МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ 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

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

на тему

«ДЕЙСТВИЕ ЦИТОКИНИНА И АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЫ НА РОСТ И СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ У РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ РАЗНЫХ СОРТОВ»

Студент _____ Зенова Мария Алексеевна

Научный руководитель _____ Хрянин В.Н.

Нормоконтролёр _____ Солдатов С.А.

Рецензент _____ Вихрева В.А.

Работа допущена к защите (протокол заседания кафедры от 4.06.18 № 13)

Заведующий кафедрой _____ Карпова Г.А.

Работа защищена с отметкой отлично (протокол заседания ГЭК от 16.06.18 № 2)

Секретарь ГЭК _____ Солдатов С.А.

Пенза, 2018

ВВЕДЕНИЕ……..3
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ…….5
1.1 Ауксины…….5
1.2 Гиббереллины……9
1.3 Цитокинины……12
1.4 Этилен…….....18
1.5 Абсцизовая кислота…….20
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ……..25
2.1 Характеристика объекта исследования…….25
2.2 Методы исследования……27
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ……..31
3.1 Влияние 6-БАП и АБК на высоту проростков…….31
3.2 Влияние 6-БАП и АБК на длину корня…….36
3.3 Влияние 6-БАП и АБК на сырую и сухую массу…….39
3.4 Влияние 6-БАП и АБК на оводненность тканей……..44
3.5 Влияние 6-БАП и АБК на содержание пигментов……...49
ЗАКЛЮЧЕНИЕ…….54
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ…….56

ВВЕДЕНИЕ

Фитогормоны (от греч. *hormone* — вызывающий, побуждающий) — это вещества, которые образуются в маленьких количествах в одной части растения, транспортируются в другую его часть, вызывают там специфическую ростовую или формообразовательную функцию. [4, 6, 16, 47]. Все фиторгомоны делят на 5 групп: ауксины, гиббереллины, цитокинины, этилен, абсцизовая кислота [47].

Особенность фитогормонов состоит в том, что вырабатываются они в одних органах, а действуют на другие [16]. Они контролируют все этапы онтогенеза высших растений, влияют на ростовые процессы и устойчивость к неблагоприятным факторам [47].

В последние годы фитогормоны и их синтетические аналоги часто используют в сельском хозяйстве для повышения продуктивности растений. В частности, актуально данное применение и на озимой пшенице. В Пензенской области наиболее широко используются два сорта: Фотинья и Безенчукская 380 [53]. Поэтому тема данной работы весьма актуальна.

Цель данной работы — выяснить действие синтетического цитокинина 6-бензиламинопурина (6-БАП) и абсцизовой кислоты (АБК) на два сорта озимой пшеницы: Фотинья (урожай 2013 г.) и Безенчукская 380 (урожай 2014 г.).

Исходя из цели, были сформулированы следующие **задачи**:

1. Изучить влияние 6-БАП и АБК на рост проростков озимой пшеницы сортов Фотинья и Безенчукская 380.

2. Определить влияние 6-БАП и АБК на длину 14-дневных корней озимой пшеницы сортов Фотинья и Безенчукская 380.

3. Установить влияние 6-БАП и АБК на сырую и сухую массу проростков и корней озимой пшеницы сортов Фотинья и Безенчукская 380.

4. Рассчитать степень оводненности тканей озимой пшеницы сортов Фотинья и Безенчукская 380 под влиянием обработки семян 6-БАП и АБК.

5. Определить влияние 6-БАП и АБК на содержание пигментов растений озимой пшеницы сортов Фотинья и Безенчукская 380.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Ауксины

История открытия. Ауксины были первыми фитогормонами, которые подверглись исследованию. Начало исследований было положено в 1880 году Чарльзом Дарвиным и его сыном Фрэнсисом, которые изучали фототропизм. В результате данного опыта они сделали вывод, что существует «некоторый стимул», который «перемещается из верхней части в нижнюю, заставляя нижнюю изгибаться» [6, 8, 22]. Бойсен-Иенсен в 1913 году доказал, что это больше химическое влияние, нежели физическое. В 1919 году Пааль показал, что данное вещество оказывало стимулирующее влияние на рост именно в той части колеоптеля, которая находилась над верхушкой [8, 22].

И наконец, в 1926-1928 годах Вентом было доказано, что рост стимулирует химическое соединение, которое обладает способностью к диффундированию. Он назвал это вещество ауксином (от греч. *auxem* — расти) [8, 22]. В 1934 году немецкому ученому Кеглю удалось выделить это вещество в больших количествах из мочи животных, что разрешило ему получить его в кристаллическом виде и установить химическую структуру [16].

Движение ауксина в растениях. Имеются данные о латеральном передвижении ауксина в стебле и корне. Оно происходит в верхушках колеоптелей в ответ на свет. С помощью опытов было показано, что свет порождает латеральное перемещение ауксина из освещенной части в затененную [6, 8].

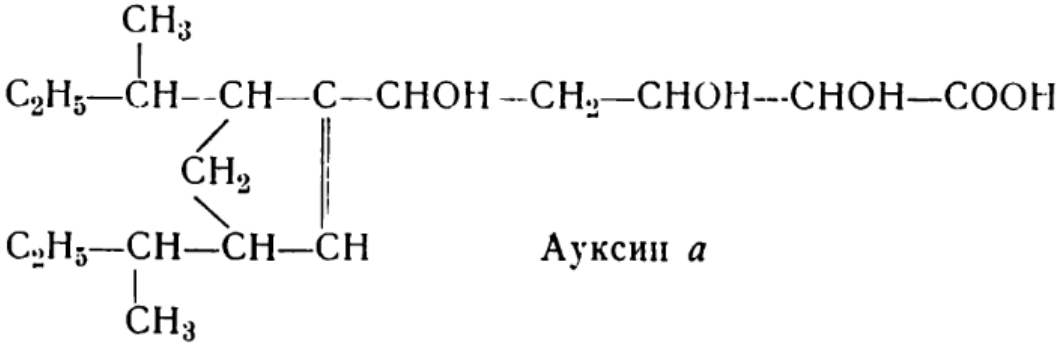
В ответ на действие силы тяжести латеральное перемещение происходит в стебле и корне. Если положить растение на бок, то стебель изгибается вверх. Это явление является отрицательным геотропизмом, поскольку побег наклоняется в сторону, противоположную силе тяжести. В

корне, напротив, наблюдается положительный геотропизм, так как корни изгибаются в сторону силы тяжести: корни расположенных горизонтально растений изгибаются вниз [6, 8].

Обычно ауксины активнее передвигаются по продольным осям растения в одном направлении, чем в другом. Это говорит о поляризованности передвижения ауксинов в корне и стеблях [6, 8, 16, 47]. Но все же это движение разное в различных частях растения. Так, в стеблевых тканях ауксины движутся от верхушки к основанию (базипетальное движение). В большей части корней же движение происходит акропетально, то есть от основания к верхушке [6, 8].

Биосинтез. У высших растений больше всего ИУК находится в активном камбии, в развивающихся почках и листьях, в формирующихся семенах, в пыльце. Наиболее сильно синтез ауксина происходит в верхушке главного побега [28], при прорастании семян [24].

Наиболее важными для роста растений считается 2 формы ауксина: ауксин *a* ($C_{18}H_{32}O_5$) и ауксин *b* ($C_{18}H_{30}O_4$) [13]. Ниже приведены химические формулы данных соединений (рисунок 1).



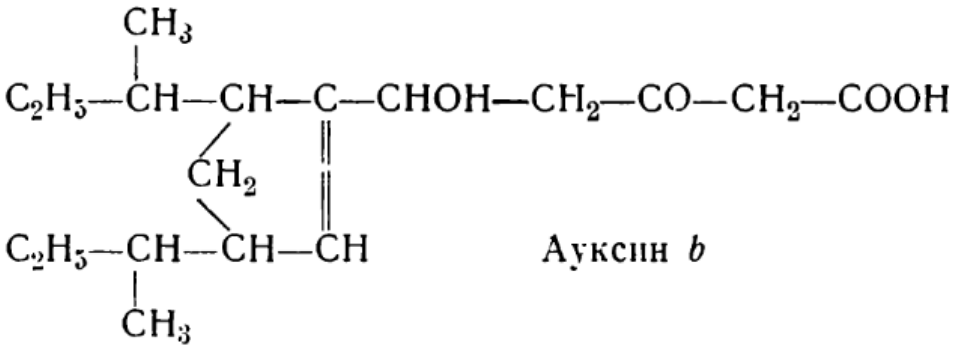


Рисунок 1. Структура ауксина a и ауксина b

Гетероауксин ($C_{10}H_9O_2N$), или β-индолилуксусная кислота (индолил-3-уксусная кислота, или ИУК) — самый распространенный в природе ауксин [4, 8, 13]. Она является производной от индола (C_8H_7N) [16] (рисунок 2).

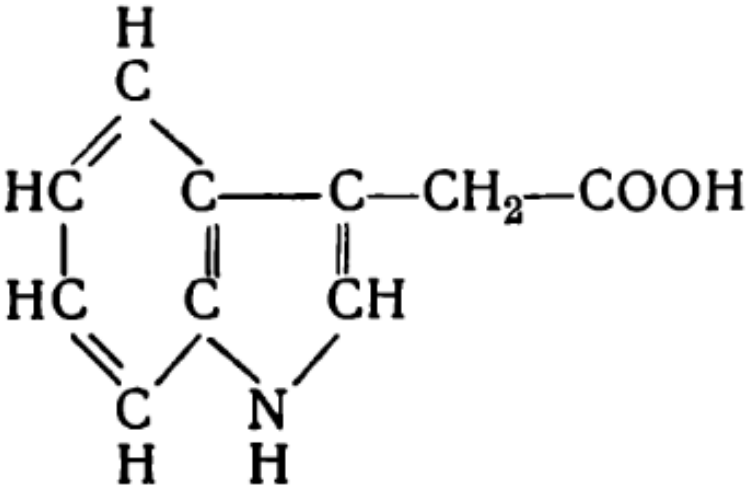


Рисунок 2. Структура β-индолилуксусной кислоты

В растении ИУК синтезируется из аминокислоты L-триптофана. У основной массы растений превращение L-триптофана в индолил-3-уксусную кислоту происходит следующим образом:

1. L-триптофан превращается в индолил-3-пировиноградную кислоту. Данная реакция катализируется триптофан-аминотрансферазой.

2. Индолил-3-пировиноградная кислота превращается в индолил-3-ацетальдегид. Реакция катализируется индолилпируват-декарбоксилазой.

3. Индолил-3-ацетальдегид превращается в индолил-3уксусную кислоту. Реакция катализируется либо кислород-зависимой индолилацетоальдегид-оксидазой, либо НАД-зависимой индолилацетоальдегид-дегидрогеназой [6, 8, 22].

Физиологическое действие. Доказано, что ауксины, как эндогенные регуляторы роста, участвуют во многих биохимических и физиологических процессах, а также в делении, дифференциации и растяжении клеток [5, 8, 14, 22, 26, 37, 40]. Также они участвуют в активных процессах регенерации, которые протекают в растениях: восстановление недостающих органов, заложение вегетативных почек, размножение каллосных клеток [15]. В частности, были проведены опыты с индолил-3-уксусной кислотой на

проростках гороха. Было показано, что ИУК приводит к повышению толщины стебля, так как увеличивались размеры клеток, составляющих коровую паренхиму. Помимо этого, индолилуксусная кислота активировала камбий и приумножала число клеток, за счет этого происходило повышение объема проводящих тканей [4].

Однако, в результате опытов было выяснено неоднозначное влияние ауксинов:

1. Когда концентрация ИУК становится больше определенного значения, его стимуляторное действие обращается, затем превращается в ингибиторное.

2. Для разных тканей концентрация ИУК, стимулирующая рост, различна. Так, например, для почек она составляет примерно 10^{-9} М [8].

Такие результаты объяснялись тем, что при достижении ауксином критической концентрации, выделяется этилен, который и оказывает ингибирующее действие. Сам же ауксин обладает именно стимулирующим действием [8].

Обработка индолил-3-уксусной кислотой (ИУК) увеличивала количество женских цветков у кукурузы [21] и тыквенных растений [32].

А. Г. Сидорский полагал, что ауксины могут воздействовать на проявление пола у растений через регуляцию углеводного обменам [33].

Механизм действия. ИУК оказывает воздействие на функциональную активность клеток и на аппарат транскрипции и трансляции [27]. Основными группами клеток, которые воспринимают действие ауксинов, являются клетки, которые дифференцируются около меристем. Основная реакция клеток — растяжение [8].

При проникновении в клетку, индолил-3-уксусная кислота соединяется со специфическими рецепторами. Тем самым она воздействует на функциональность мембран, полирибосом и работу ядерного аппарата. Находясь в плазмалемме, ауксин индуцирует работы H^+-помпы. Результатом этого является закисление матрикса клеточных стенок. Это, в свою очередь,

приводит к размягчению клеточных стенок и увеличению активности кислых гидролаз. Эти процессы являются необходимыми для роста клеток с помощью растяжения [28].

Применение. Ауксины применяют для искусственного укоренения черенков, для борьбы с сорняками, для ускорения опадания листьев хлопчатника, для регуляции плодоношения [16].

1.2 Гиббереллины

История открытия. Гиббереллины — группа соединений класса тетрациклических дитерпеноидов [47]. Открыты они были в 20-х годах японскими исследователями как метаболиты аскомицета [8, 22, 28].

Куросава в опытах 1926 года показал, что существует вещество, которое вызывает растяжение клеток у риса [6, 8, 22].

В 1939 году Ябута и сотрудники получили активное начало и кристаллизовали его. Данное вещество они назвали «гиббереллином», однако идентифицировать его не удалось [6, 8 28].

И только в 1954 году было показано, что «гиббереллин» представляет собой смесь. Из нее уже Кросс выделил первое чистое соединение — гибберелловую кислоту (ГК). В 1959 году Кроссом и сотрудниками было выяснено ее строение [8, 28].

Характеристика. Гиббереллины являются производными флуорена. Все гиббереллины — это карбоновые кислоты. Именно поэтому их еще называют гибберелловыми кислотами. В настоящее время известно много соединений, входящих в данную группу фитогормонов. Для того, чтобы их различать, им присвоили номенклатурные номера [6, 8]. Наиболее известное соединение – гибберелловая кислота $ГА_3$ (в дальнейшем будет называться гибберелловая кислота, или ГК) (рисунок 3). Другие соединения отличаются от нее лишь по химическому строению: количество двойных связей, боковых радикалов, лактонного кольца [4, 8, 16].

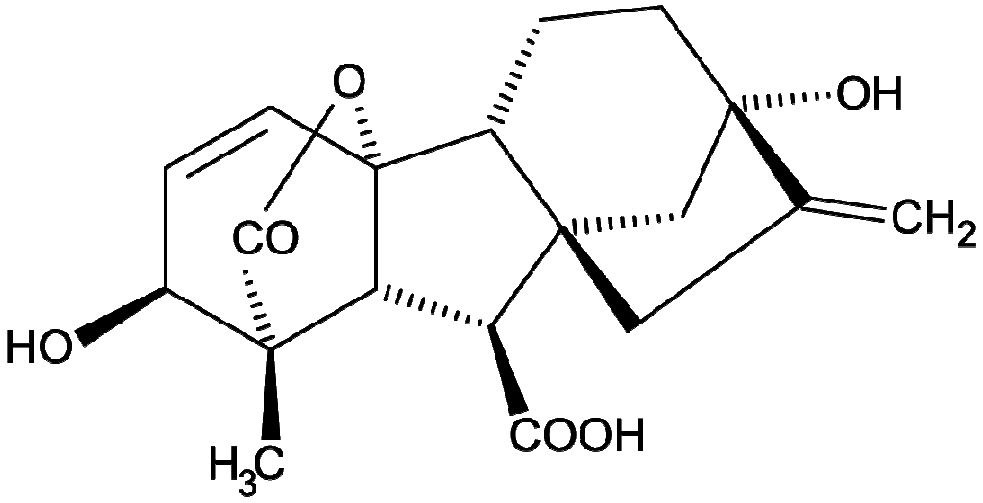


Рисунок 3. Структура гибберелловой кислоты $ГА_3$.

Биосинтез гиббереллинов. У высших растений наибольшее количество гиббереллинов находится в незрелых семенах. Синтезируются гиббереллины в основном в корнях и листьях [28].

Гибберелловая кислота возникает из четырех молекул ^{14}-С-мевалоновой кислоты. Мевалоновая кислота конденсируется с образованием геранил-гераниол-фосфата. Последний преобразуется в каурен, который, в свою очередь, превращается в $ГА_{12}$-альдегид. Из $ГА_{12}$-альдегида образуются другие гиббереллины [6, 8, 15, 16].

Передвижение в растениях. Было проведено много опытов для изучения механизма передвижения гиббереллинов в растениях. Все их результаты были подвергнуты критике, однако, было точно выяснено несколько пунктов:

1. Гиббереллины передвигаются по ксилеме и флоэме.
2. Они передвигаются по молодым тканям, таким, как верхушки корней и побегов, незрелые листья.
3. Для них не характерно полярности, как для ауксинов [8].

Что касается латерального перемещения, точно было установлено лишь то, что в прорастающем семени злаков гиббереллины перемещаются из щитка клетки в клетки алейронового слоя [8].

Физиологическое действие. Основное действие гиббереллинов — стимуляция роста стебля. Это связано с растяжением клеток, а не делением [8, 22]. Под влиянием обработки гиббереллином клеток верхушки стебля наблюдается увеличение длины междоузлий. Это обусловлено тем, что гиббереллин увеличивает митотическую активность в субапикальной меристеме и корпусе [4, 6]. Гиббереллины оказывают влияние на цветение растений [6].

Помимо вышеперечисленных эффектов гиббереллинов выделяют следующие:

1. способность выводить семена из состояния покоя,
2. замедление процессов старения и опадания листьев,
3. поддержание уровня хлорофилла, белков и РНК [6].

Как показывают многие исследования, влияние гиббереллинов на сексуализацию растений противоположно действию ауксинов [45].

Под действием гиббереллинов наблюдалось повышение количества феминизированных мужских растений у однодомной конопли. На женских особях растений под влиянием гиббереллина возникали мужские цветки [11].

Действие гиббереллина на формирование пола у конопли изучалось такими учеными, как Г. Г. Давидян и С. Н. Кутузова. В результате обработки гибберелловой кислотой посевов двудомной конопли в 25-35-дневном возрасте они наблюдали появление значительного числа однодомных растений [9, 10, 18].

Биологическая активность эндогенных гиббереллинов значительно ниже у женских растений конопли, чем у мужских [42]. Влияние гиббереллинов на проявление пола зависит от сроков и методов обработки, состояния апекса, возраста растений [43].

Механизм действия. Самым важным свойством гиббереллинов является стимулирование выделения α-амилазы, что ведет к распаду запасного крахмала. Только α-амилаза обладает способностью расщеплять

крахмал, поэтому ее образование является необходимым для прорастания семян [8].

