

**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**

**«Устойчивость проростков кукурузы к засолению и низким  
положительным температурам»**

Студент

Янгуразова Янгуразова Альфия Зякярьевна

Руководитель

[Подпись]

Хрянин В.Н.

Нормоконтролёр

[Подпись]

Солдатов С.А.

Рецензент

Л. Карпова

Карпова Л.В.

Работа допущена к защите (протокол заседания кафедры от 2.06.16 № 12)

Заведующий кафедрой

[Подпись]

Карпова Г.А.

Работа защищена с отметкой отлично (протокол заседания ГАК от 28.06.16 № 5)

Секретарь ГЭК

[Подпись]

Солдатов С.А.

Пенза, 2016

## Содержание

|                                                                                                                                                    |           |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>ВВЕДЕНИЕ.....</b>                                                                                                                               | <b>3</b>  |
| <b>ГЛАВА I. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....</b>                                                                                                              | <b>4</b>  |
| 1.1 Влияние температуры на рост растений.....                                                                                                      | 5         |
| 1.2. Влияние засоления почв и солеустойчивость растений.....                                                                                       | 8         |
| 1.3. Пигменты зеленого листа. Фотосинтез.....                                                                                                      | 22        |
| <b>ГЛАВА II. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....</b>                                                                                                 | <b>27</b> |
| 2.1. Объект исследования.....                                                                                                                      | 27        |
| 2.1.1. Ботаническая характеристика растений кукурузы .....                                                                                         | 27        |
| 2.1.2. Описание кукурузы сорта Машук -175.....                                                                                                     | 43        |
| 2.2. Методы исследования.....                                                                                                                      | 45        |
| 2.2.1.Методика определения содержания хлорофилла в листьях.....                                                                                    | 46        |
| 2.2.2. Методика определения содержания пролина.....                                                                                                | 47        |
| 2.2.3.Митотический индекс меристематических клеток и рост корней кукурузы сорта Машук-175 при действии NaCl и низких положительных температур..... | 48        |
| <b>ГЛАВА III. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.....</b>                                                                                                  | <b>50</b> |
| 3.1. Митотическая активность клеток апикальной меристемы корней кукурузы.....                                                                      | 50        |
| 3.2. Содержание хлорофилла.....                                                                                                                    | 53        |
| 3.3. Содержание пролина.....                                                                                                                       | 54        |
| <b>ВЫВОДЫ.....</b>                                                                                                                                 | <b>57</b> |
| <b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....</b>                                                                                                                      | <b>58</b> |

## ВВЕДЕНИЕ

В связи с тем, что большинство регионов России находятся в условиях резко-континентального климата и низких температур, а некоторые области имеют засоленные почвы, очень важно исследовать действие этих факторов на растения. Кроме этого засоленность увеличивается в связи с несбалансированным внесением органических и минеральных удобрений в почву с преобладанием минеральных над органическими. Орошение в засушливых зонах также ведет к засолению почв.

Поэтому заслуживает внимания изучение процессов роста и развития растений кукурузы в условиях избыточного засоления и низких положительных температур.

Именно решению некоторых вопросов данной проблемы и посвящена представленная работа. Так что актуальность темы магистерской диссертации не вызывает сомнения.

**Целью** исследований являлось выяснение устойчивости растений кукурузы сорта Машук-175 к засолению и низким положительным температурам. Исходя, из этого были поставлены **задачи**:

1) проанализировать основную литературу, в которой рассматриваются вопросы устойчивости растений к низким положительным температурам и засолению;

2) изучить влияние NaCl и низких положительных температур (+4°C и +8°C) на некоторые биохимические и физиологические процессы у проростков кукурузы.

Решение этих задач позволит лучше понять механизмы ответных реакций на стрессорные воздействия.

## Глава I. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В настоящее время все больше ученых привлекают внимание способы воздействия на растения искусственных и природных физических факторов (температура, засоление, тяжелые металлы, радиация и др.), вызывающие стресс у растений.

Поскольку пусковые механизмы развития стрессовой реакции связаны с клеточными структурами, для расшифровки механизма стресса представляется важным изучить процессы на уровне клетки и организма в целом. Стресс является эволюционно сформированной реакцией на изменение внешних факторов, включающей в себя несколько стадий - тревоги, адаптации и истощения [7].

Степень выраженности и продолжительность протекания указанных стадий определяются интенсивностью стрессора. Стресс можно рассматривать как некоторый момент, способствующий развитию адаптационной реакции [17].

Для объяснения подобной реакции используют гипотезу о наличии триггерной системы восстановления. В клетках существуют тест-системы включающие репарационные механизмы при возникновении повреждений. При пороговом воздействии клетка переходит на новый уровень метаболизма. Затруднения перехода из одного состояния в другое при пороговом воздействии стабилизирует клетку [6].

Под влиянием искусственных физических или химических факторов наблюдается картина, сходная с реакцией на природные факторы, в чем проявляется универсальность биологического ответа. Тем не менее, существуют некоторые различия в реакциях растений на воздействия, различающиеся по проникающей способности, количеству оставляемой в объеме энергии, скорости дезактивации и др. [2].

В зависимости от дозы физические факторы могут угнетать или стимулировать растения.

Целью настоящей работы было выявление устойчивости проростков кукурузы к таким стрессорным воздействиям как низкие положительные температуры и засоленность.

### **1.1. Влияние температуры на рост растений**

На все стороны жизни кукурузы температура оказывает сильно влияние. Это влияние сказывается уже с момента прорастания семян. В южных районах проводились наблюдения, согласно которым, оптимальная температура почвы для прорастания семян кукурузы должна быть около ( $+10^{\circ}\text{C}$ ) — ( $+12^{\circ}\text{C}$ ); возможно прорастание семян и при  $+6^{\circ}\text{C}$  [17].

При условиях если низкая температура окажет продолжительное действие, то на поверхность почвы ростки поздно пробиваются, могут легко поражаться грибковыми заболеваниями, бывают, как правило, ослаблены и погибают или, в лучшем случае, плохо растут и развиваются [17].

Если семена глубоко заделывать в непрогретую почву, то усиливается отрицательное влияние пониженной температуры почвы. Поэтому необходимо очень внимательно относиться и выбору глубины заделки семян в разных климатических районах, на разных почвах, учитывать конкретные условия года и прежде всего уровень обеспеченности влагой, с которой тесно связана аэрация почвы.

Время появления всходов кукурузы зависит не только от температуры почвы, но и от температуры воздуха.

Установлено также, что при высокой среднесуточной температуре воздуха меньше продолжительность периода от появления всходов до выметывания метелки и цветения.

Получены убедительные данные о том, как влияет температура на развитие кукурузы на протяжении всего вегетационного периода жизни растения и определена оптимальная температура для прохождения отдельных фаз его развития. Так, для периода от появления всходов до выметывания метелок оптимальной температурой будет 17—19°; для периода выметывания метелок и цветения 19—21°, в период созревания оптимальная температура равна 21—22°.

Установлено присутствие так называемых биологических минимумов температуры, ниже которых не протекают те или другие фазы развития кукурузы. Для прорастания семян минимумами оказались 8°; для появления всходов и формирования вегетативных органов минимумами оказались 10°; для формирования генеративных органов и цветения 12°; для созревания 10°.

На основании фенологических данных, полученных на 32 сортоиспытательных участках, определили выраженную в суммах температур потребность в тепле трупп кукурузы, различающихся по длине вегетационного периода.

Кукуруза является значительно более теплолюбивой культурой по сравнению со многими другими сельскохозяйственными растениями. Так, сумма температур, необходимая для развития конопли, находится в пределах от 2600 до 2900°, для развития ячменя — от 1700 до 2500°, яровой пшеницы — от 1880 до 2275°, чечевицы — от 1500 до 1900°, кукурузы — от 2490 до 3100°.

Между интенсивностью корней и надземных органов выявлена прямая корреляция накопления зеленой массы кукурузы и температурой почвы и воздуха, роста корней и надземных органов. Рост корней и надземных органов при низкой температуре в корнеобитаемой полосе сильно тормозится. Так у 14-дневных проростков кукурузы, выращенных при 16—20°, длина корней составила 230,0%; вес корней—320%; сырой вес листьев — 186% по сравнению с отвечающими показателями у проростков, выращенных

при 8—10°. Температура полосе надземных органов была одинаковой: 25—26°.

Кукуруза долго растет и более интенсивно при температуре 17—21° в условиях длинного дня и при оптимальном водоснабжении и питании [17].

При среднесуточной температуре ниже 16° и выше 25°, а также при недостатке воды, пищи и коротком дне ростовые процессы значительно подавляются [17].

При высокой температуре урожай вегетативной массы значительно снижается; гораздо меньше снижается урожай зерна [17].

В южных районах большую часть урожая составляет зерно, а в северных районах возделывания кукурузы в ее урожае относительно больше зеленой массы. В районах с высокой температурой, где более низкие урожаи зеленой массы компенсируются повышением в сухом веществе содержания белков, это улучшает питательные достоинства корма [17].

Температура является одним из факторов, определяющих распространение кукурузы в новых районах возделывания. К сожалению, все еще нет достаточно эффективных путей преодоления отрицательного влияния пониженной температуры на растения кукурузы. Поэтому немногие возможности, имеющиеся в распоряжении сельскохозяйственной практики — выбор под кукурузу хорошо прогреваемых южных склонов, хорошее рыхление почвы, мульчирование и др., — должны использоваться в полной мере. Необходима также настойчивая селекционная работа для выведения сортов менее чувствительных к неблагоприятной температуре.

Температура почвы, которая оптимальна для роста корней кукурузы 25°, с целью увеличения роста надземных органов на ранних стадиях 20°, в наиболее поздних — приблизительно 28°. При температуре почвы 27—30° цветки лучше всего формируются. В случае если в период вегетации температура почвы не достигает 15°, то сорта кукурузы среднеспелые и позднеспелые даже не зацветают [17].

Подводя итоги приведенным данным, можно утверждать, что отрицательное влияние пониженной температуры почвы на кукурузу весьма многообразно. Это верно и в отношении других растений. В замедлении процессов роста и развития растений выражается влияние отрицательное, в подавлении фотосинтеза и транспирации, снижении их продуктивности, более слабом росте корней и слабом их ветвлении, состоянии протоплазмы, в снижении поступления в растения зольных элементов и азота, нарушениях углеводного обмена, водообмена и многих других физиологических процессов.

Из всего вышесказанного следует, что температура является одним из факторов, определяющих распространение кукурузы в новых районах возделывания. К сожалению, все еще нет достаточно эффективных путей преодоления отрицательного влияния пониженной температуры на растения кукурузы. Поэтому немногие возможности, имеющиеся в распоряжении сельскохозяйственной практики — выбор под кукурузу хорошо прогреваемых южных склонов, хорошее рыхление почвы, мульчирование и др., — должны использоваться в полной мере. Необходима также настойчивая селекционная работа для выведения сортов менее чувствительных к неблагоприятной температуре.

## **1.2. Влияние засоления почв и солеустойчивость растений**

Засоленные земли широко распространены в многочисленных государствах мира. Они захватывают ориентировочно 25 % плоскости суши, в количестве всех орошаемых территорий, приданном участки засоленных земель возрастают[17].

В ареалах недостающего увлажнения вода, выпадающая в виде осадков, не вымывает из земли всех возникающих при выветривании минеральных солей, то собственно, что приводит к обогащению ими земли. В особенности больших количествах накапливается в понижениях, куда

стекают дождевые воды, оставляющие при испарении растворенные в них вещества. Сообразно по берегам морей в основе еще есть избыток солей.

Большая концентрация солей в солончаках делает их абсолютно негодными для развитых растений. В наше время абсолютно во всех орошаемых районах мира грунт делается все больше соленой. Например, как в критериях сухого климата практически вся поливная вода испаряется, засоленность земли растет, не обращая внимания, в том числе и на то, собственно что ирригационная вода обычно обхватывает только малозначительное количество солей. Соли остаются в основе. Их количество медлительно растет и, в конечном результате, доходит до концентрации, при которой наступает повреждение растений. В этот этап надобно или же закончить применять земли для выкармливания сельских растений или же промыть их большим количеством воды для удаления солей. Впрочем гигантские числа воды для промывания земли в орошаемых полосах зачастую недостижимы. Не считая такого, неумелое орошение и внесение завышенных доз минеральных удобрений нередко приводит к засолению. Вопрос о солеустойчивости растений становится все более актуальным[17].

Сплошное содержание солей в верхнем горизонте земли в течении года колеблется, этим образом находится в зависимости от водного режима. Малое содержание солей в корнеобитаемом слое выслеживается и в зимне-весенний период, когда талые воды и осадки промывают основу. В начале лета содержание солей в верхних горизонтах растет[17].

По степени засоления выделяют: незасоленные, слабозасоленные, средnezасоленные почвы и солончаки [17].

Есть различные типы засоления: карбонатное ( $\text{NaHCO}_3$ ), хлоридное ( $\text{NaCl}$ ), сульфатное ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ) и смешанное. Преобладающим катионом в таких почвах представляет натрий, но видятся еще карбонатно-магниевое и хлоридно-магниевое засоление. Высочайшая сосредоточение солей в основах не лишь только затрудняет поступление воды, но имеет возможность на прямую повреждать растения и в том числе и не соблюдать структуру земли,

снижая ее пористость и ухудшая водопоглощительные качества. Во влажных районах большей частью хлоридное засоление, в степях и пустынях - сульфатное и карбонатное.

Доля засоленных почв характеризуется увеличенной щелочностью почвенного раствора, рН имеет возможность доходить до 8,5 - 10,0, а лучшая реакция среды для развитых растений 5,0-7,0. Кислые земли, рН которых ниже 3,5-4,0, все распространены в ведущем в северо-западной части РФ, в Белоруссии, государствах Прибалтики. Засоление наносит больше вред сельскому хозяйству, чем засуха и холода, например как действует каждый день, а не время от времени. По причине засоленности основ теряются миллионы тонн земельной продукции. К примеру, на незасоленных почвах Узбекистана сбор хлопчатника достигал 40 ц/га, в то время как на засоленных лишь только 7-10 ц/га [17].

Лишнее скопление солей не нужно для большинства сельскохозяйственных культур. На засоленных почвах складывается особая солевыносливая растительность. Растения, обладающие особыми приспособлениями для обычного окончания онтогенеза в критериях высочайшей засоленности, именуются галофитами (греч. galos - соль, phyton - растение). В природе солончаковые земли имеют достаточно роскошную и многообразную растительность. Растения пресных местообитаний, обладающие в отличие от галофитов очень ограниченными возможностями приспособляться в процессе онтогенеза к высочайшему содержанию солей в основе, именуют гликофитами (греч. glykys — сладкий и phyton — растение).

Для них уже вредно содержание соли в почве, равное 0,5 %. В природе четкой границы между галофитами и гликофитами нет. К примеру, хлопчатник развивается при отсутствии засоления, но легко к нему адаптируется. Подобные растения называют факультативными галофитами. С концентрацией солей более 0,5 % от сухой массы почвы галофиты могут жить на почвах. Галофиты на незасоленных почвах плохо развиваются. На

сильно засоленных почвах (содержание солей от 0,8 до 1,5 %) встречаются специально приспособленные галофиты — пырей западный, шпинат, костер безостый. Механизмов известных для приспособления галофитов к избыточным концентрациям солей выделяют три:

1) поглощение большого количества солей и аккумуляирование их в вакуолях, что приводит к понижению водного потенциала клеточного сока и поступлению воды;

2) выделение поглощаемых растением солей с помощью специальных клеток и удаление избытка солей с опавшими листьями;

3) ограничение поглощения солей клетками корней [17].

