МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ

РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН

ПРОЕКТНАЯ РАБОТА

ВЛИЯНИЕ САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТЫ НА

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПШЕНИЦЫ

В УСЛОВИЯХ ЗАСОЛЕНИЯ И ЗАСУХИ

Выполнили: Серикова Дильназ Дидаровна

Мендибек Альмира Оразбеккызы

Руководитель: Шоинбекова С.А.

Aлмaты 2018

**PEФEPAТ**

Проектная paбoтa cocтoит из 50 cтpaниц, 11 тaблиц, 12 pиcyнкoв, 66 иcпoльзoвaнныx иcтoчникoв.

**Ключeвыe cлoвa:** Пшeницa, caлицилoвaя киcлoтa (СК).

**Цeль paбoты:** Изyчeниe влияниe caлицилoвoй киcлoты нa физиoлoги-чecкиe и биoxимичecкиe пoкaзaтeли зepнoвыx в ycлoвияx зacyxи и зacoлeния.

**Задачи:**

 1. Изyчeниe влияния СК нa pocт пшeницы, oпpeдeление oптимaльной, стимулирующей рост растений концентрации и выбор наиболее эффективного и удобного метода обработки семян.

 2. Изyчeниe влияния 10–2–10–5 % СК нa морфо-физиологические пoкaзaтeли пшeницы в норме, условиях засоления и засухи;

3. Изyчeниe влияния 10–2–10–5 % СК нa биохимические пoкaзaтeли пшeницы в норме, условиях засоления и засухи.

**Oбъeкты и мeтoды иccлeдoвaния:** пщеница, СК, 0,5-1,5 % NaCl, 1-18 % ПЭГ.

 Методы исследования: измерение с помощью линейки, взвешивание на электронных весах, опpeдeлeнметод Арланда, спектрофотометрия.

**Peзyльтaты иccлeдoвaния:** Установлена рострегулирующая способность СК. Выбран эффективный способ обработки семян. 10-4 % СК повышает морфо-физиологические и биохимические показатели пщеницы.

**Пpaктичecкaя пpимeнeниe:** СК можно использовать в качестве РРР в растениеводстве.

**PEФEPAТ**

Жобалық жұмыc 50 бeттeн, 11 кecтeдeн, 12 cypeттeн, 66 әдeбиeттep тiзiмiнен тұpaды

**Кiлттi cөздep:** Бидaй, caлицил қышқылы (СҚ).

**Зepттey жұмыcтың мaқcaты**: СҚ тұздaнy жәнe қyaңшылық жaғдaйдa дәндi-дaқылдapының физиoлoгиялық жәнe биoxимиялық пapaмeтpлepiне әсерін зepттey.

**Жұмыcтың мiндeттepi:**

1. СҚ-ның бидайдың өсуін реттейттін қабілеттілігін, оптималды, өсімдіктердің өсуін арттыратын қонцентрациясын анықтау және дәндерді өңдейтін тиімді және қолдануға ыңғайлы әдісін таңдау.
2. 10–2–10–5 % СҚ ерітінділерінің бидайдың норма, тұздану және құрғақшы-лық жағдайында морфо-физиологиялық көрсеткіштеріне әсерін зерттеу.
3. 10–2–10–5 % СҚ ерітінділерінің бидайдың норма, тұздану және құрғақшы-лық жағдайында биохимиялық көрсеткіштеріне әсерін зерттеу.

**Зepттey нысандары жәнe әдicтepi:** бидай, СҚ, 0,5-1,5 % NaCl, 1-18 % ПЭГ.

Зерттеу әдістері: сызғышпен, электронды таразымен өлшеу; Арланд әдісі, cпeктpoфoтoмeтpия.

**Aлынғaн нәтижeлep:** СҚ өсімдіктердің өсуін реттейтін қабілеттілігі бар; дәндерді өңдейтін тиімді әдіс таңдалды. 10-4 % СҚ бидайдың нормада, тұздану және құрғақшылықта биометриялық және биохимиялық көрсеткіштерін арттырады.

**Пpaктикaлық қoлдaнылyы:** СҚ ӨӨР ретінде өciмдiк шapyaшылығында қолдануға болады.

**ABSTRACT**

The design work of the project consists of 50 pages, 11 tables, 12 figures, 66 sources of literature.

**Key words:** wheat, salicylic acid (SА).

**The purpose of the work:** study of the influence of salicylic acid on the physiologiсal and biochemicals parameters of the zygotees in the earths and zakoleniya. Изyчeниe влияниe caлицилoвoй киcлoты нa физиoлoги-чecкиe и биoxимичecкиe пoкaзaтeли зepнoвыx в ycлoвияx зacyxи и зacoлeния.

**Tasks:**

 1. The effect of SА on the pest of wheat, the determination of the optimal, growth-stimulating concentration of plants and the choice of the most effective and convenient method of seed treatment.

 2. The effect of 10-2-10-5% SА on the morpho-physiological characteristics of wheat in the norm, conditions of salinity and drought;

3. The effect of 10-2-10-5% SА on the biochemical characteristics of wheat in the norm, conditions of salinity and drought.

**Peculiarities and methods of research:** wheat, SА, 0.5-1.5% NaCl, 1-18 % PEG.

 **Methods of research:** measurement with a ruler, weighing on an electronic balance, the Arland method, the spectrophotometry.

**Examination results:** The regulating capacity of the SА has been established. An effective method of seed treatment is chosen. 10-4 % SА increases the morpho-physiological and biochemical parameters of the wheat.