Через 2-4 часа после включения гиббереллина начинается пролиферация мембран ЭПР (эндоплазматического ретикулума) [8].

Применение. При обработке растений гибберелловой кислотой усиливаются процессы роста и образуются преимущественно однодомные растения. Это позволяет проводить механизированную обработку конопли примерно на 3 недели раньше уборки хлебов. То есть, действие гибберелловой кислоты можно применять при выращивании конопли на волокно [45].

У некоторых сортов винограда гиббереллин вызывает партенокарпию (образуются плоды без семян), что позволяет увеличить количество ягод в грозди и повысить урожай винограда [44].

Гиббереллины используют для получения гибридных семян томатов. Гибберелловая кислота в бестычиночных томатах приводит к образованию пыльцы и дифференциации пыльников [50].

Гибберелловая кислота способствует росту пыльцевых трубок и прорастанию пыльцы [41].

1.3 Цитокинины

К классу цитокининов относят «производные пуриновых азоистых оснований, а именно аденина, в котором аминогруппа в шестом положении заменена различными радикалами» [47] (рисунок 4).

Синтезируются они в основном в корнях. Они поступают в надземные органы растения и обеспечивают деление клеток [6, 15]. Цитокинины обрели свое название благодаря способности стимулировать деление клеток (цитокенез) [20].

История открытия. Открытие цитокининов было осуществлено в 45-55-х годах Скугом, который проводил работы с культурой тканей. Он

выяснил, что в проводящей ткани содержится определенное вещество, которое стимулирует деление клеток в сердцевине табака [6, 8, 22].

В 1956 году из спермы сельди было выделено вещество, названное кинетином. В растительном организме данное вещество обнаружено не былою. В концентрации 1 мкг/мл вызывал деление клеток в сердцевине табака. Однако позже было выяснено, что кинетин не является природным соединением [6, 8, 16, 22].

Цитокинин — это вещество, которое стимулирует деление клеток в культуре каллусной ткани. Эта культура должна расти на питательной среде известного состава, которая включает необходимые вещества [8, 22].

Цитокинин был идентифицирован в 1963 году ученым Летам. В настоящее время данный цитокинин известен как зеатин [6, 8] (рисунок 4).

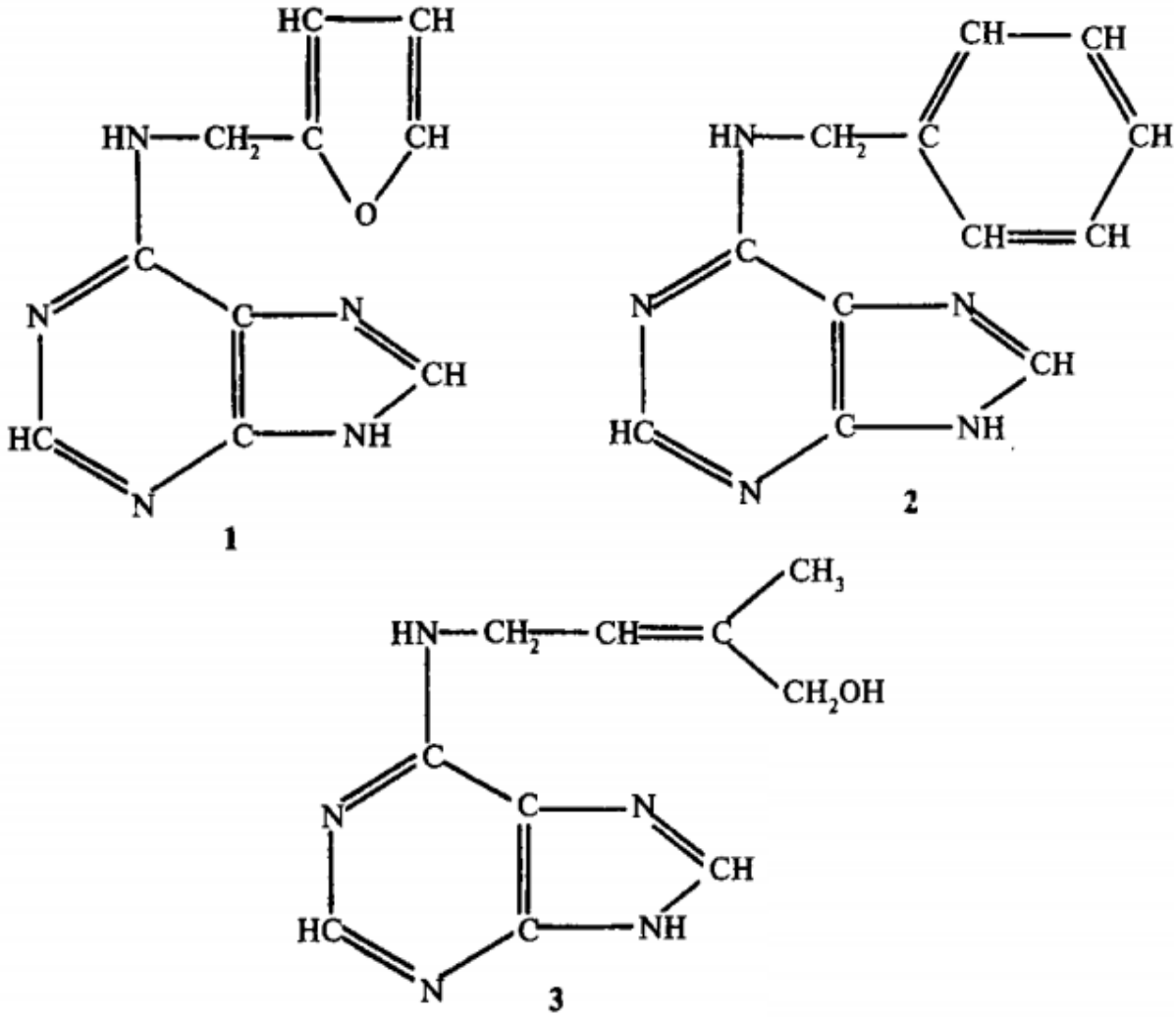


Рисунок 4. Структура цитокининов. 1 — кинетин, 2 — 6-БАП, 3 — зеатин

Биотесты и распределение в растениях. В настоящее время выделяют 6 цитокининовых биотестов:

1. Основаны на способности цитокининов индуцировать деление клеток. Позволяют обнаружить кинетин в концентрации 0,5-3 нг/мл, но требуют много времени (около 3 недель).

2. Основаны на способности цитокининов стимулировать формирование пигментов. Позволяют обнаружить кинетин в концентрациях 1-2 нг/мл, результаты известны через 3 дня.

3. Основаны на способности цитокининов замедлять старение листьев. Позволяет обнаружить кинетин в концентрациях 3-10 нг/мл, но процесс длится 6 дней.

4. Основаны на способности цитокининов стимулировать растяжение тканей у семядолей или изолированных листьев. Эффективнее использовать семядоли редиса, так как с их помощью можно определить кинетин в низких концентрациях (10 нг/мл).

5. Основаны на стимуляции роста водяных растений. Позволяют определить концентрацию кинетина от 10 до 60 нг/мл.

6. Основаны на стимуляции роста отрезков стеблей. Не специфичны, но для получения результатов нужен только один день [8].

Большая часть цитокининов располагается в корнях, созревающих плодах [8, 45] и прорастающих семенах [24].

В корнях главным образом сосредоточены следующие цитокинины: зеатин, зеатинтрибозилфосфат и зеатинтрибозид. В основном они расположены в верхушках корней [8,22].

В почках цитокинины начинают проявляться весной, ближе к периоду распускания. Тогда как в другой период цитокинины в почках не обнаруживаются [8, 22].

Передвижение в растениях. Наиболее богаты цитокининами развивающиеся семена и плоды [28]. Синтезируется цитокинин в верхушках корней, затем транспортируется в листья [8, 22].

Биосинтез. Аденилат-изопентилтрасфераза (цитокинин-синтаза) является первым ферментом в образовании цитокининов. Она катализирует перенос изопентильной группы от изопентилпирофосфата на аденозинмонофосфат. В результате данной реакции образуется изопентиладенинриботид, который превращается в транс-зеатинриботид и дигидрозеатинриботид. Последние продукты уже дают начало свободным формам цитокининов [3, 20, 30].

Физиологическое действие. В клетке цитокинины находятся в активной и неактивной формах. Неактивными формами являются N_9-гликозиды и гликозиды по гидроксилам изопентильного фрагмента [38].

Эффекты цитокининов обычно разделяют на две группы:

1. стимуляция деления клеток и дифференциации,
2. замедление процессов старения [8, 22].

Действие цитокининов как стимуляторов деления клеток в первый раз было показано в опытах с культурой растительных тканей, что и положило начало определению цитокининов. Они оказывают стимулирующее действие на митоз. Также цитокинины оказывают важное воздействие на дифференциацию клеток и органогенез. Но в данном случае их влияние определяется тем, в каком соотношении концентраций в растении они находятся с индолил-3-уксусной кислотой и гиббереллловой кислотой [8, 22]. Данные выводы были доказаны в результате опыта с каллусами табака, которые росли на агаровой среде, с различными соотношениями цитокининов, индолил-3-уксусной кислоты и гиббереллловой кислоты:

1. При отсутствии гормонов наблюдался слабый рост.
2. При наличии только ИУК отмечалось растяжение клеток, но отсутствовало деление клеток и их дифференциация.
3. Наличие только цитокининов вызывало лишь рост, дифференциации не наблюдалось.
4. При присутствии цитокинина и ИУК происходил и рост, и дифференциация.

5. При низком соотношении цитокинина к ИУК наблюдались рост и дифференциация с образованием корней.

6. При высоком соотношении цитокинина к ИУК наблюдались рост и дифференциация, но с образованием в основном почек и листьев.

7. При низком соотношения цитокинина к ГК отмечались рост и дифференциация с формированием тонких растений с узкими листьями.

8. При высоком соотношении цитокинина к ГК наблюдались рост и дифференциация с формированием коротких зеленых растений с округлыми листьями [8].

Помимо вышеперечисленных, к первой группе эффектов цитокининов так же относятся: 1) стимуляция формирования почек, 2) стимуляция прорастания семян и 3) индукция образования клубней у сталонов картофеля. В случае стимуляции развития почек цитокинины играют роль в подавлении роста латеральных почек под воздействием растущего апекса стебля. В основе данного механизма лежит противодействие между ауксинами и цитокининами [8, 31].

Что касается второй группы эффектов цитокининов (замедление процессов старения), то данное влияние проще всего наблюдать на листьях [16]. Если взрослый лист оторвать от побега, то быстро наступит старение. Основной признак старения — пожелтение листьев, что говорит о том, что разрушается хлорофилл, который обычно маскирует каротиноиды. Однако, лист не стареет, если у него имеются боковые корни [8, 22].

Цитокинины участвуют в регуляции транспирации листьев. Она осуществляется через воздействие на устьичный аппарат. Цитокинины увеличивают транспирацию обрезанных листьев, порождают открывание устьиц [22, 23]. Они активируют синтез хлорофилла и задерживают его распад [3].

Влияние на сексуализацию растений цитокининов изучено мало [45]. Эффект от данной группы фитогормонов получить сложно, так как их действие ограничено местом нанесения [17]. Действие цитокининов на

проявление пола наиболее изучено на различных сортах винограда. Как синтетические, так и естественные цитокинины вызывают на мужских побегах винограда формирование функционально нормальных цветков [48]. Однако, при одновременном использовании кинетина (синтетического цитокинина) с гиббереллловой кислотой или индолилуксусной кислотой, не проявлялось его влияние на пол.

Механизм действия. Цитокинины индуцируют деление клеток, но это влияние наблюдается только в присутствии ауксина. При обработке цитокинином вместе с ИУК клетки растений переходят к делению. У семядолей тыквы цитокинин активирует рост клеток растяжением [8, 28].

Цитокинин необходим для нормального развития листа и для поддержания его аттрагирующей способности. Это было доказано К. Моресом и его сотрудниками. Они показали, что при обогащении тканей растения цитокинином предотвращается распад хлорофилла. Также они показали, что обработанный цитокинином участок листа становится зоной притяжения меченых аминокислот и других метаболитов [6, 28].

«На молекулярном уровне цитокинин в комплексе со специфическим белковым рецептором усиливает активность РНК-полимеразы и матричную активность хроматина» [28]. При этом увеличиваются количества полирибосом и синтез белков, в том числе некоторых ферментов, в частности нитратредуктазы [22, 28]. Также имеются данные о действии цитокинина на транспорт K^+, H^+ и Ca^+ [28].

При воздействии на растения низких или высоких температур цитокинины стимулируют работу аппарата биосинтеза белка. Благодаря этому создается благоприятная внутриклеточная среда [35].

Применение. Цитокинины используют для получения обоеполых или нормальных цветков на мужских побегах винограда [48]. Также их применяют для нарушения периода покоя клубней, для нарушения апикального доминирования [16].

1.4 Этилен

История открытия. Этилен, как гормон растений, впервые был открыт еще в 19 веке, когда люди обнаружили, что каменноугольный газ проявляет сильное воздействие на растения (например, быстро увядали цветы) [8]. В 1901 году физиолог Нелюбов обнаружил, что именно этилен в каменноугольном газе оказывает влияние на растения [8, 28].

В 1912 году Сиверс и Тру показали, что после того, как плоды лимона окуривали печным дымом (печи топились керосином), плоды быстро созревали [8]. В 1924 году Денни обнаружил, что активным компонентом этого дыма является этилен [8, 28].

Ранее этилен рассматривался только как некое загрязняющее вещество извне, и лишь в 1934 году Гейну удалось доказать, что этилен вырабатывается самими растениями [8].

Свойства. Этилен представляет собой бесцветный газ, который имеет эфирный запах. Он легче воздуха и легко воспламеняется. Температура плавлении этилена составляет 169,16°C, температура кипения — 103,71°C. Его формула — $H_2C\text{-}CH_2$ [8] (рисунок 5).

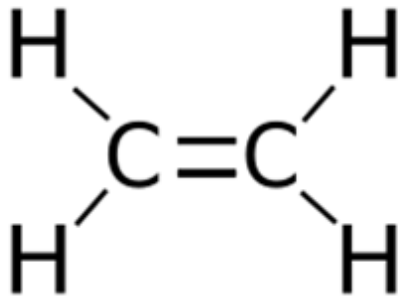


Рисунок 5. Структура этилена

Этилен свободно окисляется. Его окисление до этиленгликоля ($HOCH_2 \cdot CH_2OH$) под действием $KMnO_4$ применяется в сельском хозяйстве для его удаления из атмосферы [8].

Образование тканями. Этилен продуцируется многими соединениями [29]. Его образуют многие растения: голосеменными, покрытосеменными,

папоротниковыми, зелеными водорослями, мохообразными и некоторыми грибами [8, 28]. Помимо этого, этилен образуют цианобактерии и некоторые другие бактерии (например, *Escherichia coli*) [8].

У покрытосеменных все ткани воспроизводят этилен, но наибольшее его количество образуется в стареющих тканях и в незрелых тканях [16]. Здесь образуется более 1 нг/(г·ч). Зрелые же ткани образуют этилена менее 0,1 нг/(г·ч). Но все же зрелые ткани продуцируют этилен в больших количествах в определенных условиях: ранение, стресс, гормональные стимулы (цитокинины и ИУК) [8].

Передвижение в растениях. Этилен хорошо растворяется в воде и может перемещаться в водном растворе. Он проникает через мембраны, поскольку не обладает полярностью. Этилен в растении не транспортируется на большие расстояния, так как он действует недалеко от места, где синтезируется [8].

Биосинтез. Быстрее образование этилена происходит в созревающих плодах и стареющих листьях [28].

У высших растений этилен образуется из метионина. Ближайшим предшественником этилена является АЦК (1-аминоциклопропан-1-карбоновая кислота) (рисунок 6). АЦК также может служить формой транспорта этилена, которая перемещается по растению с транспортным соком [8, 28].

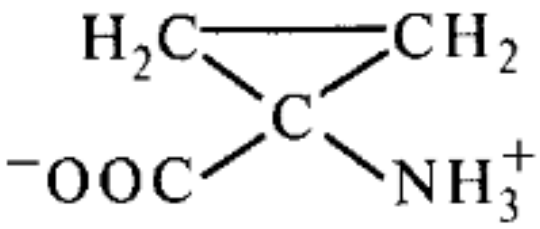


Рисунок 6. Структура 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты

Физиологическое действие. Выделяют следующие основные действие этилена на рост растений:

1. угнетение роста растений в длину,

2. подавление роста корней,
3. утолщение органов растений,
4. потеря геотропической чувствительности,
5. эпинастия листьев,
6. преждевременное опадание листьев,
7. стимуляция роста боковых корней,
8. ускорение созревания плодов [8, 13, 28].

Наиболее важным свойством является ускорение созревания плодов.

Этилен также воздействует на проявление пола у растений. Он тормозит развитие мужских и стимулирует формирование женских цветков у растений семейства тыквенных, в частности: дыня, огурец, тыква [34].

Механизм действия. Этилен останавливает полярный транспорт ауксина и содействует формированию его коньюгатов. С данным процессом связано воздействие этилена на усиление процессов опадания листьев и плодов, процессы старения [28]. При повреждении тканей или стрессе в растениях резко происходит выработка данного фитогормона. Также его синтез активирует повышение цитокинина или ауксина [8, 28].

Применение. Этрел, или 2-хлорэтилфосфоновая кислота, является продуцентом этилена [13]. Его применяют для быстрого созревания плодов [16].

1.5 Абсцизовая кислота

По химиечскому строению АБК — это сесквитерпеноид, который состоит из трех остатков изопрена (рисунок 7) [47].

История открытия. В 1963 году проходило два независимых опыта, в результате которых была открыта абсцизовая кислота: первый опыт проводили в Девисе, Калифорния Эддикотт и его сотрудники, второй опыт — в Аберистуите Уоринг и его сотрудники [8, 16, 28].

Эддикотт и его сотрудники выделили из хлопчатника вещество, которое увеличивает опадение листьев. Это вещество было активно даже в том случае, если наносить 0,01 мкг на определенный участок. Данное вещество было названо «абсцизином», и была определена его молекулярная формула: $C_{15}H_{20}O_4$. Также было определено, что абсцизин сдерживает рост отрезков колеоптелей, который был индуцирован индолил-3-уксусной кислотой, но гиббереллиновой активностью он не обладает [8, 28].