Все эти механизмы направлены на решение одной и той же задачи - защитить клетки и от токсичных концентрации ионов. Галофиты делят на три группы: соленакапливающие, солевыводящие и соленепроницаемые. **Соленакапливающие** галофиты, или же эвгалофиты (от греч. eu - добрый, настоящий), владеют наибольшей стабильностью к солям. Они отлично растягиваются и развиваются на засоленных основах. Эти растения вытягивают из земли большое количество солей. К данной группе относятся большей частью например именуемые солянки (семейство маревые или же лебедовые - Chenopodiaceae), подрастающие на влажных солончаках, по берегам морей, соленых озер. Примерами этих растений являются солерос, сведа морская, сарсазан, кое — какие виды тамарикса и др.. Солянки скапливают до 7 % солей от массы клеточного сока. В итоге водный потенциал клеток сильно уменьшается, и вода поступает в том числе и из засоленной земли. Соль скапливается в вакуолях, в следствие этого ее высокое содержание не влияет на цитоплазматические ферменты.

В то же время с солями данные растения скапливают в материях и воду. У растений в стеблях, у иных в листьях формируются водозапасающие материи, по этой причине у данных растений рыхлые стебельки и листья, то что создает их схожими в толстянковые, по этой причине их в некоторых случаях именуют галосуккулентами. Эта мясистость (суккулентность)

органов является наследственной, растения сохраняют ее и на незасоленных почвах; однако по мере увеличения концентрации почвенного раствора суккулентность возрастает. Для этих растений характерна пониженная интенсивность дыхания.

**Солевывделяющие** галофиты, или криптогалофиты (от греч. *kryptos* тайный), - растения, как и солянки, поглощающие значительное количество солей, но не накапливающие их в клеточном соке, а выделяющие наружу. Солевывделяющие галофиты освобождаются от поступающих солей за счет выделения ионов против градиента концентрации. Эти функции выполняют мембраны предназначенных клеток. Они поддерживают концентрацию натрия и хлора в цитозоле на невысоком уровне [17].

У видов лебеды поглощенные соли с транспирационным током доставляются сначала по сосудам, а потом по симпласту в живые пузыревидные клетки -трихомы, существующие в эпидерме стеблей и листьев. В пузыревидной клетке ионы секретируются в крупную центральную вакуоль. Если солей становится много, трихомы трескаются, и соль выходит на поверхность листа или стебля. В участке лопнувших образуются новые клетки. Так как от мезофилла до пузыревидных клеток существует внушительный градиент концентрации солей, перенос ионов в их вакуоли считается энергичным процессом, т. е. требующим затраты энергии [20].

У видов тамарикса (гребенщик) существуют железки, которые секретируют соль наружу. Подобная железка предполагает собой комплекс из восьми клеток, из которых шесть считаются секреторными, а две - базальными, собирательными клетками. С клеток мезофилла соль поступает в железку через собирательные клетки и перемещается по железке от клетки к клетке по плазмодесмам. Она накапливается в везикулах, которые потом соединяются с плазмалеммой. В результате соль выходит сначала в клеточную стенку, а потом наружу. В сухую погоду растение покрывается

бесперывным слоем выделившихся из их клеток солей, часть которых сдувается ветром, доля - смывается дождями [23].

К этой группе галофитов принадлежат распространенные в степях и пустынях виды лебеды, кермеков, тамарикс и другие растения.

**Соленепроницаемые** галофиты (гликогалофиты) вырастают на наименее засоленных основах. Для данных растений скопление солей в клеточках например же не безопасно, как и для гликофитов. Мембраны клеток корней растений данной группы малопроницаемы для солей. Невысокий водный потенциал в клеточках корней, важный для поступления воды из засоленного почвенного раствора, складывается вследствие накапливанию в клетках сахаров, свободных аминокислот и иных совместимых осмолитов. Осмотический потенциал в клеточках данных растений временами добивается довольно невысоких значений. Этим образом, особенным победителем в предоставленном отношении считается лебеда скученнолистная, растущая в штате Аризона, осмотический потенциал клеточного сока которой достигал удивительной величины:  $-202,5$  атм. Для растений данной группы свойственна высочайшая напряженность фотосинтеза как неотъемлемое условие для скопления сахаров. Обычными адептами данной группы считаются всевозможные виды полыни, к примеру, полынь соляная, и кохии [17].

Приспособление растений в протяжении продолжительного филогенеза к негативным условиям среды привело в ряде случаев к тому, что данные моменты стали для них важными критериями существования. У множества галофитов семена прорастают при пониженной концентрации солей, вслед за тем проростки с периодом приспособливаются к засолению, а для зрелых растений высокое содержание солей в почве считается неотклонимым условием их становления. К примеру, кое-какая надбавка хлористого натрия значительно ускоряет становление солероса, возрастающего на влажных солончаках. Именно сообразно данному обстоятельству похожие растения и

теснят с засоленных почв другие виды, рост которых угнетается при данной степени засоления [28].

Например, как галофитам непросто получать воду из засоленной земли, они постараются сохранить ранее существующую, понижая транспирацию с помощью толстой кутикулы, погруженных устьиц, водозапасающей ткани в листьях, т. е. они владеют кое-какими признаками ксерофитов.

Для галофитов солончаки не считаются физиологически сухими благодаря высокой концентрации растворенных в клетках осмотиков, позволяющей им иметь невысокий водный потенциал.

Раньше принято было считать, собственно, что главным фактором повреждения растений при засолении считается осмотический стресс: накопление солей в зоне роста корней понижает водный потенциал почвенного раствора, собственно, что затрудняет поступление воды в корешки. Общеизвестно, что в случае если вода в почве имеется, но не имеет возможности поступать в корни, то это - физиологическая засуха. Физиологическая засуха длительное время считалась единственной причиной смерти растений на засоленных почвах [17].

Поддержание клеткой ионного гомеостаза возможно продемонстрировать в случае ионов натрия. Перенесение  $\text{Na}^+$  сквозь тонопласт выполняется с поддержкой  $\text{Na}^+$ - $\text{H}^+$ -антипортера (протонная помпа, обменивающая  $\text{H}^+$  на  $\text{Na}^+$ ). Гены, кодирующие данный переносчик, были идентифицированы в геноме арабидопсиса.

Кроме регуляции поглощения и компартментации  $\text{Na}^+$  в вакуоли значительный смысл для поддержания его низкой концентрации в цитозоле имеет выделение  $\text{Na}^+$  в апопласт. В отличие от животных клеток, в которых работают  $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -АТФазы, или же грибов и некоторых водных растений, имеющих  $\text{Na}^+$ -АТФазы, клетки растений, бесспорно не содержат  $\text{Na}^+$ -АТФаз, транспортирующих  $\text{Na}^+$  сквозь плазмалемму в свободное место клетки. Считается, что на плазмалемме и тонопласте действует протонная

помпа, обменивающая  $H^+$  на  $Na^+$  ( $Na^+ - H^+$  - антипортер). В итоге ионы натрия выбрасываются в апопласт.

Впрочем оказалось, что вредоносное воздействие на растение оказывают и сами соли. Хлористый натрий, сульфат натрия, сода, которые чаще всего засоляют почву, токсичны сами для себя. Даже безвредные в небольших концентрациях соли, такие как сернокислый натрий, в больших концентрациях оказываются ядовитыми, вызывая различные нарушения обычного хода физиологических процессов. В норме в цитозоле клеток находится в пределах 1-10 мМ  $Na^+$  и 100-150 мМ  $K^+$ . Это соответствие  $Na^+$  и  $K^+$  считается наилучшим для синтеза белка и для работы ферментов. При засолении соответствие ионов в клетке быстро двигается в пользу натрия, что сопрягается инактивацией ферментов и нарушением метаболизма. И хотя растворы засоленных почв по превосходству уравновешены, что не наименее, при довольно больших концентрациях они оказывают ядовитое воздействие на растение. Мощное засоление, нарушающее ионный гомеостаз, замедляет синтез и ускоряет распад белков, а еще изменяет работу трансаминаз и протекание реакций переаминирования. Итогом этого считается скопление в клетках ряда ядовитых веществ. В настоящее время полагают, что ведущими причинами смерти растений при засолении считаются несоблюдение ионного гомеостаза и ядовитое воздействие солей, а также гиперосмотический стресс [30].

Чрезмерное содержание солей в почве вредно согласно разным обстоятельствам. В том числе при слабом засолении у растений-гликофитов задерживается рост, сильно уменьшается прирост сухой массы и обесцвечиваются листья. Одна из оснований торможения подъема при засолении заключается в понижении интенсивности фотосинтеза по причине недостатка двуокиси углерода, вызванного закрытием устьиц.

Высочайшие концентрации солей оказывают большое воздействие на структуру органелл. Сообразно степени стойкости к излишку солей, к примеру, хлорида натрия, органеллы возможно разместить в подобной

очередности: устойчивость больше у митохондрий, чем у ядра; у ядра более, чем у хлоропластов; у хлоропластов больше, чем у рибосом. В хлоропластах при засолении накапливается большое количество ионов натрия и хлора, то что собственно приводит к разрушению гран. Излишек в цитоплазме данных ионов вызывает набухание не лишь только хлоропластов, но и митохондрий.

Процесс фотосинтетического транспорта электронов довольно солеустойчив, впрочем восстановление углерода и фосфорилирование нарушаются при лишнем содержании ионов в клетках. Почти все считают то, что хлоропласты охраняют собственную фотосинтетическую энергичность, но при этом уменьшаются фотосинтезирующая поверхность и концентрация хлорофилла. В условиях засоления в почвенных смесях доминируют одновалентные ионы, к примеру, хлор, натрий, инициирующие увеличение проницаемости мембран, в частности тонопласта. В следствии кислоты клеточного сока попадают в хлоропласты, действуют на хлорофилл, превращая его в феофитин. В значимых концентрациях ионы натрия имеют возможность замещать ионы кальция в плазмалемме, то, что увеличивает ее проницаемость и усиливает выделение, к примеру, ионов калия [21].

Поддержанию гомеостаза может помочь и компартментация бесполезных ионов в вакуоли. Аккумуляция ионов в вакуолях считается довольно экономичным методом предотвращения его токсического воздействия в цитоплазме, потому что, находясь в вакуоли, ионы натрия имеют все шансы в одно и тоже время применяться и как осмолиты для поддержания внутриклеточного осмотического гомеостаза, нарушенного в условиях засоления [17].

Поддержание клеткой ионного гомеостаза возможно продемонстрировать в случае ионов натрия. Перенесение  $\text{Na}^+$  сквозь тонопласт выполняется с поддержкой  $\text{Na}^+$ - $\text{H}^+$ -антипортера (протонная помпа, обменивающая  $\text{H}^+$  на  $\text{Na}^+$ ). Гены, кодирующие данный переносчик, были идентифицированы в геноме арабидопсиса.

Кроме регуляции поглощения и компартментации  $\text{Na}^+$  в вакуоли значительный смысл для поддержания его низкой концентрации в цитозоле имеет выделение  $\text{Na}^+$  в апопласт. В отличие от животных клеток, в которых работают  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы, или же грибов и некоторых водных растений, имеющих  $\text{Na}^+$ -АТФазы, клетки растений, бесспорно не содержат  $\text{Na}^+$ -АТФаз, транспортирующих  $\text{Na}^+$  сквозь плазмалемму в свободное место клетки. Считается, что на плазмалемме и тонопласте действует протонная помпа, обменивающая  $\text{H}^+$  на  $\text{Na}^+$  ( $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортер). В итоге ионы натрия выбрасываются в апопласт.

Скопление натрия в вакуоли и понижение его концентрации в цитоплазме приводит к нарушению осмотического равновесия между цитозолем и клеточным соком. С целью возобновления внутриклеточного осмотического равновесия необходима функциональная аккумуляция в цитозоле совместимых осмолитов [17].

**Совместимые осмолиты** - это сахара, сахароспирты, свободные аминокислоты и многие другие органические соединения, которые в больших концентрациях никак не токсичны с целью клеточного метаболизма. Более того, они не только понижают водный потенциал клеток при солевом стрессе, однако защищают мембраны, ферменты, структурные и регуляторные макромолекулы. Увеличение концентрации совместимых осмолитов в цитоплазме в большей степени достигается за счет 2-ух различных процессов: активации работы генов, кодирующих ферменты синтеза данных осмолитов, и ингибирования экспрессии иных генов, отвечающих за их распад [29].

Сокращение водного потенциала клеток. В условиях засоления растение должно сократить свой водный потенциал до еще наиболее низких значений, для того чтобы вода снова смогла поступать в корни. Данное достигается за счет накопления в вакуоли неорганических ионов и синтеза совместимых осмолитов в цитоплазме [17].

Поглощение неорганических ионов с наружного раствора и их

дальнейшая компартментация в вакуоли с одновременным накоплением совместимых осмолитов в цитоплазме приводит к падению водного потенциала клеток до значений, более низких, нежели значения водного потенциала почвенного раствора. Это означает возобновление стандартного направления градиента водного потенциала между почвой и растением и поступление воды в растение [17].

Приспособление к условиям засоления - это не только поддержание низких концентраций ионов в цитоплазме и накопление в больших количествах совместимых осмолитов, однако и способность клеток, как и при засухе, активировать работу целого ряда других генов. Данные гены кодируют регуляторные белки, LEA-белки, ферменты синтеза гормонов (в частности, АБК), макромолекулы с функциями шаперонов, убиквитины, ингибиторы протеаз, АТФазы и переносчики ионов. Значительную роль имеет также регуляция экспрессии генов аквапоринов, участвующих в переносе сквозь мембраны молекул воды и имеющих важное значение для сохранения водного статуса клетки в условиях засоления [17].

Всем этим событиям предшествует восприятие рецептором (осмосенсором) изменения водного потенциала почвенного раствора, преобразование сигнала и его передача на внутриклеточные сигнальные цепи, компонентами которых являются ионы кальция, протеинкиназы, в том числе MAPK-каскад, и трансфакторы, стабилизирующие экспрессию определенных генов стрессорного ответа [17].

На засоление, как и на водный дефицит, растение отвечает не только на клеточном, но и на организменном уровне. Для начала ответа на организменном уровне (системном) основную роль имеет крайне быстрое возникновение в клетках гидравлического сигнала и его передача в надземные органы, а также более медленный синтез АБК в корне и ее транспорт с восходящим водным током в ассимилирующие органы. Комплекс данных защитных реакций и гарантирует выживание и приспособление растений в условиях засоления [29].

Механизмы солеустойчивости галофитов генетически закреплены и считаются конститутивными (от лат. *constitutus* - утвердившийся, определенный), т.е. выражаются в различных обстоятельствах, вне зависимости от наличия или отсутствия засоления. Наоборот, защитные системы растений-гликофитов являются индуцIBLEными (от лат. *inductio* - возбуждение), хотя они и предопределены (детерминированы) генетически, реализуются лишь в ответ на засоление. Реакция разных сортов и видов растений на засоление находится в зависимости от их стойкости, признаком которой считается понижение продуктивности в условиях засоления [20].

Всем данным событиям предшествует восприятие рецептором (осмосенсором) конфигурации водного потенциала почвенного раствора, переустройство сигнала и его передача на внутриклеточные сигнальные цепи, компонентами которых считаются ионы кальция, протеинкиназы, в том количестве MAPK-каскад, и трансфакторы, стабилизирующие экспрессию конкретных генов стрессорного ответа [17].

На засоление, как и на водный недостаток, растение отвечает не только лишь на клеточном, но и на организменном уровне. Для начала ответа на организменном уровне (системном) ведущую роль имеет в высшей степени резкое появление в клетках гидравлического сигнала и его передача в надземные органы, а также более медленный синтез АБК в корне и ее автотранспорт с восходящим водным током в ассимилирующие органы. Комплекс данных защитных реакций и гарантирует выживание и приспособление растений в условиях засоления [29].

