляторы в ничтожно малых концентрациях (мг, г на гектар), но они могут быть весьма эффективны для стимуляции биохимических и физиологических процессов, и способствовать их защите от воздействия окружающей среды.

На сегодняшний день учеными установлено 6 групп фитогормонов: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен и брассиностероиды (рисунок 10). Они различаются химической природой и действием на физиологические процессы растений. Далее поподробнее остановимся на каждой группе стимуляторов роста[23].

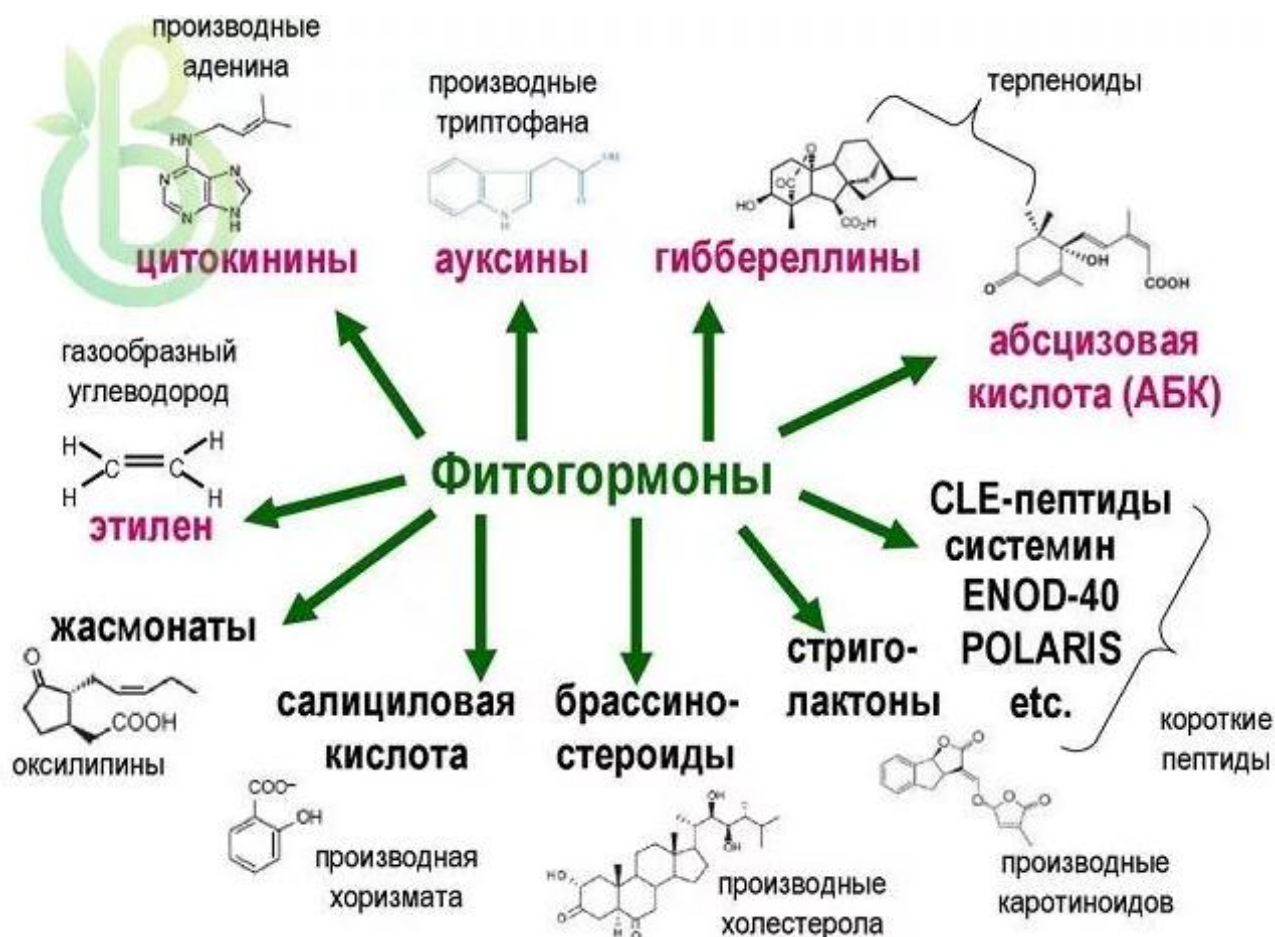


Рисунок 10. Разнообразие регуляторов роста.

Первая группа: Ауксины. Принимают активное участие в росте, деление и дифференциации клеток (рисунок 11).

Оказывают влияние на тропизмы у растений (раздражение и рост растения). К природным ауксинам относятся - производные индола, известен также неиндольный ауксин (рисунок 12, 13). Наиболее распространен гетеро-ауксин - (3-индолил) уксусная кислота, (ИУК) - его извлекают из растительных тканей. ИУК быстро разлагается в кислой среде, на свету темнеет.



Рисунок 11. Варианты действия ауксина.

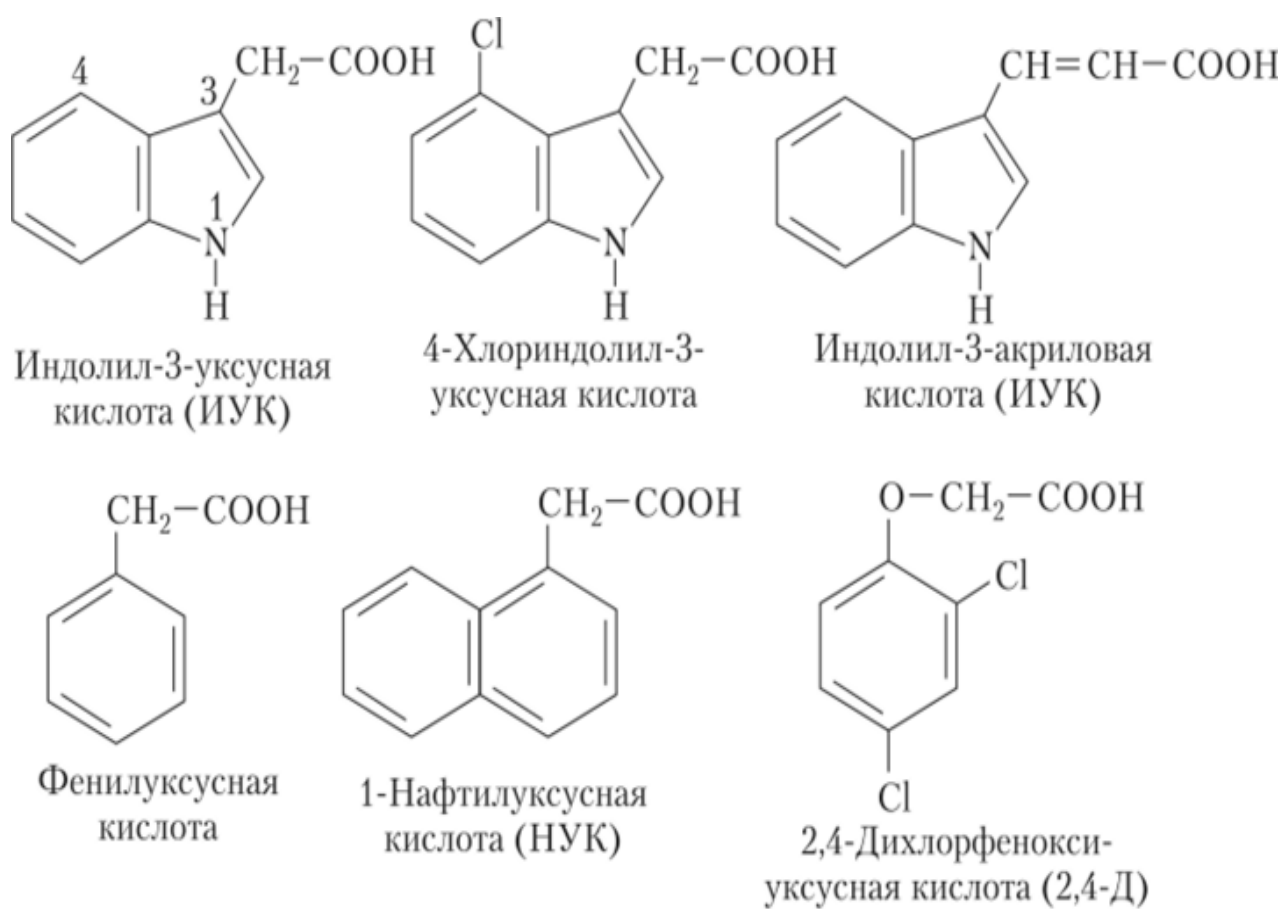


Рисунок 12. Варианты структурных формул ауксина (по Р.Г. Бутенко, 1984 г)

Химическое название	Эмпирическая формула	Физиологическое действие
4-(Индол-3')-масляная кислота; ИМК, гормодин, зерадикс	$C_{12}H_{13}NO_2$	Стимулятор корнеобразования у черенков; 100
α -Нафтилуксусная кислота; АНУ, НУК, планофикс (20 мг/л)	$C_{12}H_{10}O_2$	Стимулятор образования корневой системы, плодоношения; 1000
2,4-Дихлорфеноксиксусная кислота; 2,4-Д, 2,4-ДУ-кислота	$C_8H_6Cl_2O_3$	Стимулятор корнеобразования; 375

Рисунок 12. Физиологическое действие некоторых видов ауксина.

Вторая группа: Гиббереллины – пожалуй, самый большой на сегодняшний день класс фитогормонов, открыто более 110 видов (рисунок 13). Ученые выясняли, что растения самосинтезируют похожие вещества.

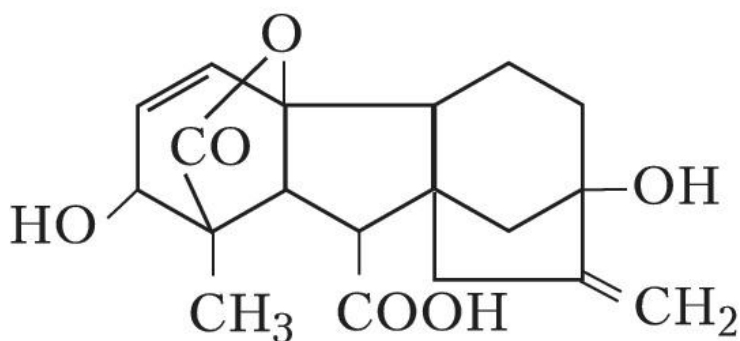


Рисунок 13. Структурная функция гиббереллина (по Р.Г. Бутенко, 1984 г)

Большинство гиббереллинов – это кислоты, поэтому их обозначают как ГК (гибберелловая кислота) со своим индексом, например: ГК1, ГК2, ГК54, ГК32 и так далее (рисунок 14). Чаще всего в литературе можно встретить именно ГК3.

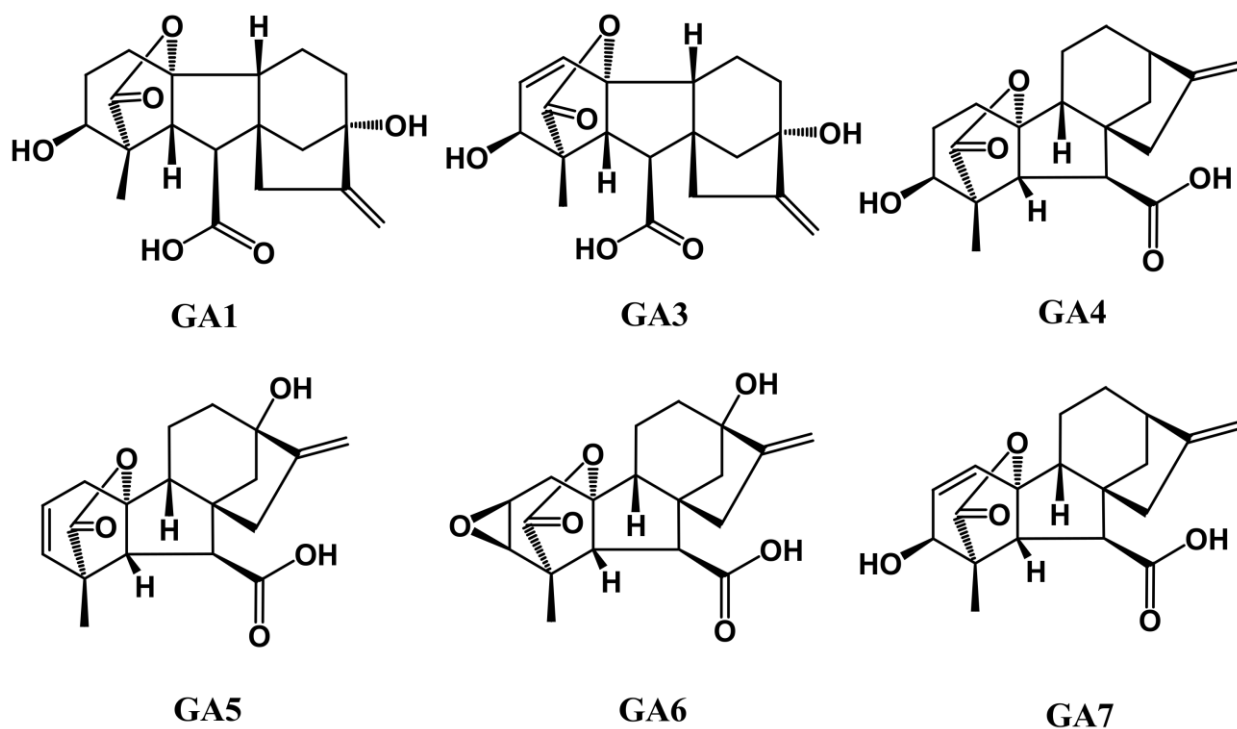


Рисунок 14. Структурные формулы некоторых видов ГК (по Р.Г. Бутенко, 1984 г)

Из дезоксиоксилозо-5-фосфата образуется изопентенилпирофосфат и далее (путем конденсации) геранилпирофосфат и геранилгераниолпирофосфат. Синтез гиббереллина в растении происходит в пластидном компартменте (рисунок 15). Основная работа гиббереллина – это мобилизация амилазы и запасных питательных веществ при процессе прорастания. Если обработать семена раствором ГК, ускорится процесс выделения амилазы, что в свою очередь, приведет к гидролизу крахмала.