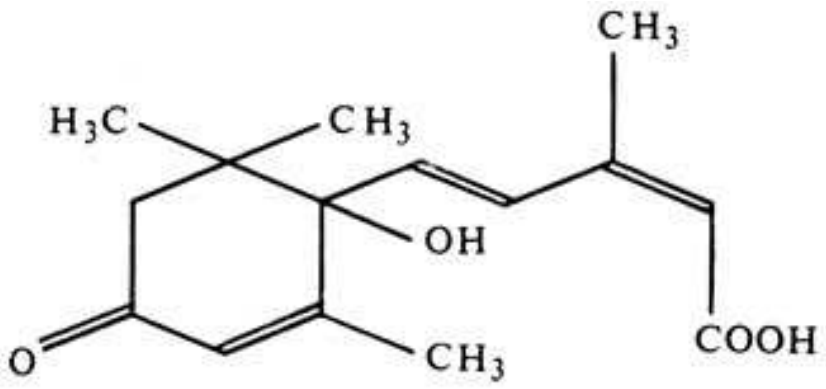


Рисунок 7. Структура абсцизовой кислоты

Уоринг и его сотрудники. Они смогли выделить из листьев березы вещество, которое индуцировало состояние покоя у почек. Они назвали данное вещество «дормином». Для того, чтобы определить химическую формулу данного вещества, Уоринг обратился к Корнфорту, который в 1965 году показал, что абсцизин и дормин идентичны [8, 28]. В 1967 году Эддикотт, Уоринг и Корнфорн назвали это вещество «абсцизовой кислотой» (АБК) [8].

Биотесты и распределение. Содержание абсцизовой кислоты определяют двумя способами:

– с помощью биотестов,

– физическими методами.

В основу биотестов легли следующие процессы:

1. активизация опадения черешков семядольных листьев хлопчатника,

2. подавление прорастания зародышей пшеницы,

3. сдерживание индуцированного индолил-3-уксусной кислотой роста колеоптелей овса,

4. подавление синтеза α-амилазы, который индуцируется гиббереллинами, в алейроновом слое ячменя,

5. подавление роста некоторых видов ряски,

6. стимуляция процесса закрывания устьиц.

К физическим методом относят:

1. поглощение в ультрафиолете,

2. дисперсию оптического вращения,

3. круговой дихроизм,

4. газо-жидкостную хроматографию,

5. сочетание масс-спектросскопии с газо-жидкостной хроматогафией (этот метод позволяет наиболее точно определить содержание абсцизовой кислоты) [8].

Что касается распределения в растении, абсцизовая кислота содержится в стеблях, корнях, листьях, почках, семенах и плодах. АБК определена у однодольных и двудольных, у покрытосеменных, у некоторых голосеменных (пихта белая, тис), у некоторых папоротниковых. Это говорит о том, что абсцизовая кислота находится во всех растительных организмах. Ее не обнаружили только в водорослях [8, 16].

Передвижение в растении. Внешне (экзогенно) введенная абсцизовая кислота обладает способностью быстро проходить в ткани и свободно распределяться по всем направлениям. Перенос АБК от одной клетки к другой происходит медленно, данный процесс не полярен. Абсцизовая кислота обнаружена во флоэмном и ксилемном соке, что дает возможность говорить о том, что именно таким образом она перемещается в растении [8].

Биосинтез. Наибольшее количество абсцизовой кислоты находится в зрелых плодах, старых листьях, покоящихся семенах и почках [16, 28].

Абсцизовая кислота синтезируется двумя основными путями:

1. из мевалоновой кислоты через Δ^3-изопентилпирофосфат и геранилпирофосфат,

2. путем распада каротиноидов. В данном случае образуется ксантоксин, который превращается в абсцизовую кислоту [8, 15, 28].

Физиологическое действие. Абсцизовая кислота является фитогоромоном-ингибитором. Она наиболее изучена и относится к природным регулятором развития и роста растений [25]. В опытах Энгельбрехта было показано, что в мужсиких соцветиях конопли находится больше абсцизовой кислоты, а в женских — больше цитокининов, что говорит о том, что АБК способствует усилению феминизации растений [49].

АБК оказывает влияние на устойчивость растений к неблагоприятным воздействиям внешней среды [35]. Есть данные о том, что под воздействием абсцизовой кислоты растения одной и той же формы могут быть устойчивы к одному виду патогенов, но при этом восприимчивы к другим [19, 23].

В основном абсцизовая кислота тормозит рост растений [28]. Она участвует в таких процессах, как старение листьев, покой семян, прорастание семян, образование клубней и созревание плодов [8, 28]. Однако, наиболее интересным является участие АБК в механизме геотропизма корней и закрывании устьиц [8].

Если рассмотреть растение, которое расположено горизонтально, то понятно, что его корни растут вниз под действием силы тяжести. Ранее считалось, что на это оказывает влияние перераспределение индолил-3-уксусной кислоты в корне. Однако позднее в опытах было показано, что в механизме геотропизма корней играет важную роль АБК: она синтезируется в корневом чехлике, перемещается по сосудистым тканям в направлении нарастания (базипетально) [8]. Но, если корень расположить горизонтально, то абсцизовая кислота под действием силы тяжести транспортируется в нижнюю часть, где она подавляет рост. Искривление корня вниз происходит потому, что не подавляется рост верхней части корня [8, 28].

Защита наземных растений от потери воды осуществляется двумя путями. Первый проявляется тогда, когда давление водяных паров становится больше, чем давление в межклетниках; в данном случае устьица закрываются. Во втором направлении участвует АБК: когда поглощение воды корнями становится меньше, чем потеря воды при транспирации [8]. Уменьшение величины водного потенциала приводит к повышению проницаемости хлоропластов для транспорта абсцизовой кислоты. Она образуется и накапливается в хлоропластах, проникает путем диффузии в цитоплазму мезофилла, перемещается от одной клетки к другой по плазмадесмам к замыкающим клеткам, где вызывает закрывание устьиц [8, 16]. Обработка АБК порождает снижение транспирации [23].

Механизм действия. В ответ на АБК в клетке возрастает уровень оксипролина, сахарозы и других осмотически активных веществ. Повышается осмотическое давление, что мешает потере воды [38]. Как отмечалось выше, абсцизовая кислота участвует в роли ингибитора роста почек и прорастания семян. Она накапливается в них при переходе в состояние покоя. АБК приближает распад НК, белков и хлорофилла, что говорит о ее влиянии на старение листьев и созревание плодов [28].

АБК способна быстро накапливаться в тканях растений в ответ на неблагоприятное воздействие внешней среды. Например, при дефиците воды она вызывает закрывание устьиц, тем самым снижая транспирацию [8, 28]. Абсцизовая кислота имеет возможность замедлять синтез РНК, ДНК и белков [30]. Помимо этого, она быстро воздействует на несколько физиологических процессов. Так, после обработки абсцизовой кислотой уже через 3 минуты наблюдается закрывание устьиц [8, 28].

Применение. Абсцизовую кислоту используют для повышения устойчивости растений к засухе. Помимо этого, обработка АБК приводит к повышению образования клубней у георгина [16].

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Характеристика объекта исследования

Объектом исследования является пшеница двух сортов: Фотинья (урожай 2013 года) и Безенчукская 380 (урожай 2014 года).

Пшеница считается самым распространенным на Земле культурным растением [39]. Ее растения приурочены к умеренному климату [2].

Классификация и систематика. Род Пшеница (*Triticum*) включает в себя в основном однолетние растения. Он относится к семейству Мятликовых (*Poaceae*) класса Однодольных (*Lilipsida*) отдела Цветковые (*Manoliophyta*) [46].

По уровню плоидности выделяют четыре вида пшеницы:

1) диплоидные (2n=14) — включает 4 вида;
2) тетраплоидные (2n=28) — 15 видов;
3) гексаплоидные (2n=42) — 7 видов;
4) октоплоидные (2n=56) — 10 видов [46].

Среди однолетних растений пшеницы наибольшее распространение получили озимые и яровые формы [46]. Пшеница сортов Фотинья и Безенчукская относится к озимым формам.

Ботаническая характеристика рода Пшеница. Корневая система мочковатая. Стебель представляет собой соломину, состоящую из междоузлий, которые разделены узлами [39].

Листья состоят из двух частей — влагалища и листа. В месте, где стеблевое влагалище переходит в листовую пластину располагаются язычок (лигула) и ушки (отростки краев влагалища). Лигула предотвращает попадание воды во влагалище [39].

Соцветие — колос, состоящий из стержня, который разделен на членики. Колоски состоят из двух чешуй, между которыми находятся цветки (рисунок 8) [39].

Цветок состоит из наружной и внутренней цветковых чешуй и репродуктивных органов: три тычинки и двухлопастной пестик (рисунок 8). У основания завязи расположены две лодикулы (пленки) [39].

Плод пшеницы — зерновка. Ее брюшная сторона прикрыта внутренней цветковой чешуей, спинная — наружной [39].

У сортов озимой пшеницы, отличающихся коротким стеблем, наблюдается высокое содержание пигментов. Величина содержания хлорофилла является важной предпосылкой для формирования высокого урожая [1].

Рисунок 8. Строение колоса пшеницы

Характеристика сорта Безенчукская 380. Сорт озимой мягкой пшеницы. Он считается самым популярным. Вегетационный период составляет 330-336 дней [51]. Сорт отличается стабильной продуктивностью и высоким качеством зерна [54].

Данный сорт характеризуется поникающим кустом, белой полой соломиной высотой около 115 см. Колос отличается средней плотностью, с

яйцевидной колосковой чешуей. Янтарно-коричневое зерно имеет округлую форму [54]. В колосе насчитывается около 31 зерна [55].

Урожайность составляет примерно 70ц/га. Процент зимостойкости составляет 95%. Для пшеницы сорта Безенчукская 380 характерна хорошая засухоустойчивость [55].

Характеристика сорта Фотинья. Сорт озимой мягкой пшеницы. Вегетационный период составляет 288-316 дней [52]. То есть данный сорт созревает на 1-2 дня раньше сорта Безенчукская 380.

Высота стебля может составляет примерно 124 см, что ниже сорта Безенчукская 380. Для сорта характерен белый цилиндрический колос длиной около 10 см. Колосковые чешуи имеют овальную форму, длина средняя. Красное зерно отличается яйцевидной формой [53].

Урожайность выше сорта Безенчуская 380, составляет примерно 3,79т/га. Процент зимостойкости варьирует от 70 до 92%, в зависимости от условий [53]. Засухоустойчивость такая же, как у сорта Безенчукская 380 [51].

2.2 Методы исследования

Лабораторный опыт проводился в лаборатории Пензенского Государственного университета Педагогического института им. В. Г. Белинского в середине февраля — начале марта 2018 года.

Нами были проведены исследования по влиянию цитокининов и абсцизовой кислоты на рост и содержание пигментов у двух сортов озимой пшеницы: Безенчукская 380 и Фотинья. Опыт проходил в 4 биологических повторностях, каждое измерение проводилось по 3 раза.

Были взяты около 100 семян каждого сорта и обработаны раствором $KMnO_4$ для дезинфекции. Затем семена замачивали на 24 часа в воде. Через сутки проросшие семена высаживали в чашки Петри на фильтровальную

бумагу: по 10 штук в каждую. Были использованы следующие растворы (по 20 мл):

1. контроль (дистиллированная вода),
2. синтетический цитокинин 6-бензиламинопурин (6-БАП) в концентрации 10 мг/л,
3. абсцизовая кислота (АБК) в концентрации 5 мг/л.

Затем все чашки Петри ставили в световую камеру. Температура воздуха на протяжении опыта варьировалась от 23°С до 25°С.

Семена пшеницы обоих сортов были высажены 16 февраля 2018 года. Лабораторный опыт шел 14 дней (2 недели), в течение которого отслеживались прорастание и рост проростков. Каждый день подливалась вода в необходимом количестве. Через сутки делали фотографии проростков и измеряли их высоту.

По окончании опыта измеряли длину 14-дневных проростков и длину 14-дневных корней. Из четырех повторностей одна была использована для определения содержания пигментов, три — для определения сырой и сухой массы вещества проростков и корней, оводненности тканей проростков и корней.

Показатели роста и сырой массы определяли путем измерения надземной части 40 растений для каждого варианта опыта. Затем взвешивали их на аналитических весах.

Содержание воды и сухой массы определяли по методу, описанным Н. Н. Третьяковым [36]. Измерения производили как для проростков, так и для корней. Для этого взвешивали по 1 повторности (10 образцов) для каждого варианта опыта.

Определение содержания пигментов проводилось колориметрическим методом с помощью фотоэлектроколориметра при длинах волн 665 (хлорофилл *a*), 649 (хлорофилл *b*) и 470 (каротиноиды) [56]. Расчеты производились по следующим формулам:

$$C_{хл\ a} = [(13{,}95D_{665} – 6{,}88D_{649})V]/m,$$

$$C_{хл\ b} = [(24{,}96D_{649}\text{-}7{,}32D_{665})\cdot V]/m,$$

$$C_{кар} = [1000D_{470}\cdot V/m\text{-}2{,}05C_{хл\ a}\text{-}114{,}8\ C_{хл\ b})]/245,$$

где $C_{хл\ a}$, $C_{хл\ b}$ и $C_{кар}$ — содержание хлорофиллов *a* и *b* и каротиноиднов (мг/г),

D_{665}, D_{649} и D_{470} — оптическая плотность при длинах волн (нм) 665, 649 и 470 соответственно,

m — масса навески (г),

V — объем этанола в пробирке ($см^3$).

Для всех измерений производились расчеты средней арифметической, ошибки средней арифметической, критерий Стьюдента для определения достоверности средней арифметической и степень достоверности полученных результатов [12]. Критерий Стьюдента определяли по данным, указанным в таблице 1.

Таблица 1 — Значения критерия Стьюдента t [12]

Число степеней свободы γ	Доверительные уровни			Число степеней свободы γ	Доверительные уровни		
	P_1=95% P'_1=0,95	P_2=99% P'_2=0,99	P_3=99,9% P'_3=0,999		P_1=95% P'_1=0,95	P_2=99% P'_2=0,99	P_3=99,9% P'_3=0,999
1	12,706	63,657	—	25	2,060	2,787	3,725
2	4,303	9,925	31,598	26	2,056	2,779	3,707
3	3,182	5,841	12,941	27	2,052	2,771	3,690
4	2,776	4,604	8,610	28	2,048	2,763	3,674
5	2,571	4,032	6,859	29	2,045	2,756	3,659
6	2,447	3,707	5,959	30	2,042	2,750	3,646
7	2,365	3,499	5,405	35	2,030	2,724	3,591
8	2,306	3,355	5,041	40	2,021	2,704	3,551
9	2,262	3,250	4,781	45	2,014	2,690	3,520
10	2,228	3,169	4,587	50	2,008	2,678	3,496
11	2,201	3,106	4,437	55	2,004	2,669	3,476
12	2,179	3,055	4,318	60	2,000	2,660	3,460
13	2,160	3,012	4,221	70	1,994	2,648	3,435
14	2,145	2,977	4,140	80	1,989	2,638	3,416
15	2,131	2,947	4,073	90	1,986	2,631	3,402
16	2,120	2,921	4,015	100	1,982	2,625	3,390
17	2,110	2,898	3,965	120	1,980	2,617	3,373
18	2,101	2,878	3,922	>120	1,960	2,5758	3,2905
19	2,093	2,861	3,883				
20	2,086	2,845	3,850		W_1=5%, или W'_1=0,05	W_2=1%, или W'_2=0,01	W_3=0,1%, или W'_3=0,001
21	2,080	2,831	3,819				
22	2,074	2,819	3,792		Уровни значимости		
23	2,069	2,807	3,767				
24	2,064	2,797	3,745				

Результаты измерений и вычислений были внесены в таблицы Microsoft Office Excel, на основе которых были построены графики и диаграммы.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование влияния синтетического цитокинина — 6-бензиламинопурина (6-БАП) и абсцизовой кислоты (АБК) на рост и содержание пигментов у озимой пшеницы сортов Фотинья и Безенчукская 380 показало, что влияние данных фитогормонов имеет сложный характер.

3.1 Влияние 6-БАП и АБК на высоту проростков

Анализ влияния 6-БАП на рост проростков пшеницы показал, что используемый нами раствор 10мг/л оказывает негативное влияние на данный процесс. Раствор 5мг/л АБК оказывает аналогичное действие.

Однако, разница между высотой 2-дневных проростков, семена которых были обработаны 6-БАП и контролем практически незаметна и для пшеницы сорта Фотинья (рисунок 9), и для пшеницы сорта Безенчукская 380 (рисунок 10).