Механизмы солеустойчивости галофитов на генном уровне зафиксированы и считаются конститутивными (от лат. *constitutus* - утвердившийся, определенный), т.е. выражаются во всевозможных обстоятельствах, за пределами зависимости от присутствия или отсутствия засоления. Напротив, защитные системы растений-гликофитов считаются индуцIBLEными (от лат. *inductio* - возбуждение), но они и предопределены (детерминированы) на генном уровне, реализуются только в ответ на

засоление. Реакция различных видов растений на засоление находится в зависимости от их устойчивости, показателем которой считается снижение продуктивности в условиях засоления [20].

**Солеустойчивостью** в ботанике называют устойчивость различных видов растений к повышению концентрации соли в воде или в почве. Настоящих галофитов среди культурных растений нет. А вот такие растения как: хлопчатник, ячмень, люцерна, сахарная свекла, виноград, маслина, финиковая пальма, помидоры, арбузы имеют хороший потенциал и солеустойчивость у них весьма высока. У кукурузы, льна, овса, гречихи, персика, лимона и пшеницы – солеустойчивость понижена. Так же выявлено, что мягкая пшеница устойчивее твердой. Если в условиях засоления в течение длительного времени выращивать просо, ячмень или томат, то можно наблюдать хорошее повышение солеустойчивости данных видов, без снижения их урожайности[17].

В зависимости от фазы развития того или иного растения меняется и их солеустойчивость. Так, к примеру, из-за сильного засоления всходы подвержены большему удару, нежели взрослые растения. Это связано со снижением в эндосперме активности гидролитических ферментов, и поэтому наибольший вред наносится именно растущим частям растений. Все в течении всего онтогенеза ростовые процессы замедляются, замечается медленное формирование различных органов, побегообразование ослабевает. У томатов перестают образовываться цветки, а их биомасса начинает уменьшаться. Именно поэтому считается, что высокой солеустойчивостью обладают растения более зрелые и старшие. Правда есть и исключения: пример тому ирис. Он уже в период онтогенеза меняет свою солеустойчивость. Так в период прорастания семени наблюдается его высокое значение, но в период прорастания оно, наоборот, снижается. Во время кущения вновь увеличивается солеустойчивость, а вот в период цветения она уменьшается, и, наконец, наибольшую устойчивость растение имеет в период своего созревания [20].

Настоящих галофитов среди культурных растений нет. А вот такие растения как: хлопчатник, ячмень, люцерна, сахарная свекла, виноград, маслина, финиковая пальма, помидоры, арбузы имеют хороший потенциал и солеустойчивость у них весьма высока. У кукурузы, льна, овса, гречихи, персика, лимона и пшеницы – солеустойчивость понижена. Так же выявлено, что мягкая пшеница устойчивее твердой. Если в условиях засоления в течение длительного времени выращивать просо, ячмень или томат, то можно наблюдать хорошее повышение солеустойчивости данных видов, без снижения их урожайности[17].

Следует отметить, что солеустойчивость может отличаться не только среди разновидности растений, но и по сортам самой культуры. Абсолютно любой сорт считается отдельной популяцией, именно поэтому культуры могут иметь и разный показатель солеустойчивости [17].

Немаловажный фактор - это климат. Он так же влияет на способность культур адаптироваться к повышению концентрации соли, и как показывает практика, устойчивость растений выше при холодном климате. В сельском хозяйстве для снижения концентрации соли в почве применяют мелиорацию. Она включает в себя орошение земли, обеспечение хорошей дренажной системы и особое промывание почвы по окончании сезона [4].

При орошении земли, следует понимать, что даже небольшое содержание соли в воде способно вымыть почвенную соль. Она доходит до корнеобитаемого слоя, а вода в почве при этом становится пресной и не так вредит самому растению. Один из самых лучших методов орошения это дождевание. При нем уменьшается риск смешивания поливной воды и грунтовых вод [17].

Использование *капельного орошения* дает вероятность избежать засоления почвы. При капельном орошении вдоль всякого ряда растений прокладывают трубы с отверстиями. Отверстия находятся около растения. Капельное орошение обеспечивает большим количеством воды каждое растение, но почва между растениями не увлажняется. Этот способ орошения

используют для полива плодовых деревьев, винограда или например таких растений, как салат, но оно неприменимо для культур сплошного сева, к примеру пшеницы [17].

Внесение в почву *микроэлементов* улучшает ионный обмен растений в условиях засоления. На солонцах (почвы, имеющие большое количество натрия) мелиорацию реализовывают с помощью *гипсования*, которое приводит к вытеснению натрия из почвенного всасывающего комплекса и замещению его кальцием [4].

В одно и тоже время с изучением воздействия солей на растения разрабатываются *селекционные* способы увеличения их устойчивости к засолению. Эксперименты показали, что специальные линии некоторых растений-гликофитов могут обладать значительной устойчивостью к засолению. К примеру, солеустойчивая линия ячменя, выведенная Э. Эпштейном (США), дает сбор в условиях такой засоленности, при которой обыденный ячмень гибнет. Дальнейшая селекция предоставленной линии способен дать вид для выращивания на засоленных почвах.

На Кубе в восьмидесятые годы увеличили солеустойчивость и засухоустойчивость картофеля и сахарного тростника, используя способы клеточной селекции. Каллусы, приобретенные из стеблей данных растений, поочередно выращивали на питательных средах, содержавших все большие концентрации NaCl. Выжившие в данных критериях клетки использовали для получения (регенерации) солеустойчивых растений [3]. В зависимости от фазы развития того или иного растения меняется и их солеустойчивость. Так, к примеру, из-за сильного засоления всходы подвержены большему удару, нежели взрослые растения. Это связано со снижением в эндосперме активности гидролитических ферментов, и поэтому наибольший вред наносится именно растущим частям растений. Все в течении всего онтогенеза ростовые процессы замедляются, замечается медленное формирование различных органов, побегообразование ослабевает. У томатов перестают образовываться цветки, а их биомасса начинает уменьшаться.

Именно поэтому считается, что высокой солеустойчивостью обладают растения более зрелые и старшие. Правда есть и исключения: пример тому ирис. Он уже в период онтогенеза меняет свою солеустойчивость. Так в период прорастания семени наблюдается его высокое значение, но в период прорастания оно, наоборот, снижается. Во время кущения вновь увеличивается солеустойчивость, а вот в период цветения она уменьшается, и, наконец, наибольшую устойчивость растение имеет в период своего созревания [20].

У кукурузы, льна, овса, гречихи, персика, лимона и пшеницы – солеустойчивость понижена. Так же выявлено, что мягкая пшеница устойчивее твердой. Если в условиях засоления в течение длительного времени выращивать просо, ячмень или томат, то можно наблюдать хорошее повышение солеустойчивости данных видов, без снижения их урожайности.

Солеустойчивость может отличаться не только среди разновидностей растений, но и по сортам самой культуры. Абсолютно любой сорт считается отдельной популяцией, именно поэтому культуры могут иметь и разный показатель солеустойчивости [17].

Немаловажный фактор - это климат. Он так же влияет на способность культур адаптироваться к повышению концентрации соли, и как показывает практика, устойчивость растений выше при холодном климате. В сельском хозяйстве для снижения концентрации соли в почве применяют мелиорацию. Она включает в себя орошение земли, обеспечение хорошей дренажной системы и особое промывание почвы по окончании сезона [4].

При орошении земли, следует понимать, что даже небольшое содержание соли в воде способно вымыть почвенную соль. Она доходит до корнеобитаемого слоя, а вода в почве при этом становится пресной и не так вредит самому растению. Один из самых лучших методов орошения это дождевание. При нем уменьшается риск смешивания поливной воды и грунтовых вод [17].

В настоящее время наравне с выведением солеустойчивых видов культурных растений способами классической генетики и клеточной селекции активно складываются способы генной инженерии, которые дают возможность увеличить устойчивость растений к лишнему засолению методом перенесения в их геном чужеродных генов. Получаемые аналогичным способом растения называют трансгенными. Эти чужеродные гены кодируют ферменты синтеза осмолитов, регуляторных белков и компонентов ион-транспортных систем. В настоящее время уже получено довольно большое количество трансгенных растений, обладающих повышенной солеустойчивостью.

В связи с тем, что в работе определяли содержание пигментов, то в обзоре литературы следует дать их краткую характеристику и роль хлорофилла в процессе фотосинтеза.

### 1.3. Пигменты зеленого листа. Фотосинтез.

Для работы клеток нужна энергия. Процесс модификации поглощенной растением электромагнитной энергии солнечного света в химическую энергию органических соединений, называется **фотосинтезом**. Чтобы свет мог быть использованным в процессе фотосинтеза, необходимо его поглощение фоторецепторами – **пигментами**[6].

#### *Хлорофиллы*

У водных растений и цианобактерий содержится хлорофилл *a*, у высших растений и зеленых водорослей хлорофилл *b*. Хлорофилл *c* - находится в бурых и диатомовых водорослях, хлорофилл *d* – в красных водорослях. Фотосинтезирующие зеленые бактерии имеют бактериохлорофиллы *c* и *d*, пурпурные бактерии - бактериохлорофиллы *a* и *b*[18].

У хлорофилла *a* 4 пиррольных кольца соединены между собой метиновыми мостиками (=CH-), формируя порфириновое кольцо. Кроме

этого, атомы азота пиррольных колец связаны с атомом магния. Состав, состоящая из порфиринового ядра и цикlopентанового кольца, именуется **форбином**. Боковая цепь, состоящая из пропионовой кислоты и непредельного спирта **фитола**, связана с атомом углерода IV пиррольного кольца (рис. 1). Хлорофилл, лишенный фитола, называется **хлорофиллидом**. В случае если атом магния замещен протоном, то это слияние носит название **феофитина**.

В природных условиях формирование феофитина происходит при старении листьев, в осеннее время, под действием неблагоприятных условий. В следствии листья желтеют. В природе возникновение феофитина обосновано увеличением проницаемости мембран и проникновением в хлоропласт кислого клеточного сока. Например, как избирательная проницаемость мембран возрастает под воздействием любого фактора, в этом случае листья желтеют под воздействием низких и высоких температур, недостатка воды и ее излишка. Данный факт лишний раз обосновывает важность этого свойства мембран. Динамика хлорофиллов, еще, как и иных пигментов, обоснована присутствием значимого числа двойных связей с делокализованными электронами[20].

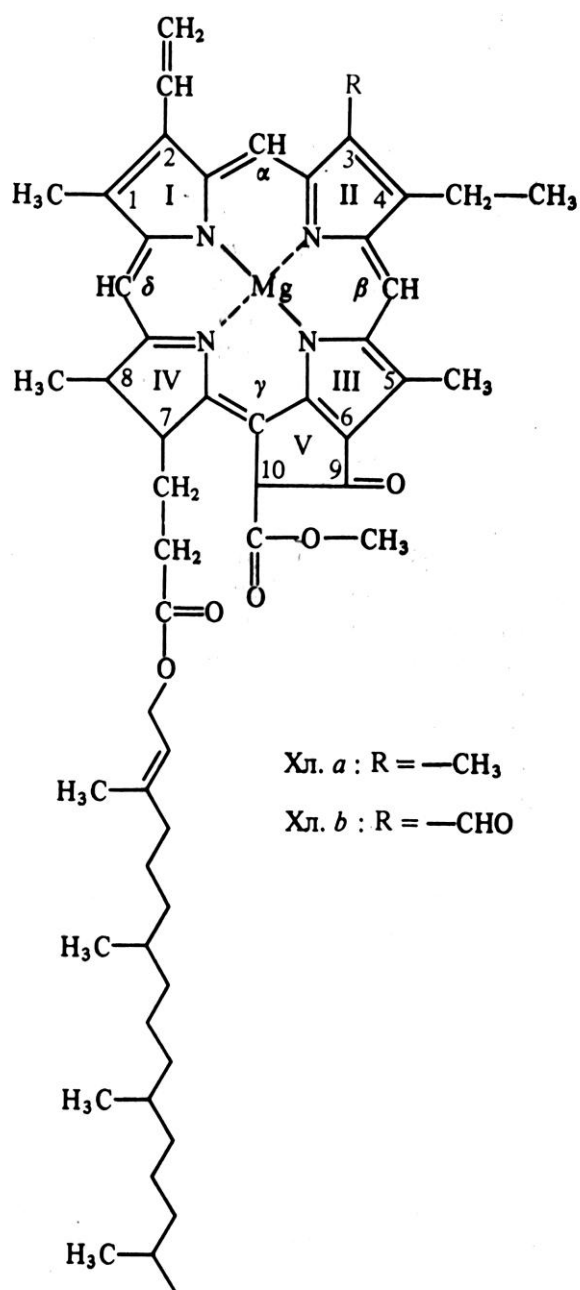


**Рис.1. Структурные формулы хлорофиллов а и b (по В. В. Полевому).**

Хлорофиллы хорошо растворимы в органических растворителях (бензоле, хлороформе, этиловом эфире и спирте, ацетоне) и нерастворимы в воде. Хлорофиллы имеют максимумы поглощения света в синей и красной частях спектра. Растворы хлорофиллов обладают флуоресценцией и фосфоресценцией [5].

*Каротиноиды*

Каротиноиды – жирорастворимые пигменты, оказавшиеся в хлоропластах безусловно всех растений. Они входят в структуру хромопластов за пределами зеленых частях растений, к примеру, корнеплодов моркови. К каротиноидам причисляют 3 группы соединений:

- 1) оранжевые или же красные каротины,
- 2) желтые ксантофиллы,
- 3) каротиноидные кислоты.

Каротины и ксантофиллы состоят из 8 фрагментов изопрена, которые создают цепочку конъюгированных двойных связей (рис. 2). Основные каротиноиды -  $\beta$ -каротин, неоксантин, виолаксантин и лютеин[14]

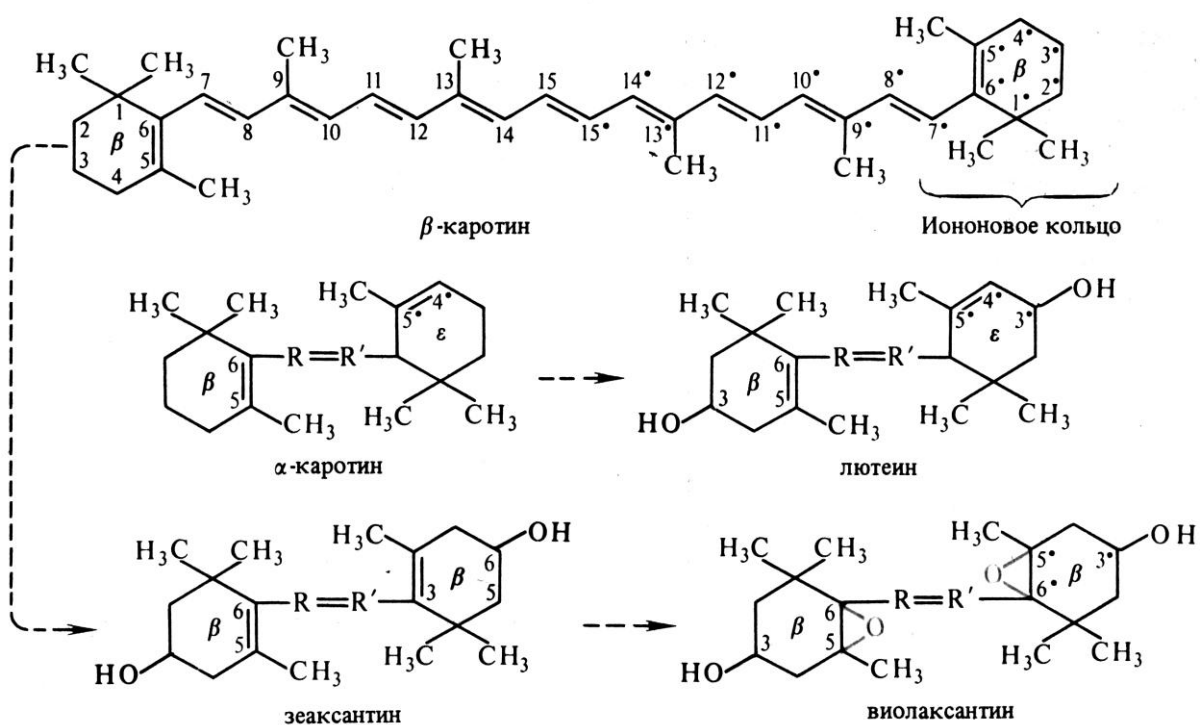


**Рис.2. Структурные формулы каротиноидов и последовательность их превращений (по В. В. Полевому)**

Каротины и ксантофиллы растворимы в хлороформе, бензоле, сероуглероде, ацетоне. Каротины отлично растворяются в эфирах, впрочем слабо в спиртах, а ксантофиллы напротив. Каротиноиды владеют максимумами поглощения в фиолетово-синей и синей частях спектра света. Они не имеют возможности к флуоресценции [4].