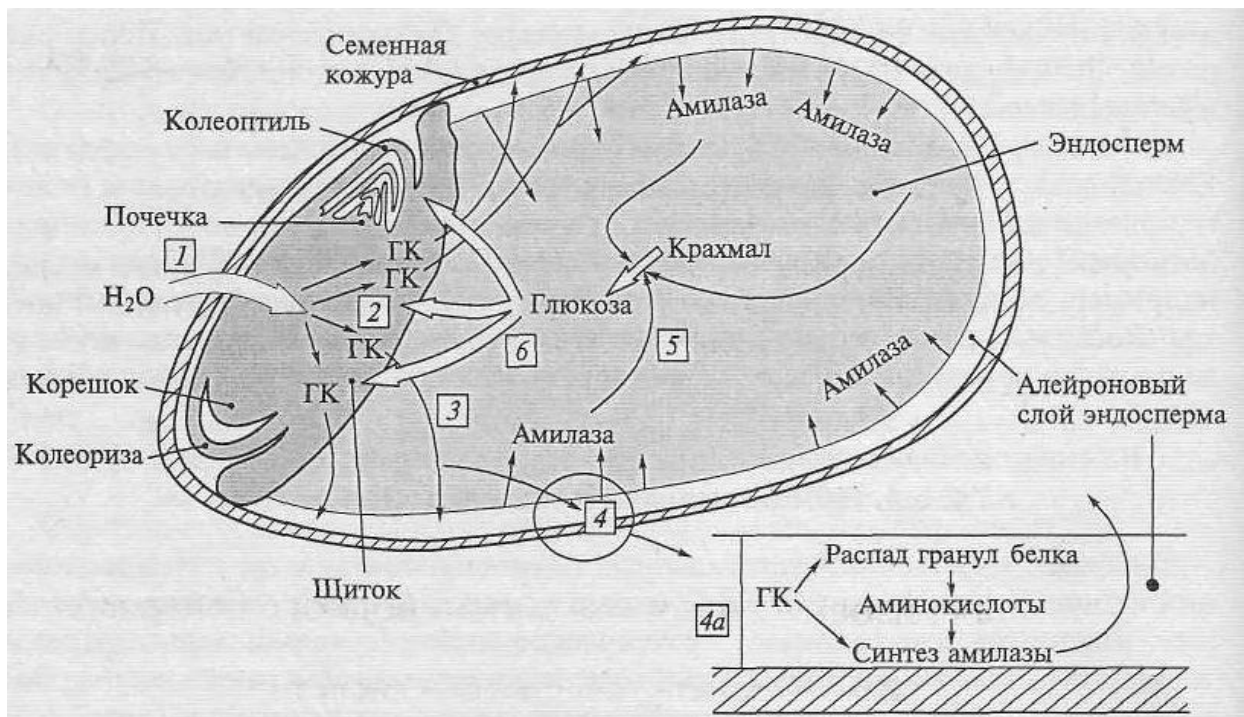
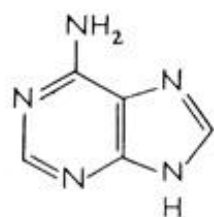


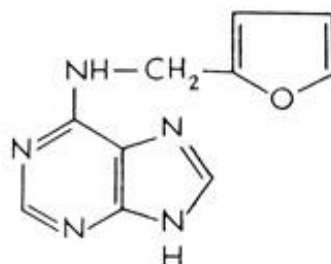
Рисунок 15. Схема синтеза гиббереллинов (по Р.Г. Бутенко, 1984 г)

Цитокинины – это фитогормон, который был обнаружен в проводящих пучках самого растения, но из-за очень малого количества их долго не удавалось вывести и определить структурные формулы в чистом виде (рисунок 16).

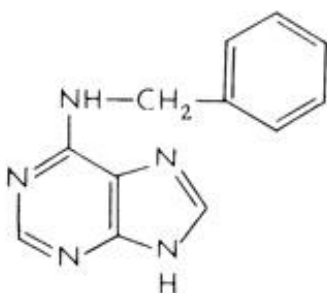
Изначально группа называлась “кинины”, что означает деление. В растительном организме он вызывает мощное и ускоренное деление клеток, поэтому цитокинины. Все, что на сегодня открыто в растениях из этой группы являются производными.



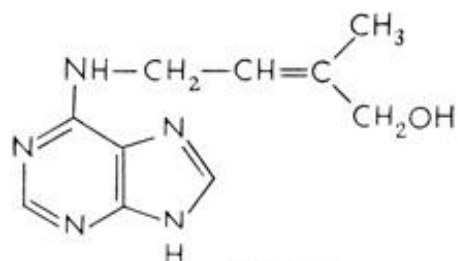
Аденин



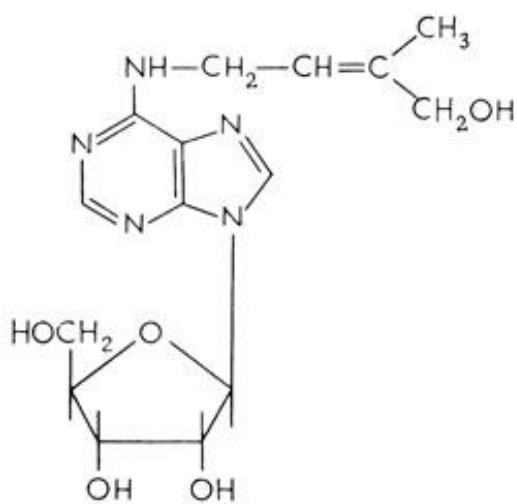
Кинетин
(фурфуриладенин)



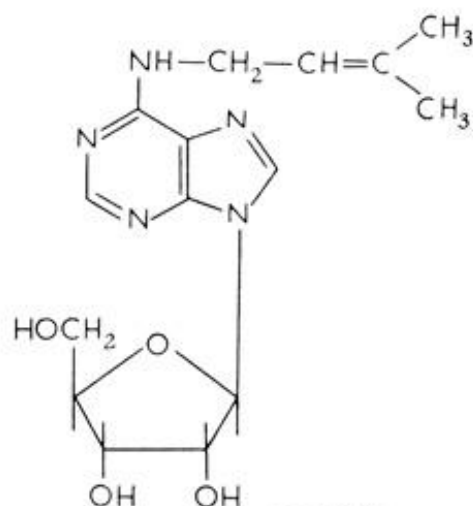
Бензиладенин



Зеатин *



Зеатинрибозид *



Изопентениладенозин (ИПА) *

Рисунок 16. Схема цитокининов(по Р.Г. Бутенко, 1984 г)

Абсцизовая кислота сама синтезируется почти во всех тканях и органах растения: корнях, листьях, семенах и плодах, накапливаясь в хлоропластах (рисунок 17). Кислота обладает множеством физиологических функций в организме растения, особенно при обезвоживании клеток, перепаду температуры, солевом стрессе организма.

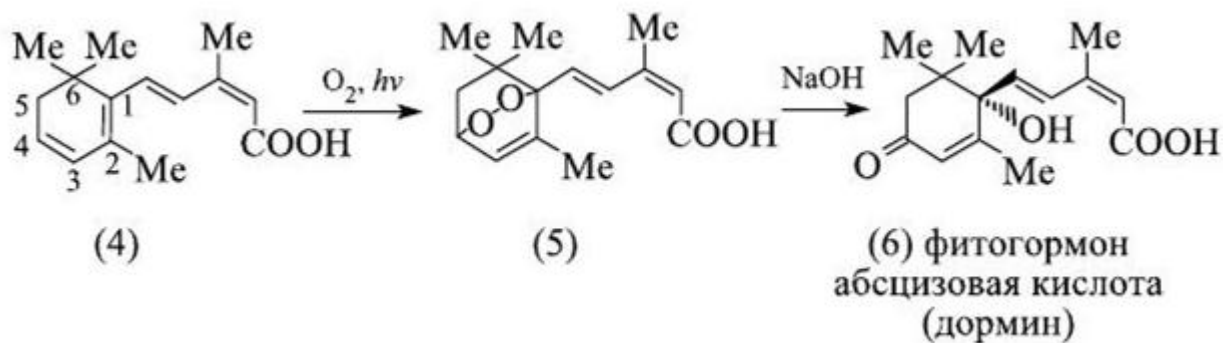


Рисунок 17. Схема образования абсцизовой кислоты (по Р.Г. Бутенко, 1984 г)

Немалую роль абсцизовая кислота играет в механизме движения устьиц, таким образом, поддерживает водно-солевой баланс клеток организма. При недостаточном увлажнении подается сигнал и абсцизовая кислота начинает активно синтезироваться, выходя в цитоплазму клетки. Она способствует оттягиванию калия на себя, что приводит к потере тургорного давления и ведет к закрытию устьиц (рисунок 18). Но, одновременно с этим процессом, кислота усиливает всасывание воды корнями растения. В большинстве биохимических процессов абсцизовая кислота – это антогонист гиббереллина, ауксина, цитокинина. В сельскохозяйственной деятельности, если обработать семена абсцизовой кислотой, то это приведет к устойчивости урожая к недостатку влаги, обратному процессу- переувлажненности, перепаду температур, засоленности почвы и ее кислотности.

Абсцизовая кислота на биохимическом уровне сдерживает прорастание семени, сохраняя его в состоянии покоя. Затормаживает рост первичного корешка. Абсцизовая кислота в комплексе с этиленом образует соединения отвечающие за апоптоз клеток. Различают два эффекта кислоты: быстрый и медленный.

Быстрые эффекты происходят за считанные минуты на уровне плазматической мембраны (устьичных клеток) и связаны асимметричным транспор-

том ионов калия, кальция и анионов через мембрану, в результате чего замедляется поступление воды в устьичные клетки и их тургор падает.