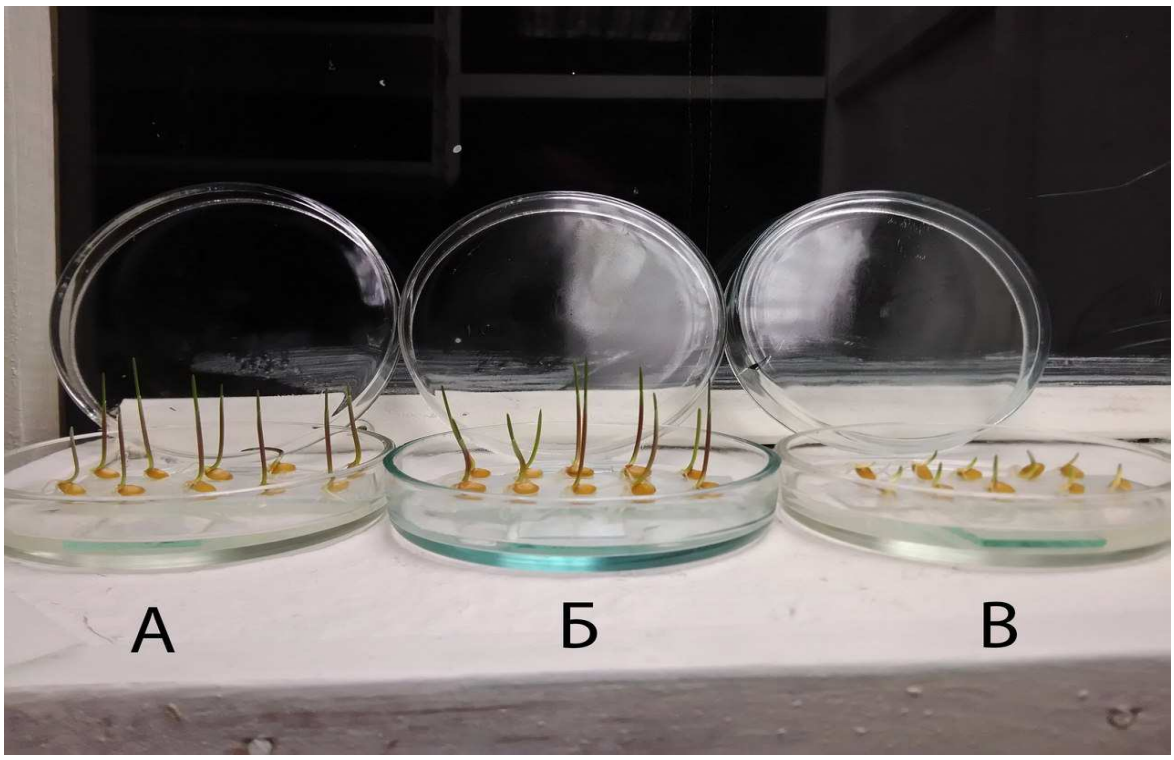


Рисунок 9. Двухдневные проростки озимой пшеницы сорта Фотинья. А — контроль, Б — 6-БАП, В — АБК

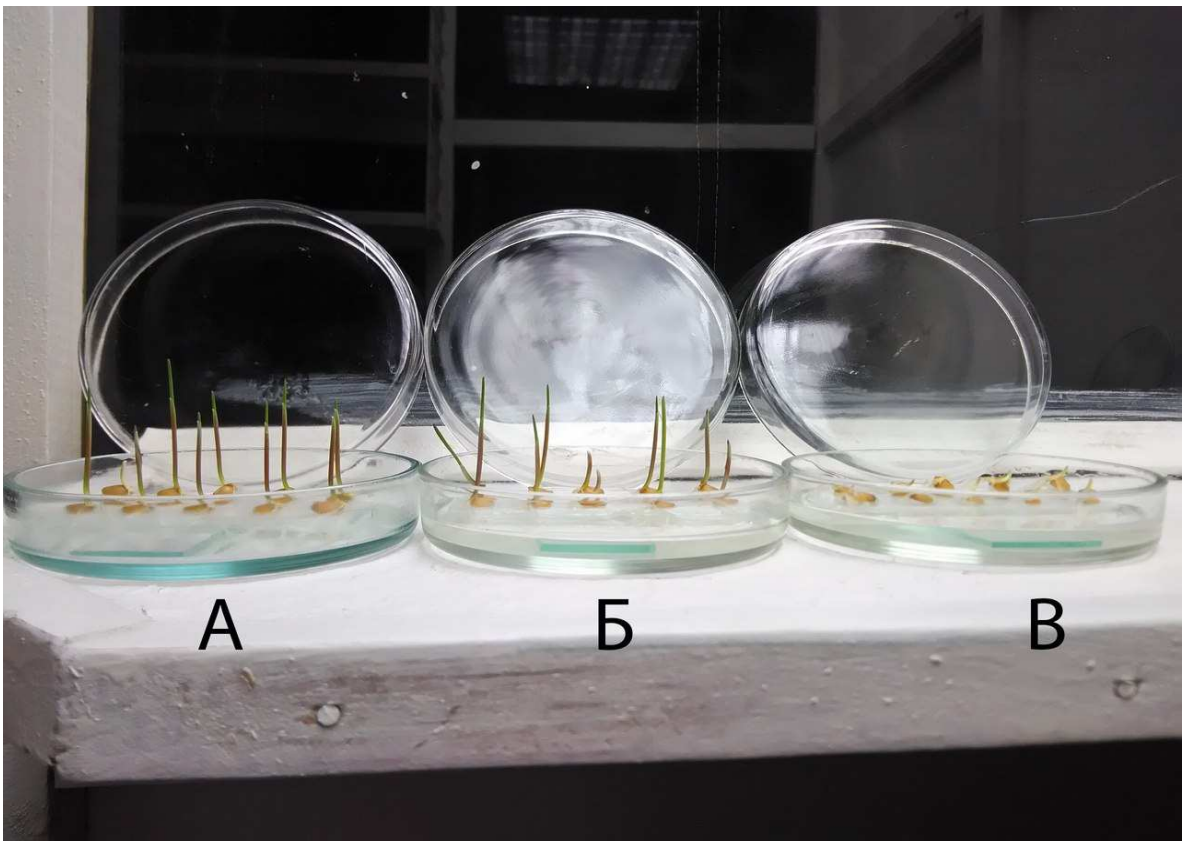


Рисунок 10. Двухдневные проростки озимой пшеницы сорта Безенчукская 380. А — контроль, Б — 6-БАП, В — АБК

Высота 14-дневных проростков сорта Фотинья в варианте, где семена были обработаны 6-БАП, уменьшилась на 53% по сравнению с контролем, а в варианте с обработкой АБК — на 81% (таблица 2, рисунок 11).

Таблица 2 — Влияние 6-БАП и АБК на рост проростков озимой пшеницы сорта Фотинья

Вариант опыта	Высота проростков *, см						
	18.02	20.02	22.02	24.02	26.02	28.02	02.03
Контроль	2,4 ±1,4	7,1 ±3,9	10,7 ±6	12,9 ±7,1	13,5 ±7,5	14,2 ±7,8	15,6 ±8,9
6-БАП	2,5 ±1,4	5,1 ±2,8	5,9 ±3,2	6,2 ±3,6	6,5 ±3,6	6,8 ±3,9	7,3 ±5
АБК	0,6 ±0,4	0,7 ±0,4	0,8 ±0,4	1 ±0,7	1,3 ±0,7	1,8 ±1,1	3 ±1,8
* — Среднее значение из 40 измерений							

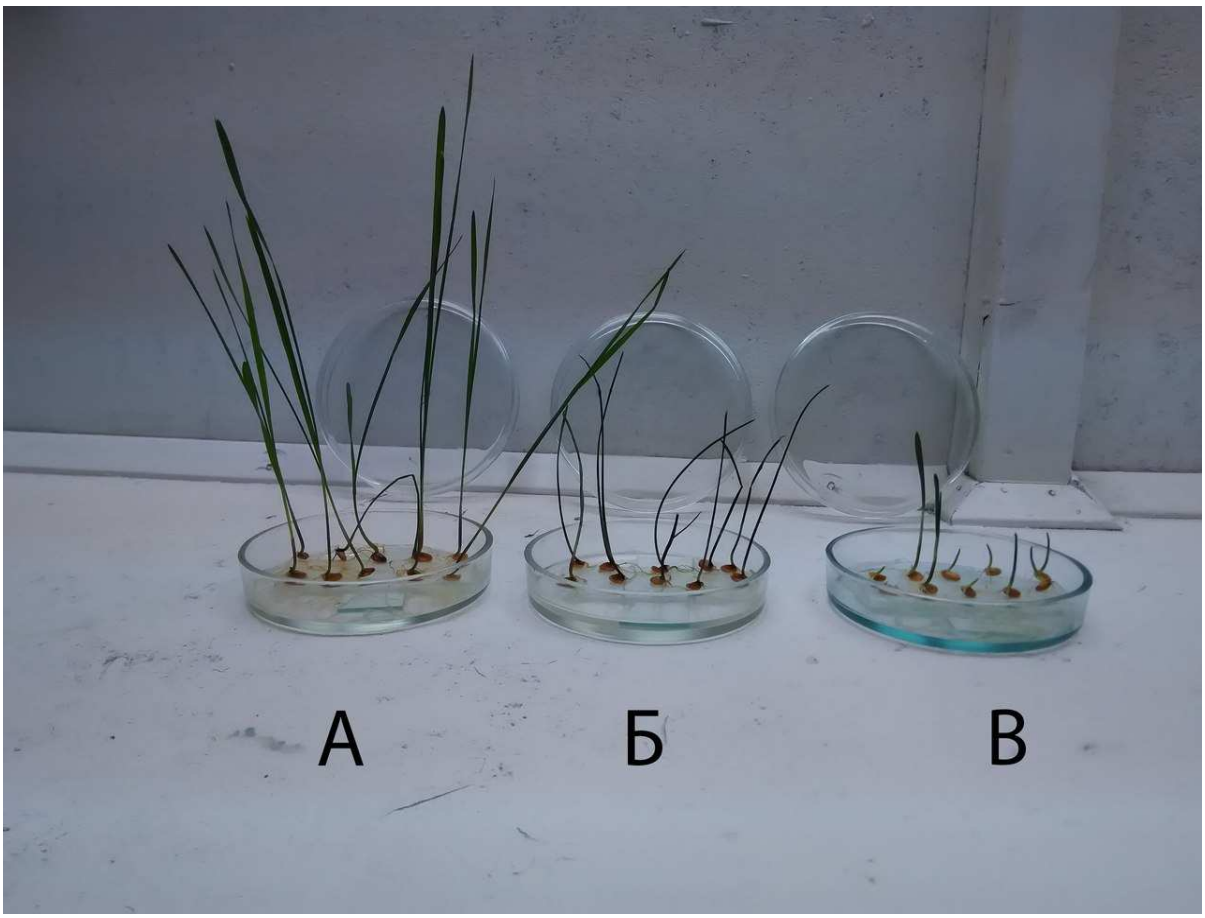


Рисунок 11. Четырнадцатидневные проростки озимой пшеницы сорта Фотинья. А — контроль, Б — 6-БАП, В — АБК

Влияние данных фитогормонов на рост проростков пшеницы сорта Безенчукская 380 сходно. При обработке 6-БАП уменьшение высоты 14-дневных проростков по сравнению с контролем составило 50%, при обработке АБК — 80% (таблица 3, рисунок 12).

Разница между высотой проростков контрольных и опытных вариантов стала особенно заметной к концу опыта, то есть на 14 день для пшеницы обоих сортов. На графике показано, как изменялась высота проростков сорта Фотинья (рисунок 13) и сорта Безенчуская 380 (рисунок 14) на протяжении 14-ти дней.

Доверительные интервалы (±) были построены на 99,9% доверительном уровне. Число степеней свободы составляет v=40-1=39. Исходя из данных таблицы 1 для расчетов использовался критерий Стьюдента t=3,551.

Таблица 3 — Влияние 6-БАП и АБК на рост проростков озимой пшеницы сорта Безенчукская 380

Вариант опыта	Высота проростков *, см						
	18.02	20.02	22.02	24.02	26.02	28.02	02.03
Контроль	2,5 ±0,4	7,1 ±3,9	11,5 ±6,4	14,6 ±8,2	15,3 ±8,5	15,7 ±8,9	16,1 ±8,9
6-БАП	2,4 ±1,4	5 ±2,8	6,5 ±3,6	7,1 ±3,9	7,4 ±4,3	7,7 ±4,3	8,1 ±4,6
АБК	0,5 ±0,1	0,6 ±0,1	0,7 ±0,1	0,8 ±0,2	1,1 ±0,4	1,9 ±0,7	3,2 ±1,8
* — Среднее арифметическое значение из 40 измерений							

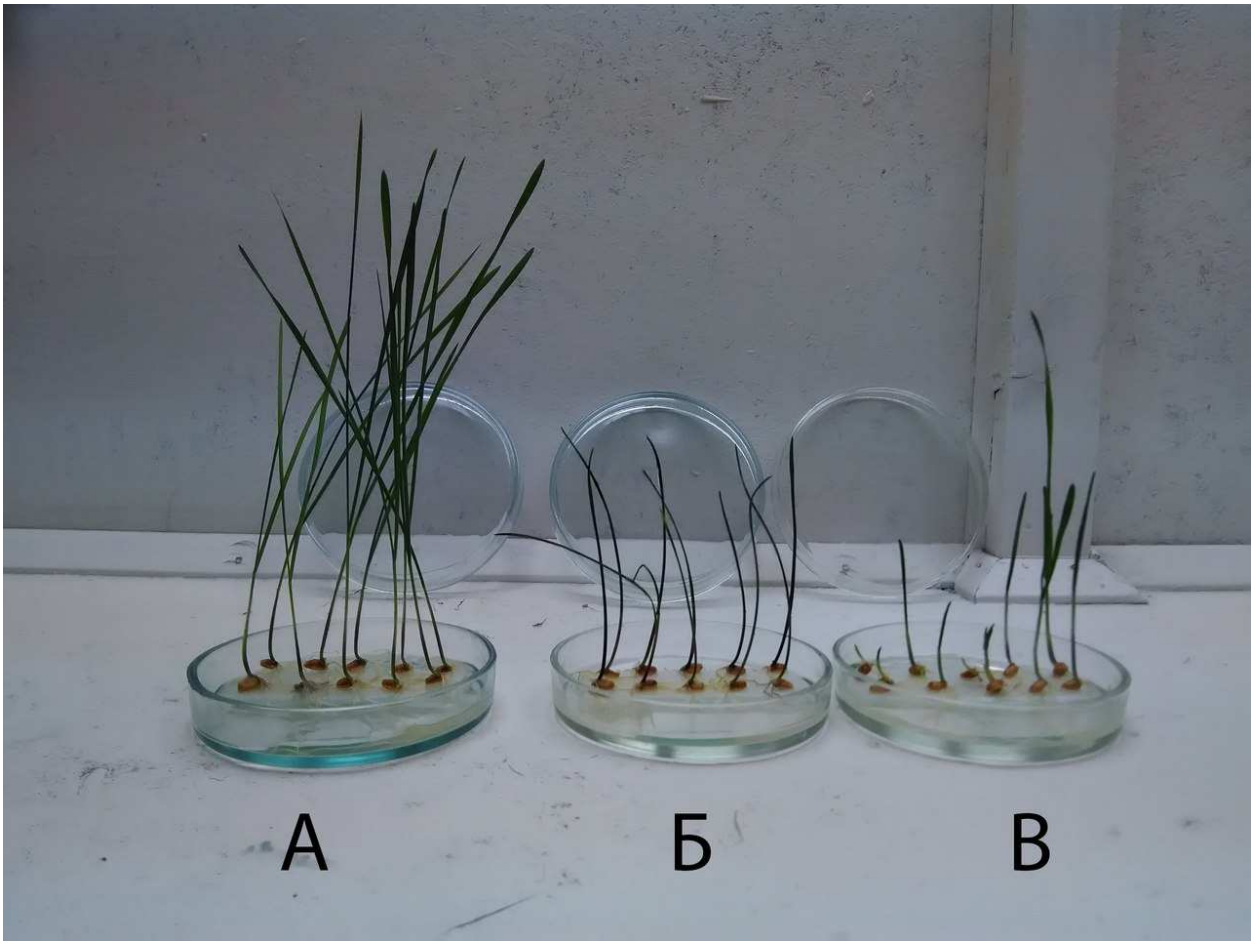


Рисунок 12. Четырнадцатидневные проростки озимой пшеницы сорта Безенчукская 380. А — контроль, Б — 6-БАП, В — АБК

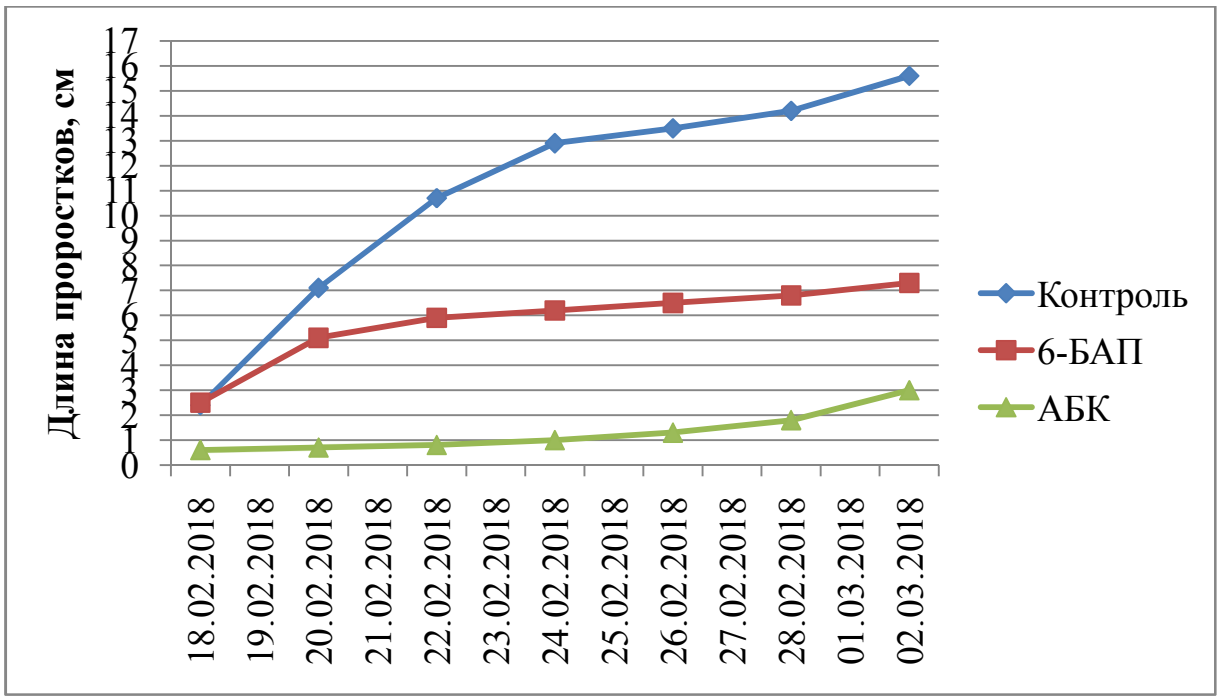


Рисунок 13. График влияния 6-БАП и АБК на рост озимой пшеницы сорта Фотинья

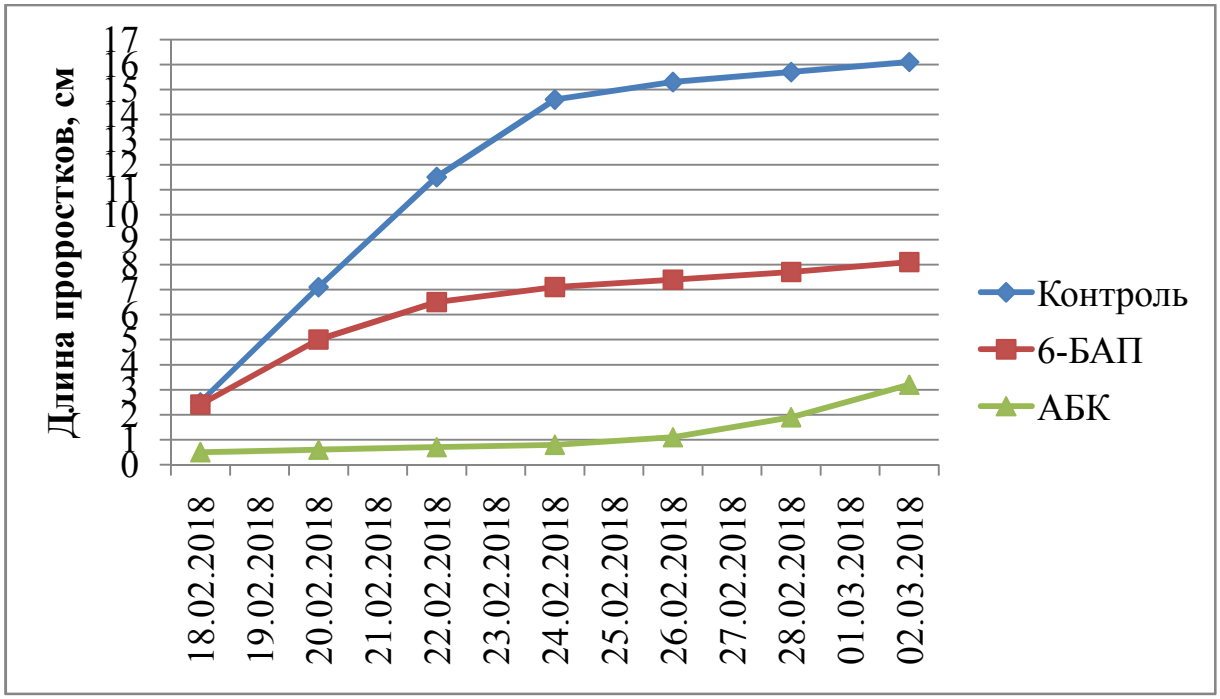


Рисунок 14. График влияния 6-БАП и АБК на рост озимой пшеницы сорта Безенчукская 380

Значение критерия Стьюдента для нашей выборки на 5% уровне значимости составляет 2,021, на 0,1% уровне значимости оно равно 3,551 (таблица 1). Полученные нами значения для обоих сортов превышают

табличные на протяжении всего опыта, что говорит о достоверности средней арифметической даже на 0,1% уровне значимости (таблица 4).