Главные функции каротиноидов: поглощение света в качестве добавочных пигментов, защита молекул хлорофиллов от необратимого фотоокисления, ликвидация деятельных радикалов, участие в фототропизме, таким образом содействуют определению направления роста побега [28].

### Фикобилины

Сине-зеленые и красные водоросли не считая каротиноидов и хлорофилла *a* включают пигменты фикобилины. Их молекула состоит из 4 последовательных пиррольных колец (рис. 3). Фикобилины числятся хромоформными группами глобулиновых белков фикобилипротеинов. Они делятся на 3 категории:

- 1) фикоэритрины – белки красного цвета,
- 2) фикоцианины – сине-голубые белки ,
- 3) аллофикоцианины – синие белки.

Все они владеют флуоресценцией и растворимы в воде[28].

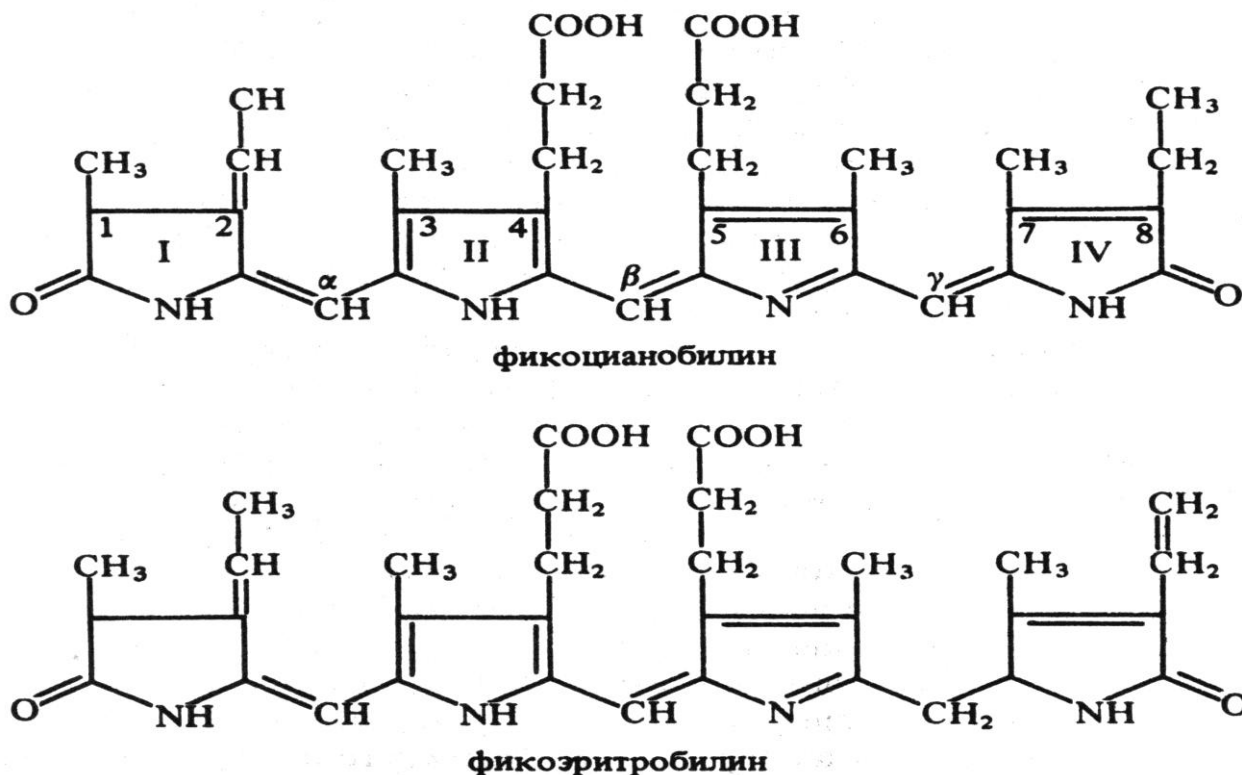


Рис.3. Структурные формулы фикобилинов (по В. В. Полевому)

Фикобилины владеют максимумом поглощения в оранжевой, желтой и зеленой диапозоне света. Данное выделяет вероятность водорослям поглубже применить свет, попадающий в воду. Вода содержит светопоглощающую дееспособность. В глубине ориентировочно 30 м полностью исчезают красные лучи, в пределах 180 м – желтые, 320 м – зеленые, а на глубину больше 500 м не попадают синие и фиолетовые лучи. Фикобилины – это запасные пигменты, участвующие в светособирающем комплексе. Ориентировочно 90 % энергии света, поглощенного фикобилинами, переходит на хлорофилл *a* [20].

У растений есть фикобилинфитохром. Он не участвует в фотосинтезе, впрочем является фоторецептором красного и дальнего красного света и осуществляет регуляторные функции в клетках растений [20].

## Глава II. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1. Объект исследования

#### 2.1.1. Ботаническая характеристика растений кукурузы

Кукуруза относится к классу однодольных (Monocotyledonae), семейству злаковых (Gramineae), подсемейству просовидных (Panicoideae), трибе маисовых (Maydeae).

Триба маисовых, соединяющая 8 семейств, отличается от многих родов семейства злаковых заполненностью стебля и присутствием однополых цветков. У рода *Zea* мужские (тычиночные) и женские (пестичные) цветки размещаются отдельно в мужских и женских соцветиях. Однако нередко отмечается развитие обоеполости в одних и тех же цветках (формирование мужских и женских генеративных органов) и реже встречаются растения со стерильными мужскими либо женскими цветками и соцветиями. Наиболее близки друг к другу три рода трибы маисовых: *Zea* (кукуруза), *Euchlaena* (теосинте) и *Tripsacum* (травя-гама).

Род *Euchlaena* представлен двумя видами: однолетними и многолетними формами; цветки, равно как и у кукурузы, раздельнополые и расположены в отдельных соцветиях. Растения теосинте ветвистые, початок также ветвистый, зерновки мелкие. Легко скрещивается с кукурузой. Некоторые ботаники ввиду большого сходства теосинте с кукурузой склонны относить их к одному роду. Теосинте известен как засоритель посевов кукурузы в Мексике и в Центральной Америке.

Род *Tripsacum* насчитывает около 10 видов. Это многолетние растения, имеющие высокие стебли и узкие длинные листья. Раздельнополые цветки находятся в разных частях одного соцветия. Початок плотно сросшийся, костяной. Легко скрещивается с кукурузой. Среди гибридов кукурузы с трипсакум выщепляются формы, близкие к теосинте.

Род *Zea* представлен единственным видом — *Zeamays* L. — кукуруза — и притом только в культурной флоре. Растения этого вида имеют диплоидный набор хромосом ( $2n = 20$ ).

Кукуруза — однолетнее растение; отличается от большинства однолетних злаков толстым стеблем, высоким ростом и мощными, крупными листьями.

Стебель кукурузы цилиндрический, с утолщенными узлами; заканчивается верхушечным соцветием — метелкой с мужскими цветками. Листья расположены вдоль по стеблю поочередно с двух сторон. В пазухах листьев, за исключением четырех-пяти самых верхних, закладываются укороченные побеги второго порядка, несущие верхушечные женские соцветия — початки. Побеги второго порядка в пазухах самых нижних листьев, у многих сортов часто образуют удлиненные стебли, так называемые пасынки. На своей верхушке пасынки несут либо типичную метелку, либо образуют соцветия с мужскими и женскими цветками. В пазухах влагалищ листьев пасынков формируются побеги третьего порядка, способные у некоторых сортов давать початки.

*Zeamays* L. характеризуется большим разнообразием подвидов, форм, сортов, гибридов и морфофизиологических типов.

#### *Строение корневой системы кукурузы*

Кукуруза характеризуется сильной мочковатой корневой системой. Группы корней, составляющие корневую систему, различаются не только морфологически, но и по выполняемым функциям.

У кукурузы выделяют две группы корней: эмбриональные и придаточные. К первой — относятся главный и боковые зародышевые гипокотильные и мезокотильные или эпикотильные корни. Вторую группу составляют узловые корни — подземные и надземные (опорные).

При прорастании зерновки кукурузы сначала формируется один зародышевый корешок, быстро углубляющийся в почву на 30—40 см. Растения большинства сортов и гибридов кукурузы через 2—3 дня

формируют от 2 до 7 боковых корней. У некоторых зубовидных сортов и гибридов из перицикла на первом узле стебля образуется еще 5—6 зародышевых корней. В отличие от остальных злаков зародышевые корни кукурузы -могут достигать значительной длины.

Боковые гипокотильные корешки в почве сильно ветвятся и совместно с зародышевым корешком образуют систему первичных корней. Эти корни можно считать корнями первого яруса.

Наблюдениями и опытами установлено, что зародышевый корешок и первичные гипокотильные корни на протяжении примерно 2—3 недель выполняют основные функции обеспечения растений пищей и водой, а затем утрачивают свое первостепенное значение, хотя могут функционировать весь период жизни растения.

Через некоторое время после выхода coleoptиле на поверхность почвы coleoptильный узел проростка отделяется от зародышевого узла особым междоузлием, так называемым эпикотилем, длина которого варьирует в зависимости от глубины заделки семян.

Второй ярус корней образуется у кукурузы из coleoptильного узла. Это так называемые эпикотильные корешки, особенно ясно различимые при разрастании эпикотиля, в связи с увеличением глубины заделки семян. Обычно они не ветвятся и растут вертикально вниз.

Эпикотильные корешки, наиболее сильно развиваются при глубине заделки семени на 10—14 см; при меньшей глубине заделки они развиваются очень слабо. В условиях тяжелых почв эпикотильные корешки редко бывают мощными; на хорошо аэрируемых почвах они развиваются лучше. Роль этих корней в питании растений незначительна.

Третий ярус узловых корней наиболее важный для жизнедеятельности кукурузного растения, образуется из сближенных узлов стебля, находящихся под прикрытием поверхностных слоев почвы или у самой поверхности почвы.

Эти корни большей частью развиваются из первых 3—5 узлов стебля.

Обычно, как показывают наши наблюдения, первый находящийся под землей стеблевой узел закладывается неглубоко, примерно на 3—4 см от поверхности почвы. Глубина залегания его при посеве сухими семенами мало зависит от глубины заделки семян.

С углублением заделки семян обычно удлиняется эпикотиле, длина которого у многих сортов может достигать даже 20—25 см.

За счет удлинения эпикотиле семена кукурузы многих сортов могут прорасти с большой глубины, вынося на поверхность почвы первый стеблевой узел.

Третий ярус — основные, или узловые, корни вначале преимущественно растут горизонтально, занимая свободное пространство в междурядьях, затем направляются вниз на глубину до двух и более метров. Количество корней, развивающихся от стеблевых узлов, достигает 20—30 и более в зависимости от условий.

Корни сильно ветвятся, образуя корешки нескольких порядков. Длина всех корешков и корневых волосков одного растения достигает нескольких километров. Основная масса постоянных корней сосредоточена, по данным ряда исследователей, на глубине до 30 см.

Большое значение для кукурузы имеют и так называемые опорные корни, которые образуются двумя-тремя надземными узлами стебля, расположенными у поверхности почвы и несколько выше ее. В ряде районов у позднеспелых сортов опорные корни образуются у шестого и седьмого стеблевых узлов.

Обычно они имеют больший диаметр, нежели узловые корни, и покрыты толстой защитной тканью. Часть их, расположенная над почвой образует хлорофилл и зеленеет.

Достигая почвы при благоприятных условиях влажности и особенно при окучивании растений, опорные корни становятся тоньше, образуют баковые корешки и волоски. Главная функция опорных корней — предохранение растений от полегания — в этих случаях хорошо сочетается с

функцией питания растений.

Корни кукурузы имеют ряд анатомических особенностей, отражающих повышенные требования к аэрации, по сравнению с корневыми системами других злаков. Одной из отличительных черт строения корней кукурузы считается обилие воздухоносных полостей. Чем глубже расположены корни, тем больше в них образуется воздухоносных полостей и тем они крупнее.

На тяжелых заплывающих почвах воздухоносные полости начинают формироваться уже в корнях первого и второго порядков, на легких песчаных почвах они образуются главным образом в корнях третьего, четвертого и последующих порядков.

Следует отметить, что рост корней у кукурузы в длину и нарастание массы корней наиболее интенсивно происходят на самых ранних этапах развития, когда прирост корневой системы во много раз превосходит рост надземных органов.

У позднеспелых форм кукурузы рост опорных корней усиливается в условиях более длинного дня.

На формирование корневой системы кукурузы огромное воздействие оказывают поливы, содействующие углублению корней в почву и увеличению в 1,5—2 раза массы, корней во всем корнеобитаемом слое. Поглощающая поверхность корней кукурузы возрастает на поливных участках в 1,3—1,6 раза, а количество выделяемой пасоки—в 2—4 раза по сравнению с неполивными растениями.

Различные сорта и гибриды, и в особенности самоопыленные линии, резко различаются по мощности корневой системы.

Так как мощность корневой системы, распространение последней по радиусу в поверхностных слоях почвы, в сочетании с максимальным проникновением вглубь, в почву, и развитием опорных корней, считается важнейшим фактором, обеспечивающим развитие и рост надземных органов и общую продуктивность растения. Приемы подготовки семян и почвы, а также и ухода за растениями должны быть направлены на создание

оптимальных условий для развития и роста корневой системы, особенно на самых ранних этапах органогенеза растений.

### *Строение стебля*

Ствол кукурузы — цилиндрической формы, высокий, полный. В зависимости от вида и условий выращивания растений высота стебля колеблется от 50 см до 7 м и более.

У стебля кукурузы имеются хорошо выраженные узлы и междоузлия. Количество их варьирует от 8 до 40 и более в зависимости от особенностей сорта. Данное количество сближенных подземных узлов стебля, находящихся под поверхностью почвы, колеблется от 3 до 10, а надземных — от 6 до 30 и более. Для большинства видов кукурузы в районах, более благоприятных для произрастания вида, возможно, обозначить конкретную закономерность в формировании междоузлий. Более короткие междоузлия находятся в нижней части стебля, более длинные — в верхней; почаше наиболее длинным оказывается междоузлие, несущее верхушечное соцветие — метелку.