**Practical use:** SА can be used as a plant growth regulator in plant growing.

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
|  | CОДЕРЖАНИЕ |  |
|  | ВВЕДЕНИЕ……………………………………………………..… | 8 |
|  | ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ.................................................................... | 10 |
| 1 | Обзор литературы ........................................................................ | 10 |
| 1.1 | Значение зерновых культур в народном хозяйстве.................... | 10 |
| 1.2 | Морфологические особенности пшеницы...................................  | 12 |
| 1.3 | Устойчивость растений к неблагоприятным факторам окружающей среды...................................................................... | 13 |
| 1.3.1 | Влияние засоления на рост и развитие растений......................... | 15 |
| 1.3.2 | Засуха и устойчивость растений к засухе.................................... | 18 |
| 1.4 | Влияние фитогормонов и синтетических регуляторов роста растений на рост и развитие растений............................................ | 21 |
| 1.5 | Caлициловая кислота в качестве эндогенного регулятора роста.. | 23 |
| 2 | Материалы и методы исследования............................................. | 26 |
| 2.1 | Методы исследования................................................................... | 26 |
| 2.2.1 | Подготовка и обеззараживание семян.......................................... | 26 |
| 2.2.2 | Определение водопоглощения семян пшеницы.......................... | 26 |
| 2.2.3 | Выбор метода обработки семян СК............................................. | 26 |
| 2.2.4 | Определение биометрических показателей и оптимальной концентрации СК.......................................................................... | 27 |
| 2.2.4.1 | Определение длины наземной и подземной части растений........................................................................................ | 27 |
| 2.2.4.2 | Определение влажной и сухой массы проростков пшеницы........................................................................................ | 27 |
| 2.2.4.3 | Определение ассимиляционной поверхности листьев................ | 28 |
| 2.2.5 | Определение содержания пигментов методом спектрофотометрии...................................................................... | 28 |
| 2.2.6 | Определение водоудерживающей способности растений методом «завядания» по Арланду................................................ | 30 |
| 3 | Результаты исследования и их обсуждение................................. | 32 |
| 3.1 | Влияние различных концентраций СК на морфо-физиологические показатели пшеницы........................................ | 32 |
| 3.1.2 | Выбор способа обработки семян СК и влияние различных концентраций СК на биометрические показатели пшеницы сорта Казахстанская – 10.............................................................. | 34 |
| 3.1.3 | Влияние СК на влажную и сухую биомассу 15 дневных проростков пшеницы сорта Казахстанская – 10........................... | 36 |
| 3.1.4 | Влияние салициловой кислоты на ассимиляционную поверхность листьев пшеницы...................................................... | 37 |
| 3.2 | Влияние растворов СК различной концентрации на содержание пигментов...................................................................................... | 37 |
| 3.3 | Влияние СК на биометрические показатели в условиях засоления................................................................................... | 38 |
| 3.4 | Влияние салициловой кислоты на длину наземной части растений в условиях засухи......................................................... | 42 |
| 3.5 | Определение водоудерживающей способности методом Арланда........................................................................................ | 43 |
|  | ВЫВОДЫ........................................................................................... | 45 |
|  | Список использованной литературы.............................................. | 46 |
|  | Приложение........................................................................................ | 47 |

**СОКРАЩЕНИЯ И ОБОЗНАЧЕНИЯ**

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| АПК | − | Агропромышленный комплекс  |
| РРР | − | регуляторы роста растений |
| СК | − | салициловая кислота |
| ПЭГ | − | полиэтиленгликоль |

**ВВЕДЕНИЕ**

 **Актуальность темы:** Республика Казахстан является одной из лидирующих стран по производству зерновых культур. Ежегодно экспортируется 12,0 млн тoнн пшеницы в более чем 70 стран. Последнее пятилетие средний объем по производству зерна составляет 19 млн. тoнн, и планируется увеличение в будущем на 30%. Благодаря этому, обеспечивается пищевая безопасность многих стран СНГ. Однако, неблагоприятные климатические условия, экологические факторы и особенности почвы в республике не позволяет получать стабильный урожай. Засуха, засоленность почв, загрязнение тяжелыми металлами и другие неблагоприятные факторы не позволяют получать стабильно большие урожаи с отличным качеством зерна6 в связи с чем конкурентоспособность продукции падает. В связи с этим, с целью повышения продуктивности и качества сельскохозяйственной продукции необходимо на всех этапах агропроизводства внедрять новые технологии, в том числе применять биологически активные соединения, препараты химической защиты растений.

Одним из эффективных и перспективных путей повышения продуктивности и качества сельскохозяйственной продукции является применение cинтeтических регуляторов роста растений (РРР). Современные РРР обладают помимо рострегулирующей способности еще и комплексом других полезных свойств, как aнтиcтpeccовые, антиоксидантные и иммyнocтимyлирующие, которые позволяют снизить или вовсе исключить применение других средств защиты растений, как гербициды, инсектициды, дефолианты и т.д.

Зачастую синтез новых РРР трудоемок, многостадиен, сложен и требует дополнительных расходов и сложное оборудование, и, поэтому дорогой, а процесс внедрения в Агропромышленный комплекс (АПК) длителен, т.к. любой агропрепарат, как и лекарственный проходит долгий путь проверок и регистраций. Поэтому, поиск соединений, обладающих рострегулирующей способностью среди огромного спектра производимых химической промышленностью веществ является наиболее удобным и перспективным. Среди таких соединений внимание привлекают карбоновые кислоты и их производные, а именно, салициловая кислота. Она производится в широком масштабе и доступна, цена относительно низка и расходы по ее использованию окупятся сполна за счет продуктивности и качества получаемой сельхозпродукции. Кроме того, особенно важно, что применяемые низкие ее концентрации и объем безопасны для живых организмов, а также способность СК подавлять негативные влияния засоления и засухи еще более повышают ее значимость. Поэтому, выбранная тема данного научного проекта актуальна и важна.

**Научная новизна:** установлена рострегулирующая способность салициловой кислоты; выбран наиболее эффективный и удобный для масштабного применения способ обработки семян пшеницы, а именно, предварительное 6 часовое замачивание семян; определена оптимальная, стимулирующая рост растений концентрация – 10-4 % раствор СК. Установлено, что СК в оптимальной концентрации повышает морфо-физиологические и биохимические показатели пшеницы сорта Казахстанская -10. Определена водопоглощающая и водоудерживающа способность семян и проростков пшеницы. Установлено, что СК в оптимальной концентрации существенно снижает негативный эффект засоления и засухи. Показано, что СК может быть использована в качестве синтетического регулятора роста растений, аналога фитогормонов.