Таблица 4 — Критерий Стьюдента для оценки достоверности средней арифметической высоты проростков озимой пшеницы сортов Фотинья и Безенчукская 380

Сорт озимой пшеницы	Вариант опыта	Критерий Стьюдента t при доверительной вероятности 99,9%						
		18.02	20.02	22.02	24.02	26.02	28.02	02.03
Фотинья	Контроль	6	6,455	6,294	6,45	6,429	6,445	6,24
	6-БАП	6,25	6,375	6,556	6,2	6,5	6,182	5,2
	АБК	6	7	8	5	6,5	3,6	6
Безенчукская 380	Контроль	25	6,455	6,389	6,348	6,375	6,28	6,44
	6-БАП	6	6,25	6,55	6,455	6,167	6,417	6,231
	АБК	25	20	23	16	11	9,5	6,4

Таким образом, влияние 6-БАП на рост пшеницы обоих сортов оказал негативное влияние, что противоречит литературным данным [8, 47]. По-видимому, это связано с тем, что для данных сортов необходимо применять раствор 6-БАП в более низкой концентрации. Влияние АБК подтверждает литературные данные [8, 47]. Пшеница сорта Фотинья оказалась более чувствительной к влиянию 6-БАП и АБК на рост проростков.

3.2 Влияние 6-БАП и АБК на длину корня

Обработка семян пшеницы обоих сортов исследуемыми гормонами оказала отрицательное влияние и на длину корней. Однако, обработка АБК дала более высокие результаты по сравнению с контролем, чем обработка 6-БАП.

Так, длина корня 14-дневных растений пшеницы сорта Фотинья при обработке 6-БАП уменьшилась на 70% в сравнении с контролем, при обработке АБК — на 45% (таблица 5, рисунок 15).

Таблица 5 — Влияние 6-БАП и АБК на длину корня 14-дневных растений озимой пшеницы сорта Фотинья

Вариант опыта	Длина корня *, см
Контроль	11,5±1,5
6-БАП	2,4±0,7
АБК	6,3±1,8
* — Среднее арифметическое значение из 30 измерений	

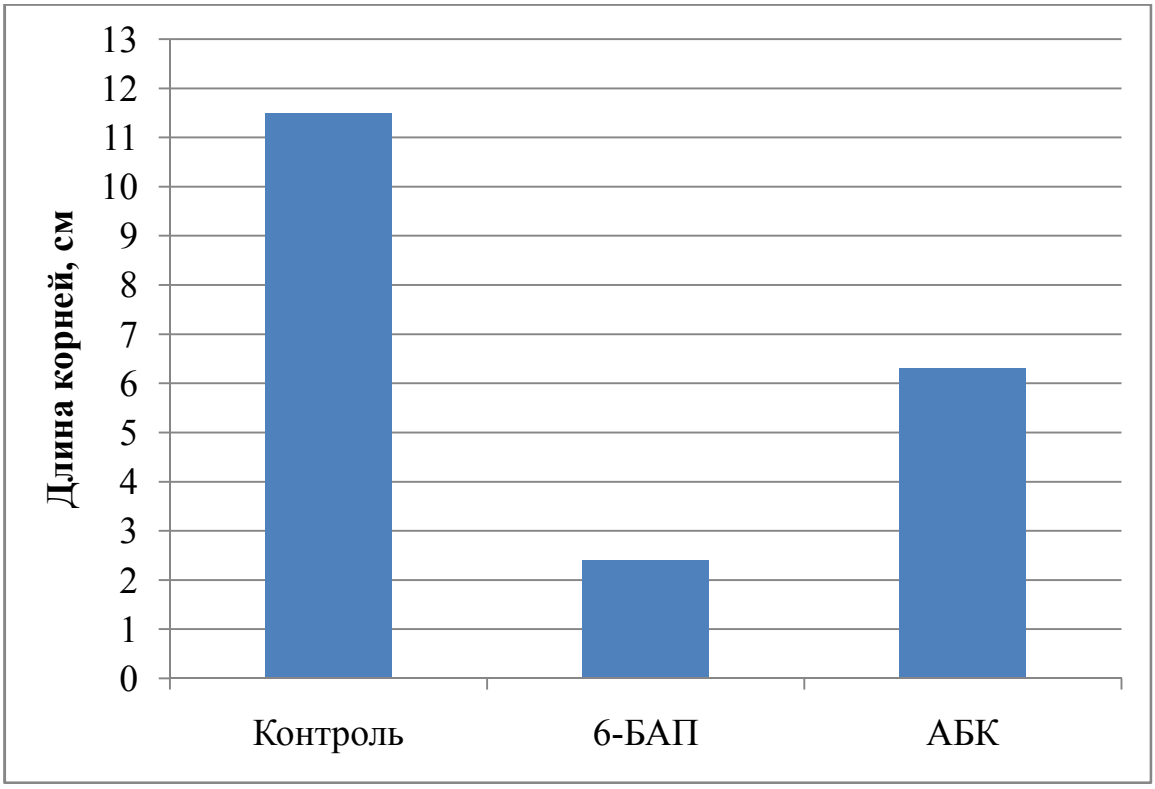


Рисунок 15. Диаграмма влияния 6-БАП и АБК на длину корня 14-дневных растений озимой пшеницы сорта Фотинья

На растения пшеницы сорта Безенчукская 380 фитогормоны оказали схожее влияние. Для обработки 6-БАП уменьшение длины корня 14-дневных растений составило 73%, для обработки АБК — 45% (таблица 6, рисунок 16).

Доверительные интервалы (±) были построены на 99,9% доверительном уровне. Число степеней свободы составляет v=30-1=29.

Исходя из данных таблицы 1 для расчетов использовался критерий Стьюдента t=3,659.

Таблица 6 — Влияние 6-БАП и АБК на длину корня 14-дневных растений озимой пшеницы сорта Безенчукская 380

Вариант опыта	Длина корня *, см
Контроль	12,2±2,2
6-БАП	3,5±0,7
АБК	6,7±2,2
* — Среднее арифметическое значение из 30 измерений	

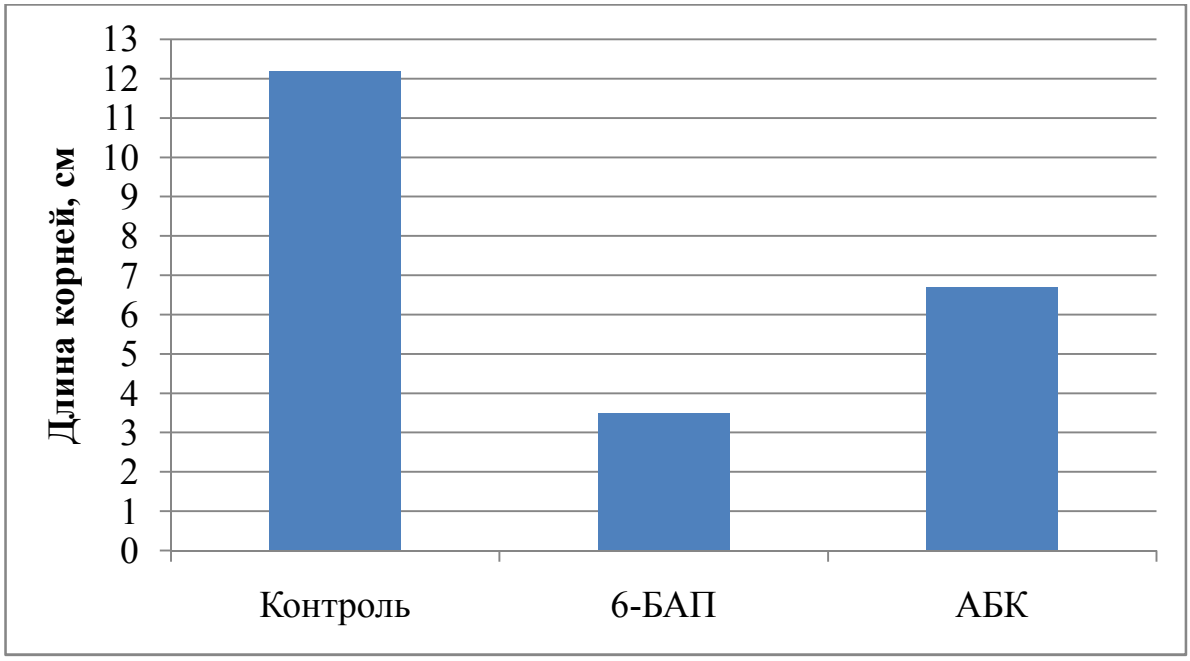


Рисунок 16. Диаграмма влияния 6-БАП и АБК на длину корня 14-дневных растений озимой пшеницы сорта Безенчукская 380

Значение критерия Стьюдента для нашей выборки на 5% уровне значимости составляет 2,045, на 0,1% уровне значимости оно равно 3,659 (таблица 1). Полученные нами значения для обоих сортов значительно превышают табличные, что говорит о достоверности средней арифметической даже на 0,1% уровне значимости (таблица 7).

Таким образом, результаты нашего опыта противоречат литературным данным [47]. 6-БАП значительно ингибировал рост корней по сравнению с

контролем. Влияние АБК показало результаты выше, чем обработка семян 6-БАП, но все же значения ниже контрольных. Влияние АБК на длину корней оказалось одинаковым для обоих сортов, 6-БАП же оказывало сильнее ингибирующее влияние на пшеницу сорта Безенчукская 380.

Таблица 7 — Критерий Стьюдента для оценки достоверности средней арифметической длины корня растений озимой пшеницы сортов Фотинья и Безенчуская 380

Сорт озимой пшеницы	Вариант опыта	Критерий Стьюдента t при доверительной вероятности 99,9%
Фотинья	Контроль	28,75
	6-БАП	12
	АБК	12,6
Безенчукская 380	Контроль	20,333
	6-БАП	17,5
	АБК	11,167

3.3 Влияние 6-БАП и АБК на сырую и сухую массу

Сырая масса проростков пшеницы сорта Фотинья уменьшилась как под влиянием обработки 6-БАП, так и АБК. Обработка 6-БАП уменьшила этот показатель до 47% от контроля, АБК — до 30%. Сухая масса также уменьшилась. Показатели следующие: для обработки 6-БАП — 88%, для обработки АБК — 30% (таблица 8, рисунок 17).

Сырая масса корней 14-дневных растений этого сорта значительнее уменьшилась при обработке 6-БАП. Для АБК наблюдалось уменьшение данного параметра до 79% от контроля, для 6-БАП — до 27 %. Такое же влияние фитогормоны оказали и на сухую массу корней. Наблюдались следующие показатели: для 6-БАП — 46%, для АБК — 55% от контроля (таблица 9, рисунок 18).

Таблица 8 — Влияние 6-БАП и АБК на сырую и сухую массу 14-дневных проростков озимой пшеницы сорта Фотинья

Вариант опыта	Сырая масса *, 10шт/г	Сухая масса *, 10 шт/г
Контроль	0,7585±0,0711	0,1293±0,0192
6-БАП	0,3571±0,0434	0,1143±0,0126
АБК	0,2254±0,1119	0,0384±0,0156
* — Среднее значение из 9 измерений		

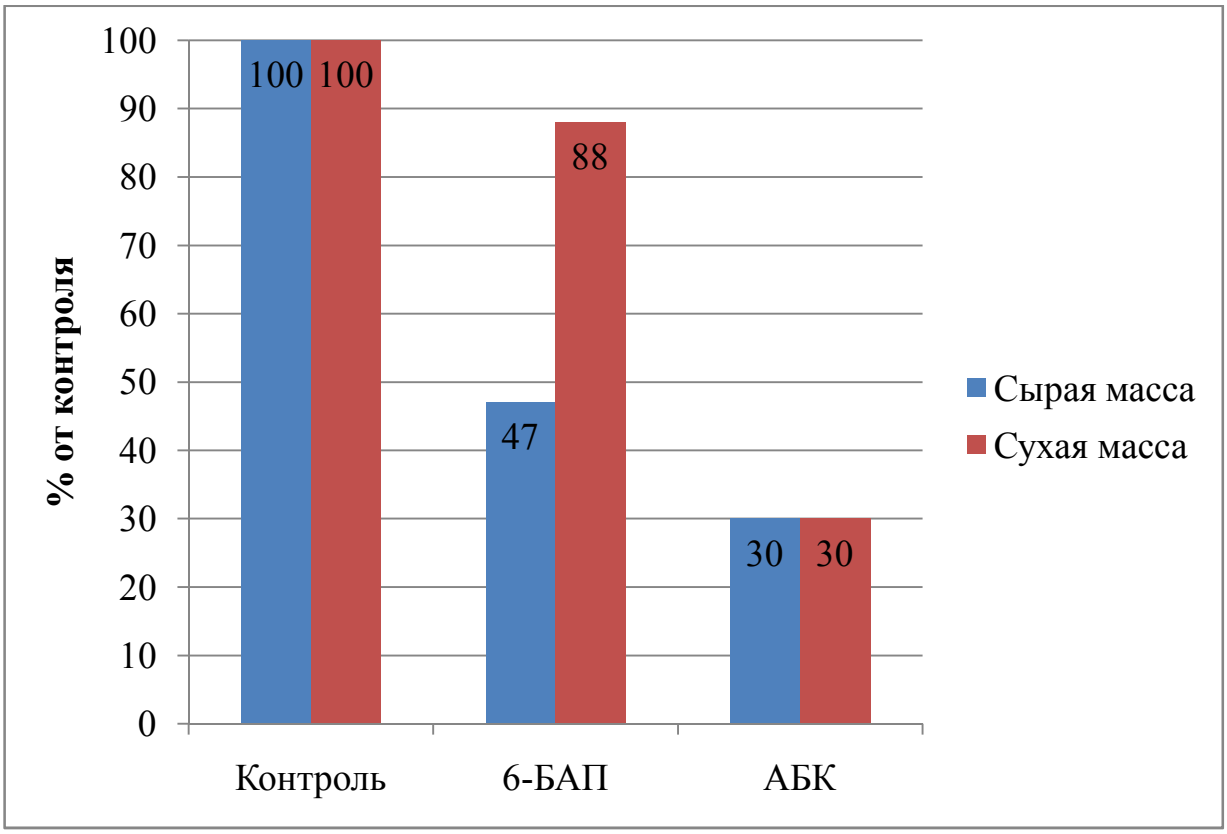


Рисунок 17. Диаграмма влияния 6-БАП и АБК на сырую и сухую массу 14-дневных проростков озимой пшеницы сорта Фотинья

Для пшеницы сорта Безенчуская 380 влияние данных фитогормонов на сырую и сухую массу проростков аналогичное. Уменьшение сырой массы для обработки АБК составило до 28% от контроля, для 6-БАП — 56%. Уменьшение сухой массы для АБК — 25%, для 6-БАП — 71% (таблица 10, рисунок 19).

Таблица 9 — Влияние 6-БАП и АБК на сырую и сухую массу корней 14-дневных растений озимой пшеницы сорта Фотинья

Вариант опыта	Сырая масса *, 10шт/г	Сухая масса *, 10 шт/г
Контроль	0,3141±0,1780	0,0608±0,0171
6-БАП	0,0855±0,0262	0,0281±0,0071
АБК	0,2483±0,1729	0,0337±0,0156
* — Среднее значение из 9 измерений		

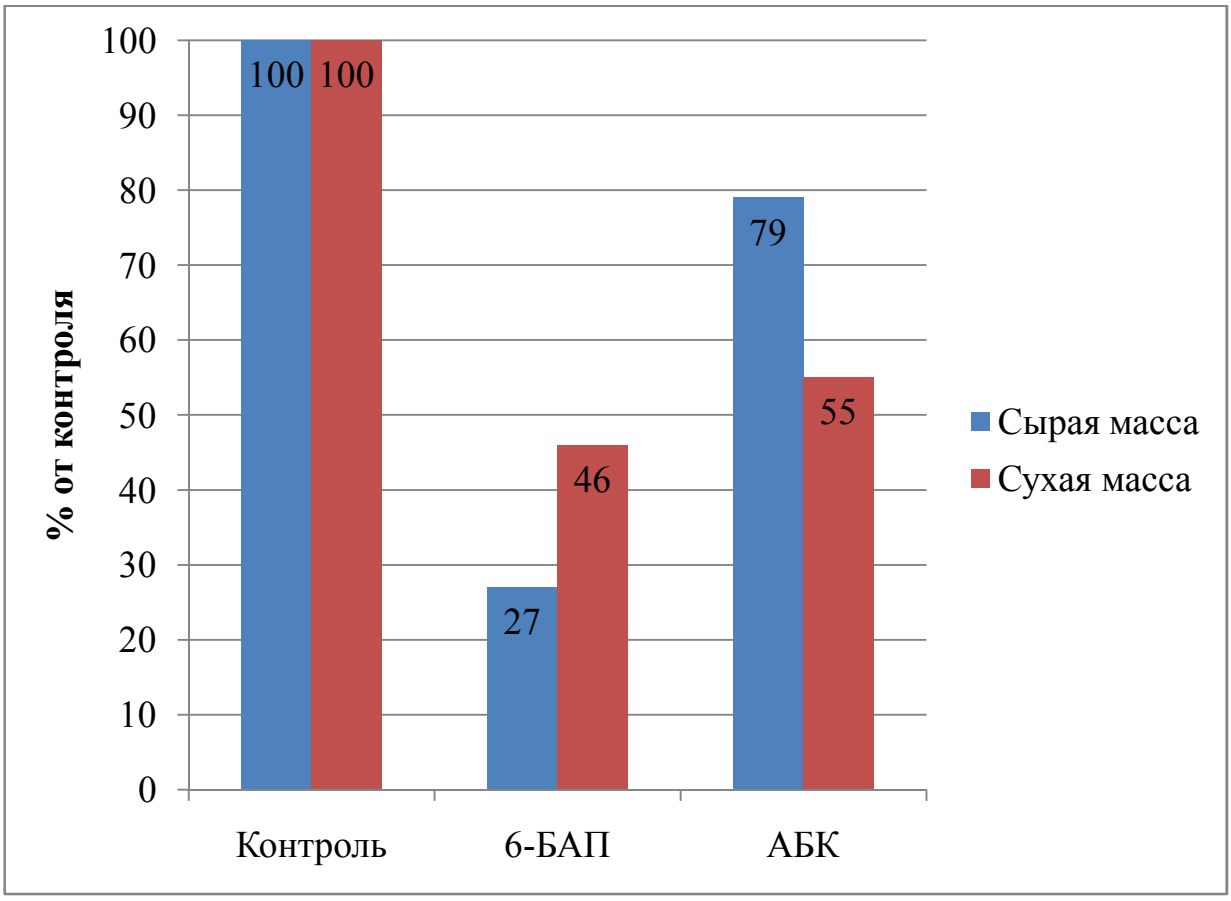


Рисунок 18. Диаграмма влияния 6-БАП и АБК на сырую и сухую массу корней 14-дневных растений озимой пшеницы сорта Фотинья

Влияние на сухую массу корней 14-дневных растений данного сорта практически одинаково и для обработки 6-БАП, и для обработки АБК. Наблюдалось уменьшение до 47% для обработки 6-БАП и до 45% — АБК по сравнению с контролем. Влияние данных фитогормонов на сырую массу аналогично: при обработке семян 6-БАП уменьшение составило до 27% по

сравнению с контролем, при обработке АБК — до 59% (таблица 11, рисунок 20).

