

На правах рукописи

ГОЛАНЦЕВА Елена Николаевна

**АДАПТАЦИОННЫЕ РЕАКЦИИ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ
ПРИ ДЕЙСТВИИ ЭПИБРАССИНОЛИДА В УСЛОВИЯХ ЗАСУХИ.**

Специальность 03.00.12 – Физиология и биохимия растений

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 2006

Работа выполнена в лаборатории природных и синтетических регуляторов
роста Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук,
профессор Прусакова Лидия Дмитриевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор Ковалев Владимир Михайлович

— кандидат биологических наук, —
с.н.с. Скоробогатова Ирина Витальевна

Ведущая организация: ГНУ НИИ Сельского хозяйства
Центральных Районов Нечерноземной
зоны Российской Федерации

Защита состоится « 6 » июня 2006г. в 16⁰⁰ часов
на заседании диссертационного совета Д 220.043.08 при Российском
государственном аграрном университете - МСХА имени К. А. Тимирязева

Адрес: 127550, Москва, Тимирязевская улица, 49. Ученый совет Российского
государственного аграрного университета - МСХА имени К.А.Тимирязева

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ЦНБ РГАУ-МСХА

Автореферат разослан « 4 » мая 2006г.

Ученый секретарь
диссертационного совета  Н.П.Карсункина

2006 А
9996

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. При непрерывном росте населения Земли и истощения природных ресурсов, одной из актуальных задач является разработка приемов повышения продуктивности сельскохозяйственных растений.

Зерновые культуры, в частности яровая пшеница, составляют основную часть питания населения в самых разных регионах проживания. Широкое использование зерновых культур обусловлено их генетическим разнообразием и способностью к культивированию в различных почвенно-климатических условиях. По оценкам многих исследователей потери урожая сельскохозяйственных культур от неблагоприятных факторов окружающей среды достигают до 50% их генетически обусловленной продуктивности (Якушкина, Бахтенко, 2005; Прусакова, Малеванная, Белопухов, Вакуленко, 2005). Известно, что адаптационную способность растений к стрессовым условиям можно повысить как классическим селекционным методом - путем создания устойчивых к засухе сортов зерновых злаковых культур, так и методом генной инженерии, продолжающим направление традиционной селекции по улучшению генотипов, создавая новые конструкции сельскохозяйственных растений более эффективным и быстрым путем. Наряду с вышеуказанными способами возможна реализация потенциальной продуктивности зерновых культур в условиях стресса с использованием новых, экологически чистых биорегуляторов, обладающих полифункциональным действием, способных одновременно стимулировать рост, развитие, физиологические процессы растений и повышать устойчивость к стрессам и болезням (Шевелуха 2003; Прусакова, Чижова, 2005). Из ряда физиологически активных соединений особое внимание заслуживают брассиностероиды, эффективные в очень низких концентрациях, экологически безопасные, обладающие плеiotропными и иммунопротекторными свойствами, направленными на стимуляцию физиолого-биохимических процессов растений. Их использование в сельском хозяйстве увеличивается с каждым годом (Шевелуха 1990; Altmann, 1998; 1999; Шакирова и др., 2002; Вакуленко, 2004).

Одним из распространенных неблагоприятных факторов окружающей среды является засуха, оказывающая влияние на физиолого-биохимические процессы растений, и, прежде всего, на водный обмен и рост, что приводит к значительному снижению их продуктивности (Максимов,1952; Генкель,1975; Жолкевич,2001; Кузнецов, Дмитриева, 2005; Якушкина, Бахтенко, 2005). Однако, учитывая многообразие почвенно-климатических условий и сложность проблемы засухоустойчивости растений, приходится констатировать, что данных по действию элибрасинолида в условиях водного стресса на яровую пшеницу недостаточно для создания технологий применения биорегулятора в сельскохозяйственной практике. Для оценки адаптивных реакций растений необходим комплексный подход к изучению морфологических, биофизических и физиологических показателей. (Генкель,1982).

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы явилось выявление реакций адаптации разных по устойчивости к засухе сортов яровой пшеницы к дефициту воды в почве под действием элибрасинолида в условиях Нечерноземной зоны. В соответствии с этой целью в экспериментальной работе были поставлены следующие задачи:

- Изучить активность элибрасинолида на энергию прорастания и рост проростков яровой пшеницы различных по засухоустойчивости сортов.
- Исследовать индукцию активности альфа-амилазы семян яровой пшеницы, различных по устойчивости к засухе сортов, под действием элибрасинолида.
- Установить оптимальные концентрации элибрасинолида в зависимости от способа и сроков обработки яровой пшеницы для различных по засухоустойчивости сортов.
- Исследовать действие элибрасинолида на показатели водного режима яровой пшеницы различных по устойчивости к засухе сортов в условиях дефицита влаги в почве.
- Оценить интенсивность процесса фотосинтеза в растениях яровой пшеницы в условиях почвенной засухи.

- Определить содержание гиббереллина в растениях яровой пшеницы в процессе онтогенеза в условиях почвенной засухи под действием эпибрассинолида.

- Охарактеризовать продуктивность различных сортов яровой пшеницы и качества урожая после обработки эпибрассинолидом в условиях засухи.

- Дать характеристику адаптационной способности к засухе яровой пшеницы под действием эпибрассинолида.

Научная новизна. Впервые в условиях Нечерноземной зоны на пяти сортах яровой пшеницы, различающихся по устойчивости к засухе, выявлен комплексный характер адаптационной способности растений к дефициту влаги в почве под действием эпибрассинолида. Установлено повышение оводненности растений и их водоудерживающей способности, изменение интенсивности фотосинтеза, содержания эндогенного гиббереллина, показан неоднозначный характер связи содержания гиббереллина и роста растений. Выявлено повышение зерновой продуктивности и качества зерна в зависимости от способа применения эпибрассинолида, сроков обработки и сорта яровой пшеницы.

Практическая значимость. Проведенные исследования по изучению действия эпибрассинолида на морфофизиологические показатели пшеницы в условиях почвенной засухи могут быть использованы при разработке технологий культивирования различных сортов яровой пшеницы в условиях Нечерноземной зоны для повышения устойчивости растений к водному стрессу и увеличения их продуктивности, с учетом сортоспецифичности действия. В результате выполненных исследований установлено повышение оводненности тканей, под действием эпибрассинолида увеличивается адаптационная способность к водному стрессу, повышается урожай зерна и его качество.

Апробация работы. Результаты исследований по теме диссертации были представлены на научных конференциях «Физиолого – биохимические основы устойчивости и продуктивности растений» Республиканская научно – практическая конференция (Алматы, 1999); V Международной конференции

«Регуляторы роста и развития растений» (Москва, 1999); IV Съезде ОФР России (Москва, 1999); Международной конференции «Регуляция роста, развития и продуктивности растений» (Минск, 1999); VI Международной конференции «Регуляторы роста и развития растений в биотехнологиях» (Москва, 2001); Конференции «Физиология растений и экология на рубеже веков» (Ярославль, 2003).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 9 печатных работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 113 страницах машинописного текста. Содержит 20 таблиц, 28 рисунков и состоит из введения, обзора литературы, экспериментальной части (3 главы), заключения, выводов и списка цитируемой литературы, который включает 268 наименования, из них 63 на иностранном языке.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследований служили растения яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сортов Саратовская 29, Саратовская 52, Саратовская 64, Альбидум 28 и Энита, различающихся по устойчивости к засухе. В опытах был использован аналог фитогормонов brassinosteroidов – эпибрассинолид ($C_{28}H_{48}O_6$), синтезированный в Институте биоорганического синтеза НАН Беларуси (Хрипач, 1993; Мельников, 1995).