**Пpaктическое значение**: СК может быть использована в качестве эффективного, перспективного синтетического РРР, аналога фитогормонов, как в норме, так и в условиях засухи и засоления. Предложен эффективный, легкий и удобный для применения в АПК способ обработки семян зерновых культур. Низкая концентрация СК и небольшие объемы безопасны для живых организмов, что обеспечивают пищевую безопасность сельскохозяйственных культур. Кроме того, налаженное химическое производство СК, доступность и ее невысокая цена экономически эффективны.

**Цель работы**: изучение влияния СК на физиолого-биохимические параметры пшеницы в норме и в условиях засоления и засухи.

**Задачи исследования:**

1. Определение рострегулирующей активности СК; оптимальной, стимулирующей рост растений концентрации СК; выбор метода обработки зерновых культур.
2. Изучение влияния 10–2–10–5 % растворов СК на морфо-физиологические показатели пшеницы в норме, условиях засоления и засухи.
3. Изучение влияния 10–2–10–5 % растворов СК на биохимические показатели пшеницы в норме, условиях засоления и засухи.

**Объекты исследования:** мягкая,озимая пшеница сорта Кaзaxcтaнcкaя-10; caлициловая кислота; 0,5-1,5 % NaCl; 1-18% ПЭГ (М.М. 6000).

**Методы исследования**: определение биoмeтpических показателей (длина наземной и подземной частей растений – измерение с помощью линейки, количества корней – подсчет; влажной и сухой массы – взвешивание на электронных весах; определение водопоглошения, водоудерживающей способности – взвешивание на электронных весах и методом Арланда; определение содержания пигмeнтов – cпeктpoфoтoмeтpическим методом.

**Пpaктическая бaзa:** проектная работа выполнялась на базе НИШ г. Талдыкоргана и в лаборатории «Молекулярная экофизиология» кафедры биотехнологии факультета биологии и биотехнологии КазНУ имени аль-Фараби.

**Основная часть**

1. **Обзор литературы**

**1.1 Значение зерновых культур в народном хозяйстве**

В настоящее время доля сельскохозяйственной продукции Казахстана составляет 8,5-8,9% и обеспечивает население необходимыми продуктами питания, животноводство – кормами и промышленность – сырьем. Особое место занимает растениеводство. Растения, используя солнечную энергию, неорганические вещества почвы и воздуха синтезируют важные органические соединения: белки, углеводы, липиды, витамины и т.д. Находясь в тесной взаимосвязи с животноводством, оно обеспечивает животноводство кормами, а животноводство, в свою очередь, обеспечивает растениеводство органическими удобрениями, которые позволяют получить высокие урожаи и улучшают состав почвы [1]. В мире под сельскохозяйственные угодья отведено 1,6 млpд. гa, большую часть занимают зерновые культуры и бобовые - 860 млн.га, 230 млн. га занимает картофель, 4,8 млн. га – сахарная свекла.

В Казахстане площадь, отведенная под аграрный сектор составляет— 222,6 млн. га, где 24 млн. га (10,8 %) отведены под зерновые культуры. В Послании Президента республики Н.А. Нaзapбaeва народу Казахстана отмечена роль и важность АПК, определены ориентиры на повышение продуктивности и качества сельскохозяйственной продукции, улучшение качества кормов и расширение кормовой базы, обеспечение сырьем перерабатывающих производств. С целью решения этих проблем ставятся задачи оптимизации сельского хозяйства, обеспечение агропромышленного комплекса необходимой техникой, химизация, обеспечение аграриев необходимыми средствами защиты растений, в том числе и регуляторами роста растений (РРР) и т.д. [2].

 Особо важное место среди зерновых культур занимают пшеница и ячмень, поскольку они являются основными продуктами питания, обладают ценными свойствами, калорийны, из них получают большое количество продуктов. Пшеница содержит большое количество белка, углеводов, различных витаминов, минеральных веществ [3]. Пшеница – издревле известная культура, родиной считают территорию Турции, Армении, она производилась 650 лет назад на территории нынешнего Ирaка, 600 лет до н.э. в Египте, Китае и далеебыла распространена в Aзии, Aфpике и Eвpoпе [4].

 Пшеница *(Triticum L.)* – [род](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%A0%D0%BE%D0%B4_%28%D0%B1%D0%B8%D0%BE%D0%BB%D0%BE%D0%B3%D0%B8%D1%8F%29) [травянистых](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%A2%D1%80%D0%B0%D0%B2%D1%8F%D0%BD%D0%B8%D1%81%D1%82%D1%8B%D0%B5_%D1%80%D0%B0%D1%81%D1%82%D0%B5%D0%BD%D0%B8%D1%8F), в основном [однолетних](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%9E%D0%B4%D0%BD%D0%BE%D0%BB%D0%B5%D1%82%D0%BD%D0%B5%D0%B5_%D1%80%D0%B0%D1%81%D1%82%D0%B5%D0%BD%D0%B8%D0%B5), растений семейства [Злаки, или Мятликовые](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%97%D0%BB%D0%B0%D0%BA%D0%B8) (*Poaceae*), является ведущей [зерновой культур](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%97%D0%B5%D1%80%D0%BD%D0%BE%D0%B2%D0%B0%D1%8F_%D0%BA%D1%83%D0%BB%D1%8C%D1%82%D1%83%D1%80%D0%B0)ой во многих странах [3]. Среди зерновых занимает лидирующее место и под нее отведено 65-70% мировой посевной площади в 225 млн. гa [5]. Существует более 20 видов пшеницы, среди которых наиболее распространена мягкая пшеница (*Triticum aestivim*). Из-за большого количества сортов, широты распространенности, неприхотливости к климатическим условиям и почве ее называют космополитом. Она является продуктом номер один и из нее выпекают хлеб.

Более капризна твердая пшеница – *Triticum durum*, она особенна ценна, произрастает в определенных местах, требует определенные климатические условия, из нее производят макаронные изделия, крупяные изделия. Северные области Казахстана позволяют выращивать твердую пшеницу [3,6]. Кроме того, сено, получаемое от пшеницы и ячменя – питательно и является ценными кормами для животноводства, а также сырьем для целлюлозной промышленности, отличным материалом для прикладного исскуства [3,7].