Дифференциация зачаточного стебля на узлы происходит очень рано, обычно после разворачивания зародышевых листьев. Число зачаточных узлов у кукурузы с возрастом не изменяется. Изредка наблюдаемое уменьшение числа междоузлий по сравнению с первоначально заложившимся есть результат недоразвития верхних междоузлий, когда из них два-три и более остаются сближенными.

Различная высота растений разных сортов кукурузы зависит от числа узлов и длины междоузлий, в пределах же сорта — преимущественно от условий, способствующих росту каждого из междоузлий. Число междоузлий в пределах сорта слабо варьирует.

Для большинства видов кукурузы в районах, более благоприятных для произрастания вида, возможно, обозначить конкретную закономерность в формировании междоузлий. Более короткие междоузлия находятся в нижней

части стебля, более длинные — в верхней; почаше наиболее длинным оказывается междоузлие, несущее верхушечное соцветие — метелку.

Число зачаточных узлов у кукурузы с возрастом не изменяется. Изредка наблюдаемое уменьшение числа междоузлий по сравнению с первоначально заложившимся есть результат недоразвития верхних междоузлий, когда из них два-три и более остаются сближенными.

Удлинение стебля идет за счет интеркалярного роста каждого из междоузлий. Рост междоузлий начинается с нижних и постепенно переходит к верхнему. Верхние междоузлия быстро растут, выходят из влагалища листьев, иногда даже возникает шум, который можно слышать вечером после жаркого дня на кукурузном поле.

В толщину стебель растет изнутри (так называемый эндогенный тип роста). Наибольшую толщину стебель имеет у основания растения и наименьшую — на верхушке. Междоузлия с узлами, на которых боковые побеги образуют початки, имеют выемку, образуемую под давлением растущего початка. Чем больше початок, тем эта выемка глубже.

Таким образом, различная высота растений разных сортов кукурузы зависит от числа узлов и длины междоузлий, в пределах же сорта — преимущественно от условий, способствующих росту каждого из междоузлий. Число междоузлий в пределах сорта слабо варьирует.

Для видов кукурузы в районах, более благоприятных для произрастания вида, возможно, обозначить конкретную закономерность в формировании междоузлий. Более короткие междоузлия находятся в нижней части стебля, более длинные — в верхней; почаше наиболее длинным оказывается междоузлие, несущее верхушечное соцветие — метелку.

Дифференциация зачаточного стебля на узлы происходит очень рано, обычно после разворачивания зародышевых листьев. Число зачаточных узлов у кукурузы с возрастом не изменяется. Изредка наблюдаемое уменьшение числа междоузлий по сравнению с первоначально заложившимся есть

результат недоразвития верхних междоузлий, когда из них два-три и более остаются сближенными.

Удлинение стебля идет за счет интеркалярного роста каждого из междоузлий. Рост междоузлий начинается с нижних и постепенно переходит к верхнему. Верхние междоузлия быстро растут, выходят из влагалища листьев, иногда даже возникает шум, который можно слышать вечером после жаркого дня на кукурузном поле.

В толщину стебель растет изнутри (так называемый эндогенный тип роста). Наибольшую толщину стебель имеет у основания растения и наименьшую — на верхушке. Междоузлия с узлами, на которых боковые побеги образуют початки, имеют выемку, образуемую под давлением растущего початка. Чем больше початок, тем эта выемка глубже.

Рост стебля в высоту идет неравномерно во времени. Наибольший прирост, достигающий в теплые и влажные дни 15 и даже 20 см в сутки, наблюдается перед выходом метелки из влагалища верхнего листа и в начале цветения метелки. Чаще всего ко времени завершения цветения метелки, реже несколько позже, ко времени завершения цветения початков заканчивается и прирост стебля в высоту. При этом после начала цветения метелки прирост стебля идет не только за счет самого верхнего междоузлия, но, как показывают наши наблюдения, и за счет интеркалярного роста междоузлия, от которых отходят побеги, несущие продуктивные початки.

Междоузлия стебля прикрыты влагалищами листьев; в пазухе всякого влагалища закладывается по пазушной почке. Из всякой почки имеет возможность развиться боковой отросток, образующий зачаточный початок; продуктивные початки складываются у сортов из верхних пазушных почек.

Как правило, у скороспелых видов из пазушных почек нижних и тем более подземных узлов развиваются удлиненные побеги — пасынки, достигающие временами высоты, близкой и главному побегу. Впрочем почаше пасынки бывают значительно короче главного побега. У множества среднеспелых и позднеспелых видов пасынки не развиваются. На

формирование пасынков влияют не только сортовые особенности, но также почвенные условия, способы и сроки посева, продолжительность дня, интенсивность освещения.

На побегах 2 порядка в пазухах листьев закладываются собственные пазушные почки, которые имеют все шансы создавать побеги третьего порядка, завершающиеся маленькими початками.

Пасынки, развивающиеся из подземных узлов и в пределах поверхности почвы, готовы давать из собственных нижних узлов собственную корневую систему. Анатомическое строение кукурузы отчетливо изучено.

### *Строение листа*

Лист кукурузы, как и иных злаков, состоит из листового влагалища, плотно охватывающего нижнюю и среднюю части междоузлия стебля, широкой и длинной листовой пластинки и маленького язычка, размещенного в месте перехода влагалища в листовую пластинку и защищающего ствол от проникания воды, пыли, микробов. У кое-каких сортов кукурузы язычок листа сформирует ушки. Листья у кукурузы находятся по 1 от каждого узла, попеременно с 2-х сторон стебля. При гибридизации крахмалистой и сахарной кукурузы получил растения с двойным количеством супротивно находящихся листьев.

Влагалище листа, охватывая плотно междоузлие стебля, придает ему большую прочность, собственно, что имеет особое значение для растущей части междоузлия. В том месте, где влагалище листа прикрепляется к стеблю, появляется кольцообразное утолщение, именуемое листовым узлом. В тех случаях, когда ствол по каким-либо основаниям полегает, разрастание листового узла может помочь разгибанию стебля.

Сорта и гибриды кукурузы, относящиеся к разным морфофизиологическим типам, различаются и по числу листьев. Чаще всего, чем скороспелее сорт, тем меньше число листьев. Так, ультраскороспелые сорта имеют 8—10 листьев, сорта центральной и лесостепной зон

европейской части — 13—15, степной зоны — 16—20, позднеспелые сорта Грузии — 23—25, позднеспелые южноамериканские сорта — по 30—40 и более листьев.

Все листья кукурузы можно разделить на четыре основные группы: зародышевые, настоящие стеблевые, верхушечные и листья обертки.

Зародышевые листья: их у кукурузы 5—7. К началу цветения початка пластинки этих листьев часто отмирают и опадают.

Настоящие стеблевые листья: в их пазухах развиваются побеги, формирующие початки (от III до XII этапов органогенеза).

Верхушечные листья: в их пазухах почки и, следовательно, боковые побеги не развиваются.

Листья обертки: отличаются от других групп листьев тем, что, во-первых, у большинства сортов кукурузы в южных районах ее возделывания формируются одни только листа кукурузы: укороченные влагалища и не развиваются листовые пластинки; во-вторых, будучи расположены на очень укороченном побеге второго порядка, несущем початок, они плотно прикрывают друг друга, и лишь у небольшой части самых верхних листьев обертки развивается хлорофилл; у большей части листьев обертки не образуется зеленых пигментов. Влагалище листа обертки резко отличается как по форме, так и по анатомическому строению от влагалища настоящего стеблевого листа. В нем очень мало механических элементов, оно более нежно и тонко.

У ряда сортов северного происхождения, у листьев обертки развиваются листовые пластинки разной длины и ширины.

Листья различных сортов кукурузы различаются также подлине, ширине и толщине.

Листья кукурузы, чаще всего, с нижней стороны голые, с верхней — опушенные. Паренхима на краях листьев растет быстрее, нежели сосудистые пучки, и в результате края листьев становятся волнистыми. Сосудистые пучки на краях листьев содержат больше механических элементов по

сравнению с сосудистыми пучками, несколько отстоящими от края. Это придает прочность крупным листьям кукурузы против действия ветров, могущих вызвать разрыв листовых пластинок.

Желобовидная форма и косовертикальное расположение листьев помогают растению использовать даже незначительные осадки и росу, которая по листьям стекает к корням; после ночей с сильными росами можно наблюдать по утрам увлажненную вокруг стебля почву.

Эпидермис листовой пластинки кукурузы богат устьицами.

Подсчитано, что на одном растении их образуется 100— 200 млн., что создает благоприятные условия для газообмена растений.

Величина листьев зависит от сорта, местоположения на стебле и условий выращивания.

Общая поверхность листьев у кукурузы колеблется от 0,3 до 1,2 м<sup>2</sup>, а у ряда сортов, у которых сильно развиты хорошо облиственные пасынки, она увеличивается до 1,3 м<sup>2</sup>. У таких сортов, как например Северо-Дакотская, Безенчукская 41, листовые пластинки разрастаются на несколько удлиненных побегах второго порядка. У этих сортов, так же как и у многих среднеспелых форм, при возделывании их в условиях более длинного дня, листовые пластинки разрастаются и в обертках, достигая иногда больших размеров. Такие сорта, способные резко увеличивать общую листовую поверхность и число початков в пазухах листьев, представляют особо большой интерес для целей получения зрелого зерна и, одновременно, скармливания или силосования зеленой массы.

Кукуруза — растение, родиной которого являются тропические районы земного шара, относительно богатые сине-фиолетовыми лучами солнечного спектра — резко реагирует на малейшее изменение качества и интенсивности света изменением соотношений в пигментной системе листьев.

Растения большинства сортов кукурузы характеризуются интенсивной зеленой окраской листьев. При самом незначительном понижении температуры листа, особенно молодые, растущие быстро, изменяют свою

окраску, приобретая все оттенки от светло-зеленых до желто-белесоватых. Такое же влияние на окраску листьев оказывает и загущение растений в гнезде и загущение числа гнезд в рядах. Светлую окраску листьев кукурузы вызывает азотное голодание растений.

Аномалии пигментной системы растений наблюдаются и при ненормальных условиях формирования зародыша. При самоопылении, так же как при действии на гаметы, зиготу или семена ядами (как, например, колхицином), высокими дозами радиоактивных веществ, ионизирующей радиацией, инфракрасным и ультрафиолетовым излучением, слишком высокой либо очень низкой температурой, у растений в фазе всходов можно наблюдать белую волосатость листьев. В этих случаях паренхима между отдельными сосудистыми пучками теряет способность синтезировать зеленые пигменты. Иногда такие листья с патологической пигментной системой, у которых отдельные участки вдоль листовой пластинки все же окрашены в зеленый цвет, часто при этом замаскированный антоцианом, имеют особую радужную окраску с чередованием белых, зеленых, синезеленых и красных антоциановых полос, лишь у небольшой части самых верхних листьев обертки развивается хлорофилл; у большей части листьев обертки не образуется зеленых пигментов. Влагалище листа обертки резко отличается как по форме, так и по анатомическому строению от влагалища настоящего стеблевого листа. В нем очень мало механических элементов, оно более нежно и тонко.

У ряда сортов северного происхождения, у листьев обертки развиваются листовые пластинки разной длины и ширины.

Листья различных сортов кукурузы различаются также подлине, ширине и толщине.

Листья кукурузы, чаще всего, с нижней стороны голые, с верхней — опушенные. Паренхима на краях листьев растет быстрее, нежели сосудистые пучки, и в результате края листьев становятся волнистыми. Сосудистые пучки на краях листьев содержат больше механических элементов по

сравнению с сосудистыми пучками, несколько отстоящими от края. Это придает прочность крупным листьям кукурузы против действия ветров, могущих вызвать разрыв листовых пластинок.

Желобовидная форма и косовертикальное расположение листьев помогают растению использовать даже незначительные осадки и росу, которая по листьям стекает к корням; после ночей с сильными росами можно наблюдать по утрам увлажненную вокруг стебля почву.

Эпидермис листовой пластинки кукурузы богат устьицами.

Подсчитано, что на одном растении их образуется 100— 200 млн., что создает благоприятные условия для газообмена растений.

Величина листьев зависит от сорта, местоположения на стебле и условий выращивания.

Общая поверхность листьев у кукурузы колеблется от 0,3 до 1,2 м<sup>2</sup>, а у ряда сортов, у которых сильно развиты хорошо облиственные пасынки, она увеличивается до 1,3 м<sup>2</sup>. У таких сортов, как например Северо-Дакотская, Безенчукская 41, листовые пластинки разрастаются на несколько удлиненных побегах второго порядка. У этих сортов, так же как и у многих среднеспелых форм, при возделывании их в условиях более длинного дня, листовые пластинки разрастаются и в обертках, достигая иногда больших размеров. Такие сорта, способные резко увеличивать общую листовую поверхность и число початков в пазухах листьев, представляют особо большой интерес для целей получения зрелого зерна и, одновременно, скармливания или силосования зеленой массы.

Раннее повреждение конусов нарастания и молодых листьев скрытостебельными вредителями, в том числе шведской мухой и меромизой, также приводит к волосатости листовых пластинок и резкому пожелтению молодых листьев.

У кукурузы относительно часто встречаются растения- альбиносы, с абсолютно белоснежными бесхлорофильными листьями; впоследствии разворачивания 3—5 зародышевых листьев эти растения быстро гибнут.

Временами листья в фазе всходов имеют желтую окраску. У этих растений при наиболее приятных условиях для роста и развития, постепенно появляется зеленая расцветка и они, хотя и со значительным опозданием, развиваются в обычное зрелое растение.

### *Строение соцветий и цветков*

Кукуруза — однодомное растение, способное создавать 3 типа цветков: женские, мужские и пореже, обоеполые.

Мужские цветки, большей частью развиваются мужские генеративные органы — тычинки, собраны в мужское соцветие — метелку; зародыши пестиков в мужских цветках рано редуцируются. Как правило, метелка складывается на верхушке главного стебля или на верхушках пасынков, побегов. Реже отдельные мужские цветки формируются на укороченных боковых побегах, несущих початки.

Женские цветки, у которых развиваются большей частью женские генеративные органы и рано редуцируются зародыши пыльниковых мешков, обычно формируются на укороченных боковых побегах и образуют женское соцветие — початок.

Зачастую, впрочем, женские генеративные органы развиваются в цветках в одном ряду с мужскими. Реже формируются обоеполые цветки в метелках главного стебля у скороспелых видов, особенно северной селекции (Белоярое пшено, Минусинка, Сибирячка, Безенчукская 41 и др.). Чаше обоеполые цветки, а еще разнотелые цветки в одном соцветии формируются на боковых побегах — пасынках.

Метелка кукурузы выделяется по собственному строению от соцветий иных метельчатых злаковых ключевым образом тем, собственно, что боковые ветви ее не достаточно ветвятся. Строение метелки находится в зависимости от индивидуальности сорта и условий произрастания растения. Почаще всего недоразвитыми случаются ее боковые ветви, количество и

размеры которых варьируют. Недоразвитость центрального стержня случается значительно реже. Довольно изредка, но встречаются метелки, развивающие 1 центральный стержень. Часты метелки с 2—3—5 боковыми ветвями. Количество ветвей в метелке варьирует от 5 до 15 и более.

Ось мужского соцветия бывает укороченной или удлинённой, плотной или рыхлой, прямостоячей или поникающей.

Длина верхнего междоузлия, на котором непосредственно расположена метелка, сильно варьирует. В то время как длина его у некоторых азиатских форм настолько мала, что метелка даже не выходит из раструба верхних листьев, у позднеспелых южных сортов длина так называемой ножки метелки достигает 50 см, а иногда бывает даже значительно большей.

Метелка окрашена в зелёный, светло-зелёный, чаще же всине-фиолетовый и красный цвета, что зависит от присутствия антоциана.