Таблица 10 — Влияние 6-БАП и АБК на сырую и сухую массу 14-дневных проростков озимой пшеницы сорта Безенчукская 380

Вариант опыта	Сырая масса *, 10шт/г	Сухая масса *, 10 шт/г
Контроль	0,7715±0,3196	0,1431±0,0101
6-БАП	0,4358±0,0101	0,0989±0,0983
АБК	0,2166±0,1931	0,0363±0,0222
* — Среднее значение из 9 измерений		

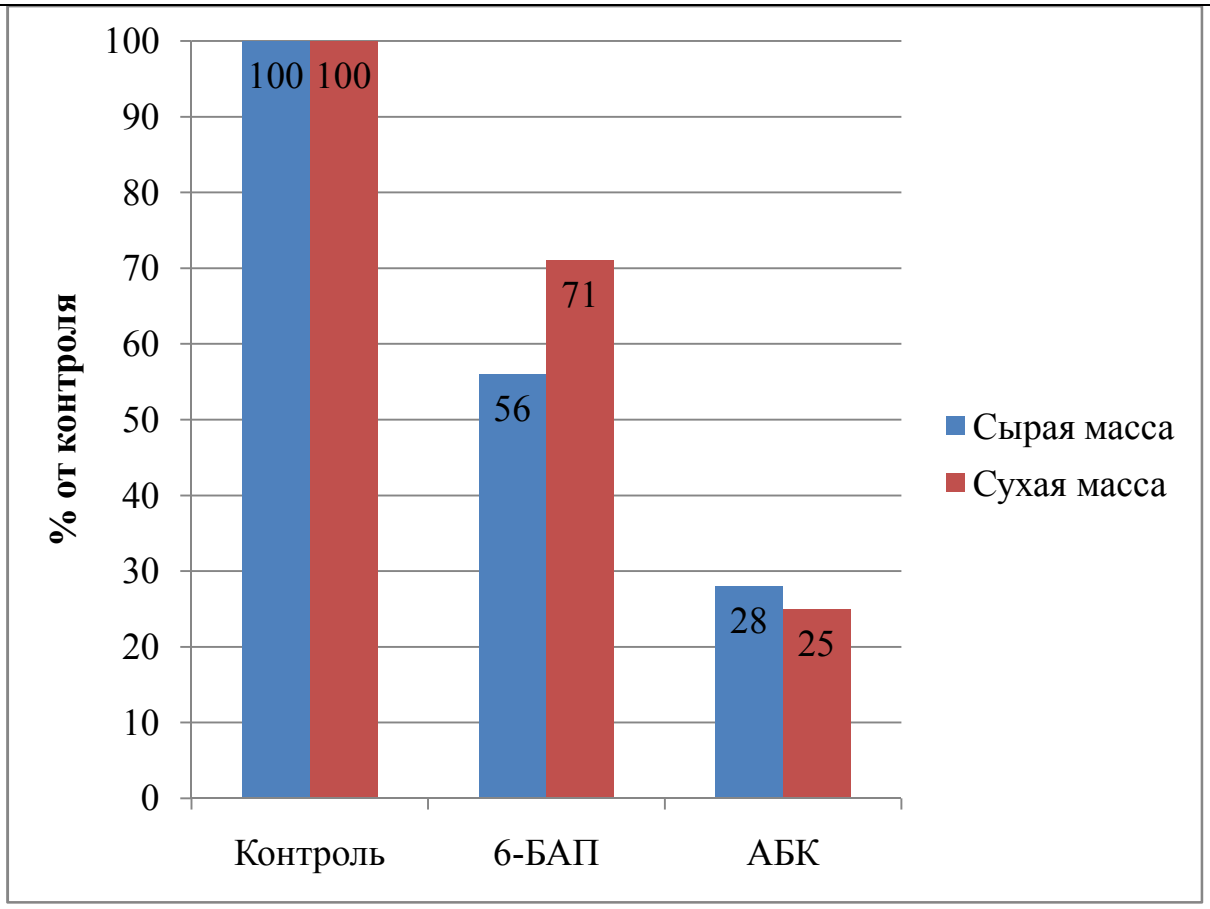


Рисунок 19. Диаграмма влияния 6-БАП и АБК на сырую и сухую массу 14-дневных проростков озимой пшеницы сорта Безенчуская 380

Доверительные интервалы (±) были построены на 99,9% доверительном уровне. Число степеней свободы составляет v=9-1=8 (9 измерения). Исходя из данных таблицы 1 для расчетов использовался критерий Стьюдента t=5,041.

Таблица 11 — Влияние 6-БАП и АБК на сырую и сухую массу корней 14-дневных растений озимой пшеницы сорта Безенчукская 380

Вариант опыта	Сырая масса *, 10шт/г	Сухая масса *, 10 шт/г
Контроль	0,4045±0,0983	0,0697±0,0101
6-БАП	0,1093±0,0060	0,0327±0,0020
АБК	0,2379±0,1457	0,0316±0,0121
* — Среднее значение из 9 измерений		

Значение критерия Стьюдента для нашей выборки на 5% уровне значимости составляет 2,306, на 0,1% уровне значимости оно равно 5,041 (таблица 1). Полученные нами значения для обоих сортов значительно превышают табличные, что говорит о достоверности средней арифметической даже на 0,1% уровне значимости (таблица 12).

Таблица 12 — Критерий Стьюдента для оценки достоверности средней арифметической сырой и сухой массы проростков и корня растений пшеницы сортов Фотинья и Безенчуская 380

Сорт озимой пшеницы	Вариант опыта	Критерий Стьюдента t при доверительной вероятности 99,9%			
		Проростки		Корни	
		Сырая масса	Сухая масса	Сырая масса	Сухая масса
Фотинья	Контроль	53,794	34,026	8,798	5,961
	6-БАП	41,523	45,72	16,442	20,071
	АБК	10,153	12,387	7,239	10,871
Безенчукская 380	Контроль	12,169	71,55	20,744	34,85
	6-БАП	217,9	5,072	91,083	81,75
	АБК	5,655	8,25	8,232	13,167

Таким образом, литературные данные об ингибирующем влиянии АБК [8] были подтверждены, стимулирующее влияние 6-БАП [8] — не подтвердилось. Оба фитогормона оказывают отрицательное влияние на

сырую и сухую массу проростков и корней обоих сортов. Однако, наибольшее ингибирующее влияние на сырую и сухую массу проростков обоих сортов и сухую массу корней пшеницы сорта Безенчукская 380 оказывает АБК, на сырую массу корней пшеницы сорта Фотинья и сорта Безенчуская 380 и сухую массу корней пшеницы сорта Фотинья — 6-БАП.

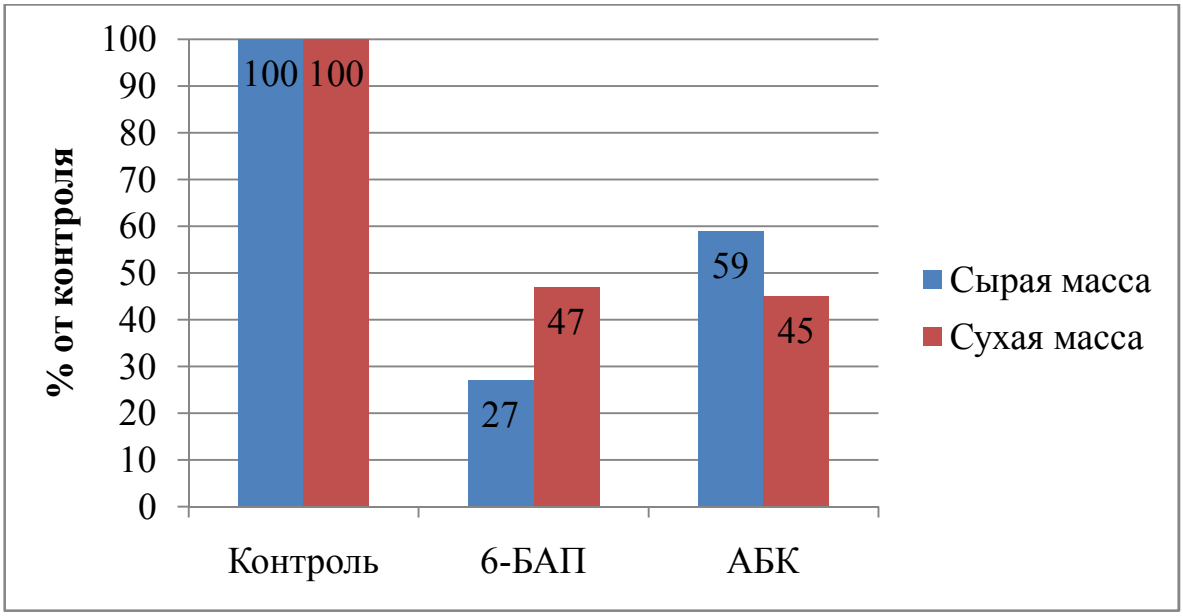


Рисунок 20. Диаграмма влияния 6-БАП и АБК на сырую и сухую массу корней 14-дневных растений озимой пшеницы сорта Безенчукская 380

3.4 Влияние 6-БАП и АБК на оводненность тканей

У 14-дневных проростков сорта Фотинья при обработке 6-БАП наблюдали пониженный уровень оводненности тканей по сравнению с контролем. При обработке АБК уровень оводненности такой же, как и у контрольных растений. Содержание воды для контроля и АБК составило 83% от сырой массы, для 6-БАП — 68% (таблица 13, рисунок 21).

Для пшеницы сорта Безенчукская 380 обработка семян 6-БАП приводила к уменьшению оводненности тканей 14-дневных проростков по сравнению с контрольными образцами, что составило 77% от сырой массы. Обработка же АБК этот показатель увеличивала до 83% (таблица 14, рисунок 22).

Таблица 13 — Влияние 6-БАП и АБК на оводненность тканей 14-дневных проростков озимой пшеницы сорта Фотинья

Вариант опыта	Содержание воды в тканях проростков *, 10 шт/г
Контроль	0,6293±0,0978
6-БАП	0,2428±0,0060
АБК	0,1870±0,1457
* — Среднее значение из 9 измерений	

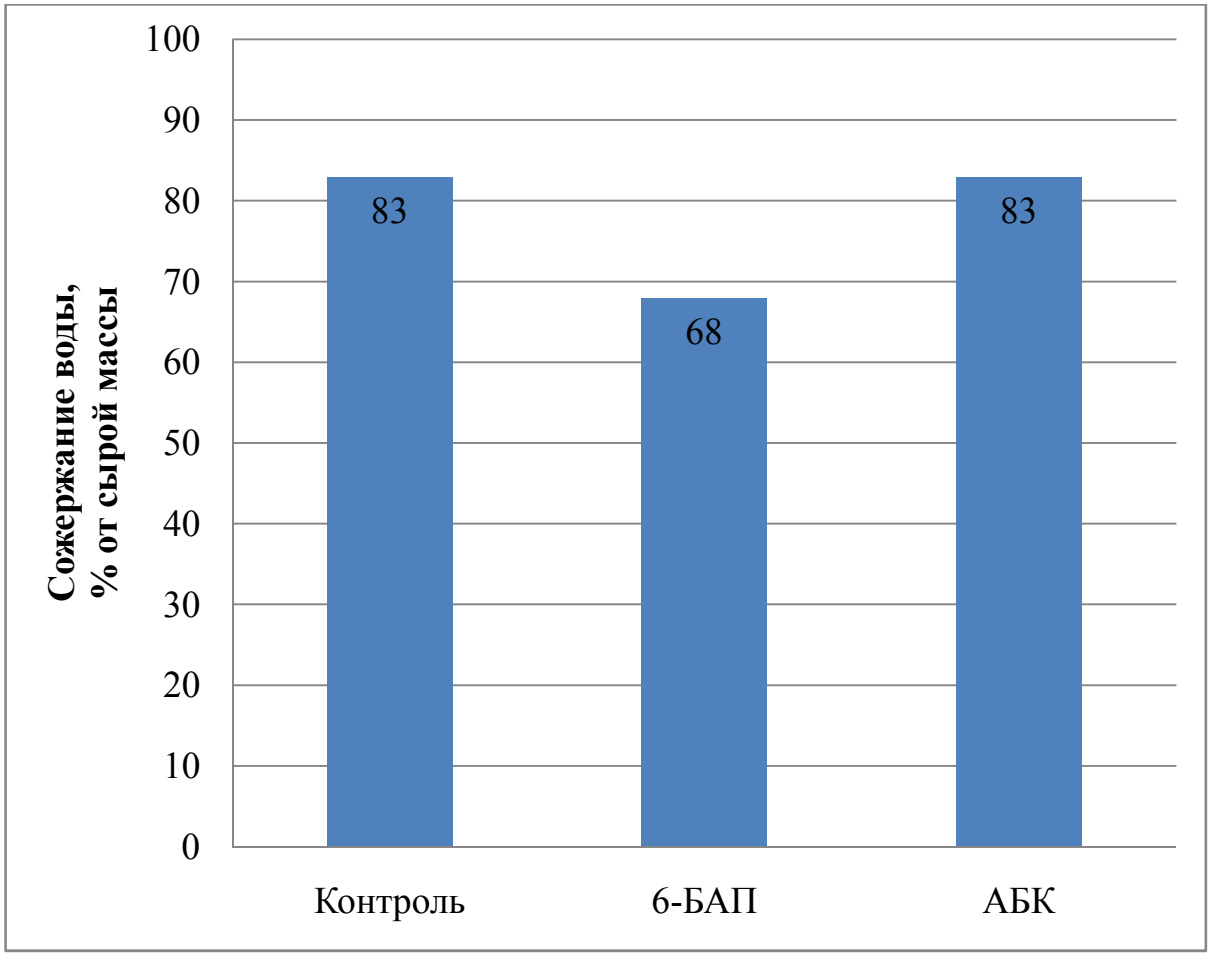


Рисунок 21. Диаграмма влияния 6-БАП и АБК на оводненность тканей 14-дневных проростков озимой пшеницы сорта Фотинья

У корней сорта Фотинья наблюдалось увеличение данного параметра при обработке АБК до 86% от сырой массы и уменьшение при обработке 6-

БАП до 67% от сырой массы. Для контроля оводненность тканей корней составила 81% от сырой массы (таблица 15, рисунок 23).

Таблица 14 — Влияние 6-БАП и АБК на оводненность тканей 14-дневных проростков озимой пшеницы сорта Безенчукская 380

Вариант опыта	Содержание воды в тканях проростков *, 10 шт/г
Контроль	0,6284±0,3105
6-БАП	0,3335±0,0998
АБК	0,1803±0,1714
* — Среднее значение из 9 измерений	

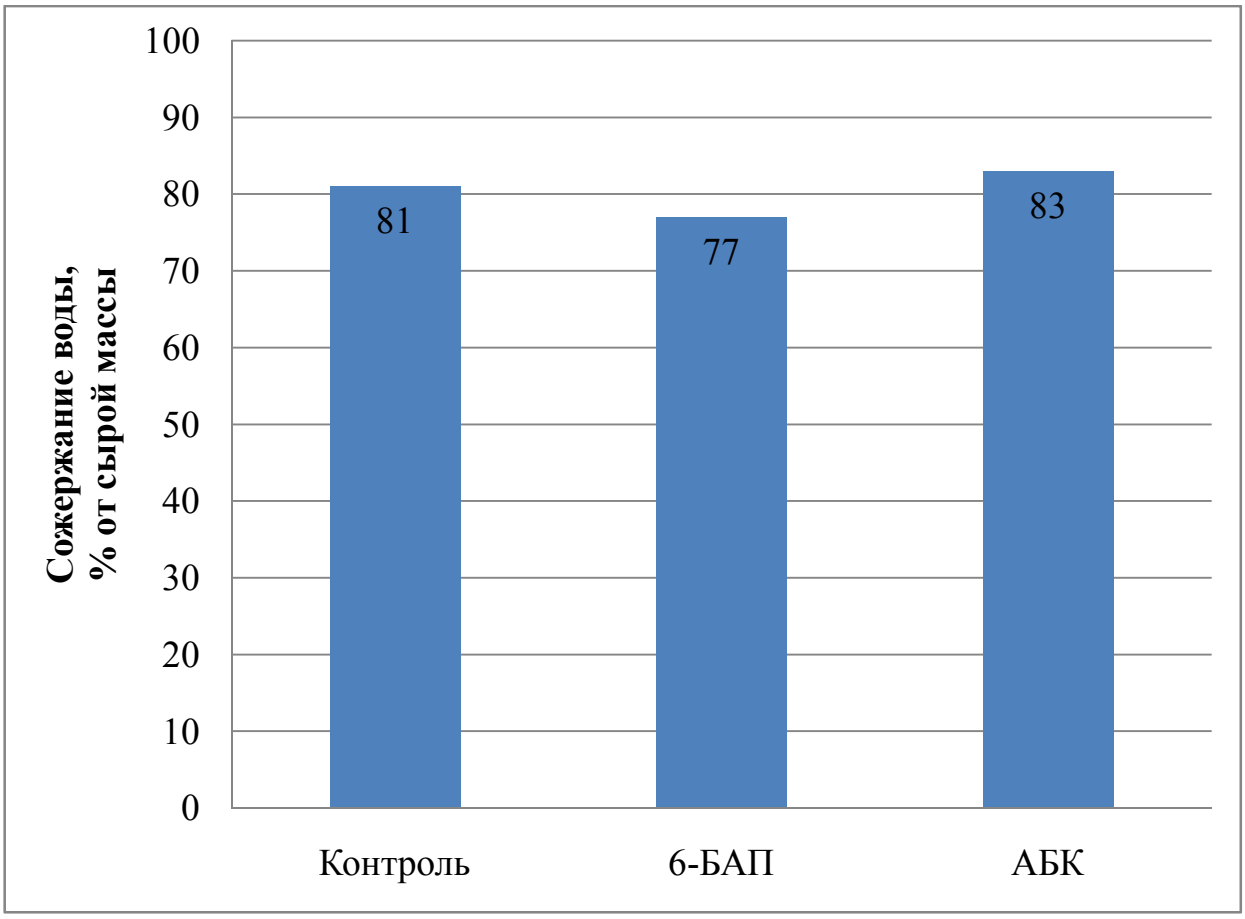


Рисунок 22. Диаграмма влияния 6-БАП и АБК на оводненность тканей 14-дневных проростков озимой пшеницы сорта Безенчукская 380

У 14-дневных корней сорта Безенчукская 380 влияние 6-БАП и АБК аналогично их влиянию на проростки. Для контроля оводненность тканей

корней составила 83% от сырой массы, для 6-БАП — 70%, для АБК — 87% (таблица 16, рисунок 24).