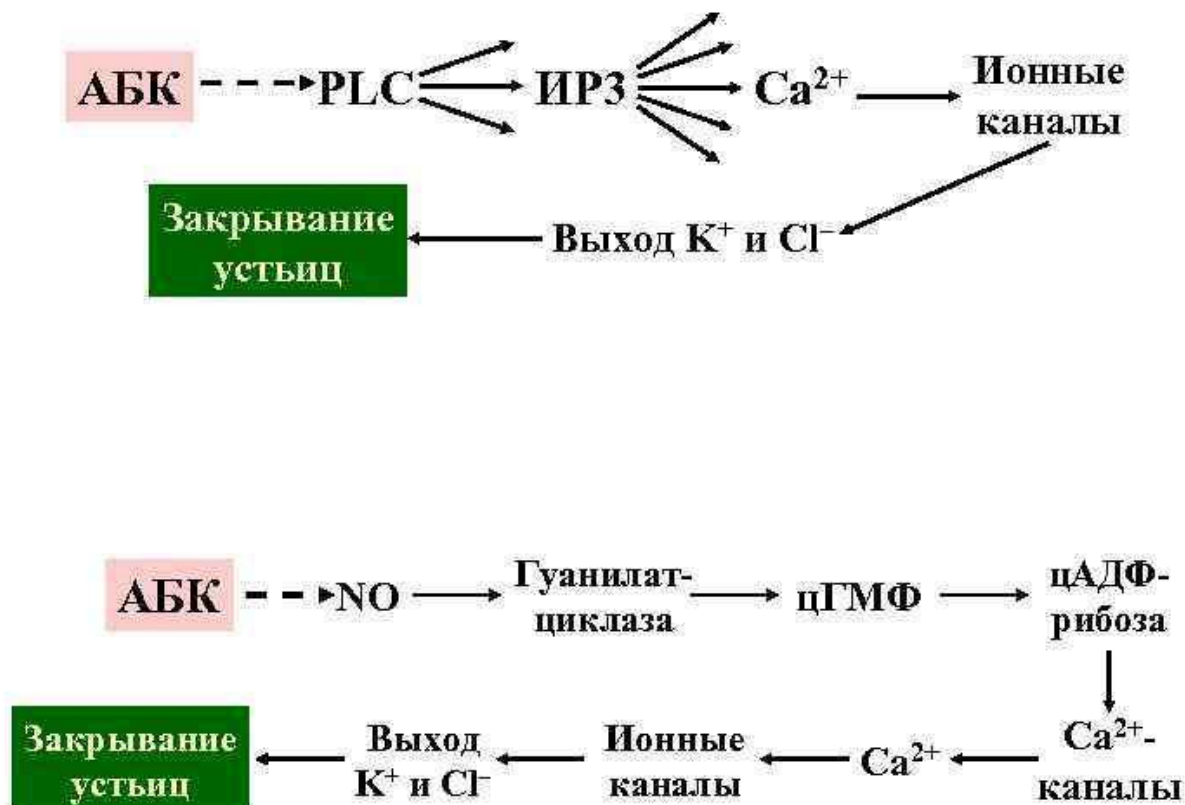


Рисунок 18. Влияние абсцизовой кислоты на регуляцию устьиц

Регулятор роста – этилен, оказывающий влияние на рост растения (рисунок 19). В малейших концентрациях газ оказывает влияние на созревание плодов, регенерации клеток при повреждении. Действие этого фитогормона регулируется ауксином, при высоких его концентрациях, начинает синтезироваться этилен. Также этилен способен образовываться в плодах, листьях, зародышевых стебельках.

При практическом применении используется соединение, которое высвобождает связанный этилен. Этот гормон является показателем “старения” листьев и растения в целом, из-за разрушения хлорофилла и изменения окраски. При стрессовых нагрузках на организм растения может повышаться

уровень этилена. Таким образом, этилен выполняет функции приспособительного характера.



Рисунок 19. Структурная формула молекулы этилена

Последней группой регуляторов роста являются brassinостероиды, которые имеют непосредственно в большей степени пыльники, но также и молодые побеги. Физиолого биохимические свойства brassinостероидов не сильно отличаются от действия других стимуляторов (рисунок 20).

Занимаются в организме растения усилением ростовых процессов, стимуляцией цветения, защитой от воздействия окружающей среды. Видоспецифическим действием является – регуляция роста семязачатка. Микроколичества brassinостероида, попадая с пыльцой в семязачаток, стимулируют ее развитие и образование семян.

Основными их представителями являются эпибрассинолид, brassинолид, кастастерон, холестерин, эргостан, стигмастерон (рисунок 21). Они характеризуются полифункциональностью действия, оказывают влияние на процессы репродукции, созревания и старения, управляют функциями других фитогормонов.



Рисунок 20. Влияние брассиностероидов на регуляцию растения

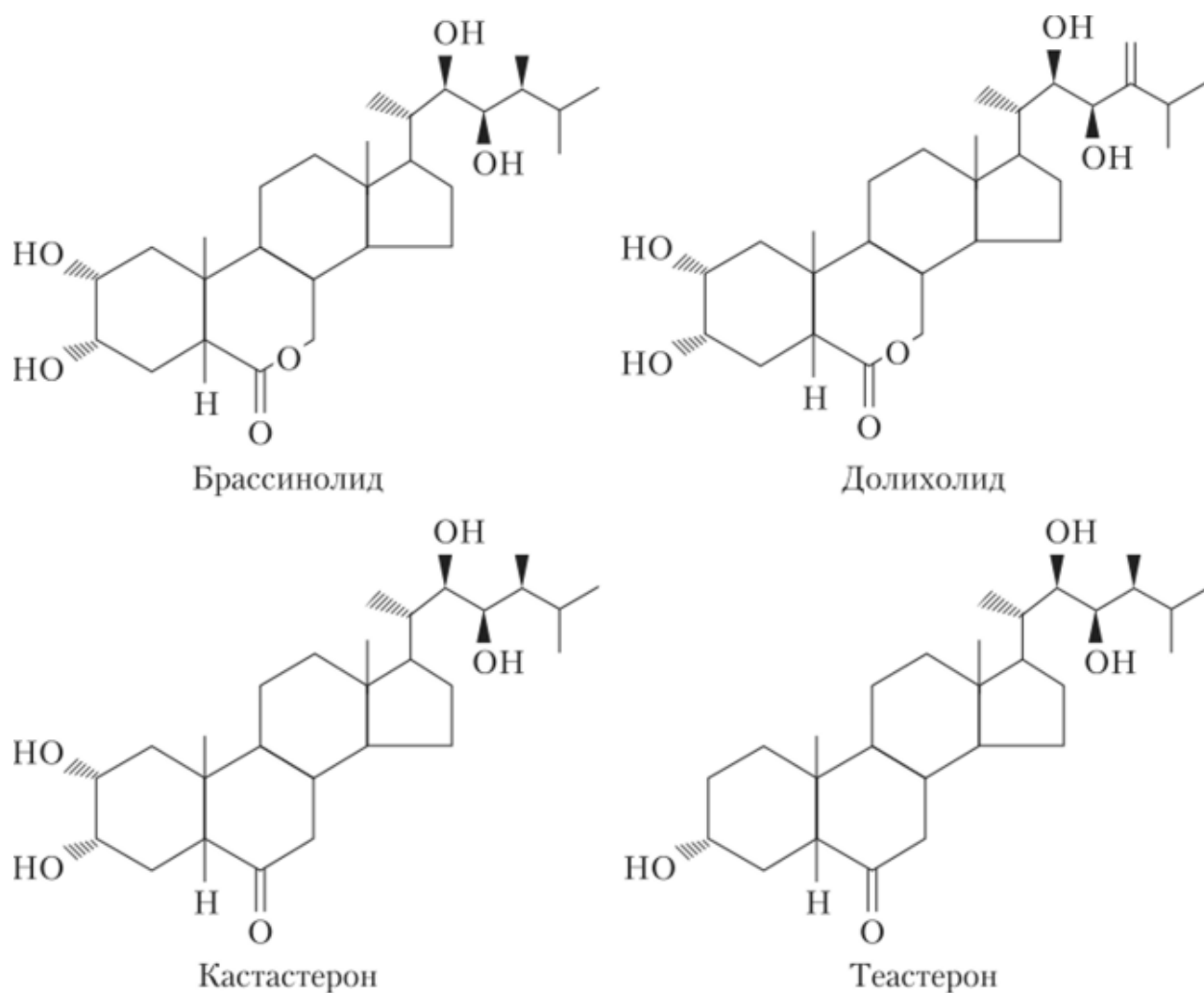


Рисунок 21. Структурные формулы некоторых брассиностероидов(по Р.Г. Бутенко, 1984 г)

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Характеристика регуляторов роста

Как известно, природным регуляторам роста растений или по-другому их называют эндогенные принадлежат фитогормоны, они классифицируются в первую очередь по физиологическому действию на пять групп: цитокинины, ауксины, гиббереллины – это активаторы процессов прорастания. Этилен и абсцизовая кислота – выступают в качестве ингибиторов морфофизиологических процессов.

При анализе литературы были выявлены несколько сортов сельскохозяйственных культур, которые были использованы в качестве объекта исследования. Это яровая пшеница мягкая Нива, просо сорт Саратовское 6, ячмень Нутанс 642.

В качестве регуляторов роста испытывали следующие препараты: гиббереллин, крезацин, 6-БАП, мелафен, пирафен и пектин.

Опыт первый состоял в изучении регуляторов роста на физиолого-биохимические показатели. При этом использовались: 1-контроль, 2- гиббереллин (100 мг/л), 3- 6-БАП (20 мг/л), 4- крезацин (10 мг/л).

Опыт второй показал влияние регуляторов роста на физиологические и биохимические показатели при прорастании у семян мягкой пшеницы Нива. Схема опыта: 1 – контроль; 2 – мелафен при концентрации $1 \cdot 10^{-7} \%$; 3 – пирафен, концентрация раствора $1 \cdot 10^{-7} \%$; 4 – пектин, $5 \cdot 10^{-2} \%$.

В третьем опыте происходило изучение физиолого-биохимических процессов у семян ячменя при прорастании. Опыт первый – это контроль (обработка семян водой); 2 – мелафен (при $1 \cdot 10^{-7} \%$); 3 – пирафен при концентрации $1 \cdot 10^{-7} \%$; 4 – пектин – $5 \cdot 10^{-2} \%$.

На сегодняшний день самой обширной и многочисленной группой регуляторов роста являются гиббереллины, их известно более шестидесяти пяти разновидностей. Самый распространенный из всех АЗ – гибберелиновая

кислота (ГК), которая входит в основу выпускаемого промышленного препарата.

Многочисленными экспериментами было выяснено, что ГК в анафазе и телофазе способствует кратному увеличению клеток, а также стимулирует рост coleoptily у пшеницы и ячменя.

Еще одним регулятором роста явился цитокинин, который проявляется в своем действии на растение как многофункциональный регулятор нескольких физиологических процессов, происходящих в растении.

Синтетически выведенные аналоги цитокинина – это 6-БАП и картолины, стимуляция митоза данными регуляторами использована на многочисленных объектах, таких как: кончик корня, растущий лист, точка роста стебля, зародыш прорастающих семян, coleoptиль кукурузы, которая показала увеличение скорости ростовых процессов и деления клеток.

Абсцизовая кислота- еще один компонент группы регуляторов роста, контролирует интенсивность биохимических и физиологических процессов, также, как и этилен способствуют созданию условий, при которых реализуется активная работа других эндогенных стимуляторов роста.

Один из группы полисахаров растений является **пектин**, он регулирует процесс роста и является иммуномодулятором. Этот полисахарид, был дифференцирован в процессе кислотного гидролиза из травы амаранта, он построен преимущественно из D-галактуроно-пиранозильных остатков, соединенных 1 – 4-гликозидной связью, полимерные цепи которых этерифицированы этанолом.

Пектины в высоких концентрациях (0,5 % и выше) негативно сказываются на семенах злаковых культур, они замедляют прорастание и уменьшают всхожесть.

В результате анализа литературы было выявлено, что пектин запускает начальные биохимические и физиологические процессы при прорастании семян. Исследования показывают, что под воздействием пектина у яровой

пшеницы увеличивается ряд показателей: энергия прорастания, длина зародышевых корешков и проростка, сила роста, сухая масса проростка.

Если обобщить все данные, то можно сказать, что природный пектин увеличивает скорость биохимических реакций (метаболизма), подавляя поступление в растение тяжелых металлов, за счет нарушения мембранных процессов.

Крезацин – является триэтаноламиновой солью крезоксиуксусной кислоты, преимущественно с ауксиновыми свойствами. Он полифункционален так, как стимулирует рост и развитие полезных микроорганизмов, способствует повышению устойчивости растений к низким температурам.

Два синтетических регулятора, которые были исследованы: **пирафен и мелафен**. Мелафен представляет собой меламиновую соль бис (оксиметил) фосфиновой кислоты. Он обладает широким диапазоном действий при чрезвычайно низких концентрациях. Пирафен является структурным аналогом мелафена.

Степень набухания семян определяли по У. Руге в изложении О.А.Вальтера.

Активность амилазы изучали по Б.П. Плешкову. Данный метод заключается на извлечении амилаз из семян пшеницы раствором хлористого натрия и инкубации полученного ферментного раствора со стандартным раствором крахмала в течении определенного времени.

После этого при помощи фотоэлектроколориметра определялось количество амилазы при красном светофилтре. Активность ее выражается в миллиграммах за один час миллилитром ферментатного раствора.

Активность каталазы определяется методом А.Н. Баха и А.И.Опарина. Каталаза определяется по количеству перекиси водорода, разложившейся под действием фермента. В раствор вносили избыток 0,1 н. раствора перекиси водорода, а в контрольном образце каталаза была инактивирована серной кислотой. Активность выражается в микромолях разложившейся за одну минуту.

ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА ПРОЦЕССЫ ВОДОПОГЛАЩЕНИЯ, АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТОВ α - И β -АМИЛАЗЫ И КАТАЛАЗЫ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР

3. 1 Изменение степени набухания семян

Онтогенез растительного организма является одним из важнейших в развитии семени, который сказывается на его дальнейших посевных качествах. Самые первые этапы являются фундаментом для построения жизни растения, это в своем роде критические точки, показатели которых будут показывать о выживаемости вида и устойчивости растения к различным абиотическим факторам.