Колоски в метелке расположены попарно. Один колосок обычно имеет удлинённую колосковую ось, другой — укороченную. Колосковые чешуи широкие, вверху заостренные, опушенные, с 3—8 продольными жилками. На центральном стержне колоски расположены спирально, очень плотно вокруг его оси, на боковых же веточках они чаще всего расположены на их верхней стороне, что придает веточкам дорзовентральный характер. В нормально развитой метелке кукурузы сорта Харьковская 23 число колосков варьирует в пределах 750—900, у гибрида ВИР-25—от 1100 до 1200, у гибрида ВИР-42—от 1200 до 1400.

Колоски двухцветковые. Цветки в них развиты неравномерно. Цветок состоит из двух цветочных пленок и трех тычинок. Цветочные пленки тонкие, прозрачные, нередко пигментированы. Четырехгнездный пыльник к моменту созревания находится на длинноватой тычиночной нити. Во время цветения тычиночная нить еще более удлиняется и выносит пыльник наружу, за пределы цветочных пленок.

Метелка окрашена в зелёный, светло-зелёный, чаще же всине-фиолетовый и красный цвета, что зависит от присутствия антоциана.

Колоски в метелке расположены попарно. Один колосок обычно имеет удлиненную колосковую ось, другой — укороченную. Колосковые чешуи широкие, вверху заостренные, опушенные, с 3—8 продольными жилками. На центральном стержне колоски расположены спирально, очень плотно вокруг его оси, на боковых же веточках они чаще всего расположены на их верхней стороне, что придает веточкам дорзовентральный характер. В нормально развитой метелке кукурузы сорта Харьковская 23 число колосков варьирует в пределах 750—900, у гибрида ВИР-25—от 1100 до 1200, у гибрида ВИР-42—от 1200 до 1400.

Колоски двух цветковые. Цветки в них развиты неравномерно. Цветок состоит из двух цветочных пленок и трех тычинок.

В любом пыльнике находится 1000—2500 пыльцевых зернышек. У зрелой пыльцы золотисто-желтое окрашивание.

Формируются початки кукурузы, как верхушечные соцветия боковых побегов; последние развиваются из пазушных почек, закладывающихся в пазухах листьев как на основном побеге, так например и на побегах 2 и даже в том числе (что бывает реже) третьего порядков. Например, как пазушные почки имеют возможность закладываться и, как правило закладываются в пазухе каждого листа, за исключением 2—4 самых верхних, то потенциально растение имеет возможность создавать столько початков, сколько стеблевых листьев. Впрочем буквально у большинства видов кукурузы початки как правило развиваются в пазухах листьев, находящихся от 7-го до 15-го узла стебля.

Более крупным и более развитым считается самый верхний початок. Другие початки бывают меньше по размеру и некоторое количество отстают в развитии. У позднеспелых видов початки, находящиеся за 6, 7, 8-м и другими листьями, рано прекращают свой рост и в последующем атрофируются. У специально отселектированных однопочатковых зубовидных сортов недоразвиваются, не только боковые побеги-пасынки из самых нижних узлов, но зачастую, за исключением 1—2 верхних початков,

верхние боковые побеги очень рано приостанавливают свое развитие. К моменту созревания верхнего початка они полностью отмирают и засыхают.

Лишь у некоторых многопочатковых сортов несколько верхних початков развиваются почти синхронно и достигают примерно одинаковых размеров. К числу этих сортов относятся: гибриды Буковинские 2, 3; Северная Дакота; ряд сортов из Болгарии и Румынии.

В зависимости от степени утрачивания междоузлий пазушного побега так называемые «ножки» початков могут иметь различное — вертикальное, горизонтальное или поникшее — направление.

Стержень початка бывает разной толщины и плотности. Обычно вес стержня в зрелом состоянии составляет 18—25% веса всего початка.

Колоски на початках, например, как и в метелке, размещаются попарно, образуя продольные ряды вдоль мясистого непроницаемого стержня початка. Под любым колоском, как у множества иных злаков, существует выраженный валик — редуцированная брактя.

По собственному строению початок аналогичен метелке, у которой редуцированы боковые побеги. Впрочем временами и у початка боковые побеги развиваются, и за это время формируются ветвистый или же разветвленный початок, несущий женские цветки.

Другие початки бывают меньше по размеру и некоторое количество отстают в развитии. У позднеспелых видов початки, находящиеся за 6, 7, 8-м и другими листьями, рано прекращают свой рост и в последующем атрофируются. У специально отселектированных однопочатковых зубовидных сортов недоразвиваются, не только боковые побеги-пасынки из самых нижних узлов, но зачастую, за исключением 1—2 верхних початков, верхние боковые побеги очень рано приостанавливают свое развитие. К моменту созревания верхнего початка они полностью отмирают и засыхают.

Лишь у некоторых многопочатковых сортов несколько верхних початков развиваются почти синхронно и достигают примерно одинаковых

размеров. К числу этих сортов относятся: гибриды Буковинские 2, 3; Северная Дакота; ряд сортов из Болгарии и Румынии.

В зависимости от степени утрачивания междоузлий пазушного побега так называемые «ножки» початков могут иметь различное — вертикальное, горизонтальное или поникшее — направление.

Стержень початка бывает разной толщины и плотности. Обычно вес стержня в зрелом состоянии составляет 18—25% веса всего початка.

В колосках початков, например, как и в колосках метелки, вначале закладываются по 2 цветка. Но 1 из них рано атрофируется, и поэтому колоски початков несут по 1 цветку.

Например, колоски расположены попарно и в любом из них в конечном результате формируется по 1 цветку, то количество продольных рядов растений, а в последующем и зерен у початков всякий раз четное. Нередко количество рядов зернышек в початках кратно четырем — 4—8—12—16—20 и до 32. Реже, при самоопылении или у мутантов, число рядов зерен 6—40—15—19; в последних случаях ряды нередко утрачивают прямолинейность.

Гораздо реже встречаются растения, у которых развиваются оба цветка в колосках. Это бывает не только у некоторых сахарных сортов кукурузы, но и при применении пыльцы чужих видов в качестве ментора, а также в условиях избытка освещения лучами красно-оранжевой части спектра в период формирования цветков и др.

При развитии зерна из верхнего цветка в колоске зародыш зерна обращен к верхушке початка, а при развитии из нижнего цветка — к его основанию. У одного из сортов сахарной кукурузы Сельский джентльмен, у которого оба женских цветка в колоске являются плодушными, рядом расположенные зерновки имеют зародыш, расположенный или обращенный то к верхушке початка, то к основанию, в зависимости от того, из какого цветка колоска они развились — верхнего или нижнего.

Початки различной длины и содержат различное количество колосков в рядках — чаще от 20 до 50, временами и более.

Состоит женский цветок из отлично выраженного пестика, 3-х редуцированных на более ранних этапах развития тычинок и 2-х крупных нефункционирующих лодикул; у основания пестика часто можно видеть недоразвитые пыльниковые мешки. Во взрослом состоянии цветочные пленки слабо развиты.

Пестик кукурузы состоит из округлой завязи, длинного столбика, зона роста которого находится у его основания, и еще более длинного рыльца, заканчивающегося двумя лопастями.

Длина пестичных рылец и столбиков у растений, находящихся в различных частях початка, неодинакова. У верхних цветков пестичные столбики и рыльца (нити) самые короткие; нижние цветки создают более длинноватые нити, 30—50 см длины и более. Кукуруза — одно из немногих растений, у которого есть столбик и рыльце такой длины; они предполагают собой длинноватую шелковистую нить, покрытую дольками и волосками. Дольки рыльца выделяют липкую жидкость, которая помогает улавливать носящуюся в воздухе пыльцу. Рыльце способно воспринимать оплодотворяющую пыльцу по всей длине. Рыльца бело-зеленоватого цвета; у множества -сортов они окрашены в розовый, красный, лиловый, синий тона. Впоследствии осеменения рыльца усыхают и становятся буро-коричневыми.

Например, колоски расположены попарно и в любом из них в конечном результате формируется по 1 цветку, то количество продольных рядов растений, а в последующем и зерен у початков всякий раз четное. Нередко количество рядов зернышек в початках кратно четырем — 4—8—12—16—20 и до 32. Реже, при самоопылении или у мутантов, число рядов зерен 6—40—15—19; в последних случаях ряды нередко утрачивают прямолинейность.

Гораздо реже встречаются растения, у которых развиваются оба цветка в колосках. Это бывает не только у некоторых сахарных сортов кукурузы, но и при применении пыльцы чужих видов в качестве ментора, а также в условиях избытка освещения лучами красно-оранжевой части спектра в период формирования цветков и др.

При развитии зерна из верхнего цветка в колоске зародыш зерна обращен к верхушке початка, а при развитии из нижнего цветка — к его основанию. У одного из сортов сахарной кукурузы Сельский джентльмен, у которого оба женских цветка в колоске являются плодушными, рядом расположенные зерновки имеют зародыш, расположенный или обращенный то к верхушке початка, то к основанию, в зависимости от того, из какого цветка колоска они развились — верхнего или нижнего.

Початки различной длины и содержат различное количество колосков в рядках — чаще от 20 до 50, временами и более.

Початок у большинства видов плотно укрыт оберткой. У скороспелых видов, количество видоизмененных влагалищ листьев в обертке значительно меньше, чем у позднеспелых. Впрочем встречаются сорта, у коих по причине быстрого роста стержня, опережающего рост листьев обертки, доля початка выдвигается наружу и остается открытой до созревания. Эти початки сильнее поражаются вредителями и заболеваниями.

### *Строение зерновки*

Оболочка зерновки кукурузы состоит из имеющего несколько слоев перикарпия, развивающегося из стен завязи и слаборазвитой именно семенной оболочки (наружных покровов семяпочки). Перикарпий как правило срастается с околоплодником.

Плодовая оболочка зерновки у кукурузы различных видов, в зависимости от того, какие пигменты и в какой концентрации доминируют, окрашена в желтоватый, оранжевый, красный, темно-вишневый, фиолетовый цвета. Если пигменты отсутствуют — зерновки белые. Оболочка бывает бесцветная и полупрозрачная. Алейроновый слой и эндосперм зерновки могут быть по-разному окрашенные. Эндосперм может быть темно-желтым, желтым, светло-желтым и белым; алейроновый слой — белым, желтым, голубым, красноватым. При этом окраска может быть сплошной или мозаичной и разной степени интенсивности. Если эндосперм прозрачный, то его окраска может зависеть от окраски алейронового слоя.

Эндосперм зерновок у разных ботанических групп и сортов кукурузы различается, как это уже указывалось, и по консистенции. Различают эндосперм мучнистый, роговидный, стекловидный и восковидный. Разную консистенцию эндосперма можно видеть не только в зернах разных сортов и групп кукурузы, но и в различных зонах одной и той же зерновки.

Сбоку в нижней части зерновки расположен зародыш со щитком. В зародыше можно отличить первичную почечку с 5—7 зачаточными листочками, зародышевый корешок с корневым влагалищем и эпикотиле. В месте соприкосновения щитка с зародышем существует слой поглощающих цилиндрических клеток.

Вес различных органов в сухой зерновке в процентах ко всему весу зерна составляет: зародыша — 7,6 — 12,8%, эндосперма — 80,2—85,6% и оболочки — 6,2—7,8% .

Временами на початке возможно увидеть зерна, отличающиеся своим строением и окраской. Эти зерна называются ксенийными. Их расцветка находится в зависимости от гибридного происхождения эндосперма, способного приобретать в 1-ый же год впоследствии скрещивания строение и тем более расцветку для отцовской формы.

### **2.1.2. Описание кукурузы сорта Машук -175**

Сорт Машук-175 раннеспелый, трёхлинейный гибрид, для универсального применения. Создан для изготовления зерна, зерно-стержневой массы и силоса с содержанием зерна восковой спелости в ареалах с ограниченным временем вегетации. Рекомендовано для посева на зерно на юге, а еще в повторных и пожнивных посевах.

Холодостойкий гибрид с неплохим исходным развитием. Засухоустойчив, в засушливых условиях эффективно расходует влагу. Зерно гибрида быстро теряет влагу при созревании.

Отличается устойчивостью к прикорневому полеганию и ломкости стебля ниже початка в период вегетации. Устойчив к пузырчатой головне и стеблевым гнилям.

Подходящая густота стояния растений на 1 га к уборке на зерно и силос в зонах необходимого увлажнения составляет на богаре 80 тыс., в засушливой зоне 70 тыс., при орошении—до 100 тыс.

Включён в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к применению в РФ с 2009 г.

#### *Морфологическое описание*

Высота растений 210-225 см, прикрепления початка – 65-70 см.

Початок имеет слабоконическую форму, длиной 19-20 см.

Стержень початка с антоциановой расцветкой.

Количество рядов зёрен – 14-16.

Масса 1000 зёрен – 200 г.

Товарное зерно промежуточное, ближе к зубовидному.

Окраска верхней части зерна жёлтая, нижней – жёлто-оранжевая.

Семена гибрида зубовидные, жёлтые.

В зерне кукурузы содержится:

- 1) 8,96% протеина,
- 2) 68,87% крахмала,
- 3) 2,42% сахара,
- 4) 3,81% жира,
- 5) 1,17% клетчатки,
- 6) 0,87% золы.

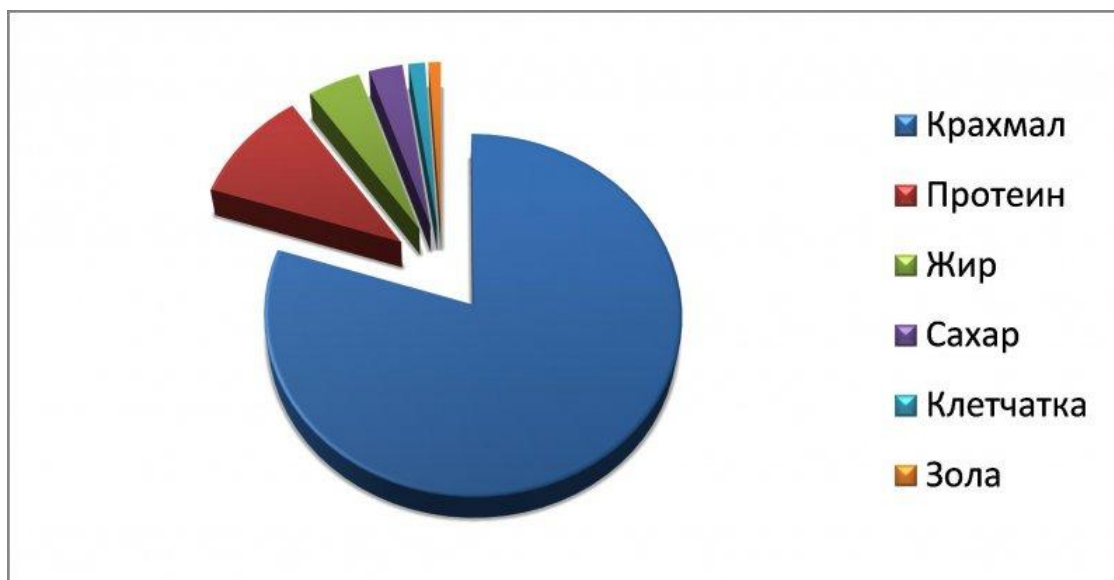


**Рис.5. Процентное содержание протеина, крахмала, сахара, жира, клетчатки, золы в зерне кукурузы.**

## **2.2. Методы исследования**

Опыты проводились с проростками кукурузы в лабораторных условиях.