Работа выполнена в период 1998 – 2003 гг. на базе лаборатории природных и синтетических регуляторов роста Института физиологии растений имени К.А. Тимирязева РАН. Исследования включали в себя лабораторные, вегетационные (3) и мелкоделяночные полевые (3) опыты.

Лабораторные опыты с проростками яровой пшеницы проводили в факторстатных условиях при 26°C, влажности воздуха 39,5% и длине дня 16 часов. Семена предварительно подвергались предпосевной полусухой обработке эпибрассинолидом по методу Задонцева, Гринченко (Задонцев, Пикиш, Гринченко, 1973). Для этого пять грамм сухих семян помещали в стеклянные колбы

объемом 150мл, добавляли 1мл раствора биорегулятора в интервале концентраций 10^{-12} - 10^{-4} М и встряхивали на шейкере в течение 5 часов. Контролем служили семена, обработанные дистиллированной водой. Затем семена помещали в термостат при 26°C на 24 часа. Проросшие семена переносили на раствор Кнопа и выращивали в камере фитотрона. Повторность вариантов опыта – четырехкратная. Морфометрический анализ проростков проводился на 7 – 9 сутки. О физиологической активности регулятора роста судили по отношению исследуемых показателей опытных проростков к соответствующим показателям контрольных, выросших на дистиллированной воде и принятых за 100%.

Вегетационные опыты. В опытах использовались металлические сосуды емкостью 7 кг, содержащие смесь дерново-подзолистой почвы с черноземом и песком в соотношении 3:1:1, на дно сосудов помещали дренаж и стеклянную трубочку для аэрации и полива. В каждый сосуд высевалось по 25 семян на глубину 1,5 см. В течение вегетации растений трижды вносились минеральные удобрения в виде растворимых солей: в фазу кущения, начале трубкования и колошения из расчета: N –0,15 г; P_2O_5 – 0,10 г; K_2O –0,15 г на 1 кг почвы (Журбицкий, 1968г). Влажность почвы в сосудах составляла 70% и 30% от НВ. Засуха создавалась путем прекращения полива растений в начале фазы трубкования и цветения и доведения влажности почвы до 30%. В начале фазы трубкования или цветения растения пшеницы опрыскивались эпибрассинолидом в концентрации 10^{-9} М. Повторность опыта – четырехкратная. В процессе вегетации проводили фенологические наблюдения за растениями. Морфологическими показателями явились: длина главного и боковых побегов, а также число последних; длина, толщина и ширина листьев, длина колосьев с главного и боковых побегов, число колосков в колосе и зерен.

Полевые мелкоделяночные опыты проводились на территории обсерватории Московской сельскохозяйственной академии им. К.А.Тимирязева в течение 1998 – 2000 гг. Почва опытных деленок дерново-подзолистая, средняя по уровню плодородия, с $pH_{kcl} = 4,9$ (по Кирсанову); $P_2O_5 = 24,8$ мг/ 100 г почвы; $K_2O = 27,5$ мг/ 100 г почвы, общим содержанием углерода – 1,16%, подвижным

углеродом – 0,36%, гумуса – 2%, общим азотом – 0,11%. Перед посевом в почву вносились минеральные удобрения: аммиачная селитра, нитрофос, калийная селитра из расчета по действующему началу $N_{100}P_{100}K_{100}$. На делянках площадью 1 м² высевалось 500 семян пшеницы, обработанных перед посевом полусухим способом эпибрассинолидом в концентрации 10⁻⁹ М, на контрольных делянках высевались семена, обработанные дистиллированной водой. В течение всей вегетации, каждую декаду, определяли влагоемкость почвы на глубине 20 см. В опытах 1998 – 2000 гг. растения выращивались при оптимальной влажности почвы 60 – 70% от НВ и ее дефиците – 12 - 16% от НВ. Засушник в полевых условиях создавался по принятому в селекции и семеноводстве стандарту с регулируемой крышей из пленки.

Метод определения активности альфа-амилазы в эндосперме семян яровой пшеницы Первичная оценка биологической активности эпибрассинолида устанавливалась с помощью биотеста, в основе которого лежит метод Мора (1974г) и Наги и Сабо (1985г), заключающийся в индукции экзогенным гиббереллином гидролитического фермента альфа-амилазы, модифицированный для эпибрассинолида (Прусакова, Чижова, 1989). Контролем служил эндосperm пшеницы, убитый кипячением.

Интенсивность фотосинтеза и устьичное сопротивление листа определялось на автоматическом анализаторе L-Cor USA.

Чистая продуктивность фотосинтеза определялась на основании динамики накопления сухой биомассы (по Ничипоровичу).

Содержание гиббереллинов в листьях и целых растениях яровой пшеницы сорта Саратовская 29 и Энита под действием эпибрассинолида в условиях почвенной засухи проводилось на биотесте – карликовом горохе сорта Неруч (Кудоярова и др., 1990).

Изменение площади ассимиляционной поверхности листа измерялось на фитопланиметре, на основании полученных результатов устанавливался фотосинтетический потенциал растений.

Для характеристики ксероморфности структуры растений пшеницы учитывалось количество устьиц методом отпечатков (по Палачи) и количество жилок на единицу площади листа.

Осмотическое давление клеточного сока устанавливалось с помощью рефрактометра.

Общее содержание воды в целых растениях и листьях яровой пшеницы определялось методом взвешивания и с помощью тургоромера.

Устойчивость мембран к стрессу определяли по проницаемости их для электролитов на кондуктометре.

Коэффициент повреждения мембран определялся по формуле Кришиани (1984).

Запасные вещества в зерне яровой пшеницы - методом инфракрасной спектроскопии по диффузному отражению размолотого зерна на инфракрасном анализаторе NYRS Systems 4500 (Крищенко, 1988).

Результаты экспериментов статистически обработаны с использованием программ Microsoft Excell 97, Microsoft XP. В таблицах и на графиках приведены средние арифметические из всех повторностей и их среднее квадратическое отклонение. При оценке различий между вариантами использовался критерий Стьюдента, считая достоверными различия на уровне доверительной вероятности 0,95 (Зайцев, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Физиологическое действие эпибрассинолида на энергию прорастания, всхожесть семян и рост проростков пшеницы.