В данный момент многочисленными экспериментами выявлено, что покоящееся семя прежде, чем приступить к прорастанию проходит несколько фаз развития, на первом этапе происходит запуск ферментов для ускорения каталитических функций. Вторая характеризуется подготовкой к началу роста растяжения, заканчивается все это непосредственно третьей фазой –рост органов проростка.

Поступление воды в семя будет стимулировать работу ферментотивной группы растений, то есть означать запуск первого этапа. Проникновение воды происходит засчет градиента водного потенциала, либо путем осмотического давления.

Этот процесс можно описать кривой набухания, которая включает в себя несколько фаз. Первый этап – в нем важное значение имеет сила гидратации.

В отличии от первой фазы, в которой важную роль играл матричный потенциал, во второй большое значение имеет осмотический. Он возникает в результате аккумуляции осмотически-активных веществ.

При анализе литературы было установлено, что процесс, который связан с поступлением воды в семенах проса, пшеницы и ячменя соответствует

классическим представлениям и представляет из себя конфигурацию в виде S-образной кривой.

Интенсивное всасывание воды у всех злаковых культур происходило в первое время эксперимента – это около 6- 8 часов замачивания, что характерно для первого уровня прорастания, а именно каталитических реакций.

К первой рубежной точке семена растений достигли разного уровня влажности: просо 32,8-37,1%, включая контроль (рисунок 22), семена пшеницы – 45,5-50,9% (рисунок 23), ячмень – 38,9-41,9% (рисунок 24).

Факторов, которые влияют на водопоступление в семенную кожуру на самом деле несколько, например, масса семени, его размер, толщина семенной кожуры и так далее - все эти видовые параметры так или иначе влияют на интенсивность.

Через некоторое время у всех видов семян наблюдается снижение темпа водопоглощения, по всей видимости, внутри семени происходила подготовка к дифференциации клеток.

У пшеницы период видимого покоя семени наступил после 10 – 13 часов замачивания, а у ячменя и проса чуть позже после 12-15 часов замачивания, опять же это связано, скорее всего, с пропускной способностью семенной кожуры и ее толщиной, о чем говорилось ранее.

В среднем примерно после 12 часов с момента заложения опыта наблюдается так называемый lag-период, в течение которого скорость всех внутренних процессов, таких как дыхание, синтез АТФ не меняется, а возможно даже падает.

Lag-период в данной ситуации рассматривается как время, в течение которого первичный стимул (вода) вызывает ответную метаболическую реакцию и активацию или синтез факторов прорастания (гормонов).

Следующая за lag-периодом стадия увеличивает темпы нарастания воды внутри семени, но морфологически это не так явно видно, как на первом этапе.

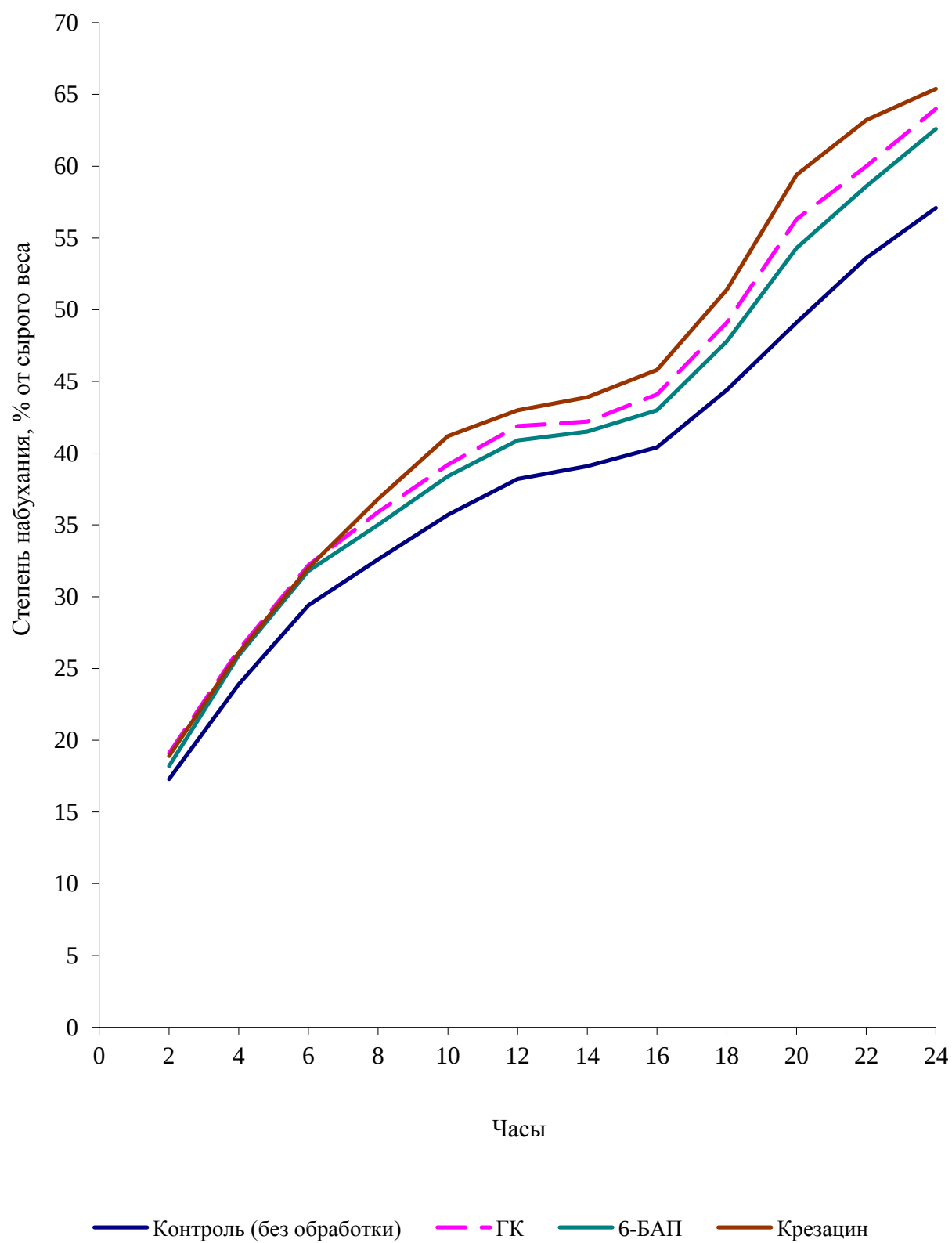


*Рисунок 22 – Степень набухания семян проса при прорастании,
% от сырого веса*

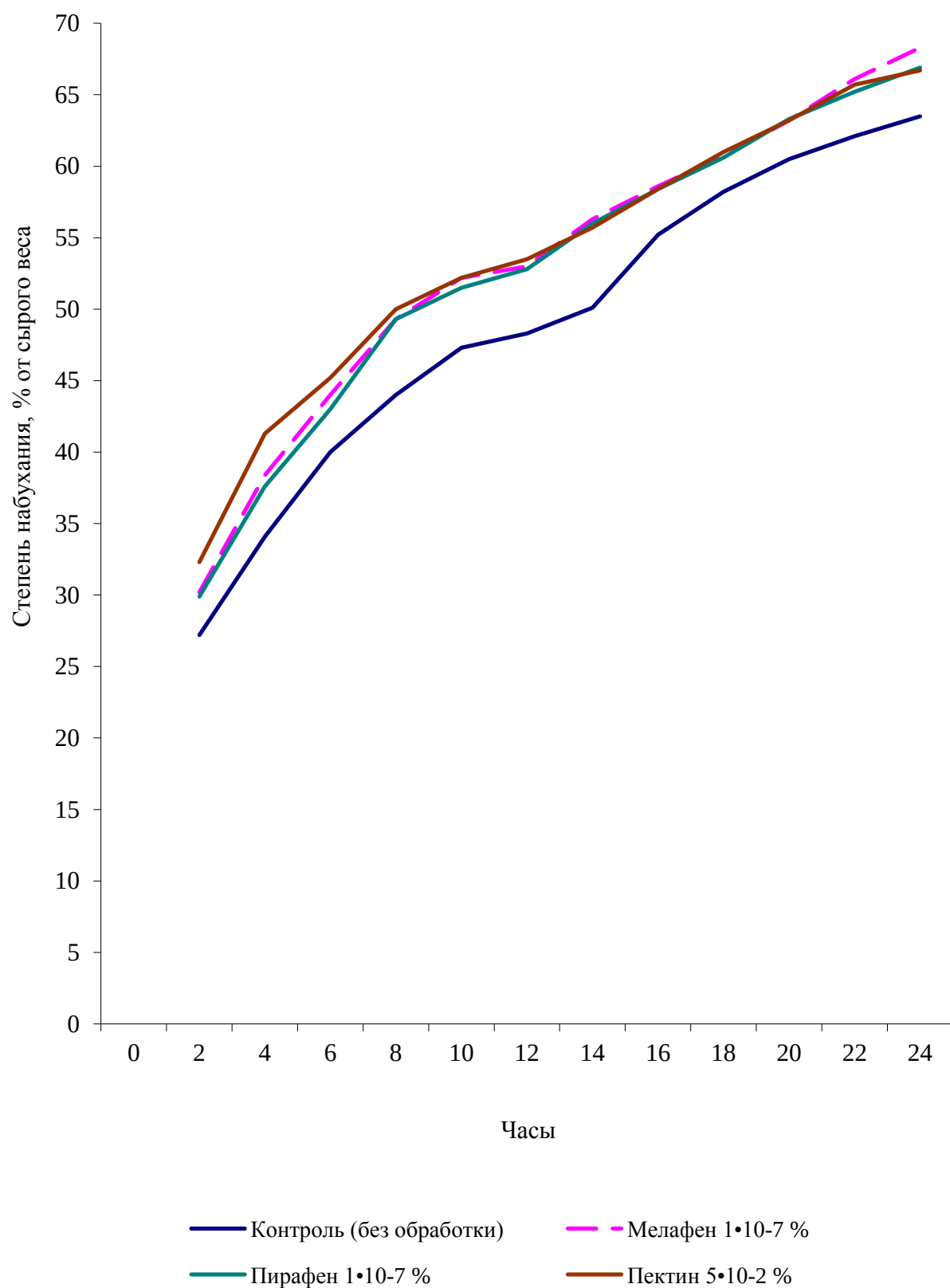


Рисунок 23 – Степень набухания семян яровой пшеницы при прорастании, % от сырого веса

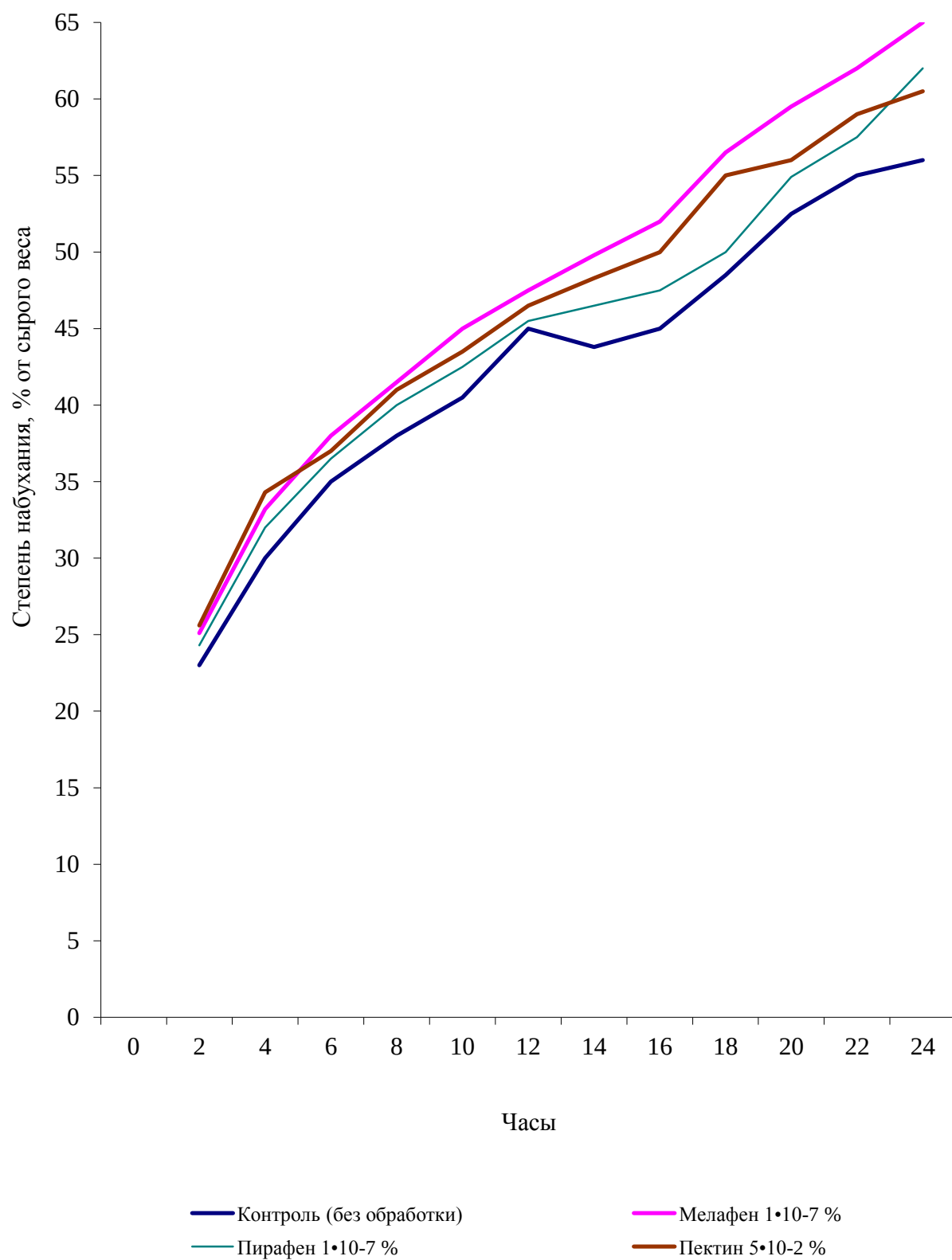


Рисунок 24 – Степень набухания семян ярового ячменя при прорастании, % от сырого веса

Вместе с возрастанием воды в семени возрастает уровень метаболизма внутри семян.