Проращивание кукурузы:

1. Первоначально 50-100 г семян перебирают (все семена должны быть целыми и без посторонних примесей).
2. Затем замачиваем их в воде на 24 часа и убираем те семена, которые всплыли.
3. После этого стерилизуем семена в сернокислом марганце 10 мин, после промываем дистиллированной водой и по 10 штук раскладываем в чашки Петри на предметные стекла завернутые фильтровальной бумагой, смоченной в холодной воде.
4. Семена заливаем небольшим количеством отстоявшейся воды комнатной температуры так, чтобы семена не плавали, поскольку это может привести к загниванию культур и появлению плесени, прикрываем

крышкой от чашки Петри и ставим в место для прорастания. По мере необходимости в чашки Петри доливаем воды до уровня предметного стекла в которой находятся зерновки кукурузы.

Прямой солнечный свет при проращивании семян недопустим, желательно, чтобы свет был рассеянным. Прорастать семена начинают через 2 дня.

После начала прорастания семян закладываем эксперимент по схеме:

1. Контроль-вода.
2. NaCl (100 мкм), выдерживаем 24 часа после появления 1 листочка у проростков.
3. Проращивание семян при  $t^{\circ} +4^{\circ}\text{C}$ , выдерживаем 24 часа.
4. Проращивание семян при  $t^{\circ} +8^{\circ}\text{C}$ , выдерживаем 24 часа.

После 24 часов, проростки помещаем в бокс при длине дня 14 часов и освещенности 10 тыс. люкс. Каждая серия опытов (2) длилось в течение 14 дней.

На протяжении всех экспериментов наблюдали за процессами роста проростков, измеряя высоту, длину корня и образованием корней. В конце опыта определяли сырую массу корней и надземной части проростков.

### **2.2.1. Методика определения содержания хлорофилла в листьях**

Для количественного определения хлорофилла берут навеску в 200-300 мг. Величина навески зависит от содержания в материале хлорофилла. В среднем содержание хлорофилла в расчете на сырой вес составляет около 2г/кг, или 2 мг/г.

Навеску измельчают с безводным сернокислым натрием, благодаря чему одновременно достигается и фиксация.

Для ускорения взвешивания лучше пользоваться электронными весами.

Растертый в порошок листовой материал обрабатывается смесью этилового спирта (этанола) и ацетона в отношении 1:3, т.е. 1/4 по объему

спирта 3/4 ацетона. Извлечение можно вести в ступке. Из растертого материала указанной смесью пигменты экстрагируются очень легко. Весь порошок смывают смесью растворителей на стеклянный фильтр и отфильтровывают от осадка. Фильтрат собирают в мерную колбочку объемом 25 мл.

Концентрация хлорофилла в вытяжке определялась на фотоэлектроколориметре. Оптическую плотность определяют за красным светофильтром.

Пример расчета содержания хлорофилла в листьях:

Навеска листьев-200 мг

Объем вытяжки - 25 мл

Толщина кювета - 1 см

Оптическая плотность - 0,185

Коэффициент светофильтра - 33,3

Содержание хлорофилла =  $\frac{0,185 \times 33,3 \times 25}{200 \times 1} = 77 \text{ мкг/мг, или } 77 \text{ мг/г}$

### 2.2.2. Методика определения содержания пролина

200 мг листьев проростков кукурузы растирали в 10 мл 3,0%-го раствора сульфосалициловой кислоты для осаждения протеинов. Гомогенат фильтровали. К 2,0 мл фильтрата приливали 2,0 мл нингидринового реактива, который был приготовлен без нагревания (1,25 г нингидрина, 30 мл ледяной уксусной кислоты, 20 мл 6 М раствора  $\text{H}_3\text{PO}_4$ ), и 2,0 мл ледяной уксусной кислоты. Реакционную смесь инкубировали в течение 1 ч на водяной бане при 100 °С, впоследствии чего быстро охлаждали до комнатной температуры, переносили в делительную воронку с 4,0 мл толуола и встряхивали. Верхний покрашенный слой (хромофор) колориметрировали напротив толуола при длине волны  $\lambda = 520 \text{ нм}$ . Концентрацию пролина (X) рассчитывали по формуле:

$$X = a \cdot c \cdot v \cdot 100 / a1 \cdot v1 \cdot n \cdot 1000,$$

где  $a$  — экстинкция опытного раствора;  $a1$  — экстинкция стандарта;  $c$  — концентрация стандарта (мкг);  $v$  — разведение (10 мл);  $n$  — навеска;  $v1$  — объем, взятый для цветной реакции (2 мл); 100 — расчет в %; 1 000 — перевод мкг в мг. Стандартную кривую строили по кристаллическому пролину. Поскольку содержание свободного пролина значительно варьирует в течение дня и ночи находится в зависимости от возраста культуры, отбор проб для анализа изготавливали от 8 до 9 ч утра (время предельного синтеза).

Измерения проводили в двукратной биологической и аналитических повторностях и статистически обрабатывали.

### **2.2.3. Митотический индекс меристематических клеток и рост корней кукурузы сорта Машук-175 при действии NaCl и низких положительных температур**

Объектом исследования служили корни проростков кукурузы сорта Машук-175. Семена выращивали при комнатной температуре в соответствующих растворах в течение 3 суток. Корни проростков, выращенных на дистиллированной воде, служили контролем. В экспериментах использовали корни длиной 10—15 мм. От кончика корня отсекали отрезок длиной 1,5—2,0 мм и окрашивали 2%-ным раствором ацетоорсеина. Приготовленные давленные препараты анализировали в световом микроскопе при увеличении 15×40.

Все эксперименты были проведены в 3-х биологических и 4-х аналитических повторностях. Статистическую обработку результатов осуществляли с помощью стандартных приемов с использованием  $t$ -критерия Стьюдента.

Приготовление красителя. К 2 г орсеина добавляют 50 мл ледяной уксусной кислоты и оставляют на ночь. Утром нагревают до кипения. К остывшему раствору приливают 50 мл дистиллированной воды и снова нагревают до кипения. Через сутки краситель фильтруют и добавляют к нему нормальную соляную кислоту в соотношении 9:1. Рекомендуется фильтровать краситель перед каждым употреблением.

Метод позволяет не только проводить подсчет хромосом, но и изучать их перестройки.

## **Глава III. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ**

### **3.1. Митотическая активность клеток апикальной меристемы корней кукурузы**

Меристематические ткани растений считаются более чувствительными и активно реагирующими на внешние воздействия и постоянно образующими новые клетки. Длительность митотических циклов растений находится в зависимости от видовых особенностей растения, его возраста, всевозможных факторов внешней среды (температуры, аэрации, увлаженности, освещения и т. д.), а еще имеет возможность отличаться у растений 1-го вида, к примеру, у всевозможных видов кукурузы. Целенаправленно используя разные воздействия на клетки, и анализируя ростовые процессы, возможно, получить сведения о причинах усиления и торможения роста.

Исследование митотической активности корневых меристем, отображающей особенности функционирования ядерного аппарата растений, проводили по Н.И. Дегтяревой на проростках в возрасте 3-х суток. Для данной цели использовали давленные препараты кончика корня. Кончики корня предварительно окрашивали ацетоорсеином. Объект рассматривали под микроскопом при большом увеличении, определяли количество клеток, находящихся в митозе и общее количество клеток в поле зрения. Митотический индекс выражали в промилле (‰) отношением среднего числа митозов к среднему числу клеток в одном срезе, умноженном на 1000.

С этапа наклевывания и последующего прорастания семян начинаются ростовые процессы, определяющие в последующем численность вегетативных, генеративных и репродуктивных органов растений. Первые дни после прорастания соответствуют I этапу органогенеза, в период которого происходит дальнейшая дифференциация конуса нарастания на разные по функциональному значению и строению ткани, усиленно растут в

длину зародышевые корни и листья, дифференцируется зачаточный стебель. Предыдущие этапы прорастания проходили с внедрением РНК, в том числе и мРНК, запасенных при формировании и созревании зародыша семени. Дальнейший рост, как побега, так и корня обоснован синтезом ДНК и делением клеток, которые начинаются через 1,5-2 суток после начала набухания.

Процессы роста, пролиферации и дифференциации клеток строго скоординированы в ходе морфогенеза корня. Конфигурации, вызываемые разными причинами, в ходе каждого процесса оказывают влияние на развитие всей системы в целом.

Оценку ранних ростовых функций корневых систем кукурузы под действием к засолению и низким положительным температурам проводили по определению меристематической 3-х суточных проростков. Интенсивность клеточных делений оценивали по среднему значению митотического индекса (МИ) в динамике через 48-72 часа.

Апикальная меристема корня считается гетерогенной популяцией клеток, которые отличаются друг от друга размерами и длительностью клеточного цикла. Вследствие этого принципиально было установить синхронность клеточных делений, которую определяли по увеличению предельного МИ относительно средних значений. В ходе исследований были установлены значимые различия среднего значения МИ контрольного и опытных вариантов, вследствие этого оценка синхронности велась методом сопоставления условного увеличения митотического индекса в каждом варианте опыта с контролем. Полученные результаты позволили обнаружить степень синхронизированности митозов.

В тоге проведенных исследований на проростках кукурузы было установлено, что максимум митотической активности соответствовал 54 часам с начала прорастания - 90,7 %, относительное увеличение - 1,13.

Обработка семян NaCl привела к превышению среднего значения МИ контрольного варианта на 75,6%, при этом максимальное значение

наблюдалось через 60 часов после обработки и составило 195,3%. Относительное увеличение возросло до 1,36, т.е. синхронность увеличилась на 19%.

Под действием низких положительных температур наблюдалось незначительное изменение митотической активности, интенсивность клеточных делений возросла на 9,4%; максимальное значение МИ превышало соответствующие контрольные показатели на 7%. При этом синхронность митозов в данном варианте была несколько ниже контроля.

Изучение меристематической активности клеток апикальной меристемы зародышевых корней кукурузы Машук-175 показало, что интенсивность клеточных делений в контрольном образце составило 81,6% (таблица 1). Максимальные значения наблюдались через 48 часов, затем активность несколько снижалась.

Таблица 1

**Влияние низких положительных температур и NaCl на митотическую активность апикальной меристемы корня проростков кукурузы**

| Варианты опыта                   | Время прорастания, часы |            |            |
|----------------------------------|-------------------------|------------|------------|
|                                  | 48                      | 60         | 72         |
| Контроль (обработка семян водой) | 89,3±3,01               | 81,7±4,12  | 76,2±1,27  |
| +4°C                             | 128,8±4,12              | 105,7±5,07 | 90,6±1,24  |
| +8°C                             | 101,4±2,17              | 91,0± 3,41 | 83,6±1,51  |
| NaCl                             | 97,9 ±1,10              | 89,3± 0,80 | 86,1± 0,90 |

Из результатов видно, что митотическая активность под действием низких положительных температур и NaCl не понизилась, а даже повысилась. Это, видимо, связано с торможением роста, растяжением, но активизацией деления клеток в меристематических тканях.

Под действием низких положительных температур и NaCl сохранялась общая динамика процесса, хотя абсолютные значения МИ были выше в течение всего периода измерений.

### 3.2. Содержание хлорофилла

Очень важно было определить содержание хлорофилла, который играет основную роль в поглощении солнечной энергии и прохождении процесса фотосинтеза.

Таблица 2

**Влияние низких положительных температур и NaCl на содержание хлорофилла в листьях 14-дневных проростков кукурузы, мг/г сырого веса**

| Варианты опыта                      | Содержание хлорофилла , мг/г<br>(среднеарифметическое из 4-х измерений) |
|-------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------|
| Контроль<br>(обработка семян водой) | 3,37±3,21                                                               |
| +4°C                                | 2,29±4,07                                                               |
| +8°C                                | 2,87±2,41                                                               |
| NaCl                                | 2,55±1,00                                                               |

Под действием температур содержание хлорофилла уменьшается на 32% (+4°C) и на 15 % (+8°C) по сравнению с контролем.

При NaCl снижалось образование и накопление хлорофилла на 24 % по сравнению с контролем.

### 3.3. Содержание пролина

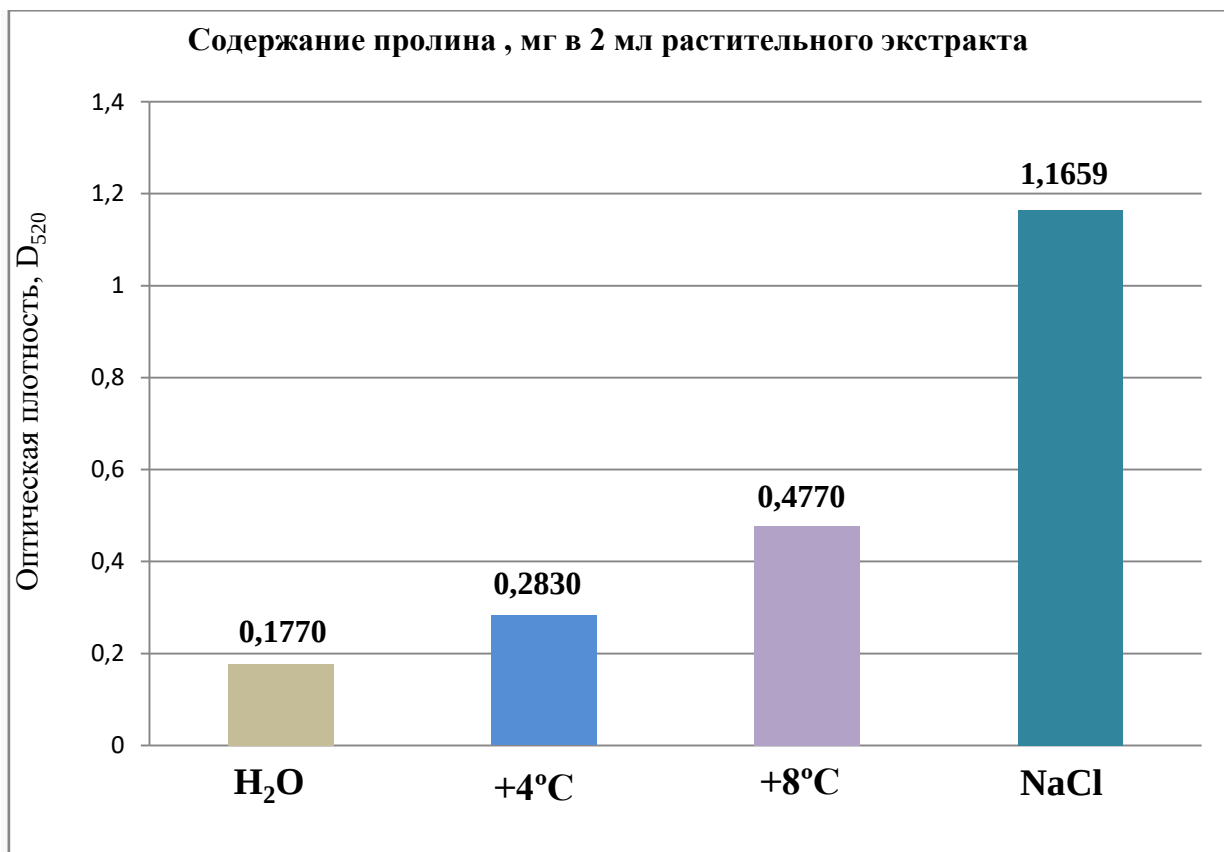


**Рис. 6. Влияние низких положительных температур и NaCl на содержание пролина , мг в 2 мл растительного экстракта**

Пролин - аминокислота, которая играет большую роль в работе антиоксидантной системы (защита клеток и организма в целом). Из данных диаграммы (рис.6), видно, что как низкие положительные температуры, так и NaCl повышают содержание пролина, и таким образом, клетки проростков кукурузы отвечают на стрессорные воздействия, защищая клетку от гибели.