Как видно из приведенных данных (табл.1) оптимальное действие эпибрассинолида на энергию прорастания и всхожесть семян яровой пшеницы сорта Саратовская 29 и Энита проявлялось в концентрациях 10^{-9} - 10^{-6} М. В этих концентрациях эпибрассинолид увеличивал энергию прорастания до 30%, а всхожесть семян на 10 – 20% относительно контроля (100%), что подтвердилось и в полевых опытах. Эпибрассинолид в концентрации 10^{-9} М повышал всхо-

жесть семян на 20% у пшеницы сорта Саратовская 29, Саратовская 52 на 35%, Саратовская 64 на 27%, Альбидум 28 на 14%, в отличие от сорта Энита, где увеличение всхожести семян была равна 5% (табл 1), что, вероятно, связано с

Табл.1 Влияние эпибрассинолида на прорастание семян яровой пшеницы

Варианты	Количество проросших семян, шт.	% к контролю	Количество проросших семян, шт.	% к контролю
Сорт Энита			Сорт Саратовская-29	
Контроль	90 ± 0,5	100	90 ± 0,8	100
ЭБ (10^{-12} М)	94 ± 1,1	104	91 ± 0,7	101
ЭБ (10^{-11} М)	92 ± 0,3	102	96 ± 0,8	107
ЭБ (10^{-10} М)	96 ± 1,2	107	100 ± 1,1	110
ЭБ (10^{-9} М)	100 ± 0,9	110	100 ± 1,2	110
ЭБ (10^{-8} М)	98 ± 1,1	109	94 ± 1,1	104
ЭБ (10^{-7} М)	98 ± 0,6	109	92 ± 1,3	102
ЭБ (10^{-6} М)	95 ± 0,9	106	98 ± 0,8	109
ЭБ (10^{-5} М)	90 ± 1,1	100	92 ± 1,5	102
ЭБ (10^{-4} М)	90 ± 0,6	100	91 ± 0,4	101

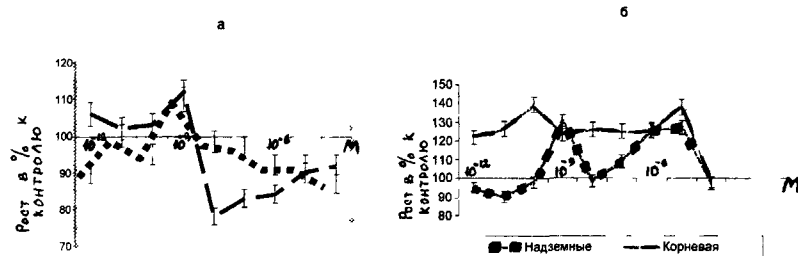


Рис.1 Влияние эпибрассинолида на рост 9-дневных проростков пшеницы разных по устойчивости к засухе сортов а) сорт Энита, б) сорт Саратовская 29.

ускорением индукции активности альфа-амилазы эндосперма пшеницы под влиянием биорегулятора, являющимся показателем всхожести семян. В отличие от гиббереллина эпибрассинолид вызывал индукцию активности альфа-амилазы эндосперма семян пшеницы, лишенных зародыша, в концентрации 10^{-11} - 10^{-9} М, что на 4-6 порядков ниже, чем гиббереллин (10^{-5} М) (рис 2). При

Табл.2 Влияние эпибрасинолида на всхожесть семян яровой пшеницы

сорт	Число проросших семян на 1 м ² , шт.	
	контроль	ЭБ 10 ⁻³ М
Саратовская 29	308 ± 0,7 100%	368 ± 0,6 119%
Энита	312 ± 0,3 100%	326 ± 0,5 105%
Саратовская 52	210 ± 0,2 100%	285 ± 0,2 135%
Саратовская 64	142 ± 0,3 100%	181 ± 0,7 127%
Альбидум 28	218 ± 0,8 100%	249 ± 0,6 114%

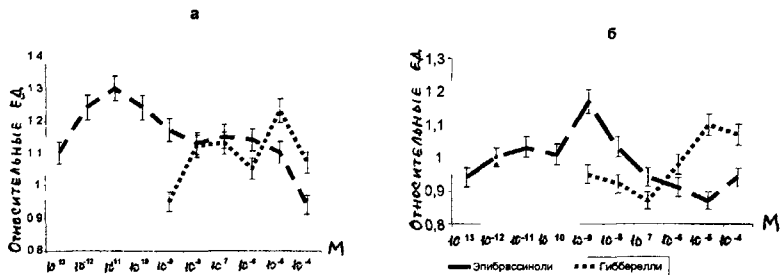


Рис.2 Влияние эпибрасинолида и гиббереллина на индукцию активности альфа-амилазы яровой пшеницы: а) сорт Энита; б) сорт Саратовская 29

увеличении или уменьшении концентрации эпибрасинолида, энергия прорастания и всхожесть семян яровой пшеницы изучаемых сортов уменьшалась, а в некоторых случаях становилась ниже контроля.

2. Рост и развитие растений яровой пшеницы при почвенной засухе под действием эпибрасинолида

В условиях вегетационных опытов с яровой пшеницей сортов Саратовская 29 и Энита опрыскивание эпибрасинолидом проводилось в начале фазы трубкования или начале фазы цветения. В условиях дефицита влаги в почве под действием биорегулятора у сорта Энита отмечена стимуляция роста главного побега к концу вегетации на 6 – 25% по сравнению с контролем, а у сорта Саратовская 29 - на 5-12%. В сильно засушливом 1999 году длина главного побега уменьшалась у обоих сортов. В условиях оптимальной влажности почвы у

сорта Энита длина главного побега к концу вегетации незначительно увеличивалась или оставалась на уровне контроля (1999 год) (рис.3). У сорта Саратовская 29 в тех же условиях длина главного побега практически оставалась на уровне контроля в пределах ошибки опыта. Таким образом, в условиях вегетационных опытов наиболее отзывчивым на обработку оказался менее устойчивый к дефициту влаги сорт Энита.

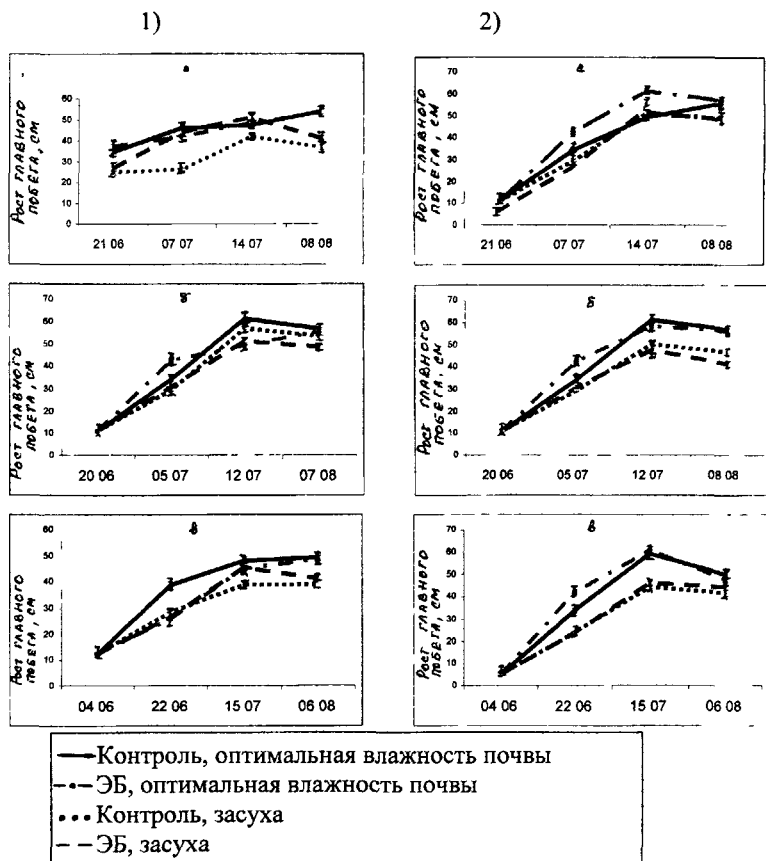


Рис. 3 Влияние эпибрассинолида на рост стебля яровой пшеницы 1) сорта Саратовская 29; 2) сорта Энита: а) вегетационный опыт 1998г.; б) вегетационный опыт 1999г.; в) вегетационный опыт 2000 г.