В набухающих осевых органах возобновляется и возрастает до максимального уровня дыхание (при 20-23% и 45-50% влажности), активно происходят превращения аминокислот и родственные им процессы первичного метаболизма (18-20% влажности), начинается синтез белков на преформированных мРНК и транскрипция новых мРНК (52-54% влажности), происходит деградация крахмала и запасных белков (45-55% влажности), а также накопление осмотически активных веществ и подкисление клеточных оболочек, приводящее к их разрыхлению и позволяющее начаться росту растяжением (около 70% влажности семян).

В результате анализа литературных данных, выявлено, что после обработки ГК, крезацином и 6-бензиламинопурина (6-БАП) заметно увеличивается степень водопоглощения у просо по сравнению с первоначальными данными, это видно в таблице 1.

Изначально уровень оводненности семян просо – 23,9%, это контрольные данные после 4 часов опыта. Затем этот показатель становится выше приблизительно на 3%.

Степень набухания семян, в контрольных цифрах порядка 44,6-49,8% через 18-20 часов после начала опыта, а в стимуляторах – через 16-18 часов, почти сразу за lag-периодом.

Таким образом, семена, обработанные стимуляторами роста: крезацин и гиббереллин, у которых уже через сутки были наиболее высокие показатели по степени водопоглощения.

На завершающем этапе набухания (48 ч) в варианте с гиббереллином превышение контрольных данных составило 8,8%, 6-БАП – 6,5%, крезацином – 5,6%.

Таблица 1 – Степень набухания семян проса, % от сырого веса

Часы	Контроль	ГК	6-БАП	Крезацин
2	17,6±0,08	19,5±0,04	18,2±00,8	18,9±0,07
4	23,9±0,12	26,4±0,05	25,9±0,06	26,6±0,06
6	29,6±0,05	32,5±0,06	31,8±0,05	32,5±0,09
8	32,6±0,07	35,9±0,04	35,7±0,10	36,8±0,06
10	35,9±0,08	39,4±0,05	38,7±0,06	41,7±0,08
12	38,4±0,04	41,9±0,08	40,9±0,07	43,6±0,08
14	39,5±0,03	42,5±0,06	41,7±0,07	43,9±0,06
16	40,4±0,06	43,7±0,07	42,5 ±0,09	44,7±0,07
18	44,6±0,06	49,1±0,07	47,8±0,08	51,6±0,06
20	49,8±0,07	56,5±0,12	54,7±0,04	59,4±0,09
22	53,6±0,08	60,5±0,09	58,9±0,09	63,7±0,04
24	57,3±0,03	64,4±0,08	62,6±0,15	65,5±0,05
36	65,5±0,07	73,4±0,11	69,8±0,04	70,6±0,11
48	71,7±0,04	80,5±012	77,8±0,03	76,9±0,09

Кодировщиками всех физиологических процессов в клетке являются гормоны роста, именно они способны принять сигнал и заставить систему

работать, активизируя ряд ферментов и ускоряя скорость химических реакций внутри клетки.

Если регулятор роста экзогенного происхождения, то система должна принять его, правильно обработать, ведь у каждого гормона своя схема действия и от нарушения этой последовательности напрямую зависит развитие растительного объекта.

Изучение процессов водопоступления в семенах пшеницы и ячменя с использованием мелафена, пирафена и пектина показало, что применение данных регуляторов дает положительный отклик в растении (таблицы 2,3).

Таблица 2 – Степень набухания семян яровой мягкой пшеницы, % от сырого веса

Часы	Контроль	Мелафен	Пирафен	Пектин
2	27,4±0,08	30,9±0,09	29,9±0,10	32,3±0,10
4	34,7±0,05	38,7±0,07	37,8±0,08	41,8±0,07
6	40,9±0,18	44,6±0,15	43,6±0,09	45,5±0,09
8	44,5±0,06	49,3±0,20	49,7±0,10	50,7±0,09
10	47,8±0,04	52,5±0,12	51,8±0,09	52,6±0,09
12	48,6±0,02	53,7±0,09	52,8±0,10	53,5±0,09
14	50,9±0,06	56,6±0,07	56,6±0,12	55,7±0,05
16	55,8±0,04	58,8±0,08	58,4±0,08	58,9±0,11
18	58,7±0,05	60,9±0,11	60,6±0,08	61,7±0,07
20	60,5±0,06	63,7±0,05	63,7±0,21	63,2±0,13
22	62,5±0,05	66,7±0,07	65,7±0,11	65,7±0,22

24	63,7±0,07	68,7±0,15	66,9±0,12	66,9±0,35
36	76,8±0,10	79,8±0,09	79,6±0,10	79,5±0,09
48	90,9±0,18	93,7±0,09	93,8±0,09	92,3±0,15

На первом этапе, который длился около 12 часов, семена пшеницы на 3-7,5% превышали контрольные показатели, а ячмень 1,7-4,9%.

Наибольшее влияние на проникновение воды по двум культурам оказал пектин. Исходя из данных таблицы видно, что у семян пшеницы, обработанных регуляторами, сокращался lag-период, в отличие от контрольных данных. А у семян ячменя этот период просто морфологически был менее выражен.

Таблица 3 – Степень набухания семян ячменя, % от сырого веса

Часы	Контроль (обработка семян водой)	Мелафен – $1 \cdot 10^{-7}$ %	Пирафен – $1 \cdot 10^{-7}$ %	Пектин – $2 \cdot 10^{-5}$ %
2	23	25,5	25	26
4	30	33,0	32,5	34,5
6	35,0	38	36,5	37,5
8	38,0	41,5	40,0	41,5
10	40,5	45	42,5	43,5
12	43,0	47,5	45,5	46,5
16	45	52,0	47,5	50,0
24	57	65,0	62,0	60,5

36	66,0	75,5	72,5	71
48	76,0	84,0	82,0	82, 0

На завершающей стадии набухания семян, которая протекает по прошествии суток, в которую уже начинает формироваться сам проросток, контрольные данные превышаются у пшеницы на 2,8-4,9%, у ячменя – 3,9-9,9%. Хороший результат продемонстрировал регулятор мелафен.

Если говорить в целом, то в лабораторных условиях интенсивность поглощения воды, увеличивает быстрое набухание семени, а это ведет за собой быстрый метаболизм и ускорение прохождения всех фаз прорастания.

Анализируя полученные данные, можно сделать вывод, что процесс поглощения воды у семян исследуемых зерновых культур можно представить в виде кривой набухания, состоящая из трех фаз. Выявлено, что использование описанных ранее регуляторов роста заметно не отражается на морфологическом критерии, но заметно увеличивая скорость физиологических процессов внутри клетки, скорость метаболических реакций и запуска всех активированных систем, что способствует ускоренному прохождению всех этапов при прорастании семян.

3.2 Активность α - и β -амилаз в прорастающих семенах зерновых культур

Первый признаком, что метаболизм в клетке начался является поступление воды.

У семян большинства злаковых культур запас питательных веществ содержится в крахмале. Для расщепления его необходим фермент амилаза – это специфический фермент, который гидролизует только крахмал.

В результате проведенного анализа было отмечено значительное повышение суммарной активности α - и β -амилаз в семенах проса при использо-

вании стимуляторов роста (рисунок 25). После 72 часов измерений превышение контроля по данному показателю составляло 50,2-68,7%. Наиболее эффективной по степени воздействия была обработка семян ГК. Через 24 часа активность амилаз в данном варианте была выше контроля на 65,4%, через 48 часов – на 60,7% и через 72 часа – на 68,7%.

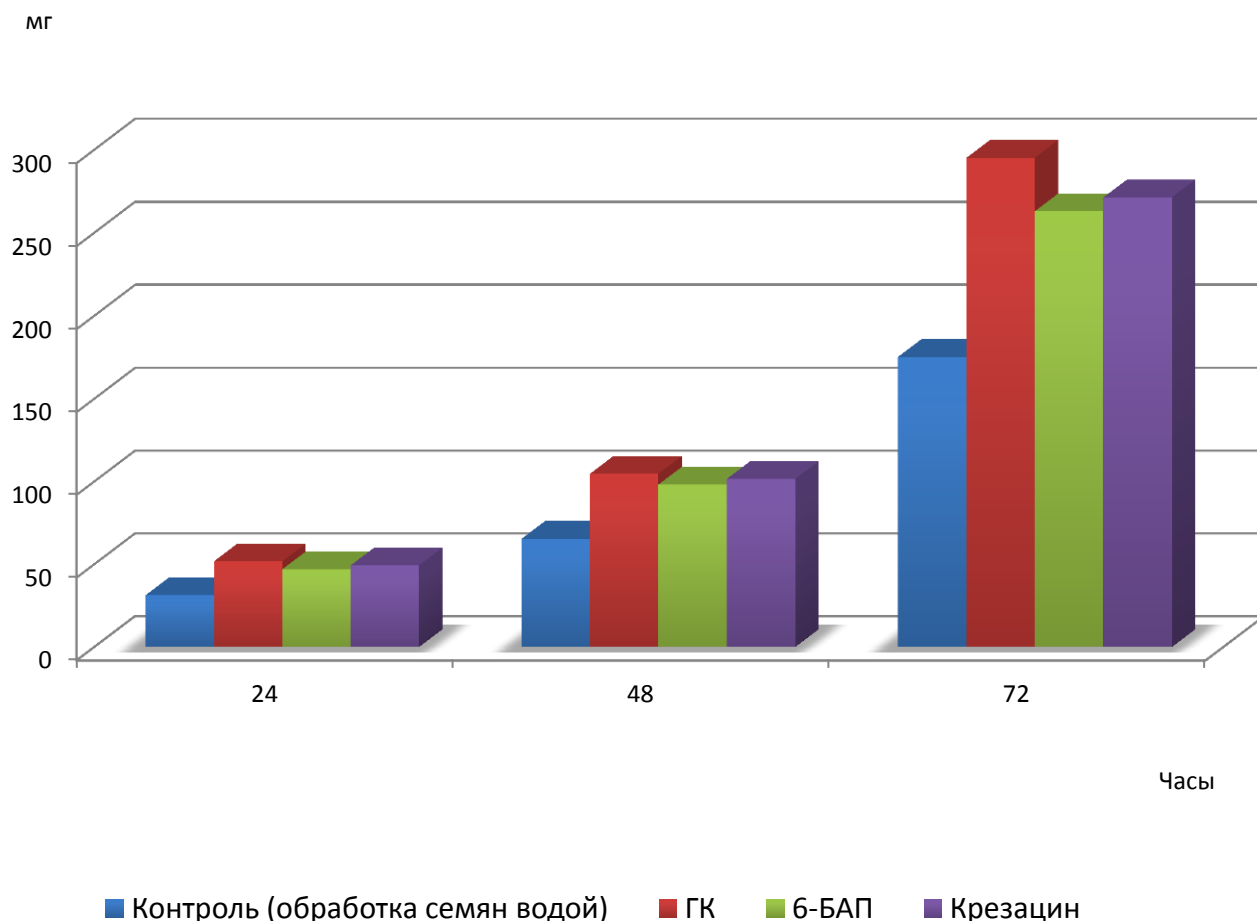


Рисунок 25 – Суммарная активность α - и β -амилаз в семенах проса при прорастании, мг гидролизованного крахмала за 1 час/1 г сухого вещества зерновки

Опыт с 6-БАП показал максимальное значение по превышению контрольных данных через сутки – 58, 3%. Через 72 часа этот показатель увеличился на 54, 3% от первоначальных данных соответственно.