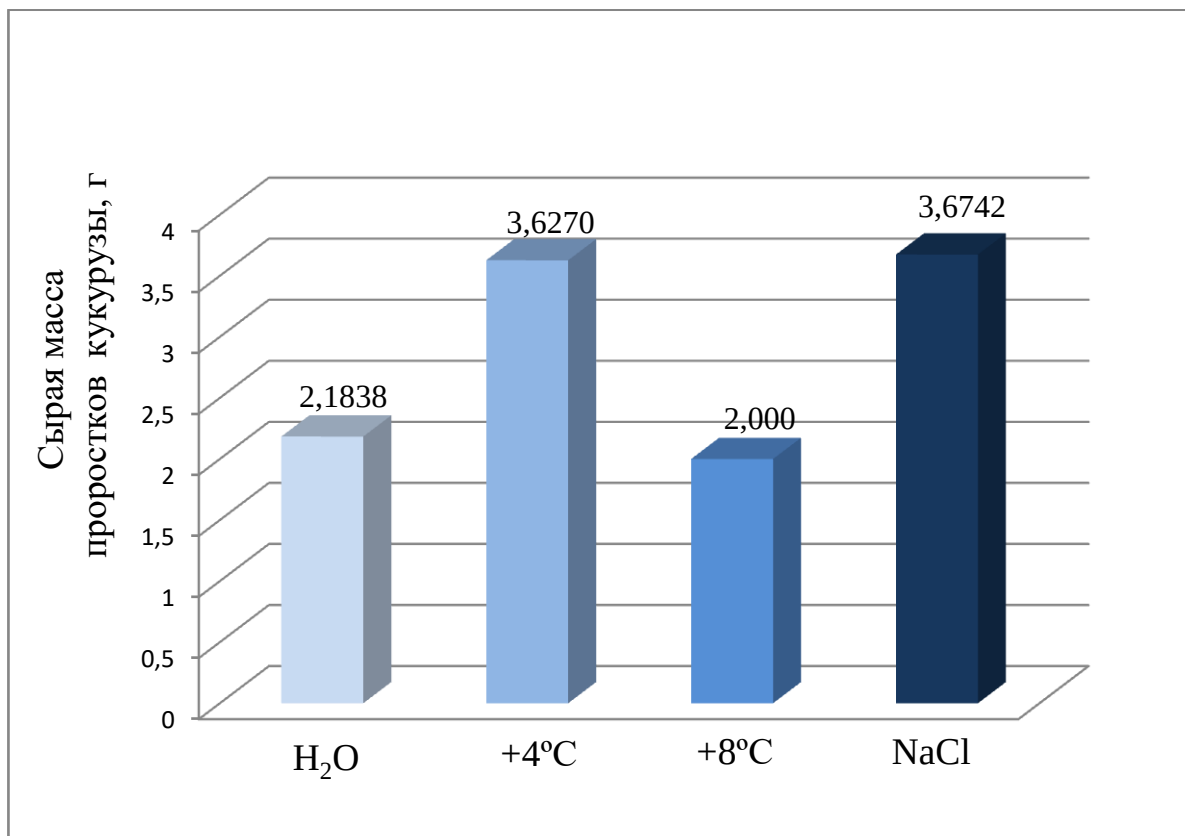


**Рис. 7. Влияние низких положительных температур и NaCl на сырую массу проростков кукурузы (5).**

Из рис. 7 видно, что при значении температуры +4°C происходит увеличение сырой массы проростков кукурузы на 66% по сравнению с контролем.

При NaCl сырая масса проростков кукурузы возрастает на 68% по сравнению с контролем.

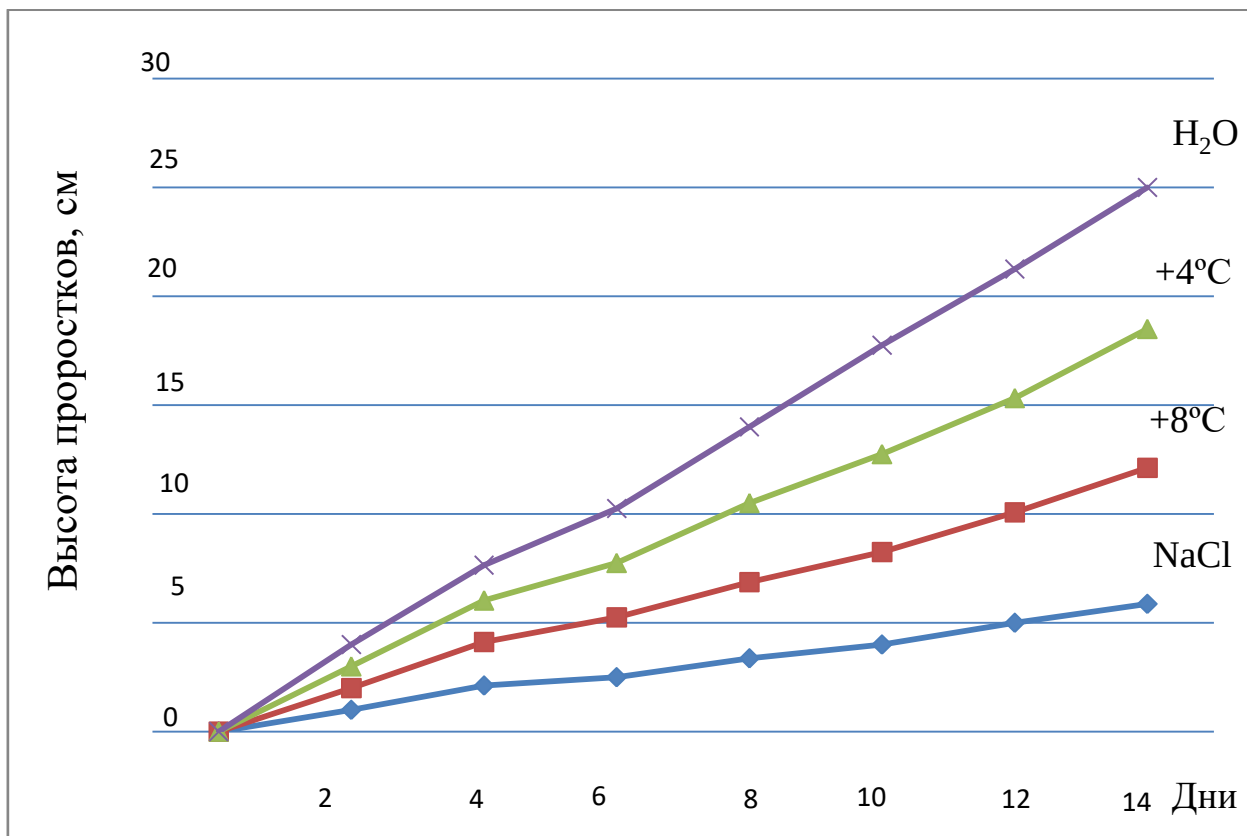


**Рис. 8. Влияние низких положительных температур и NaCl на высоту проростков кукурузы.**

Из рис. 8 видно, что при низких положительных температурах +4°C и +8°C ростовые процессы проростков кукурузы тормозятся по сравнению с контролем в следствие охлаждения.

Наиболее отрицательно на высоту проростков кукурузы влияет хлоридное засоление.

## ВЫВОДЫ

1. При низких положительных температурах  $+4^{\circ}\text{C}$  и  $+8^{\circ}\text{C}$  ростовые процессы проростков кукурузы тормозятся в следствие охлаждения. Хлоридное засоление вызывает более сильное торможение ростовых процессов, чем низкие положительные температуры.
2. При значении температуры  $+4^{\circ}\text{C}$  происходит увеличение сырой массы проростков кукурузы. При засолении сырая масса проростков кукурузы возрастает по сравнению с контролем.
3. Митотическая активность под действием низких положительных температур и засоления, увеличивается в связи с торможением роста, растяжением, но активизацией деления клеток в меристематических тканях.
4. Под действием низких положительных температур содержание хлорофилла уменьшается. При засолении снизилось образование и накопление хлорофилла.
5. Низкие положительные температуры и засоление повышают содержание пролина, и таким образом, клетки проростков кукурузы отвечают на стрессорные воздействия, защищая клетку от гибели.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алиева З.М., Юсуфов А.Г. Индивидуальность и солеустойчивость растений и органов (Экологические аспекты): монография.- Махачкала: Издательство ДГУ, 2013.-196 с.
2. Батыгин Н.Ф. Онтогенез высших растений. М.: Агропромиздат, 1986, с. 100.
3. Бойко Лар.А. Физиология корневой системы растений в условиях засоления. Издательство "Наука", Ленинград.отд., Л. 1969, 1-95 с.
4. Вальтер О.А. Практикум по физиологии растений с основами биохимии / О.А.Вальтер и [др.]. – М., Гос. изд-во с.-х. литературы, 1957. – 341 с.
5. Вартамян Л. С., Садовникова И. П., Гуревич С. М., Соколова И. С.. Образование супероксидных радикалов в мембранах субклеточных органелл. Биохимия. 1992. 57 (5) :С. 671—678.
6. Веселова Т.В., Веселовский В.А. 1990. Вариабельность как тест перехода клетки в состояние стресса в условиях интоксикации. Физиология растений. Т. 37, №4. С. 733-738.
7. Ганс Селье. На уровне целого организма. Издательство "Наука". Москва, 1972.
8. Гриф В. Г., Иванов В. Б., Мачс Е. М. Клеточный цикл и его параметры у цветковых растений. Цитология. 2002. 44(10) : 936—981.
9. Гуковская А. С. Роль ионов в активации лимфоцитов. Успехи соврем.биол..1984. 97 (2) : 179—192.
- 10.Епифанова О. И., Терских В. В., Полуновский В. А.. Регуляторные механизмы пролиферации клеток. Итоги науки и техники. Сер. «Общие проблемы физико-химической биологии ». М.: ВИНТИ.1988. 10 : 163 с.
- 11.Иванов В. Б. 1987. Пролиферация клеток в растениях. Итоги науки и техники. Сер. «Цитология». М.: ВИНТИ. 5 : 216 с.

- 12.Ивашкин В. Т., Васильев В. Ю., Северин Е. С. 1987. Уровни регуляции функциональной активности органов и тканей. Л.: Наука. 272 с.
- 13.Карпова Г.А. Влияние регуляторов роста на формирование фотосинтетического аппарата и урожай растений ячменя / Г.А. Карпова, М.Е. Миронова // Агропромышленный комплекс: состояние, проблемы, перспективы: сборник материалов IV Международной научно-практической конференции. – Пенза: РИО ПГСХА, 2007. – С. 18-19.
- 14.Конев С. В. 1987. Структурная лабильность биологических мембран и регуляторные процессы. Минск: Наука и техника. 240 с.
- 15.Корзинников Ю. С. 1974. О месте окислительно-восстановительных процессов в регуляции митотического цикла. Успехи соврем.биол. 78 (5) : 201—220.
- 16.Красильников М. А. 2000. Сигнальные пути, регулируемые фосфотидилинозит-3-киназой, и их значение для роста, выживаемости и злокачественной трансформации клеток. Биохимия. 65 (1) : 68—78
- 17.Кузнецов Вл.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений: Учебник. Изд. 2-е, перераб. и доп.-М.: Высшая школа, 2006, с.742.
- 18.Лебедев, С.И. Физиология растений / С.И. Лебедев. – Киев: «Вища школа», 1978.
- 19.Николаев Б. А., Алексеева В. Я., Гордон Л. Х. 2001. Влияние ионов натрия на рост корней кукурузы и роль фосфоинозитольного цикла в регуляции ростовых процессов. Цитология. 43 (10) : 969—974.
- 20.Полевой В. В. Физиология растений / В.В. Полевой. – М: Высшая школа, 1982. – 464 с.
- 21.Пухальский А. С., Соловьев А. А., Юрцев С. Н. 2004. Руководство к лабораторно-практическим занятиям по цитологии и цитогенетике растений. М.: МСХА. 165 с.
- 22.Рубин Б.А.. Физиология сельскохозяйственных растений. Том V. Физиология кукурузы и риса. М.: Изд-во МГУ, 1969 -416 с.

- 23.Садоводство. Энциклопедия : в 3 т. Т. 1. – Кишинев : Гл. ред. Молдавской Советской Энциклопедии, 1990. – С. 89-90.
- 24.Тарчевский И. А. 2001. Метаболизм растений при стрессе. Казань: Фэн. 448 с.
- 25.Тарчевский И. А.1996. Процессы деградации у растений. Сорковский образовательный журнал.6 (7), с. 13-19.
- 26.Титов А.Ф., Таланова В.В. , / Локальное действие высоких и низких температур на растения. Институт биологии КарНЦ РАН.-М. : Наука, 2011.-166 с.
- 27.Титов А.Ф., Акимова Т.В. , Таланова В.В., Топчиева Л.В. / Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. Институт биологии КарНЦ РАН.-М. : Наука, 2006.-143 с.
- 28.Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений : Учебник.-М: Логос, 2001 - 224 с.
- 29.Чернавский Д.С. 1993. Стресс растений. Биофизический подход . Физиология растений . Т.40, №4. С. 553-557.
- 30.Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю. Физиология растений /М.: ВЛАДОС, 2005. – 463 с.

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

**ПЕНЗЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**

Пензенский педагогический институт им. В.Г. Белинского

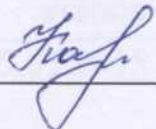
Факультет физико-математических и  
естественных наук

Кафедра «Общая биология и  
биохимия»

Направление подготовки 06.01.04  
Биология

Утверждаю: зав. кафедрой  
«1» декабря 2014 г.

Магистерская программа  
Физиология растений

  
Г.А. Карпова

**Задание**

По магистерской диссертации магистранта Янгуразовой Альфии  
Зякьяевны

1. Тема работы «Устойчивость проростков кукурузы к засолению и низким  
положительным температурам»

Утверждена приказом по Университету «29» 12 2014 г. № 11 79/0

2. Срок сдачи студентом законченной работы «15» апреля 2016 г.

3. Исходные данные к работе: студент знаком с некоторыми методами биологических исследований и литературой по данной теме. Предварительно студент выполнил курсовую работу, в которой были затронуты вопросы, касающиеся темы магистерской диссертации.

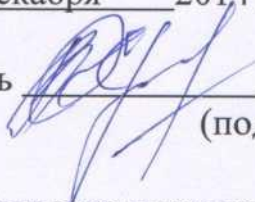
4. Перечень подлежащих разработке вопросов:

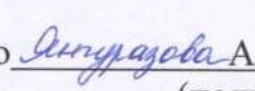
- а) подробно познакомиться с литературой по действию засолений и низких положительных температур на растение;
- б) выяснить действие NaCl и низких температур на процессы роста, содержание пигментов и продуктивность растений кукурузы;

5. Календарный план

| №<br>п/п | Наименование этапов дипломной работы                                                            | Сроки<br>выполнения<br>этапов | Примечания |
|----------|-------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|------------|
| 1        | Обзор литературы.                                                                               | 15.03.2015 г.                 | Выполнено  |
| 2        | Освоение методов исследования.                                                                  | 20.04.2015 г.                 | Выполнено  |
| 3        | Подготовка семенного материала.                                                                 | 24.05. 2015 г.                | Выполнено  |
| 4        | Наблюдение за ростом, содержанием пигментов и накопление сухого вещества у проростков кукурузы. | 23.03.2016 г.                 | Выполнено  |
| 5        | Обработка полученных результатов, написание и сдача магистерской диссертации.                   | 15.04.2016 г.                 | Выполнено  |

6. Дата выдачи задания «1» декабря 2014 г.

Руководитель  В.Н. Хрянин  
(подпись)

Задание принял к исполнению  А.З. Янгуразова  
(подпись)