Табл.3 Влияние эпибрассинолида (ЭБ) на ростовые процессы яровой пшеницы сорта Саратовская 29 и Энита в зависимости от влажности почвы.

Сорт	Вариант	Длина главного побега, см.	Число боковых побегов, шт.	Длина флагового листа, см.
Саратовская 29	Контроль, 70% от НВ	104,6 ± 2,2	2,05 ± 0,1	19,8 ± 0,5
	ЭБ, 70% от НВ	93,5 ± 5,3	2,3 ± 0,2	17,5 ± 0,4
	Контроль, 30% от НВ	91,2 ± 3,6	1,5 ± 0,2	10,8 ± 0,3
	ЭБ, 30% от НВ	95,4 ± 1,5	1,67 ± 0,1	16,9 ± 0,1
Энита	Контроль, 70% от НВ	86,1 ± 3,6	1,48 ± 0,1	15,2 ± 0,6
	ЭБ, 70% от НВ	93,8 ± 1,4	2,65 ± 0,1	16,5 ± 0,3
	Контроль, 30% от НВ	95,1 ± 2,0	1,28 ± 0,3	17,1 ± 0,3
	ЭБ, 30% от НВ	97,3 ± 1,9	1,63 ± 0,1	19,5 ± 0,4

В мелкоделяночных полевых опытах в условиях почвенной засухи эпибрассинолид стимулировал рост главного побега пшеницы Альбидум 28 на 29%, сорта Саратовская 52 на 25%, сорта Саратовская 29 на 5%, а у сортов Саратовская 64 и Энита рост главного побега оставался на уровне контроля (табл.2,3), что также свидетельствует о сортоспецифичности действия препарата.

Длина флагового листа, влияющего на закладку репродуктивных органов, в этих условиях увеличивалась у всех испытываемых сортов яровой пшеницы от 14 до 56,5% , за исключением Саратовской 64 - наиболее устойчивого к почвенной засухе (табл.4). Ширина листовой пластинки увеличивалась у всех испытываемых сортов, число боковых побегов в условиях водного дефицита под действием эпибрассинолида - у менее устойчивых к засухе сортов Энита и Саратовская 29 на 21,5 и 10% соответственно (по сравнению с контролем).

Табл.4 Влияние эпибрасинолида (ЭБ) на ростовые процессы различных сортов яровой пшеницы в условиях водного стресса.

Сорт	Вариант	Длина главного побега, см.	Длина флагового листа, см.	Ширина листовой пластинки, см.
Альбидум 28	Контроль, оптим. влажн. почвы	50,4 ± 1,2	10,7 ± 1,1	0,6 ± 0,6
	ЭБ, оптим. влажн. почвы	58,1 ± 2,1	10,1 ± 0,94	0,76 ± 0,24
	Контроль, засуха	45,2 ± 2,5	6,8 ± 0,77	0,6 ± 1,0
	ЭБ, засуха	58,0 ± 1,5	9,7 ± 1,46	0,7 ± 0,35
Саратовская 52	Контроль, оптим. влажн. почвы	45,4 ± 1,9	8,0 ± 1,2	0,73 ± 1,6
	ЭБ, оптим. влажн. почвы	55 ± 1,62	11,0 ± 0,95	0,76 ± 0,5
	Контроль, засуха	40,3 ± 1,6	11,1 ± 1,06	0,6 ± 1,1
	ЭБ, засуха	50,2 ± 1,5	12,0 ± 1,54	0,76 ± 0,49
Саратовская 64	Контроль, оптим. влажн. почвы	57,8 ± 1,04	13,2 ± 2,0	0,7 ± 0,6
	ЭБ, оптим. влажн. почвы	57,6 ± 1,5	10,05 ± 1,6	0,7 ± 1,8
	Контроль, засуха	49,7 ± 1,9	16,4 ± 0,98	0,7 ± 0,5
	ЭБ, засуха	58,2 ± 1,0	10,6 ± 1,08	0,86 ± 1,3

3 Действие эпибрасинолида на водный режим растений.

Одной из важнейших адаптационных реакций к засухе является повышение общего содержания воды в растениях и их водоудерживающая способность. Данные по общему содержанию воды в растениях яровой пшеницы свидетельствуют об антистрессовом характере действия эпибрасинолида в отношении почвенной засухи. Так, в условиях мелкоделяночных полевых опытов наблюдалось увеличение общего содержания воды в целых растениях у всех испытываемых сортов яровой пшеницы от 5 до 45% по сравнению с контролем. За исключением наименее устойчивого к дефициту влаги сорта Энита, у которого

общее содержание воды оставалось на уровне контроля (табл.5). В вегетационных опытах в тех же условиях общее содержание воды в целых растениях увеличивалось у обоих сортов при обработке биорегулятором как в фазу трубкования, так и в фазу цветения (рис.4), что, по-видимому, связано с открытостью устьиц, о чем свидетельствует уменьшение числа открытых устьиц в поле зрения микроскопа у всех испытываемых сортов от 24 до 65% по сравнению с контролем (табл.6).

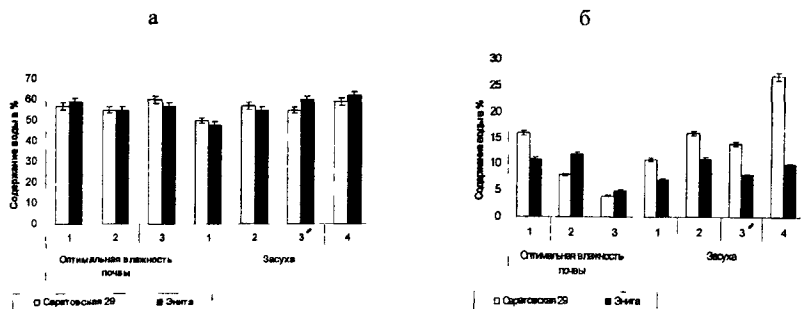


Рис.4 Влияние эпибрассинолида на содержание воды а) в тканях, б) в флаговом листе растения яровой пшеницы различных сортов в условиях почвенной засухи: 1,3) контроль; 2) ЭБ, обработка в начале фазы трубкования; 4) ЭБ, обработка в начале фазы цветения.