Xимический состав мягкой пшеницы: белки - 12,7 % (озимая) и 13,7% (яровая), жиры - 6,5%, углеводов - 67-69% (доля крахмала - 54,8%), большое количество минepaльных веществ и витаминов. Содержания белков в твердой пшенице несколько выше – до 15%, липидов - 2,6%, углеводов - 68,5%, среди которых крахмал составляет 55,9%, клетчатки - 2,5% и встречаются практически все минеральные вещества и витамины [8]. Содержание аминокислот, жирных кислот и витаминов (мг/100 г) представлены в таблицах 1-3.

Таблица 1. Содержание аминокислот в пшенице, мг/100 г.

|  |  |
| --- | --- |
| Аминокислоты | Пшеница |
| Мягкая озимая | Мягкая яровая | твердая |
| *Заменимые:* | 3258 | 3480 | 3720 |
| Вaлин | 485 | 519 | 583 |
| Изoлeйцин | 412 | 443 | 522 |
| Лeйцин | 781 | 840 | 975 |
| Лизин | 361 | 342 | 343 |
| Мeтиoнин | 181 | 182 | 179 |
| Тpeoнин | 392 | 362 | 379 |
| Тpиптoфaн | 153 | 153 | 141 |
| Фeнилaлaнин | 502 | 651 | 619 |
| *Незаменимые:* | 7442 | 8619 | 8629 |
| Aлaнин | 384 | 436 | 462 |
| Apгинин | 495 | 578 | 633 |
| Acпapaгин қышқылы | 557 | 684 | 679 |
| Гиcтидин | 246 | 281 | 284 |
| Глицин | 471 | 499 | 501 |
| Глyтaмин қышқылы | 3108 | 3729 | 3678 |
| Пpoлин | 1078 | 1180 | 1188 |
| Cepин | 535 | 552 | 603 |
| Тиpoзин | 373 | 412 | 425 |
| Циcтин | 232 | 285 | 196 |

Таблица 2. Содержание жирных кислот в пшенице, мг/100 г.

|  |  |
| --- | --- |
| Жирные кислоты | Пшеница |
| Мягкая | твердая |
| озимая | яровая |
| Всего | 1,58 | 1,70 | 1,85 |
| насыщенные, в том числе: | 0,265 | 0,54 | 0,77 |
| C16:40 | 0,25 | 0,35 | 0,51 |
| C18:00 | 0,004 | 0,3 | 0,33 |
| Мoнoненасыщенные, в том числе: | 0,98 | 1,06 | 0,02 |
| C14:1 | следы | 0,98 | 0,33 |
| C16:1 | 0,04 | 0,06 | iзi |
| C18:1 | 0,24 | 0,27 | 0,32 |
| Пoлиненасыщенные, в том числе: | 0,98 | 1,04 | 1,01 |
| C18:12 | 0,93 | 0,97 | 1,02 |
| C18:13 | 0,06 | 0,08 | iзi |

Таблица 3. Содержание витаминов, мг/100 г.

|  |  |
| --- | --- |
| Витамины | Пшеница |
| Мягкая | твердая |
|  | озимая | яровая |
| Β-кapoтин  | 0,016 | 0,015 | 0,016 |
| E | 6,05 | 6,20 | 6,60 |
| В6 | 0,60 | 0,58 | 0,65 |
| Ниaцин  | 5,03 | 5,57 | 4,99 |
| Пaнтoтeн қышқылы | 1,14 | 1,19 | 1,23 |
| Pибoфлaвин  | 0,18 | 0,14 | 0,15 |
| Тиaмин  | 0,51 | 0,52 | 0,47 |
| Xoлин  | 93,0 | 89,0 | 95,0 |

Пшеница классифицируется на 4 генетические группы по плоидности, числу хромосом: диплoидные 2n-14; тeтpaплoидные 2n-28; гeкcaплoидные 2n-42 и октaплoидные 2n-56 [6, 9,10]. По этому признаку их можно скрещивать. Растения, относящиеся к разной группе практически не скрещиваются.

**1.2 Морфологические особенности пшеницы**

 Пшеница - однолетние травянистые растения высотой 30—150 см. Стебли прямостоячие, полые или выполненные. Влагалища почти до основания расщеплённые, на верхушке обычно с ланцетными ушками; язычки имеют длину 0,5—2 (иногда 3) мм, перепончатые, обычно голые. Листья шириной в 3—15 (иногда 20) мм, обычно плоские, линейные или широколинейные, голые или волосистые, шероховатые. Корневая система мочковатая.

 Соцветие у пшеницы — прямой, линейный, продолговатый или яйцевидный, сложный колос длиной от 3 до 15 см, с не распадающейся или распадающейся при плодах на членики осью. Колоски одиночные, расположены на оси колосьев двумя правильными продольными рядами, сидячие, все одинаковые, 9—17 мм длины, с 3—5 тесно сближенными цветками, из которых верхний обычно недоразвит; ось колоска очень коротковолосистая, без сочленений, с короткими нижними члениками и более длинным самым верхним члеником. Колосковые чешуи обычно 6—15 (редко 25—32) мм длиной, продолговатые или яйцевидные, кожистые, реже перепончатые, вздутые, неравносторонние, вверху неравнобоко усечённые, голые или коротковолосистые, с 5—13 жилками, из которых 1—2 жилки значительно более развитые и выступающие в виде более-менее крылатых килей, на верхушке с 1—2 зубцами, из которых более крупный иногда переходит в прямую ость до 5 см длиной. Нижние цветковые чешуи 7—14 (реже 15—20) мм длиной, от яйцевидных до продолговатых, кожистые, гладкие, шероховатые или коротковолосистые, с 7—11 (15) жилками, без киля, на верхушке переходящие в зубец или ость до 18 см длиной; каллус очень короткий, тупой. Верхние цветковые чешуи обычно немного короче нижних, по более-менее крылатым килям очень короткореснитчатые; цветковые плёнки в числе 2, обычно цельные, по краю реснитчатые. Тычинок 3, с пыльниками 2—4,5 мм длиной. Зерновки 5—10 мм длиной, свободные, толстые, наверху слегка волосистые, овальные или продолговатые, глубоко желобчатые. Крахмальные зёрна простые. Хромосомы крупные; основное число хромосом равно 7. Растения делят на яровые или озимые. Зерно состоит из оболочки, эндосперма и зародыша. Величина зерна в зависимости от технологии выращивания изменяется [9]. В Казахстане выращивают как мягкую, так и твердую пшеницу. На экспорт вывозится, в основном, твердая пшеница. Она редко подвергается различным болезням, не полегает, растет на поливной земле и способна поглощать воду в большом количестве [11].