При обработке семян крезацином амилаза была одинаково активна на протяжении 72 часов – 50,3%.

По результатам анализа литературных источников, мной была составлена диаграмма, на которой показано, что опыты, проведенные на пшенице и ячмене с использованием регуляторов роста, описанных выше, показали, суммарная активность амилаз при прорастании семян имела тенденцию к повышению на протяжении 72 часов измерений (рисунки 26, 27).

При стимуляции пектином произошло увеличение изучаемого показателя на 21, 2-34,7%, а у пшеницы и ячменя 20,9-42,4%.

Видимый эффект был от обработки сельскохозяйственных культур мелафеном. Пирафен в меньшей степени активизировал суммарную деятельность α - и β -амилаз, но и в данном варианте показатели были выше контроля на 6,8-21,2% на семенах пшеницы и на 11,6-31,3% у семян ячменя.

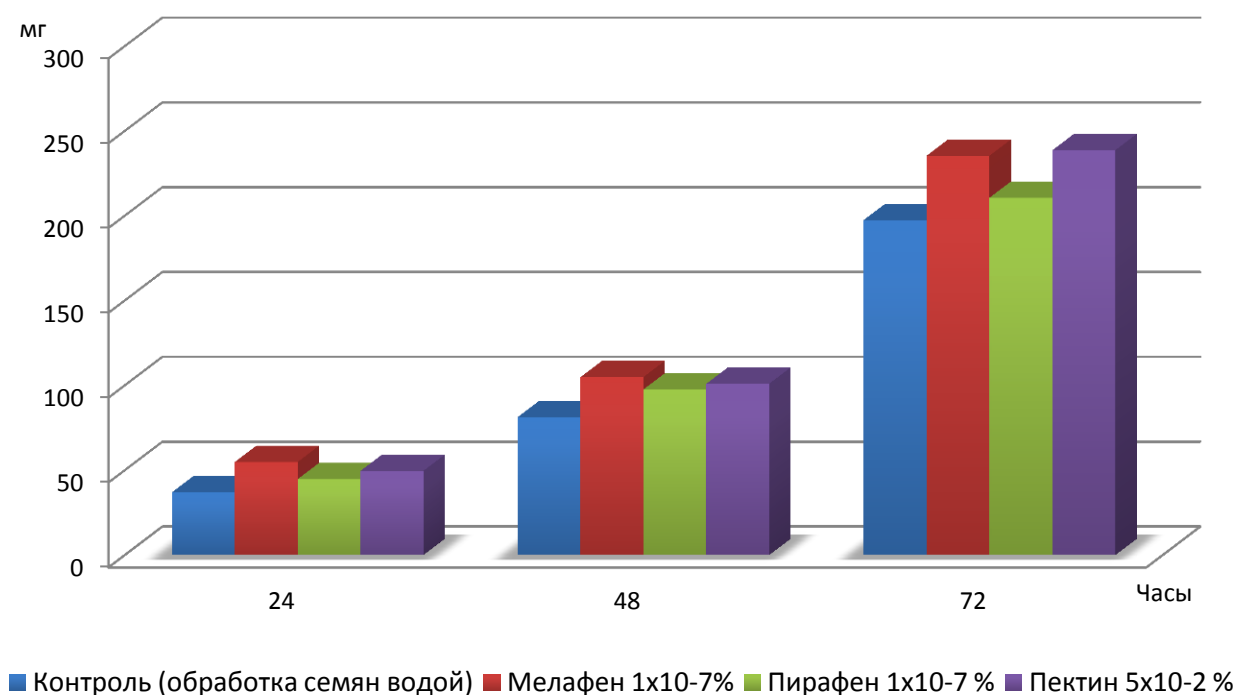


Рисунок 26 – Суммарная активность α - и β - амилаз в семенах яровой мягкой пшеницы при прорастании, мг гидролизованного крахмала за 1 час/1 г сухого вещества зерновки

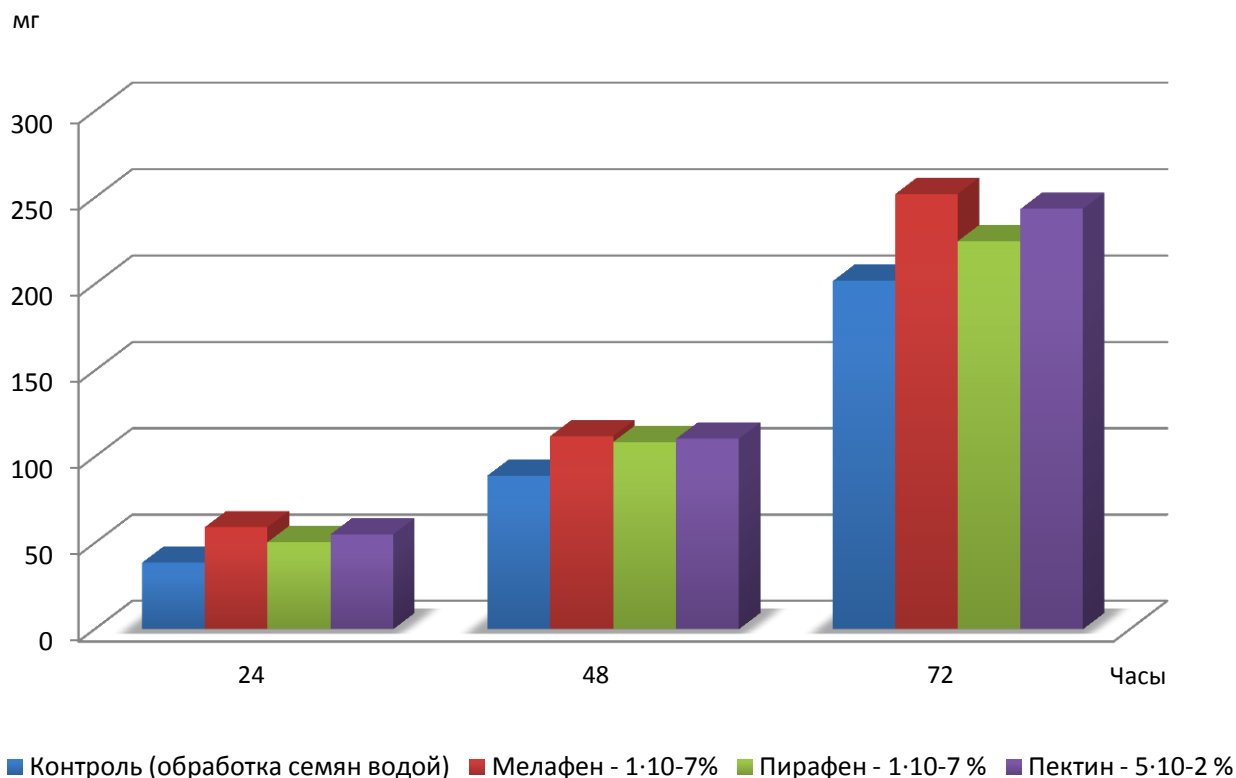


Рисунок 27 – Суммарная активность α - и β - амилаз в семенах ячменя при проращании, мг гидролизованного крахмала за 1 час/1 г сухого вещества зерновки

3.3 Изменение активности каталазы

Активизация метаболизма на этапе проращания семян вызвана интенсивностью дыхания, которое сопряжено с рядом окислительно-восстановительных реакций, происходящих в растительном организме. Совокупность всех окислительных реакций одного организма для обеспечения процессов жизнедеятельности, которое связано с процессом окислительного фосфорилирования или образованием макроэнергетических связей, при распаде которых высвобождается энергия.

К окислительно-восстановительным реакциям в организме относятся все реакции, ферментами которой является пероксидаза или реакции, образующие H_2O_2 , также реакции катализаторами которых являются оксиды.

Согласно теории А.Н. Баха, К. Энглера и В. Вилда на первом этапе биологического окисления образуются пероксиды органических соединений или пероксид водорода (H_2O_2), которые способны окислять другие органические соединения при участии фермента – пероксидазы. Но, при высокой скорости процесса или нехватке кислорода, избыток пероксида может нанести вред организму отравляя цитоплазму клетки, для предотвращения этого реакция происходит с участием фермента каталазы (рисунок 28):

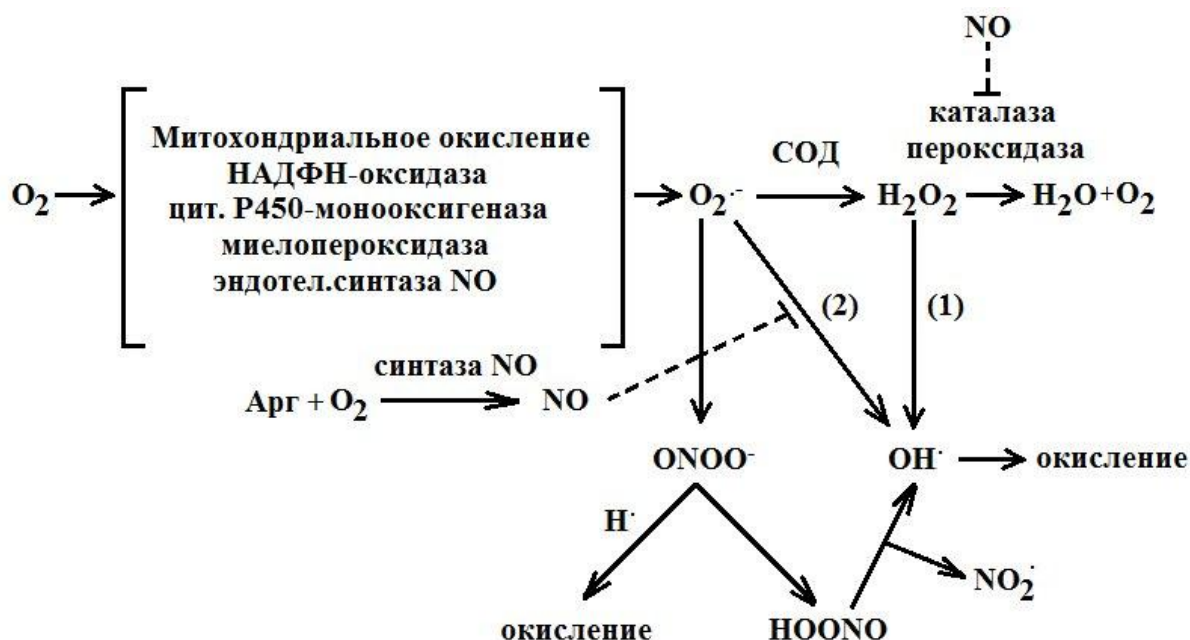


Рисунок 28 – Процесс окисления в растительном объекте

В растениях окисляются все органические вещества такие как: жиры, углеводы, всевозможные органические кислоты, фенольные основания и пуриновые, НАДН, НАДФН, ФАДН₂ и другие, образовавшиеся при действии первичных и вторичных дегидрогеназ.

Процесс каталитических окислений происходит в цитоплазме клетки, а именно в некоторых ее компонентах: в эндоплазматическом ретикулуме, в лизосоме, аппарате Гольджи, на внешних и внутренних мембранах митохон-

дрий, пластид. В физиологии растений уделяется большое внимание этому процессу, а конкретно изучению влияния пероксидазы и каталазы, так как распределение этих ферментативных молекул напрямую контролирует этот процесс.

На сегодняшний день ученые утверждают, что каталаза влияет на окислительный режим в клетках, ее концентрация влияет на интенсивность метаболизма.

По экспериментальным данным после обработки семян стимуляторами роста, которые оказали влияние на фермент каталазу, время экспозиции 72 часа показатель изменений возрос на 8,3 -22% (рисунок 29). Воздействие крезацина и 6-БАП достигло своего эффекта через 24 часа, фермент был отличен от контроля почти на 11-12,5%.

После резкого повышения наблюдалось, снижение действия стимуляторов, но все же к 72 часам эксперимента контрольные данные были превышены на 6-8,7%.

С гиббереллином у фермента каталаза показатели были выше, чем в предыдущих вариантах. После 24-48 часов с момента закладки опыта превышение контрольных данных составляло 14-14,5%, спустя 72 часа – 21,7%.