Число жилок на единицу площади листа под действием эпибрассинолида в условиях водного стресса увеличивалось от 7 до 57% у сортов Саратовская 64, Саратовская 29, Энита, либо оставалось на уровне контроля у сортов Альбидум 28 и Саратовская 52 (табл.7).

Оводненность тканей листа, которая устанавливалась по толщине флагового листа в условиях мелкоделяночных полевых опытов под влиянием эпибрассинолида у сорта Энита в условиях оптимального увлажнения почвы и при засухе повышалась оводненность тканей. У сорта Саратовская 29 увеличение содержания воды наблюдалось только в условиях засухи, у сорта Альбиум-28 при оптимальной влажности почвы - на 14 %, а при засухе - на 29 %, у сорта Саратовская-64 при засухе на 24 %.

Табл.5 Влияние эпибрассинолида (ЭБ) на общее содержание воды в растениях яровой пшеницы различных по устойчивости к засухе сортов в зависимости от влажности почвы.

<i>Сорт</i>	<i>Вариант</i>		<i>Общее содержание воды в растении, %</i>	<i>% к контролю</i>
Саратовская 29	Оптимальная влажность	Контроль	57,0	100%
		ЭБ 10^{-3} М	60,9	107%
	Засуха	Контроль	52,2	100%
		ЭБ 10^{-3} М	57,0	109%
Саратовская 52	Оптимальная влажность	Контроль	53,2	100%
		ЭБ 10^{-3} М	60,1	113%
	Засуха	Контроль	55,6	100%
		ЭБ 10^{-3} М	58,7	105%
Саратовская 64	Оптимальная влажность	Контроль	60,4	100%
		ЭБ 10^{-3} М	61,1	101%
	Засуха	Контроль	42,1	100%
		ЭБ 10^{-3} М	61,2	145%
Альбидум 28	Оптимальная влажность	Контроль	60,7	100%
		ЭБ 10^{-3} М	57	94%
	Засуха	Контроль	51,4	100%
		ЭБ 10^{-3} М	57,3	111%
Энита	Оптимальная влажность	Контроль	56,9	100%
		ЭБ 10^{-3} М	62,0	109%
	Засуха	Контроль	56,0	100%
		ЭБ 10^{-3} М	56,4	101%

Табл.6 Влияние эпибрассинолида (ЭБ) на число открытых устьиц в поле зрения микроскопа яровой пшеницы различных сортов.

<i>Сорт</i>	<i>Вариант</i>		<i>Число устьиц, шт.</i>	<i>% к контролю</i>
Саратовская 64	Оптимальная влажность почвы	Контроль	$58 \pm 1,2$	100%
		ЭБ 10^{-3} М	$35 \pm 0,9$	60%
	Засуха	Контроль	$45 \pm 0,5$	100%
		ЭБ 10^{-3} М	$18 \pm 0,7$	40%
Саратовская 52	Оптимальная влажность почвы	Контроль	$73 \pm 1,3$	100%
		ЭБ 10^{-3} М	$37 \pm 0,8$	50%
	Засуха	Контроль	$59 \pm 0,7$	100%
		ЭБ 10^{-3} М	$21 \pm 0,6$	35%
Альбидум 28	Оптимальная влажность почвы	Контроль	$69 \pm 0,8$	100%
		ЭБ 10^{-3} М	$46 \pm 1,2$	33%
	Засуха	Контроль	$50 \pm 1,0$	100%
		ЭБ 10^{-3} М	$38 \pm 0,6$	76%

Табл.7 Влияние эпибрассинолида (ЭБ) на показатели водного режима растений яровой пшеницы в условиях водного стресса

Сорт	Вариант	Толщина листа,мм.	Число устьиц в поле зрения микроскопа	Число жилок, шт.	КПМ
Альбидум 28	Контроль, оптим. влажн. почвы	14,5 100%	50 100%	4 100%	4,0 100%
	ЭБ, оптим. влажн. почвы	16,5 114%	38 76%	6,3 157%	2,0 50%
	Контроль, засуха	12 100%	46 100%	6 100%	6,0 100%
	ЭБ, засуха	15,5 129%	69 156%	6 100%	5,0 83%
Саратовская 52	Контроль, оптим. влажн. почвы	17,5 100%	73 100%	5,6 100%	5,6 100%
	ЭБ, оптим. влажн. почвы	17 97%	37 50%	6 107%	4,9 88%
	Контроль, засуха	15 100%	59 100%	6 100%	6,8 100%
	ЭБ, засуха	13 86%	21 35%	6 100%	5,0 83%
Саратовская 64	Контроль, оптим. влажн. почвы	16,4 100%	58 100%	6 100%	5,9 100%
	ЭБ, оптим. влажн. почвы	16,2 98%	35 60%	7,6 127%	5,2 88%
	Контроль, засуха	10,3 100%	45 100%	7 100%	6,1 100%
	ЭБ, засуха	18 124%	18 40%	7,6 109%	5,2 85%

Коэффициент повреждения мембран (КПМ) уменьшался под действием биорегулятора от 12 до 50% в условиях нормального водообеспечения и 15 – 17% в условиях почвенной засухи у всех изучаемых сортов яровой пшеницы, что также свидетельствует об адаптационной способности яровой пшеницы под действием эпибрассинолида (табл.7).

Известно, что существует обратная зависимость между электростатическим сопротивлением тканей листа и их оводненностью, позволяющая устанавливать критические величины ЭСТЛ, при которых растение нуждается в поливе. В условиях мелкоделяночных полевых опытов предпосевная полусухая обра-

ботка биорегулятором вызывает увеличение электростатического сопротивления тканей листа у пшеницы сортов Энита и Саратовская-29 как при засухе, так и при оптимальном водообеспечении (табл.8).

Табл.8 Влияние эпибрасинолида на физиологические показатели яровой пшеницы Саратовская 29 и Энита в зависимости от влажности почвы.

Сорт	Вариант	ЭСТЛ мА	Устьичное сопротивление, М Н ₂ О/сек. см.
Саратовская 29	Контроль, оптим.вл.	10,0	44,9 ± 1,0
	ЭБ, оптим. влажн.	8,0	47,9 ± 1,4
	Контроль, засуха	18,0	38,4 ± 0,87
	ЭБ, засуха	12,0	47,0 ± 0,96
Энита	Контроль, оптим.вл.	4,0	45,8 ± 2,4
	ЭБ, оптим. влажн.	10,9	31,3 ± 0,89
	Контроль, засуха	8,0	38,6 ± 0,91
	ЭБ, засуха	9,5	49,9 ± 0,7

4 Изменение фотосинтетической активности яровой пшеницы в условиях почвенной засухи под действием эпибрасинолида