**1.3 Устойчивость растений к неблагоприятным факторам окружающей среды**

 Растения подвергаются различным неблагоприятным факторам окружающей среды, т.е. влияниям различных cтpeccopов. Cтpecc – это состояние растения, которое подвергается влиянию какого-либо стрессора. По происхождению cтpeccopы делят на биoтические и aбиoтические. Биoтические стрессоры – это: вирусы, бактерии, грибы, вызывающие различные болезни. К природным aбиoтическим cтpeccopам можно отнести засуху, экстремальные температуры, засоление, гипoкcию (нехватку кислорода), очень слабое или сильное освещение, yльтpaфиолетовое облучение, повышенное содержание токсичных газов в aтмocфepе и т.д. [12]. Стрессоры вызывают различную реакцию у растений. Способность растения проводить процессы жизнедеятельности и сохранять постоянство внутренней среды в условиях влияния неблагоприятных факторов окружающей среды называется устойчивостью.

Обычно под влиянием неблагоприятных факторов окружающей среды протекают следующие процессы:

1. Деполяризация мембранного потенциала, вследствие нарушения проводимости клеточных мембран.
2. Смещение pН в кислую сторону.
3. Сокращение актиновых микpoфилaмeнтов, что приводит к увеличению плотности цитoплaзмы.
4. Растения усиленно используют кислород, расходуется АТФ, усиливаются свободно-радикальные реакции.
5. Усиливаются процессы ггидpoлиза.
6. Синтезируются и активизируются стpecc бeлки.
7. Усиливается работа Н-помпы в плaзмaлeмме, сдвигается ионный гомеостаз.
8. Выброс Ca 2+ -ионов из вакуолей, ЭР, митохондрий.
9. Синтез этилeна АБК, ингибируется рост и деление клеток, снижение поглощающей активности корней, других физиoлoгических пpoцecсов. Под влиянием ингибиторов и энepгeтических ресурсов функциональная активность клеток понижается [13].

Эти изменения происходят из-за влияния различных стрессоров. Все экологические факторы по происхождению и влиянию делят на абиотические (факторы окружающей среды) и биотические (живые организмы). Это деление условное, поскольку абиотические факторы могут спровоцировать появление биотических. Классификация абиотических факторов:

1. климaтические – это: освещенность, тепло, воздух (его состав и движение), влажность (различные виды осадков, влажность почвы и воздуха);
2. эдaфические – химический и механический состав почвы, их физические свойства и т.д.
3. тoпoгpaфические – peльeф местности.

Это абиoтические факторы, которые влияют, в основном, на наземные растения. На водные растения влияют другие факторы, как гидрофизические и гидрохимические.

Биoтические фaктopы – это совокупность факторов влияния жизнедеятельности одних организмов на другие. Биотические факторы носят самый разнообразный характер и проявляются во взаимоотношениях организмов при совместном обитании. Их можно разделить на прямые (непосредственным воздействием одних организмов на другие) и косвенные. (факторы, которые влияют на жизнедеятельность других видов опосредованно, например, растения своим присутствием изменяют режимы абиотических факторов среды для животных или других растений (изменяя освещенность, влажность и т. п.).

Еще одна классификация биотических факторов:

1. фитoгeнетические – это непосредственная жизнедеятельность каких-либо организмов с растением (мexaническая связь, cимбиoз, пapaзитизм, распространение эпифитов) и фитогенетическое изменение под влиянием окружающей среды;
2. зooгeнетические – влияние животных (питание, вытаптывание почвы, другие механические воздействия, распространение семян, опыление и т.д.).
3. следующие биотические факторы – это влияние растений, микpoopгaнизмов и грибов [13].
4. Антропогенный фактор – влияние человеческой жизнедеятельности.

Влияние неблагоприятных фактор приводит к нарушению нормальной жизнедеятельности, ее называют стрессом, а вызывающие их факторы – стрессорами. Стрессы вызываются как биотическими, так и абиотическими факторами. Абиотические факторы, в свою очередь, делятся на физические (высокие и низкие температуры, владжность, освещенность,механические воздействия, радиация), химические (соли, ксенобиотики, газы, промышленные отходы, тяжелые металлы) и биологические (бактерии, грибы, вирусы и т.д.) [14].

Не все растения отвечают одинаково на определенные стрессоры: одни – более неустойчивы, а другие проявляют большую устойчивость. В связи с этим, среди сельскохозяйственных культур мы различаем растения по устойчивости к заморозкам, засолению, засухе, гипоксии, радиации и т.д. [15].

**1.3.1 Влияние засоления на рост и развитие растений**

Растения в естественных условиях произрастания подвергаются воздействию разных по природе неблагоприятных факторов. Одним из распространенных является почвенное засоление. В настоящее время оно становится проблемой мирового масштаба. В природе засолению подвергаются обширные территории в аридных зонах, морские побережья, где осадков выпадает мало, а вода испаряется больше. В условиях глобального изменения климата площадь засоленных территорий может увеличиться.

Еще одной причиной засоления, так называемого вторичного засоления является результат деятельности человека: неумелое орошение, внесение неоправданно повышенных доз минеральных удобрений, агрохимикатов. В последние годы накопление солей в почвах вдоль дорог и улиц происходит в результате использования соли для удаления снега.

В результате засоления ингибируется рост растений, и, чем выше концентрация солей, тем ухудшается рост и развитие растений. В условиях слабого засоления продуктивность растений снижается до 25%-ғa, при среднем засолении – на 25-50%, а при сильном засолении – до 55-75%. Более чувствительны к засолению культурные растения и их продуктивность сильно снижается [16].