Таблица 15 — Влияние 6-БАП и АБК на оводненность тканей корней 14-дневных растений озимой пшеницы сорта Фотинья

Вариант опыта	Содержание воды в тканях корней *, 10 шт/г
Контроль	0,2533±0,1638
6-БАП	0,0574±0,0212
АБК	0,2146±0,1613
* — Среднее значение из 9 измерений	

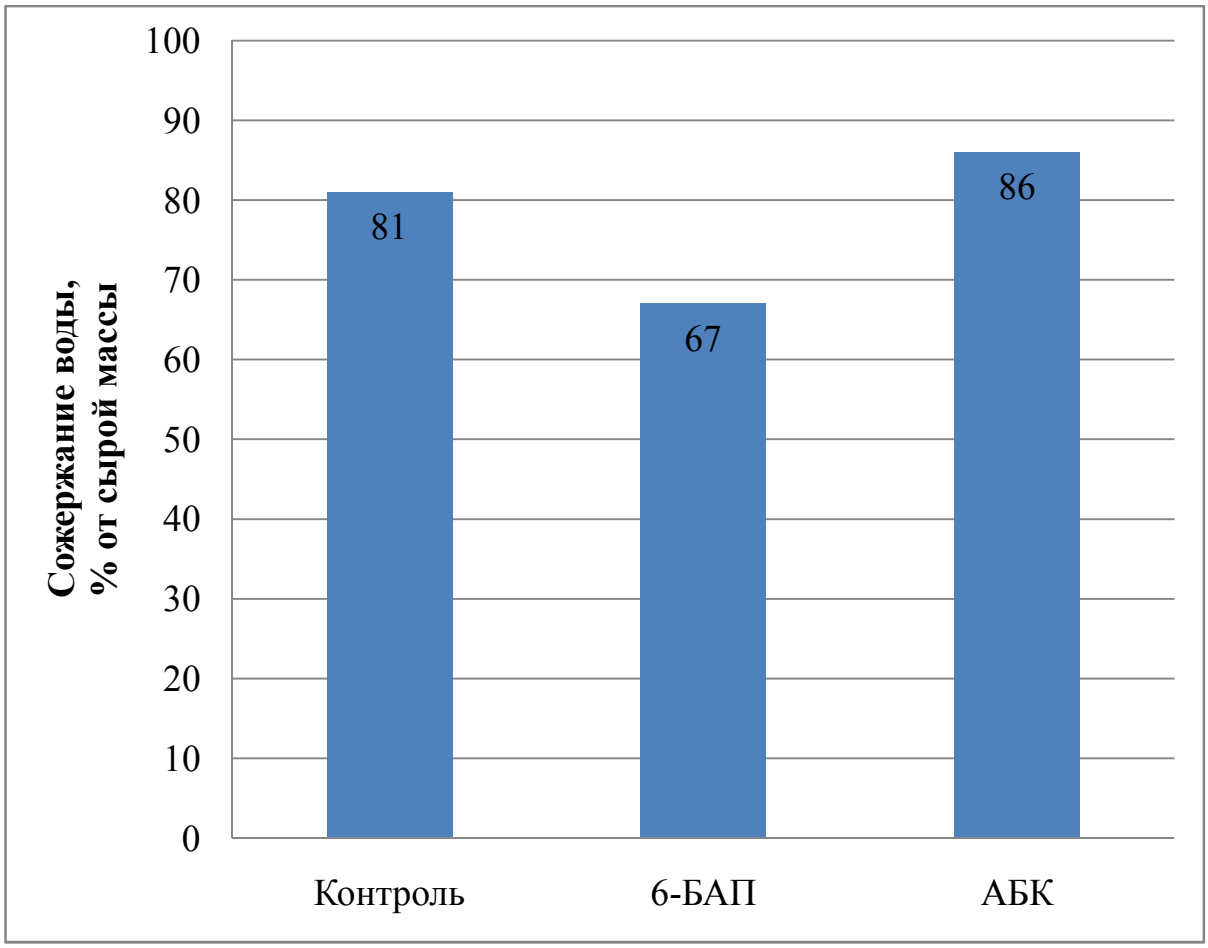


Рисунок 23. Диаграмма влияния 6-БАП и АБК на оводненность тканей корней 14-дневных растений озимой пшеницы сорта Фотинья

Доверительные интервалы (±) были построены на 99,9% доверительном уровне. Число степеней свободы составляет v=9-1=8 (9

измерения). Исходя из данных таблицы 1 для расчетов использовался критерий Стьюдента t=5,041.

Таблица 16 — Влияние 6-БАП и АБК на оводненность тканей корней 14-дневных растений озимой пшеницы сорта Безенчукская 380

Вариант опыта	Содержание воды в тканях корней *, 10 шт/г
Контроль	0,3348±0,1074
6-БАП	0,0766±0,0086
АБК	0,2063±0,1331
* — Среднее значение из 9 измерений	

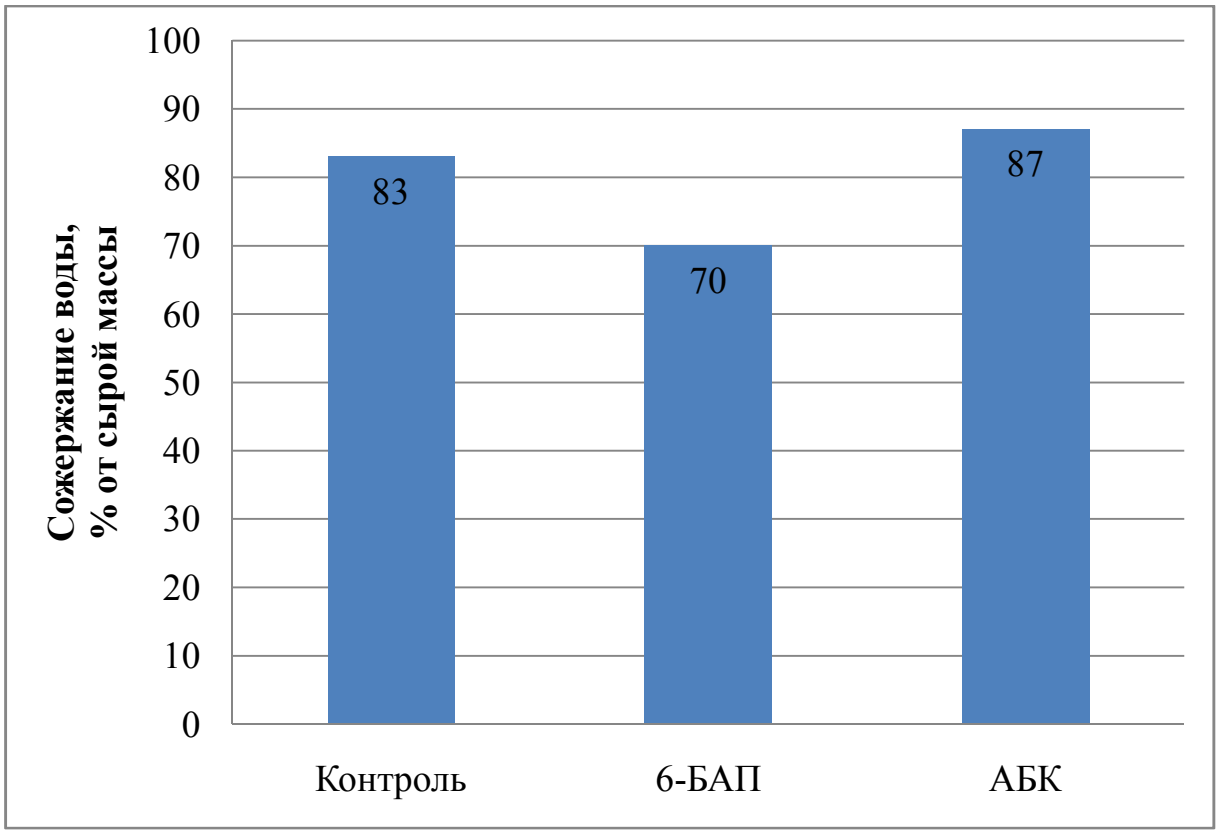


Рисунок 24. Диаграмма влияния 6-БАП и АБК на оводненность тканей корней 14-дневных растений озимой пшеницы сорта Безенчукская 380

Значение критерия Стьюдента для нашей выборки на 5% уровне значимости составляет 2,306, на 0,1% уровне значимости оно равно 5,041 (таблица 1). Полученные нами значения для обоих сортов значительно

превышают табличные, что говорит о достоверности средней арифметической даже на 0,1% уровне значимости (таблица 17).

Таким образом, наибольшее содержание воды в процентах от сырой массы наблюдалось в случае обработки семян АБК. Обработка 6-БАП показала более низкие результаты по сравнению с контролем, чем АБК. 6-БАП оказал наибольшее влияние на оводненность тканей проростков и корней пшеницы сорта Безенчукская 380.

Таблица 17 — Критерий Стьюдента для оценки достоверности средней арифметической оводненности тканей проростков и корня растений пшеницы сортов Фотинья и Безенчуская 380

Сорт озимой пшеницы	Вариант опыта	Критерий Стьюдента t при доверительной вероятности 99,9%	
		Проростки	Корни
Фотинья	Контроль	58,269	7,794
	6-БАП	35,706	13,667
	АБК	9,791	6,706
Безенчукская 380	Контроль	10,201	15,718
	6-БАП	16,843	45,059
	АБК	5,303	7,814

3.5 Влияние 6-БАП и АБК на содержание пигментов

Фотосинтез — это основной процесс накопления зелеными растениями органического вещества и энергии. Главными пигментами, которые участвуют в этом процессе, являются хлорофилл *a*, хлорофилл *b* и каротиноиды. Каротиноиды предотвращают фотоокисление хлорофилла кислородом [1].

Максимальное количество хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов у растений пшеницы сорта Фотинья наблюдалось у контрольных растений (рисунок 25, таблица 18).

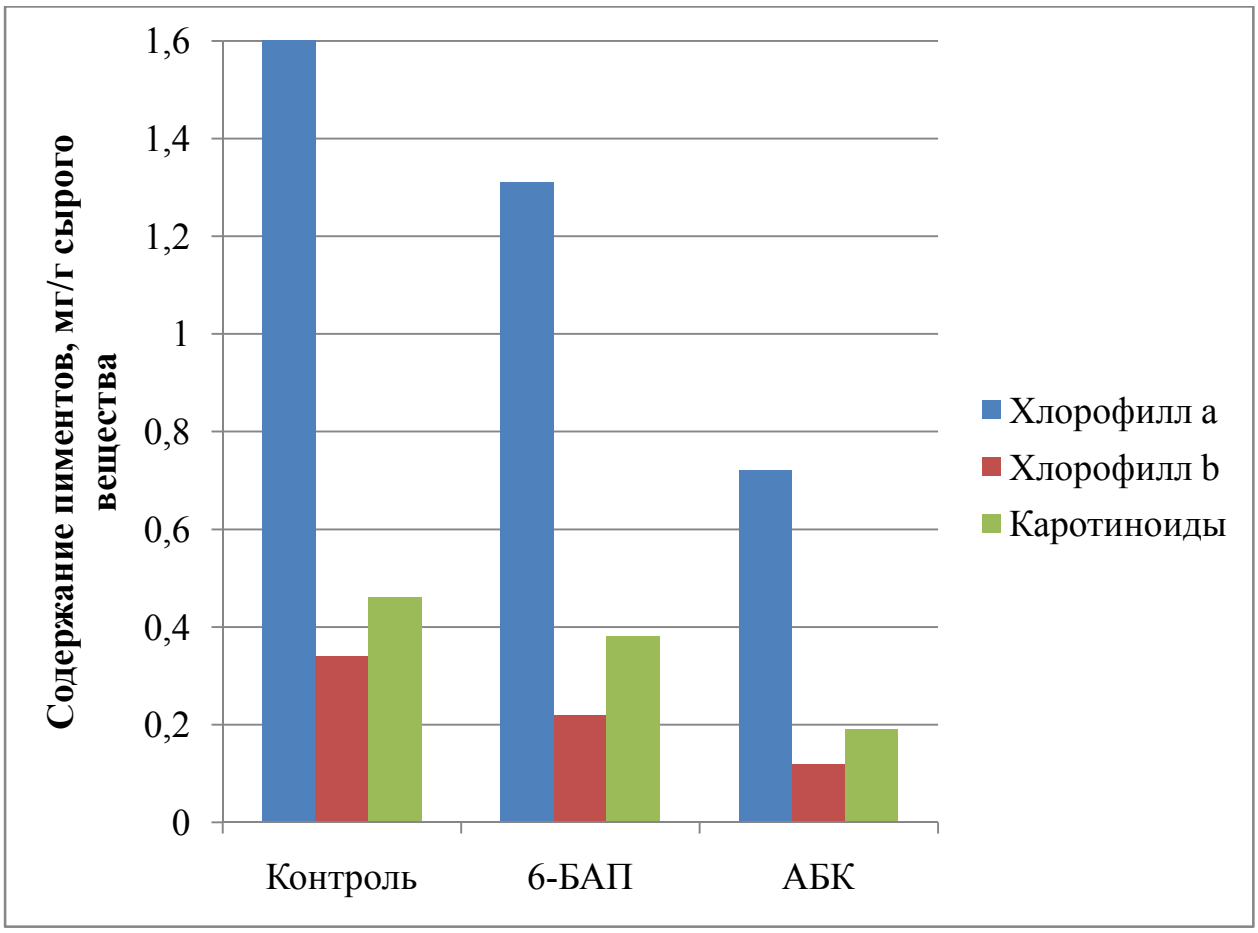


Рисунок 25. Диаграмма влияния 6-БАП и АБК на содержание пигментов 14-дневных проростков озимой пшеницы сорта Фотинья

Содержание хлорофилла *a* составило в среднем 1,72 мг/г сырого вещества, хлорофилла *b* — 0,33 мг/г сырого вещества, каротиноидов — 0,45 мг/г сырого вещества. Далее следуют растения, семена которых были обработаны 6-БАП. Были выявлены следующие показатели: хлорофилл *a* — 1,29 мг/г сырого вещества, хлорофилл *b* — 0,22 мг/г сырого вещества, каротиноиды — 0,38 мг/г сырого вещества. Минимальным показателем обладают растения, семена которых были обработаны АБК: хлорофилл *a* — 0,71 мг/г сырого вещества, хлорофилл *b* — 0,12 мг/г сырого вещества, каротиноиды — 0,18 мг/г сырого вещества.

Для сорта Безенчуская 380 результаты практически подобны, за исключением того, что содержание хлорофилла *b* в контрольных растениях и растениях, семена которых были обработаны 6-БАП, почти совпадают. Выявлены следующие результаты для контрольных растений: содержание

хлорофилла *a* — 1,59 мг/г сырого вещества, хлорофилла *b* — 0,27 мг/г сырого вещества, каротиноидов — 0,47 мг/г сырого вещества. Для растений, семена которых были обработаны 6-БАП показатели следующие: содержание хлорофилла *a* — 1,46 мг/г сырого вещества, хлорофилла *b* — 0,24 мг/г сырого вещества, каротиноидов — 0,36 мг/г сырого вещества. Для обработки АБК: содержание хлорофилла *a* — 0,86 мг/г сырого вещества, хлорофилла *b* — 0,12 мг/г сырого вещества, каротиноидов — 0,24 мг/г сырого вещества (таблица 19, рисунок 26).

Таблица 18 — Влияние 6-БАП и АБК на содержание пигментов 14-дневных проростков озимой пшеницы сорта Фотинья

Вариант опыта	Содержание пигментов *, мг/г сырого вещества		
	хлорофилл *a*	хлорофилл *b*	каротиниды
Контроль	1,72±0,10	0,33±0,10	0,45±0,10
6-БАП	1,29±0,20	0,22±0,03	0,38±0,03
АБК	0,71±0,10	0,12±0,10	0,18±0,03
* — Среднее значение из 3 измерений			

Таблица 19 — Влияние 6-БАП и АБК на содержание пигментов 14-дневных проростков озимой пшеницы сорта Безенчукская 380

Вариант опыта	Содержание пигментов *, мг/г сырого вещества		
	хлорофилл *a*	хлорофилл *b*	каротиниды
Контроль	1,59±0,10	0,27±0,10	0,47±0,10
6-БАП	1,46±0,10	0,24±0,10	0,36±0,10
АБК	0,86±0,10	0,12±0,10	0,24±0,10
* — Среднее значение из 3 измерений			

Доверительные интервалы (±) были построены на 99% доверительном уровне. Число степеней свободы составляет v=3-1=2 (3 измерения). Исходя из таблицы 1 для расчетов использовался критерий Стьюдента t=9,925.

Значение критерия Стьюдента для нашей выборки на 5% уровне значимости составляет 4,303, на 0,1% уровне значимости оно равно 31,598 (таблица 1). Полученные нами значения для обоих сортов значительно превышают табличные, что говорит о достоверности средней арифметической даже на 0,1% уровне значимости. Однако, лишь одно значение, содержание хлорофилла *b*, достоверно лишь при доверительном уровне 99% (значение критерия не должно быть менее 9,925) (таблица 20).