На основании проведенных исследований установлено положительное действие эпибрасинолида на процесс фотосинтеза у пяти изучаемых сортов яровой пшеницы различающихся по засухоустойчивости, что согласуется с литературными данными, приведенными для других культур. В полевых опытах наблюдалось увеличение интенсивности процесса фотосинтеза у яровой пшеницы сорта Саратовская 29, Саратовская 64, Альбидум 28 в отличие от наименее устойчивого к засухе сорта Энита. У сорта Саратовская 52 интенсивность фотосинтеза в данных условиях оставалась на уровне контроля (табл. 9,10). При этом отмечено увеличение фотосинтетического потенциала у всех испытываемых сортов до 25%, в отличие от сорта Саратовская 52 у которого фотосинтетический потенциал под действием эпибрасинолида в условиях засухи снижался на 16% по сравнению с контролем, что также свидетельствует о сортоспецифичности действия эпибрасинолида в повышении адаптационной способности к засухе. На трех указанных выше сортах установлено, чистая продуктивность фотосинтеза в условиях стресса под действием эпибрасинолида оставалась практически на уровне контроля (табл.10). Таким образом, в

условиях почвенной засухи эпибрассинолид способствовал повышению интенсивности процесса фотосинтеза у всех испытываемых сортов яровой пшеницы за исключением сорта Энита, установлена сортоспецифичность действия эпибрассинолида на фотосинтетический потенциал растения.

Табл.9 Влияние эпибрассинолида на интенсивность процесса фотосинтеза яровой пшеницы Саратовская 29 и Энита в зависимости от влажности почвы.

Вариант	Саратовская 29				Энита			
	Оптимальная влажность почвы		Засуха		Оптимальная влажность почвы		Засуха	
	контр	ЭБ	контр	ЭБ	контр	ЭБ	контр	ЭБ
Фотосинтез мкМ СО ₂ /дм ²	3,8 ± 0,71	4,5 ± 0,62	4,1 ± 0,48	4,7 ± 0,46	3,7 ± 0,71	4,3 ± 0,56	4,7 ± 0,42	4,4 ± 0,22

Табл.10 Влияние эпибрассинолида (ЭБ) на интенсивность фотосинтеза яровой пшеницы в условиях водного стресса

Сорт	Вариант	Фотосинтетич. потенциал Дм (растение).	Чистая продук- тивность фото- синтеза мг/см ²	Фотосинтез мкМ СО ₂ /дм ² в час
Альбидум 28	Контр, оптим. влажн. почвы	68 100%	0,29 100%	4,0 100%
	ЭБ, оптим. влажн. почвы	69 101%	0,27 93%	7,0 175%
	Контр, засуха	66 100%	0,40 100%	3,8 100%
	ЭБ, засуха	70 106%	0,38 95%	6,0 156%
Саратовская 52	Контр, оптим. влажн. почвы	79,5 100%	0,33 100%	7,0 100%
	ЭБ, оптим. влажн. почвы	84,9 107%	0,29 88%	7,2 103%
	Контр, засуха	77,2 100%	0,34 100%	6,0 100%
	ЭБ, засуха	65 84%	0,35 103%	6,2 103%
Саратовская 64	Контр, оптим. влажн. почвы	78,3 100%	0,34 100%	7,5 100%
	ЭБ, оптим. влажн. почвы	98 125%	0,22 64%	8,4 112%
	Контр, засуха	80 100%	0,31 100%	7,9 100%
	ЭБ, засуха	89 111%	0,30 96%	8,4 106%

5 Изменение активности эндогенной ГК под влиянием эпибрасинолида в условиях водного стресса

Определение содержания эндогенного гиббереллина проводилось как в листьях, так и в целых растениях, выращенных в условиях вегетационных и полевых опытов. В полевых опытах под действием эпибрасинолида при засухе содержание гиббереллина в растениях снижалось у сорта Энита на 30%, а у сорта Саратовская 29 на 32%, у сорта Саратовская 29 при этом наблюдалась стимуляция роста главного побега на 67% по сравнению с контролем (рис.5). В условиях вегетационных опытов при засухе (обработка в фазу трубкования) у обоих сортов содержание ГК уменьшалось, однако у сорта Саратовская 29 наблюдалась незначительная стимуляция роста главного побега (на 4%). В этих же условиях (обработка в начале фазы цветения) у сорта Энита содержание эндогенной ГК уменьшалось на 6% по сравнению с контролем, а у сорта Саратовская 29 - увеличивалось на 56%, длина главного побега при этом превосходила контроль на 35%.

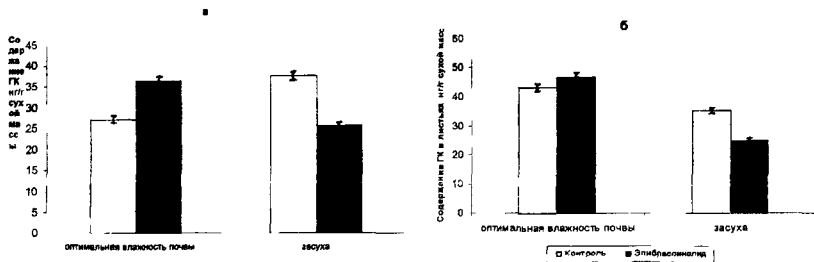


Рис. 5 Влияние эпибрасинолида на содержание ГК в целых растениях яровой пшеницы в условиях почвенной засухи: а) сорт Саратовская 29; б) сорт Энита.

6. Влияние эпибрасинолида на продуктивность и качество урожая растений яровой пшеницы в условиях водного стресса.

Известно, что избыток тепла и недостаточное увлажнение приводят к высоким темпам дифференцировки растений яровой пшеницы в ущерб росту. Ускоренное прохождение отдельных этапов органогенеза неблагоприятно отражается и на формировании генеративных органов, что приводит к снижению

сбора зерна (Полиμβетова, Мамонов, 1980). Проведенные нами вегетационные и мелкоделяночные полевые опыты показали, что обработка эпибрасинолидом в разные годы эксперимента приводила к повышению продуктивности яровой пшеницы всех исследуемых сортов. Отмечено увеличение потенциальной продуктивности под действием биорегулятора у сорта Саратовская 29 на 40 – 50%, а у сорта Саратовская 64 на 5 – 12% как в условиях оптимального водообеспечения, так и в условиях засухи, а у сортов Альбидум 28, Энита и Саратовская 52 потенциальная продуктивность снижалась. Масса зерна с одного растения в условиях засухи увеличивалась под влиянием эпибрасинолида у яровой пшеницы сорта Саратовская 29 на 12%, а у сорта Энита на 21%. В вегетационных опытах в этих же условиях значительно повышалась масса 1000 зерен (от 17 до 80%) у сорта Энита независимо от времени обработки растений, а у Саратовской 29 на 7 - 10% по сравнению с контролем только при

Табл.11 Формирование элементов структуры урожая яровой пшеницы сорта Саратовская 29 и Энита под влиянием эпибрасинолида (ЭБ) в зависимости от влажности почвы.