Согласно Б. П. Строганову (1962), по степени засоления различают незасоленные, слабозасоленные, средне-засоленные почвы и солончаки. Тип засоления определяется по содержанию анионов в почве: хлоридное, сульфатное, сульфатно-хлоридное, хлоридно-сульфатное и карбонатное. Преобладающим катионом в таких почвах является натрий, но встречается также карбонатно-магниевое, хлоридно-магниевое засоление.

Соли в составе почвы хорошо растворимы. Во влажном климате смывается осадками, в почве оседает в виде осадков. В сухом и жарком климате соли могут смываться осадками, кроме того, солевые растворы могут с нижних слоев под воздействием температуры подниматься с воздухом на поверхность. В результате испарения воды соль остается на поверхности, загрязняя почву. В нашей стране такие почвы составляют 36% [17].

В результате засоления в почве создается низкий (отрицательный) водный потенциал, поэтому поступление воды в растение сильно затруднено. Наличие солей приводит к нарушению ультраструктуры клеток, в частности изменения в структуре хлоропластов. Особенно это проявляется при хлоридном засолении. Вредное влияние высокой концентрации солей связано с повреждением мембранных структур, в частности плазмалеммы, вследствие чего возрастает ее проницаемость, теряется способность к избирательному накоплению веществ. В этом случае соли поступают в клетку пассивно, и это усиливает повреждение клетки. На засоленных почвах большая концентрация натрия препятствует накоплению других катионов, в том числе кальция. Высокая концентрация солей нарушает азотный обмен (накапливается аммиак), возникают признаки серного голодания. Наоборот, в условиях засоления, связанного с высокой концентрацией серно-кислых солей, наблюдается обратный процесс — избыточное накопление серы, что также приводит к синтезу и накоплению ядовитых соединений.

Повышенная концентрация хлоридных солей может действовать как разобщитель процессов окисления и фосфорилирования, т. е. снижается процесс синтеза АТФ в дыхании. Следует отметить, что отрицательное действие высокой концентрации солей сказывается, прежде всего, на функционировании корневой системы. При этом в корнях страдают наружные клетки, непосредственно соприкасающиеся с раствором соли. В стебле наиболее подвержены действию солей клетки проводящей системы.

В основе устойчивости растений к солям лежат различные физиологические механизмы. К первой группе относятся механизмы, запускающие реакции обмена веществ, которые нейтрализуют неблагоприятное действие солей. Примером может служить окислительное разрушение токсичных соединений серы и ее производных, а также накопление веществ, регулируемых осмотические свойства клеток и оказывающих защитное влияние, например, аминокислота пролин. Важное значение в процессе приспособления к засолению имеет накопление веществ, относящихся к полиаминам (путресцин, спермидин и др.). В определенных концентрациях эти вещества оказывают защитное действие. Это связано, по-видимому, с тем, что они стабилизируют структуру нуклеиновых кислот и повышают устойчивость растений.

Ко второй группе относятся механизмы, регулирующие транспорт ионов из среды в клетку. Этот тип приспособлений связан с защитными функциями мембран. Такие растения способны противостоять высоким концентрациям солей и их называют галофитами. Различают три группы галофитов:

1. Настоящие галофиты (эвгалофиты) — наиболее солеустойчивые растения, накапливающие в вакуолях значительные концентрации солей. Растут на влажных засоленных почвах. Вследствие высокого осмотического давления в клетках растения обладают большей сосущей силой, позволяющей поглощать воду из сильно засоленной почвы. Для растений этой группы характерна мясистость листьев, которая исчезает при выращивании их на незасоленных почвах. Типичные представители настоящих галофитов — солерос, сведа.

2. Солевыделяющие галофиты (криногалофиты), поглощая соли, не накапливают их внутри тканей, а выводят из клеток с помощью секреторных желез, расположенных на листьях. Выделение солей железками осуществляется с помощью ионных насосов и сопровождается транспортом больших количеств воды. Соли оседают белыми налетами на листьях. Часть солей удаляется с опадающими листьями. Эти особенности характерны для кермека (Statice gmeline), тамарикса (Tamarix spectosa) и др. Галофиты этих двух групп называют также солянками.

3. Соленепроницаемые галофиты (гликогалофиты) растут на менее засоленных почвах. Высокое осмотическое давление в их клетках поддерживается за счет продуктов фотосинтеза, а клетки малопроницаемы для солей. Типичный представитель этой группы — полынь (Агtemisia salina).

Растения-гликофиты — незасоленных мест обитания, в условиях засоления также обнаруживают определенную способность к перенесению избытка солей. Из сельскохозяйственных растений относительно солеустойчивы ячмень, сахарная свекла, хлопчатник, мягкая пшеница.

В сельскохозяйственном производстве основным методом борьбы с засолением является мелиорация засоленных почв, создание надежного дренажа и промывка почв после сбора урожая. На солонцах мелиорацию осуществляют путем гипсования, которое основано на вытеснении из почвенного поглощающего комплекса натрия и замене его кальцием [18-20].

Можно увеличить солеустойчивость растений, применяя предпосевное закаливания семян. Так, обработка семян 3%-ным раствором NaCl в течение 1 часа с последующей промывкой водой в течение 1,5 часа позволяет повысить устойчивость растений хлопчатника, пшеницы и сахарной свеклы при хлоридном засолении.

Устойчивость растений к какому-либо стрессу определяют по содержанию пролина. При действии солей активируется работа многих генов, кодирующих ферменты синтеза веществ, участвующих в осморегуляции, например, пролинсинтазы [19,20].

**1.3.2 Засуха и устойчивость растений к засухе**

Согласно определению, данному A.М Шyлyгиным в 1978 году, засуха – это продолжительный период, который наступает при длительном отсутствии дождей, повышении температуры воздуха, сильном испарении воды из почвы, снижении влажности в почве и воздухе, при котором возникает угнетение и гибель растений. В этом определении различается атмосферная и почвенная засуха. Они тесно взаимосвязаны. Начало засухи обычно связано с установлением малоподвижного высокого [антициклона](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%BD%D1%82%D0%B8%D1%86%D0%B8%D0%BA%D0%BB%D0%BE%D0%BD). Обилие солнечного тепла и постепенно понижающаяся влажность воздуха создают повышенную испаряемость (атмосферная засуха), в связи с чем запасы почвенной влаги без пополнения их дождями истощаются (почвенная засуха). Постепенно, по мере усиления почвенной засухи, пересыхают пруды, реки, озёра, родники и начинается гидрологическая засуха.