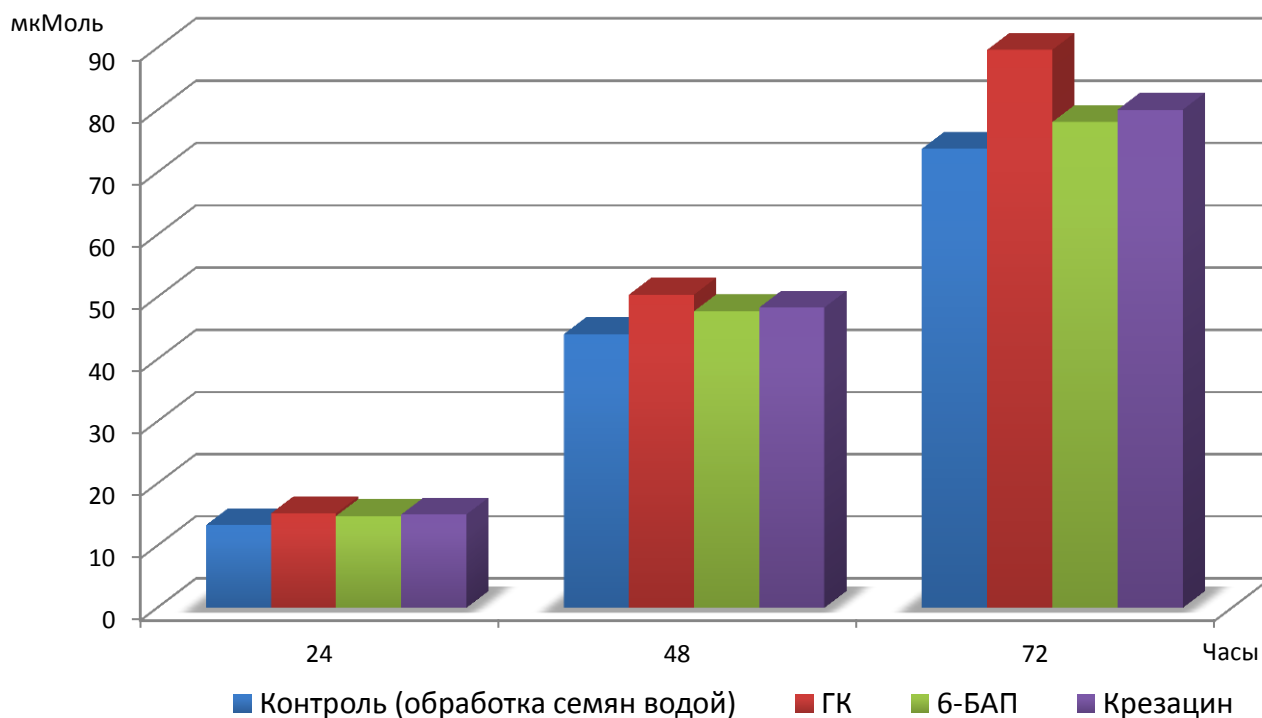


Рисунок 29 – Активность каталазы в семенах проса при прорастании, мкМоль разложившейся H_2O_2 за 1 мин / 1 мл ферментного раствора

В результате анализа данных было выявлено, что в семенах пшеницы и ячменя активность фермента каталазы увеличивалась, этому способствовало действие регуляторов роста (рисунки 30, 31). Данные по пшенице превысили контроль на 30,3- 49,7%, ячмень оторвался на 30-55,1%. Последующие 24 часа не было резких скачков показателей, а наоборот наступило небольшое замедление действия регуляторов роста. Рубежная точка в 48 часов явно показывала снижение степени воздействия стимуляторов роста на физиологические процессы в семени. Превышение данных относительно контроля на обеих культурах было: пшеница 10-14%, ячмень – 9,9- 13%. В последующие сутки характер влияния заметно не изменился и сохранился почти, как и показатель 48 часов.

Несмотря на разницу абсолютных значений у всех культур фермент оказывал стимулирующее значение практически одинаково. Максимальный

показатель отмечался только в пробе с мелафеном, что не противоречит литературным данным.

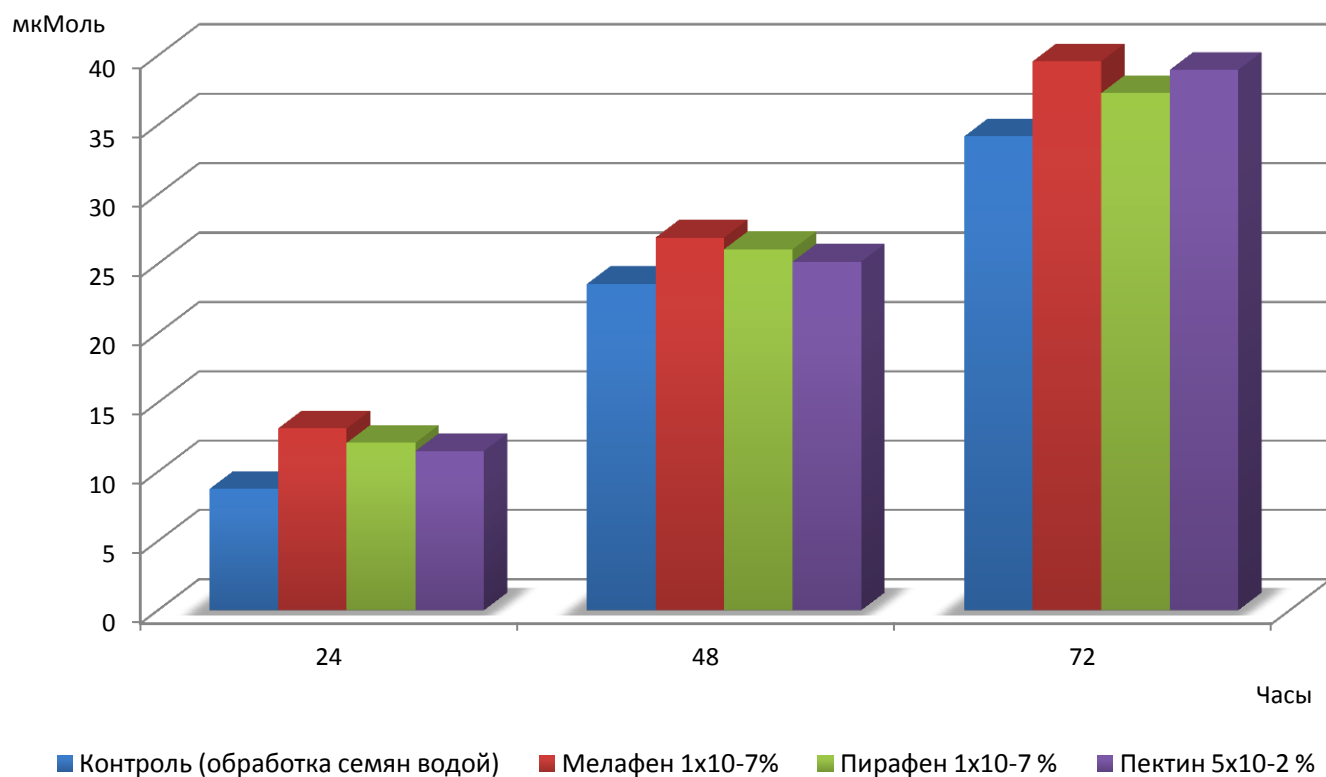


Рисунок 30 – Активность каталазы в семенах пшеницы при прорастании, мкМоль разложившейся H₂O₂ за 1 мин/ 1мл ферментного раствора

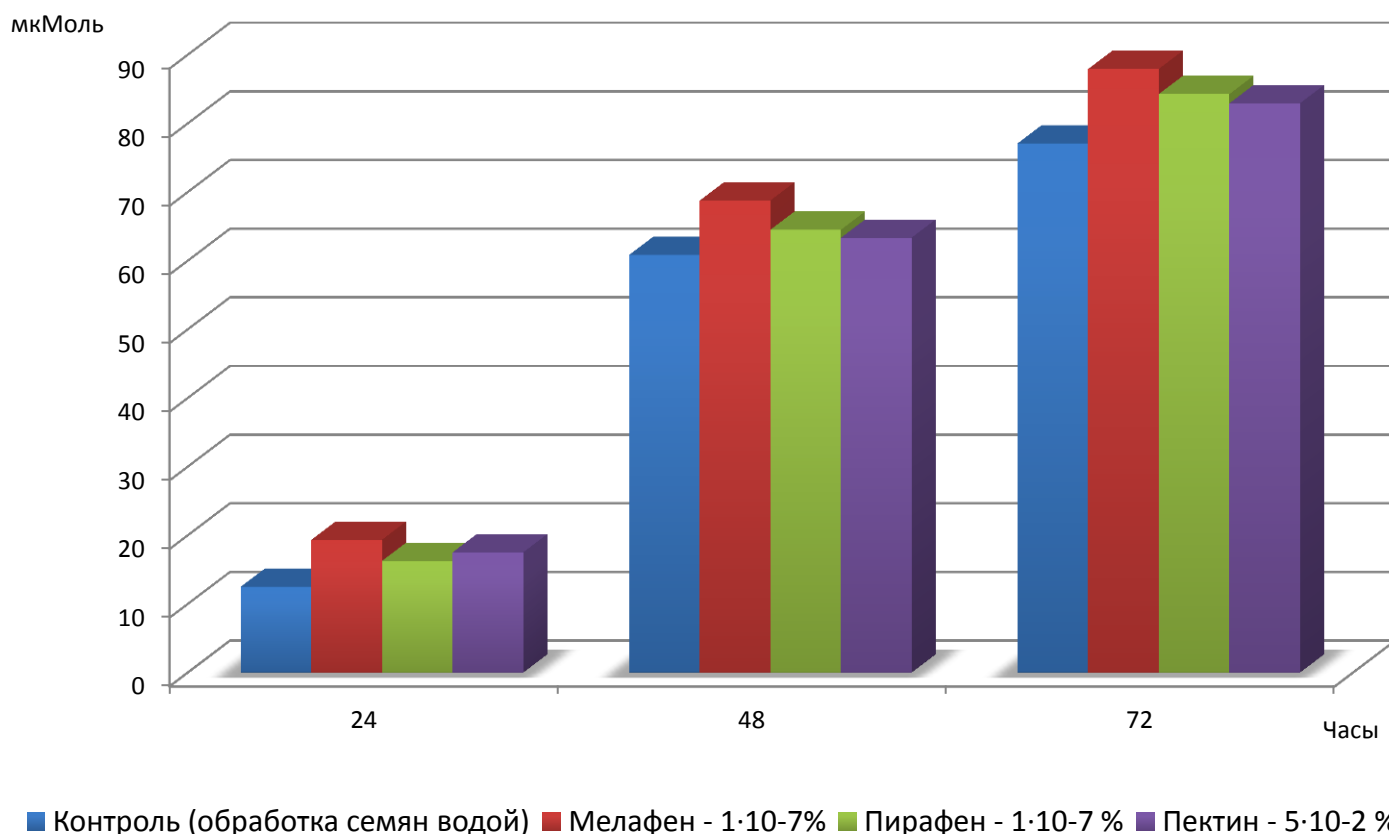


Рисунок 31 – Активность каталазы в семенах ячменя при прорастании, мкМоль разложившейся H_2O_2 за 1 мин/ 1мл ферментного раствора

Пектин на протяжении всех исследований препарат положительно воздействовал на растительный объект, тем самым увеличивал активность фермента каталазы у всех групп исследуемых культур: пшеница 14- 49,7%, ячмень на 14,5- 55,1% . На втором месте по степени воздействия оказался пирafen, но уже через полтора суток показатели действия фермента каталазы сравнивались между пирafenом (37,49 мкМоль) и пектином (37,86 мкМоль).

Активнее регулятор в первые 24 часа работал на пектине, давая более высокие показатели, чем у пирafена, но на третьи сутки уже незначительно уступая.

Обобщая вышеуказанные показатели, можно сделать вывод о том, что использование регуляторов роста не осталось незамеченным ни в семенах проса, семенах ячменя, семенах пшеницы, стимуляция способствовала уве-

личению обменных реакций, скорости метаболизма, ускорению физиологических процессов на первых этапах прорастания семян.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе проведенного исследования можно сделать вывод о возможных механизмах действия регуляторов роста и пути их влияния на клеточном, тканевом и организменном уровне. Проведенный анализ литературы показывает, что при использовании регуляторов роста как природных, так и синтетических изменяется степень и некоторый характер метаболических процессов семени при его прорастании. Данное положительное воздействие оказывает влияние на последующий рост и развитие растений, что способствует увеличению их продуктивности.

На ранних этапах при помощи регуляторов роста можно повлиять на растение в целом, это позволяет современному человеку сдвигать физиолого-биохимические процессы растения в желаемом направлении и степени.