Сорт	Вариант	Потенц. продуктивность цветочных зачатков, шт.	Число зерен в главном колосе, шт.	Масса 1000 зерен, г.	Вес зерна с одного растения, г.
Саратовская 29	Контроль, оптим. влажн.	77,0 ± 4,5	24,2 ± 1,2	37,27 ± 0,7	1,91 ± 0,1
	ЭБ, оптимальная влажность	110,0 ± 8,2	42,5 ± 1,0	36,06 ± 1,6	3,49 ± 0,3
	Контроль, засуха	79,0 ± 4,0	21,9 ± 0,5	37,76 ± 0,4	1,61 ± 0,02
	ЭБ, засуха	120,0 ± 11,8	24,1 ± 0,6	30,03 ± 0,3	1,96 ± 0,1
Энита	Контроль, оптим. влажн.	147,0 ± 4,6	34,8 ± 1,0	33,54 ± 0,1	2,43 ± 0,1
	ЭБ, оптимальная влажность	140,0 ± 8,1	41,0 ± 0,7	36,0 ± 0,5	3,63 ± 0,1
	Контроль, Засуха	142,0 ± 10,1	36,9 ± 0,8	35,8 ± 0,9	2,23 ± 0,2
	ЭБ, засуха	140,0 ± 10,3	35,1 ± 0,7	37,4 ± 0,6	2,51 ± 0,1

опрыскивании в фазу цветения. В полевых опытах у сортов Альбидум 28, Саратовская 64, Саратовская 52 масса зерна с растения оставалась практически на уровне контроля. В тех же условиях отмечено увеличение массы 1000 зерен у всех испытываемых сортов (табл.12).

Табл.12 Влияние эпибрассинолида на элементы продуктивности яровой пшеницы различных по засухоустойчивости сортов.

Вариант	Масса 1000 зерен, г.	Масса зерна с одного растения, г.
Саратовская-29		
Контроль (оптимальная влажность почвы)	37,4 ± 0,7	1,91 ± 0,1
ЭБ (10 ⁻⁹ М)	36,06 ± 1,6	3,49 ± 0,3
Контроль (засуха)	37,76 ± 0,4	1,61 ± 0,2
ЭБ (10 ⁻⁹ М)	39,03 ± 0,3	1,96 ± 0,1
Энита		
Контроль (оптимальная влажность почвы)	33,54 ± 0,1	2,43 ± 0,1
ЭБ (10 ⁻⁹ М)	36,0 ± 0,5	3,63 ± 0,1
Контроль (засуха)	35,8 ± 0,9	2,23 ± 0,2
ЭБ (10 ⁻⁹ М)	37,4 ± 0,6	2,51 ± 0,1

Анализ качества зерна пшеницы под действием эпибрассинолида (полевой опыт) показал, что содержание белка в зерне с главного и боковых колосьев у яровой пшеницы сортов Саратовская 29 и Энита увеличивалось как в

Табл.13 Влияние эпибрассинолида на содержании белка и крахмала в зерне главного и боковых побегов пшеницы Саратовская 29 и Энита в зависимости от влажности почвы

Сорт	Вариант	Содержание белка и крахмала в зерне в %			
		Зерно с главного побега		Зерно с боковых побегов	
		Белок	Крахмал	Белок	Крахмал
Саратовская 29	Контр, оптим. влажн.	11,7	58,0	10,8	52,6
	ЭБ, оптим. влажн.	16,4	45,0	13,7	46,0
	Контр, засуха	12,4	55,4	11,4	50,0
	ЭБ, засуха	14,0	49,0	11,5	48,4
Энита	Контр, оптим. влажн.	12,0	57,6	11,9	58,0
	ЭБ, оптим. влажн.	16,1	57,1	16,9	48,0
	Контр, засуха	13,4	50,0	12,0	58,4
	ЭБ, засуха	15,5	58,0	15,8	46,4

условиях оптимального водообеспечения, так и в условиях почвенной засухи. Содержание крахмала при этом у засухоустойчивого сорта Саратовская 29 снижалось, а у сорта Энита увеличивалось содержание крахмала в зерне с главного побега при 12% влажности почвы, а в зерне с боковых побегов - снижалось (табл.13).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами экспериментальные данные свидетельствуют о широком спектре биологической активности эпибрассинолида как в условиях оптимального водообеспечения растений, так и в условиях почвенной засухи. В основе механизма действия изучаемого биорегулятора лежат глубокие изменения многих метаболических реакций на молекулярном, клеточном, органоидном уровнях и уровне целого организма (Хрипач, 1993; Деева, 1999). В настоящей работе особое внимание обращено на действие эпибрассинолида на ростовые процессы, водный режим, фотосинтез, содержание гиббереллина, продуктивность и качество зерна яровой пшеницы в условиях почвенной засухи. В результате проведенных экспериментов была подобрана оптимально эффективная концентрация действия биорегулятора, показано действие на рост главного побега, флагового листа и другие морфо-физиологические показатели растений пяти различных по устойчивости к дефициту влаги сортов яровой пшеницы в условиях почвенной засухи. Предпосевная полусухая обработка семян эпибрассинолидом в концентрации 10^{-9} М приводила к увеличению их всхожести от 5 до 35% в зависимости от сорта, что связано с ускорением индукции активности альфа-амилазы эндосперма семян пшеницы под влиянием биорегулятора, являющейся показателем всхожести семян. В отношении роста главного побега выявлена сортовая отзывчивость растений яровой пшеницы на обработку эпибрассинолидом. Так, в условиях вегетационных опытов при засухе наиболее отзывчивым на обработку оказался менее устойчивый к дефициту влаги сорт Энита. В полевых опытах при почвенной засухе эпибрассинолид стимулировал рост главного побега всех испытываемых сортов, за исключением засухоустойчивого сорта Саратовская 64. У сорта Энита длина главного побега оставалась

на уровне контроля. Длина флагового листа, влияющего на закладку репродуктивных органов, увеличивалась у всех испытываемых сортов яровой пшеницы, за исключением Саратовской 64, что также свидетельствует о сортоспецифичности действия биорегулятора. Ширина листовой пластинки увеличивалась у всех пяти сортов. Увеличение числа боковых побегов в условиях дефицита влаги в почве под действием эпибрассинолида отмечено у менее устойчивых к засухе сортов – Энита и Саратовская 29.

Антистрессовый характер действия эпибрассинолида в условиях почвенной засухи проявился в повышении общего содержания воды как в листьях, так и в целых растениях яровой пшеницы всех испытываемых сортов, как в условиях полевых, так и вегетационных опытов, за исключением сорта Энита, у которого в условиях полевых опытов общее содержание воды оставалось на уровне контроля. Нами было установлено уменьшение числа открытых устьиц в поле зрения микроскопа у всех испытываемых сортов яровой пшеницы по сравнению с контролем. Число жилок на единицу площади листа увеличивается у сортов Саратовская 64, Саратовская 29, Энита, либо остается на уровне контроля у сортов Альбидум 28 и Саратовская 52. Отмечено уменьшение коэффициента повреждения мембран под действием эпибрассинолида как в условиях оптимального водообеспечения растений, так и в условиях почвенной засухи.