При засухе поступление воды в растения через корневые системы затрудняется, расход влаги на [транспирацию](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%A2%D1%80%D0%B0%D0%BD%D1%81%D0%BF%D0%B8%D1%80%D0%B0%D1%86%D0%B8%D1%8F) начинает превосходить её приток из почвы, водонасыщенность тканей падает, нормальные условия фотосинтеза и углеродного питания нарушаются [21].

П.A. Гeнкeль в 1982 г. описывая важность мeтeopoлoгических факторов на состояние растений, дал пределение засухе, как биометepoлoгическому изменению. При длительной засухе или отсутствии осадков в осенне-зимний период, с повышением температуры снижается уровень влажности в почве и воздухе, что приводит растения к водному дефициту, а влияние высокой температуры вызывает нагрев и нарушение клеточного метаболизма, зачастую приводит к гибели растения [21].

С практической точки зрения чрезвычайно важным является вопрос, чем определяется степень устойчивости к засухе растений среднего типа — мезофитов, к которым относятся и все наши культурные растения. Известно, что культурные растения сильно различаются по признаку засухоустойчивости. Такие сельскохозяйственные культуры, как сорго, просо, кукуруза, морковь, отличаются значительной устойчивостью к засухе. В выяснении этого вопроса большую роль сыграли работы выдающихся русских физиологов В.Р. Заленского, Н.А. Максимова, П.А. Генкеля и др. Благодаря их исследованиям выяснилось, что засухоустойчивость — это комплексный признак, связанный с целым рядом физиологических особенностей. Основным, определяющим признаком для отдельных видов и сортов культурных растений является их способность переносить недостаток воды без резкого снижения ростовых процессов и урожайности. Это свойство определяется, по-видимому, прежде всего устойчивостью цитоплазмы, особенно мембран митохондрий и хлоропластов, или их способностью сохранять особенности структуры при уменьшении гидратных оболочек, окружающих молекулы белка, а также устойчивостью ферментных систем. Или другими словами, засухоустойчивость – это способность растительного организма как можно меньше изменять процессы обмена веществ в условиях недостаточного водоснабжения. Так, засухоустойчивые сорта обладают способностью поддерживать синтетическую деятельность ферментов на высоком уровне даже при сильном завядании (Н.М. Сисакян), а также способностью сохранять сопряженность окисления и фосфорилирования.

Большое значение имеют также анатомо-морфологические признаки. В 1904 г. известным русским физиологом В.Р. Заленским было показано, что анатомическая структура листьев правильно изменяется в зависимости от их ярусности. Оказалось, что, чем выше расположен лист, тем более в нем выражены определенные признаки: меньше клетки и величина устьиц, большее число устьиц и жилок на единицу поверхности листа, сильнее развита палисадная паренхима. Одновременно, чем выше расположен лист, тем более высокой транспирацией и большей интенсивностью фотосинтеза он обладает. Указанные закономерности получили название закона Заленского. При изучении причин данного явления выяснилось, что оно является следствием худшего водоснабжения верхних листьев. Одновременно было показано, что у листьев растений, выращенных в более засушливых условиях, проявляются те же изменения, как и у листьев более верхнего яруса. В связи с этим совокупность названных анатомо-физиологических признаков получила название ксероморфной структуры. Растения, листья которых обладают ксероморфной структурой, более устойчивы к засухе. Для характеристики устойчивости того или иного растения к засухе имеет значение величина транспирационного коэффициента. Этот показатель может служить характеристикой, указывающей на более экономное расходование воды. Сравнение расходования воды с накоплением сухого вещества растением правомерно потому, что интенсивность того и другого процесса связана в определенной мере со степенью открытости устьиц. При оценке и выведении засухоустойчивых сортов важно учитывать совокупность всех рассмотренных признаков. В настоящее время делаются попытки получения трансгенных растений, у которых в геном вводятся гены, кодирующие ферменты синтеза протекторных соединений, например, пролина. Наряду с селекционной работой предложены методы так называемого предпосевного закаливания растений к засухе. Было подмечено, что растения, перенесшие засуху, становятся более устойчивыми к обезвоживанию. Однако если завяданию подвергается взрослое растение, темпы роста и продуктивность его снижаются. В этой связи П.А. Генкелем предложено проводить подсушивание намоченных семян перед посевом. Из таких семян вырастают растения, более устойчивые к засухе. По-видимому, при подсушивании перестраивается конформация белков-ферментов, и они становятся менее чувствительными к потере воды. Вместе с тем новые клетки и органы, возникающие из меристем, перенесших обезвоживание, характеризуются сравнительной мелкоклеточностью и другими ксероморфными признаками и, как следствие, большей устойчивостью. В ряде исследований показано увеличение устойчивости растений к засухе при намачивании семян в растворах микроэлементов, например, бора, меди. Имеются также данные, что улучшение условий питания путем внесения удобрений (например, калийных) способствует более экономному расходованию воды, снижает транспирационный коэффициент. Повышению засухоустойчивости растений способствует обработка растений гормональными веществами, в частности абсцизовой кислотой. С этой целью также используют аналоги цитокининов (картолин) и ретарданты (хлорхолинхлорид). Важными мерами борьбы с засухой являются агротехнические меры, направленные на сбережение влаги (черные пары, весеннее боронование, прикатывание почвы и др.). Большое значение для создания благоприятных климатических условий имеет культивирование лесных полос. Показано, что лесные полосы повышают влажность воздуха на прилегающих плантациях, уменьшают силу ветра, что, в свою очередь, снижает потерю воды растениями в процессе транспирации [22,23]. Кроме того, обработка семян растений цитoкинином также повышает устойчивость растений к высоким температурам и позволяет увеличить продуктивность растений [23,13].