Данные изложенные в работе, представляющие прорастание семени, биохимические и морфофизиологические изменения происходящие в нем на молекулярном и клеточном уровнях организации, а также влияния синтетических и природных регуляторов на способность водопоглощения, активность ферментов α - и β -амилазы, фермента каталазы у 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. Андреев, Н.Н. Влияние пектина и микроэлементов на аминокислотный состав семян гороха / Н.Н. Андреев // Вестник Ульяновской ГСА. Серия агрономия. Ульяновск, 2000. № 1. с. 17-20.
2. Антонова, Т.А. Влияние мелафена на параметры прорастания растений озимой ржи / Т.А. Антонова, И.А. Маслова // Физиолого-биохимические аспекты обработки семян сельскохозяйственных культур: Межвузовский сборник. Ульяновск, 2003. с. 35-39.
3. Бахтенко, Е.Ю. Влияние АБК на физиологические процессы и рост растений в условиях затопления / Е.Ю. Бахтенко, А.В. Платонов // Тезисы докладов IV Международной конференции «Регуляторы роста и развития растений». Москва, 1997. с. 72-73.
4. Бойсен-Иенсен, П. Ростовые гормоны растений / Изд-во биологической и медицинской литературы — Москва, 1938. с. 143- 151.
5. Бутенко, Р.Г. Гормональная регуляция дифференцировки растительной клетки в культуре / Р.Г. Бутенко // Рост и гормональная регуляция жизнедеятельности растений. Иркутск, 1974. с. 67-84.
6. Вальтер, О.А. Практикум по физиологии растений с основами биохимии / О.А.Вальтер. Москва, 1957. — 341 с.
7. Влияние ИУК на изоферментный спектр пероксидаз в индуцированных к ризогенезу гипокотилиях фасоли / Н.Н. Краснобаева, Л.И. Бороденко, А.В. Горденков // Регуляторы роста и развития растений: тезисы докладов IV Международной конференции. Москва, 1997. с. 101-102.
8. Влияние мелафена на физиолого-биохимические процессы и урожайность некоторых злаковых культур / О.А. Кашина, Н.Л. Лосева, А.Ю. Алябьев // Регуляторы роста и развития растений в биотехнологиях: тезисы докладов. Москва, 2001. с. 97.
9. Гудвин, Т. Введение в биохимию растений / Т. Гудвин, Э. Мерсер. Москва, 1986. С. 312.

10. Дёрфлинг, К. Гормоны растений / К. Дёрфлинг Москва, 1985. С. 303.
11. Елагина, Е.М. Изменение гормонального баланса и фотосинтетической деятельности листьев пшеницы под влиянием 6-бензиламинопурина и абсцизовой кислоты / Е.М. Елагина // Регуляторы роста и развития растений: тезисы докладов IV Международной конференции. Москва, 1997.с. 82.
12. Живухина, Г.М. Влияние гиббереллина на активность фитогормонов и темпы роста растений / Г.М. Живухина, М.А. Балыкова // Рост растений и пути его регулирования: сборник научн. тр. МОПИ им. Н.К.Крупской. – Москва, 1978. с. 10-19.
13. Зюзина, Е.Н. Оптимизация физиолого-биохимических процессов при прорастании семян яровой пшеницы под влиянием регуляторов роста / Е.Н. Зюзина // Инновации молодых ученых агропромышленного комплекса. Пенза, 2007. с. 22-23.
14. Исайчев, В.А. Влияние различных концентраций пектина и микроэлементов на посевные качества семян яровой пшеницы сорта Л-503 / В.А. Исайчев, Е.Л. Хованская // Вестник Ульяновской ГСА. Серия агрономия. Ульяновск, 2000. № 1. с. 12-17.
15. Исайчев, В.А. Обработка семян как фактор воздействия на изменение содержания тяжелых металлов в получаемой продукции сельскохозяйственных культур / В.А. Исайчев // Энергосберегающие технологии в растениеводстве: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. Пенза, 2005. с. 39-43.
16. Карпова, Г.А. Изменение ферментативной активности и посевных качеств семян ячменя и проса под действием регуляторов роста/ Г.А. Карпова, М.Е. Миронова // Агроэкологические проблемы сельскохозяйственного производства: сборник статей II Всероссийской научно-практической конференции. Пенза, 2007. с. 95-97.
17. Карпова. Г.А. Влияние регуляторов роста на ранние этапы развития семян пшеницы и ячменя / Г.А.Карпова, Е.Н. Зюзина, М.Е.Позднякова //

Энергосберегающие технологии в растениеводстве: РИО ПГСХА, Пенза, 2005. с. 45-47

18. Карпова, Г.А. Водообеспеченность растений в онтогенезе при использовании регуляторов роста / Г.А. Карпова, Е.Н. Зюзина // Материалы НПК, посвященной 55-летию ПГСХА. Пенза, 2006. с. 37-39.

19. Карпова, Г.А. Эффективность использования регуляторов роста и бактериальных препаратов на яровой пшеницы / Г.А. Карпова, Е.Н. Зюзина // Инновации молодых ученых агропромышленному комплексу: Научно-практическая конференция молодых ученых. Пенза, 2007. с.22-23.

20. Карпова, Г.А. Оптимизация продукционного процесса агроценозов яровой пшеницы и ячменя при использовании регуляторов роста / Г.А.Карпова, М.Е. Миронова // Нива Поволжья. Пенза, 2009. с.8-13.

21. Карпова, Г.А. Эффективность использования регуляторов роста и бактериальных препаратов в технологии возделывания ячменя / Г.А.Карпова, М.Е. Миронова // Земледелие. Пенза, 2008. с.39-40.

22. Кашина, О.А. Исследования влияния фосфоорганического соединения мелафена на рост и энергетические процессы клеток хлореллы: автореферат канд. биол. наук / О.А. Кашина. Казань, 2004. с. 21.

23. Кегль, Ф. Исследования над растительными ростовыми веществами / Ф. Кегль // Успехи химии. – Т. 5. Москва, 1936. с. 897.

24. Кефели, В.И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны / В.И. Кефели. Москва, 1974. с.132.

25. Кефели, В.И. Рост растений / В.И. Кефели. Москва: Колос, 1984. с.175.

26. Ковалев, В.М. Применение регуляторов роста растений для повышения устойчивости и продуктивности зерновых культур / В.М. Ковалев / ВНИИТЭИагропром. Москва, 1992. с. 48.

27. Коняев, И.С. Влияние цитокинина на рост, органогенез и активность корней у пшеницы разных биотипов / И.С. Коняев, В.Н. Хрянин // Ре-

гуляторы роста и развития растений: тезисы докладов III Международной конференции. Москва, 1995. с. 25.

28. Костин, В.И. Теоретические и практические аспекты предпосевной обработки семян сельскохозяйственных культур физическими и химическими факторами / В.И. Костин. Ульяновск, 1998. с. 120.

29. Костин, В.И. Теоретические основы предпосевной обработки семян различными физическими и химическими факторами / В.И. Костин // Энергосберегающие технологии в растениеводстве: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. Пенза: РИО ПГСХА, 2005. с. 3-10.

30. Кулаева, О.Н. Гормональная регуляция физиологических процессов у растений на уровне синтеза РНК и белка / О.Н. Кулаева. Москва: Наука, 1982. с. 83.

31. Кулаева, О.Н. Цитокинин и абсцизовая кислота в регуляции роста и процессов внутриклеточной дифференцировки / О.Н. Кулаева, В.А. Хохлова, Т.А. Фованова // Гормональная регуляция онтогенеза растений. Москва: Наука, 1984. с. 82-85.

32. Кулаева, О.Н. Цитокинины, их структура и функция / О.Н. Кулаева. – Москва: Наука, 1973. с. 264.

33. Курсанова, А.Л. О возможности использования кининов для активации созревания и прорастания семян / А.Л. Курсанова, О.Н. Кулаева, Ю.Б. Коновалов // Агрохимия, 1966. № 4. с. 107-114.

34. Меламинавая соль бис (оксиметил) фосфиновой кислоты в качестве регулятора роста и развития растений и способ её получения / С.Г. Фаттахов, Н.Л. Лосева, В.С. Резник // Патент РФ № 2158735 от 10.11.2000. Москва.

35. Муромцев, Г.С. Гиббереллины / Г.С. Муромцев, В.Н. Агнестикова. Москва: Наука, 1984. с. 207.

36. Никелл, Л.Дж. Регуляторы роста растений / Л.Дж. Никелл. Москва: Колос, 1984. с. 192.

37. Овчаров, К.Е. Физиология формирования и прорастания семян / К.Е. Овчаров. Москва: Колос, 1976. с. 255.
38. Основы химической регуляции роста и продуктивность растений / Г.С. Муромцев, Д.И. Чканников, О.Н. Кулаева, К.З. Гамбург. Москва: Агропромиздат, 1987. с. 383.
39. Офицеров, Е.Н. Углеводы амаранта и их практическое использование / Е.Н. Офицеров, В.И. Костин. Ульяновск, 2001. с.178.
40. Плешков, Б.П. Практикум по биохимии растений / Б.П. Плешков. Москва: Агропромиздат, 1985. с.255.
41. Полевой, В. В. Физиология растений / В.В. Полевой. Москва: Высшая школа, 1982. с. 464.

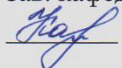
МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования

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 2018 г.

Задание

По ВКР студента: Мартыновой Надежды Александровны

Тема работы: «Влияние регуляторов роста на физиолого-биохимические процессы при прорастании семян»

Утверждена приказом по Университету от «28» ноября 2018 г. № 1096/0

Срок сдачи студентом законченной работы «26» мая 2020 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	<i>выполнено</i>
2.	Анализ учебной, научной, справочной литературы по теме: «Влияние регуляторов роста на физиолого-биохимические процессы при прорастании семян».	Февраль 2018-апрель 2019	<i>выполнено</i>
3.	Изучение методов экспериментального исследования, материалов исследования. Изучение спектра действия природных и синтетических регуляторов роста.	Май-август 2019	<i>выполнено</i>
4.	Проведение экспериментальных и аналитических исследований влияния регуляторов роста на ранние ростовые процессы зерновых культур.	Сентябрь 2019-апрель 2020	<i>выполнено</i>
5.	Оформление результатов исследования.	Май 2020	<i>выполнено</i>

Дата выдачи задания « 5 » декабрь 2018 г.Руководитель: *Карпова* Г.А. КарповаЗадание принял к исполнению *Мартынов*

ОТЗЫВ
РУКОВОДИТЕЛЯ ВЫПУСКНОЙ КВАЛИФИКАЦИОННОЙ РАБОТЫ

Тема выпускной квалификационной работы «Влияние регуляторов роста на физиолого-биохимические процессы при прорастании семян»

Автор (студент/ка) Мартынова Надежда Александровна

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 Карпова Галина Алексеевна, д.с.-х.н., зав. кафедрой 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	хорошо			

Отмеченные достоинства: проработан достаточный теоретический материал по изучаемому вопросу, работа отличается логичностью изложения, научностью.

Отмеченные недостатки: магистрант проявил невысокую самостоятельность при работе над диссертацией, других значительных недостатков не отмечено

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

Руководитель:

« 5 » июня 2020 г.

РЕЦЕНЗИЯ

на магистерскую диссертацию

Рецензент – Кошеляев Виталий Витальевич
доктор с.-х. наук, заведующий кафедрой «Селекция, семеноводство и биология растений» ФГБОУ ВО «Пензенский государственный аграрный университет»

Соискатель степени магистра – студент Мартынова Надежда Александровна
представил на рецензию магистерскую диссертацию на тему:
«Влияние регуляторов роста на физиолого-биохимические процессы при прорастании семян»
объемом 60 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

Прорастание семян – критический этап в жизни растений. Воздействие на организм в этот период может оказать влияние на все последующие этапы его роста и развития. Успешность прорастания в реальных условиях лимитируется в большой степени климатическими условиями. Любое положительное воздействие, способное активировать физиолого-биохимические процессы и повысить полевую всхожесть семян является важной задачей современного растениеводства.

Автором проведен анализ изменения ряда физиолого-биохимических процессов зерновых и крупяных культур под действием регуляторов роста. Рассмотрены основные процессы активации поглощения воды семенем, активации гидролитических ферментов, фермента перекисного окисления.

Работа изложена достаточно логично и грамотно, что является ее достоинством. Имеет определенную практическую значимость.

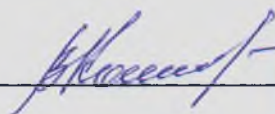
2. Основные выводы по магистерской диссертации:

Работа выполнена на достаточном научном уровне.

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 _____



Личную подпись Кошеляев В.В.
подтверждаю
Начальник управления кадров
Л.Е. Бычкова



СПРАВКА

о результатах проверки текстового документа на наличие заимствований

Проверка выполнена в системе
Антиплагиат.ВУЗ

Автор работы	Мартынова Надежда Александровна
Подразделение	кафедра "Общая биология и биохимия"
Тип работы	Магистерская диссертация
Название работы	ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ПРИ ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН
Название файла	Мартынова.docx
Процент заимствования	20.04 %
Процент самоцитирования	0.00 %
Процент цитирования	11.00 %
Процент оригинальности	68.96 %
Дата проверки	15:26:50 05 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	5.06.2020 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.