В полевых опытах отмечено увеличение интенсивности процесса фотосинтеза у яровой пшеницы сортов Саратовская 29, Саратовская 64, Альбидум 28 в отличие от наименее устойчивого к засухе сорта Энита. У сорта Саратовская 52 интенсивность процесса фотосинтеза оставалась на уровне контроля. При этом выявлено увеличение фотосинтетического потенциала у всех испытываемых сортов за исключением сорта Саратовская 52, у которого фотосинтетический потенциал под действием эпибрассинолида в условиях засухи снижался, что также свидетельствует о сортоспецифичности действия биорегулятора в повышении адаптационной способности растений к засухе. Чистая продуктивность фотосинтеза в данных условиях у всех испытываемых сортов оставалась практически на уровне контроля.

Показаны особенности действия эпибрассинолида на содержание гиббереллина в листьях и целых растениях яровой пшеницы сортов Саратовская 29 и Энита на разных этапах онтогенеза. В большинстве опытов уменьшение содержания гиббереллина в листьях и целых растениях не всегда было связано с подавлением роста главного побега.

Урожай и качество зерна яровой пшеницы под действием эпибрассинолида в условиях почвенной засухи изменялись в зависимости от сорта пшеницы. Эпибрассинолид увеличивал потенциальную продуктивность у сорта Саратовская 29 и Саратовская 64 как в условиях оптимального водообеспечения, так и при почвенной засухе, а у сортов Альбидум 28, Саратовская 52 и Энита – снижалась. Количество и масса зерна с растения увеличивалась у всех испытываемых сортов. Масса 1000 зерен значительно повышалась в условиях вегетационных опытов у сортов Саратовская 29 и Энита, а в полевых опытах оставалась практически на уровне контроля у всех испытываемых сортов. Содержание белка в зерне с главного и боковых побегов увеличивалось, а содержание крахмала – снижалось, за исключением зерна с главного побега у сорта Энита, где содержание крахмала увеличивалось.

Полученные сведения позволяют составить представление об адаптивных реакциях яровой пшеницы к почвенной засухе под действием эпибрассинолида, которые носят в основном неспецифический характер и свидетельствуют о перспективности применения эпибрассинолида на растения яровой пшеницы для повышения адаптационной способности и продуктивности в условиях почвенной засухи.

ВЫВОДЫ

1. В условиях оптимальной влажности почвы предпосевная полусухая обработка семян яровой пшеницы разных сортов эпибрассинолидом в концентрации 10^{-9} М достоверно повышает всхожесть семян до 35% по сравнению с контролем, что связано с ускорением индукции активности α -амилазы.
2. Реакция адаптации растений пшеницы к условиям почвенной засухи под действием эпибрассинолида проявлялась в стимуляции роста главного побега в

зависимости от устойчивости сорта к стрессу и наименьшей она была у сорта Саратовская 29 и Энита.

3. При почвенной засухе отмечена стимуляция роста флагового листа под влиянием эпибрассинолида у четырех сортов за исключением сорта Саратовская 64, что определяет сортоспецифичность действия эпибрассинолида на рост растений в условиях почвенной засухи.

4. Увеличение интенсивности процесса фотосинтеза под влиянием эпибрассинолида в условиях засухи у разных сортов яровой пшеницы, за исключением сорта Энита, свидетельствует о повышении адаптационной способности растений к стрессу.

5. Выявлена прямая зависимость адаптации растений яровой пшеницы разных сортов под действием эпибрассинолида к условиям засухи от содержания воды в листьях и целых растениях, концентрации клеточного сока и количества устьиц.

6. Отмечено уменьшение содержания эндогенного гиббереллина под действием эпибрассинолида в условиях почвенной засухи в листьях и целых растениях пшеницы разных сортов, как в вегетационном, так и полевом опытах.

7. Показано увеличение потенциальной продуктивности растений, массы зерна с растения и 1000 зерен под действием эпибрассинолида у всех изученных сортов яровой пшеницы в условиях почвенной засухи, что является адаптационной реакцией.

8. Отмечено увеличение содержания белка и снижение содержания крахмала в зерне пшеницы разных сортов под действием эпибрассинолида в условиях водного стресса.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Прусакова Л.Д., Чижова С.И., Агеева Л.Ф., Голанцева Е.Н., Яковлев А.Ф. Влияние эпибрассинолида и экоста на засухоустойчивость и продуктивность яровой пшеницы//Агрохимия, 2000. №3. с.59-63.

2. Чиждва С.И., Голандцева Е.Н., Прусакова Л.Д., Третьяков Н.Н., Яковлев А.Ф. Эффективность действия экоста и эпидрассинолида на яровой пшенице Саратовская 29 и Энита в условиях почвенной засухи//М.:V Международная конф. «Регуляторы роста и развития растений» Тез.докл. Часть II. 1999. с275-276.

3. Чиждва С.И., Голандцева Е.Н., Прусакова Л.Д. Влияние эпидрассинолида на индукцию активности альфа-амилазы и всхожесть семян яровой пшеницы//М.:IV Съезд ОФР России Т.II.1999.с.733-734.

4. Чиждва С.И., Голандцева Е.Н., Прусакова Л.Д. Влияние эпидрассинолида на индукцию активности альфа-амилазы, рост, развитие и продуктивность яровой пшеницы//Алматы. Республиканская научно – практическая конф. «Физиолого-биохимические основы устойчивости и продуктивности растений».1999.с.67.

5. Прусакова Л.Д., Чиждва С.И., Агеева Л.Ф., Голандцева Е.Н. Влияние брассиностероидов на морфобиофизиологические параметры, продуктивность и устойчивость к стрессовым условиям пшеницы и ячменя// Минск: Междун.конф.»Регуляция роста, развития и продуктивности растений».1999.

6. Третьяков Н.Н., Яковлев А.Ф., Горячева О.В., Прусакова Л.Д., Чиждва С.И., Голандцева Е.Н. Влияние эпидрассинолида на интенсивность фотосинтеза и продуктивность яровой пшеницы в условиях засухи//Орел. Изд-во Гос. Аграрного университета. Сб. «Продукционный процесс» Часть I. 2001. с.112-116.

7. Чиждва С.И., Голандцева Е.Н., Третьяков Н.Н., Яковлев А.Ф. Влияние эпидрассинолида и эмистина на устойчивость пшеницы разных генотипов к засухе. VI Межд.конф. «Регуляторы роста и развития растений в биотехнологиях» Москва. Изд-во МСХА 2001 с.131-132.

8. Голандцева Е.Н., Чиждва С.И., Прусакова Л.Д. Участие гиббереллинов в реакции адаптации яровой пшеницы к засухе под действием эпидрассинолида. Конф. «Физиология растений и экология на рубеже веков» Ярославль. 2003. с.195-196.

9. Прусакова Л.Д., Чинова С.И., Голанцева Е.Н. Антистрессовые функции экоста и эпибрассинолида на яровой пшенице в условиях Центральной Нечерноземной зоны//Орехово – Зуево. Сб.науч.работ каф. ботаники «Вопросы ботаники, физиологии растений, вирусологии и экологии». 2004. с.20-25.

Объем 1,75 печ. л.	Зак. 300.	Тираж 100 экз.
--------------------	-----------	----------------

Центр оперативной полиграфии
ФГОУ ВПО РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева
127550, Москва, ул. Тимирязевская, 44

2006 A
0946

- 9946