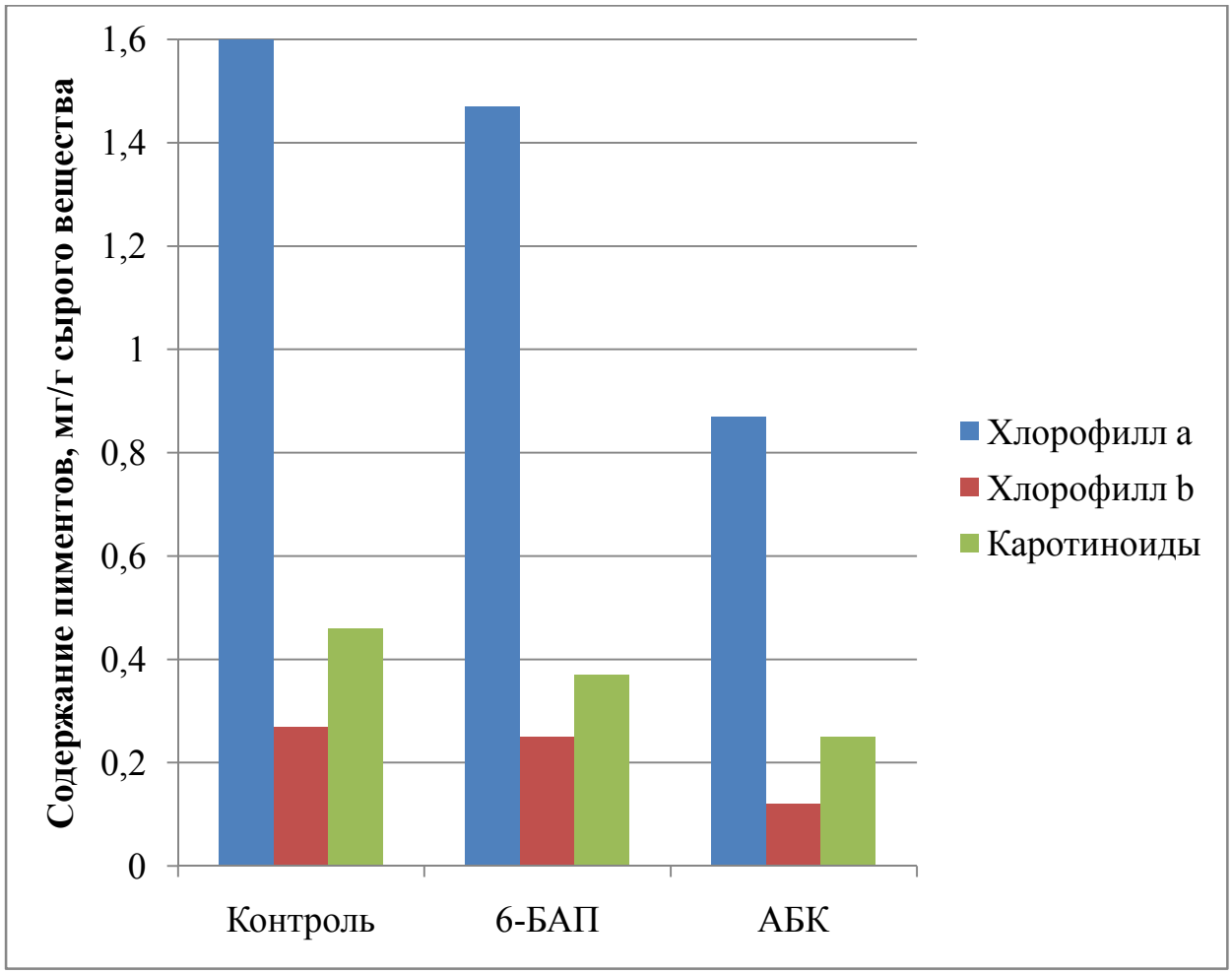


Рисунок 26. Диаграмма влияния 6-БАП и АБК на содержание пигментов 14-дневных проростков озимой пшеницы сорта Безенчукская 380

Таким образом, влияние фитогормонов на содержание пигментов в 14-дневных проростках аналогично для пшеницы обоих сортов: и 6-БАП, и АБК оказывают ингибирующее действие. Но все же ингибирующее влияние АБК оказалось сильнее. Подтвердились лишь литературные данные о АБК [16].

Таблица 20 — Критерий Стьюдента для оценки достоверности средней арифметической содержания пигментов у пшеницы сортов Фотинья и Безенчуская 380

Сорт озимой пшеницы	Вариант опыта	Критерий Стьюдента t при доверительной вероятности 99%		
		хлорофилл *a*	хлорофилл *b*	каротиниды
Фотинья	Контроль	172	33	45
	6-БАП	64,5	73,333	126,667
	АБК	71	12	60
Безенчукская 380	Контроль	159	27	47
	6-БАП	146	24	36
	АБК	86	12	24

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Обработка семян 6-БАП оказала негативное влияние на рост проростков пшеницы обоих сортов, что противоречит литературным данным [8, 47]. Однако, разница стала заметна лишь на 4 день после закладки опыта. Влияние же АБК подтвердило литературные данные. Ингибирующее влияние было замечено еще у 2-дневных проростков. Под влиянием 6-БАП наблюдалось уменьшение высоты 14-дневных проростков в среднем на 49% по сравнению с контролем, под влиянием АБК — 20%. Пшеница сорта Фотинья оказалась более чувствительной к ингибирующему действию 6-БАП и АБК на рост проростков.

2. На длину корней озимой пшеницы обоих сортов наибольшее ингибирующее действие оказала обработка семян 6-БАП. По сравнению с контролем данный показатель уменьшился до 70% для пшеницы сорта Фотинья, до 73% для пшеницы сорта Безенчукская 380. Влияние АБК показало результаты выше, чем обработка семян 6-БАП, но все же ниже контрольных. Влияние АБК на длину корней оказалось одинаковым для обоих сортов, 6-БАП же оказывало сильнее ингибирующее влияние на пшеницу сорта Безенчукская 380.

3. Оба фитогормона оказали отрицательное влияние на сырую и сухую массу проростков и корней пшеницы обоих сортов. Но наибольшее ингибирующее действие оказала обработка семян АБК. На показатели сырой и сухой массы корней пшеницы сорта Фотинья и сырую массу корней сорта Безенчукская 380 наибольшее ингибирующее влияние оказал 6-БАП, на остальные параметры — АБК.

4. Наибольшее содержание воды в процентах от сырой массы наблюдалось в случае обработки семян АБК. Обработка 6-БАП показала более низкие результаты по сравнению с контролем, чем АБК. 6-БАП оказал наибольшее ингибирующее влияние на оводненность тканей проростков и корней пшеницы сорта Безенчукская 380.

5. Влияние фитогормонов на содержание пигментов в 14-дневных проростках аналогично для пшеницы обоих сортов: и 6-БАП, и АБК оказывают ингибирующее действие. Но ингибирующее влияние АБК оказалось сильнее. Наибольшее ингибирующее влияние обработка семян 6-БАП и АБК оказала на содержание пигментов у пшеницы сорта Фотинья.

Таким образом, подтвердились лишь литературные данные об ингибирующем влиянии АБК на рост проростков, длину корня, сырую и сухую массу проростков и корней, оводненность тканей проростков и корней и содержание пигментов. 6-БАП, согласно данным литературы, оказывает на эти показатели стимулирующее влияние, однако, в нашем опыте этого не произошло. По-видимому, для получения положительных результатов озимой пшеницы сортов Фотинья и Безенчукская 380 необходимо применять 6-БАП в концентрации ниже 10 мг/л. Данное предположение нужно проверить в опытах.

Согласно данным наших исследований, целесообразнее применение фитогормонов на озимой пшенице сорта Фотинья, так как данный сорт наиболее чувствителен к их действию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андрианова, Ю. Е. Хлорофилл и продуктивность растений / Ю. Е. Андрианова, И. А. Тарчевский. — М.: Наука, 2000. — 135 с.

2. Вавилов, Н. И. Мировые ресурсы зерновых культур и льна. / Н. И. Вавилов. — М.: Л.: АН СССР, 1957. — 468 с.

3. Веселов, Д. С. Гормоны растений: регуляция концентрации, связь с ростом и водным обменом / Д. С. Веселов, С. Ю. Веселов, Л. Б. Высоцкая, Г. Р. Кудоярова, Р. Г. Фархутдинов. — М.: Наука, 2007. — 158 с.

4. Гамбург, К. З. Фитогормоны и клетки / К. З. Гамбург. — М.: Наука, 1970. — 104 с.

5. Гамбург, К. З. Биохимия ауксина и его действие на клетки растений / К. З. Гамбург. — Новосибирск: Наука, 1976. — 272 с.

6. Гамбург, К. З. Регуляторы роста растений / К. З. Гамбург, О. Н. Кулаева, Г. С. Муромцев, Л. Д. Прусакова, Д. И. Чкаников; под. ред. Г. С. Муромцева. — М.: Колос, 1979. — 246 с.: ил.

7. Горшков, П. А. Влияние азотного питания на проявление однодомности и на образование половых типов у однодомной конопли / П. А. Горшков, М. М. Сажко // Агрохимия. — 1964. — № 7. — С. 23-24.

8. Гудвин, Т. Введение в биохимию растений / Т. Гудвин, Э. Мерсер. — М., 1986. — Т. 2. — 312 с.

9. Давидян, Г. Г. Влияние гиббереллина на рост, развитие и формирование пола у конопли / Г. Г. Давидян // С.-х. биология. — 1967. — № 1. — С. 90 – 94.

10. Давидян, Г. Г. К вопросу об изучении органогенеза конопли (Cannabis sativa L.) / Г. Г. Давидян, С. Н. Кутузова // Бюл. ВИР. — 1970. — № 15. — С. 69-73.

11. Жуков, М. С. Значение гиббереллина в повышении урожая конопли / М. С. Жуков, М. М. Сажко // Вестн. с.-х. науки. — 1963. — № 3. — С. 68-71

12. Зайцев, В. В. Математика в экспериментальной ботанике / В. В. Зайцев. — М.: Наука, 1990. — 296 с.

13. Зёдинг, Г. Ростовые вещества растений / Г. Зёдинг; пер. с нем. Г. А. Самыгина. — М.: Издатинлит, 1955. — 389 с.

14. Кефели, В. И. Рост растений / В. И. Кефели. — М.: Колос, 1973. — 120 с.

15. Кефели, В.И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны / В. И. Кефели. — М.:Наука, 1974. — 253 с.

16. Кузнецов, Вл. В. Физиология растений: Учеб. для вузов / Вл. В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. — М.: Высш. школа, 2005. — 736 с.: ил.

17. Кулаева, О. Н. Цитокинины, их структура и функции / О. Н. Кулаева. — М.: Наука, 1973. — 264 с.

18. Кутузова, С. Н. Влияние гиббереллина на рост, развитие и пол конопли: автореф. дис. … канд. биол. наук / С. Н. Кутузова. — Л.: ЛГУ, 1969. — 24 с.

19. Максимов, И. В. Абсцизовая кислота во взаимоотношениях растений и микроорганизмов / И. В. Максимов // Физиология растений. — 2009. — № 6. — С. 824-835.

20. Медведев, С. С. Физиология растений: учебник / С. С. Медведев. – СПб.: БХВ-Петербург, 2012. — 512 с.: ил.

21. Молотковский, Г. Х. Явление полярности и смещения поля у кукурузы / Г. Х. Молотковский // Докл. АН СССР. — 1957. — № 2. — С. 434-437.

22. Муромцев, Г. С. Основы химической регуляции роста и продуктивности растений / Г. С. Муромцев и др. – М.: Агропромиздат, 1987. – 383 с.

23. Никелл, Л. Дж. Регуляторы роста растений / Л. Дж. Никелл; пер. с англ. В.Г. Кочанкова; под ред. и с предисл. В.И. Кефели. — М.: Колос, 1984. — 192 с.

24. Овчаров, К. Е. Физиология формирования и прорастания семян / К. Е. Овчаров. — М.: Колос, 1976. — 256 с.

25. Пасешниченко, В. А. Биосинтез и обмен абсцизовой кислоты в растениях / В. А. Пасешниченко // В кн.: Рост растений: Первичные механизмы / В. Э. Пантович. — М.: Наука, 1978. — С. 98-126.

26. Полевой, В. В. Физиология и биохимия действия ауксина и гиббереллина: дис. … д-ра биол. наук / В. В. Полевой. — Л.: ЛГУ, 1970. — 420 с.

27. Полевой, В.В. Роль ауксина в системах регуляции у растений / В. В. Полевой — Л.: Наука, 1986. — 80 с.

28. Полевой, В. В. Физиология растений / В. В. Полевой — М.: Высшая школа, 1989. — 464 с

29. Ракитин, Ю. В. Новые этиленпродуцирующие дефолианты / Ю. В. Ракитин, В. Ю. Ракитин // Физиология растений. — 1977. — № 5. — С. 1004-1013.

30. Рогожин, В.В. Биохимия растений. Учебник / В. В. Рогожин. — СПб.: ГИОРД, 2012. — 432 с.

31. Романов, Г.А. Как цитокинины действуют на клетку / Г. А. Романов // Физиология растений. — 2009. — Т. 56. — С. 295-319.

32. Седловский, А. И. Проявление морфофизиологических изменений у разных сортов огурца под действием α-НУК и гиббереллина / А. И. Седловиский // Вестник МГУ. Серия 16. Биология. — 1972. — № 5. — С. 111-113.

33. Сидорский, А. Г. Изменение направленности процесса половой дифференциации растений под влиянием физиологически

активных соединений / А. Г. Сидорский // Успехи соврем. биологии. — 1978. — № 1. — С. 111-124.

34. Тараканов, Г. И. О влиянии обработки этрелом на проявление пола у огурца и возможность использования его в гибридном семеноводстве / Г. И. Тараканов, С. А. Агапова // Докл. ТСХА. — 1973. — С. 157-162.

35. Титов, А.Ф. Устойчивость растений и фитогормоны / А. Ф. Титов, В. В. Таланова. — Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2009. — 206 с.

36. Третьяков, Н. Н. Практикум по физиологии растений / Н. Н. Третьяков, Т. В. Карнаухова, Л. А. Паничкин. — М.: Агропромиздат, 1990. — 271 с.

37. Турецкая, Р. Х. Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста / Р. Х. Турецкая. — М.: Изд-во АН СССР, 1961. — 318 с.

38. Физиология растений /Под ред проф. И.П.Ермакова. — М.: Академия, 2005. — 429 с.

39. Фляксбергер, К. А. Культурная флора СССР. Том 1. Хлебные злаки. Пшеница / К. А. Фляксбергер, Р. Ю. Рожевиц. — Москва — Ленинград: Гос. изд. совхозной и колхозной литературы, 1935. — 435 с.

40. Холодный, Н. Г. Фитогормоны: (Очерки по физиологии гормональных явлений в растительном организме) / Н. Г. Холодный. — Киев.: Изд-во АН СССР, 1939. — 265 с.

41. Хрянин, В. Н. Смещение пола у растений конопли при обработке гиббереллином / В. Н. Хрянин // С.-х. биология. — 1969. — № 5. — С. 753-758.

42. Хрянин, В. Н. Содержание эндогенных регуляторов в листьях конопли / В. Н. Хрянин // Биол. науки. — 1975. — № 5. — С. 76-79.

43. Хрянин, В. Н. Влияние гиббереллина на дифференциацию стеблевых апексов конопли / В. Н. Хрянин, Э. Л. Миляева // Докл. АН СССР. — 1977. — № 4. — С. 186-191.

44. Чайлахян, М. Х. Инструкция по применению гиббереллинов на виноградной лозе / М. Х. Чайлахян. — М.: Колос, 1967. — 11 с.

45. Чайлахян, М. Х. Пол растений и его гормональная регуляция / М. Х. Чайлахян, В. Н. Хрянин. — М.: Наука, 1982. — 173 с.

46. Шелепов, В. В. Пшеница: история, морфология, биология, селекция / В. В. Шелепов, Н. Н. Чебаков, В. А. Вергунов, В. С. Кочмарский. — Мироновка: ЗАТ Мироновская типография, 2009. — 575 с.

47. Якушкина, Н. И. Физиология растений: учебное пособие / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. — М.: Гуманитар. Изд. центр ВЛАДОС, 2004. — 464 с.

48. Hashizume, I. Induction of female organs in male flowers of Vitis species by zeatin and dihydrozeatin / I. Hashizume, M. Iizuka // Phytochemystry. — 1971. — № 12. — P. 2653-2655.

49. Engelbrecht, L. Differences in the development of male and female hemp plants in relation to hormonal regulation / L. Engelbrecht // Pr. Inst. sadown. Skiern. — 1973. — № 3. — P. 389-397.

50. Phatak, S. Gibberellin-indused and pollen develjpment in a stamenless tomato mutant / S. Phatak, S. H. Wittwer, S. Honma, M. J. Bukovac // Nature (London). — 1966. Vol. 209. — P. 635-636.

51. Каталог сортов и гибридов [Электронный ресурс]. URL: http://poisksorta.com/catalog/item609.html. (Дата обращения: 10.05.2018).

52. Официальный сайт ассоциации «Элитные семена Татарстана» [Электронный ресурс]. URL: http://www.tatsemena.ru/page/show/ozimaya_pshenica_fotinya. (Дата обращения: 10.05.2018).

53. Официальный сайт ФГБНУ «Пензенский НИИСХ» [Электронный ресурс]. URL: http://penza-niish.ucoz.ru/index/fotinja/0-87. (Дата обращения: 10.05.2018).

54. Профессия фермер [Электронный ресурс]. URL: http://www.profermer.ru/ozpshen.html. (Дата обращения: 10.05.2018).

55. Российский агропромышленный сервер [Электронный ресурс]. URL: https://agroserver.ru/b/bezenchukskaya-380-elita-ozimoy-pshenitsy-269506.htm. (Дата обращения: 10.05.2018).

56. Экология и охрана окружающей среды [Электронный ресурс]. URL: http://icolog.ru/labi/opredelenie-pigmentov-rasteniy-kolorimetricheskim-metodom.htm. (Дата обращения: 14.02.2018).

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ 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
«1» декабря 2016 г.

Задание

По ВКР студента Зеновой Марии Алексеевны

Тема работы: «Действие цитокинина и абсцизовой кислоты на рост и содержание пигментов у растений пшеницы разных сортов»

Утверждена приказом по Университету от «6» 12 2016 г. № 1192а/о

Срок сдачи студентом законченной работы «17» 05 2018 г.

КАЛЕНДАРНЫЙ ПЛАН ВКР

№ п/п	Перечень подлежащих разработке вопросов:	Сроки выполнения этапов	Примечания
1.	Формулировка целей и задач магистерской диссертации, составление плана работы	Январь - февраль 2017 г.	выполнено
2.	Поиск и анализ научной литературы по заявленной проблеме.	Январь - февраль 2017 г	выполнено
3.	Подбор и оформление библиографического списка	Февраль 2017 г.	выполнено
4.	Подбор и освоение экспериментальных методов исследования.	Июнь – июль 2017 г.	выполнено
5.	Проведение лабораторных работ по проращиванию семян пшеницы сортов «Фотинья» и «Безенчукская 380»	Февраль – март 2018 г.	выполнено
6.	Обработка результатов и их анализ.	Март 2018 г.	выполнено
7.	Оформление всех глав магистерской диссертации	Апрель 2018 г.	выполнено
8.	Подведение итогов исследования, написание выводов и оформление магистерской диссертации	Апрель – май 2018 г.	выполнено
9.	Проведение проверки в системе «Антиплагиат». Подготовка доклада и графического материала	Май – начало июня 2018 г.	выполнено

Дата выдачи задания «01» 12 2016 г.

Руководитель _____

Задание принял к исполнению Зенов