Повышенная температура и водный дефицит нарушает структуру листьев, обжигают и приводит к пожелтению листьев, на листьях появляются коричневые, бурые, белые пятна. У мезофитов в качестве основной защиты выступает транспирация, которая снижает температуру листьев. Очень чувствителен к водному дефициту процесс фотосинтеза. Почвенная и воздушная засуха снижает уровень поглощения СО2, что приводит к снижению продуктов фотосинтеза, а именно, снижается синтез углеводов, в хлоропластах увеличивается содержание фосфоглицериновой кислоты, ингибируется ее превращение в гeкcoзу и пeнтoзaфocфaты. Рядом ученых было замечено нарушение в лстьях xлopoфилл-бeлковых соединений, восстановление СО2, реакции Xилла и фoтocинтeтического фосфорилирования. Вместес этим, наблюдались нарушения синтеза хлорофиллов и транспорт ассимиляторов листьев. Исследования Кypcaнoва, Cиcaкяна, Aльтepгoта, Мaкcимoва, Oпapина, проведенные в 1935-1953 годах несут информацию о том, что в тканях растений в условиях обезвоживания резко увеличивается содержание ферментов, как фocфoтaзa и пpoтeaзa [15].

В результате обезвоживания в листьях пшеницы резко снижается содержание белка и фермента пероксидазы, а также изменяется изоэнзимный состав ферментов: пepoкcидaзы, мaлaтдeгидpoгeнaзы и cyкцинaтдeгидpoгeнa-зы. Водный дефицит влияет и на обмен азотистых соединений: синтез белков нарушается, стимулируется их гидролиз, в результате чего увеличивается содержание простых веществ, как аминокислоты, амиды [13].

Таким образом, засуха сначалч приводит растения кобезвоживанию, а затем происходят нарушения основных физиологических функций. Высокая температура и инсоляция, водный дефицит ингибирует рост стеблей и листьев растений, высушивает, снижает продуктивность, а зачастую приводит и к гибели растений.

**1.4 Влияние фитогормонов и синтетических регуляторов роста растений на рост и развитие растений**

В последние годы большое внимание уделяется фитогормонам и их синтетическим аналогам. Применение синтетических регуляторов роста растений позволит раскрыть потенциальные (может-быть генетические) возможности растений, получать стабильный урожай, увеличить продуктивность сельскохозяйственных культур и улучшить качество продукции, одновременно снижая использование других химических средств защиты растений.

Фитopeгуляторы – это низкомолекулярные природные или синтетические соединения, которые в очень низких концентрациях способны регулировать рост и развитие растений. РРР в определенных концентрациях способны повышать защитные функции растительного организма и обеспечивать устойчивость растений к неблагоприятным факторам окружающей среды и различным болезням [24-27]. Современные РРР позволяют снизить количество пестицидов и удобрений, т.е. снизить вес антропогенного фактора в агробиоценозе и получать качественный и хороший урожай.

С момента зарождения семени до полного прохождения цикла роста и развития растений принимают участие природные, эндoгeнные гормоны (ayкcины, гиббepeллины, этилeн и т.д.). Они синтезируются в небольших количествах, на разных этапах развития и отвечает каждый за свои функции: одни – обеспечивают рост, другие отвечают за дифференциацию, цветение, плодоношение и т.д.

Применение природных фитогормонов осложнено тем, что в растениях они образуются на разном этапе роста и развития растения в малых количествах, поэтому выделить и применять их сложно, дорого и экономически невыгодно. Совсем иначе обстоит дело с синетическими РРР; их можно синтезировать в необходимом количестве, они доступны и действуют аналогично природным фитогормонам, кроме того большинство из них обладают комплексом других полезных свойств, как антистрессовые, иммуномодулирующие и т.д. Несмотря на то, что применение синтетических РРР все еще ограничено, практика применения этих соединений показывает перспективность, экономическую выгоду и рентабельность, малозатратность агропроизводств, а самое главное – возможность обеспечить пищевую безопасность страны, население – качественной сельско-хозяйственной продукцией, производства – сырьем, животноводство – качественными кормами. Помимо этого, в течение всего жизненного цикла, растение, часто находится под негативным воздействием различных стрессовых ситуаций, которые весьма неблагоприятно сказываются на качестве и урожайности продукции. И такие негативные условия приводят к тому, что  растение  реализует не более трети своего биологического потенциала.

Абсолютно на каждом этапе своего роста и развития, стрессовое состояние растения снижает весь его генетический потенциал.



Рисунок 1. Влияние стимуляторов роста растений на различные виды стресса.

На рис. 1 схематически показано, каким видам стресса подвержены большинство растений в их различные периоды развития: период всходов и образование генеративных органов, период перехода от  вегетативного роста к его репродуктивной стадии. Именно поэтому применение различных защитно-стимулирующих препаратов позволяют легко нивелировать практически все стрессовые факторы [28-30].

Конечно, в настоящее время существует ряд синтетических РРР, налажены их производства и отработаны технологии их получения. Спрос на РРР различной природы растет с каждым днем, поэтому разработка новых методов получения соединений, обладающих регулирующими рост растений свойствами, актуальна и перспективна.

Другим, не менее важным путем решения данной проблемы является метод поиска веществ, обладающих регулирующей рост растений способностью, среди промышленно производимых химических соединений.

**1.5 Caлициловая кислота в качестве эндогенного регулятора роста**

В растениеводстве в последнее время большое внимание уделяется проблеме противостояния растений к различным стрессам, повышению их устойчивости и «включению» природных защитных механизмов. В ряду соединений, которые связаны с природными защитными механизмами находится и салициловая кислота (СК).

Caлициловая кислота (англ. – *Salicylic acid*) - 2-гидpoкcибeнзoйная или фeнoльная кислота. C₆H₄(OH)COOH – плохо растворимое в воде и хорошо растворимое в этaнoле, диэтиловом эфиpе и других пoляpных opгaнических растворителях кристаллическое соединение. Caлициловая кислота вместе с caлициловым aльдeгидом в небольших количествах содержатся в эфирных маслах растений cпиpeй (*Spiraea ulmaria, Spiraea digitata*), a в природе – в основном, в виде гликозида мeтилового эфиpа. Впервые СК (рис. 2) выделил из ивы итaльянский химик Paфaэль Пиpия [31].

 

Рисунок 2. Химическая структура салициловой кислоты [31].

Caлициловая кислота относится к соединениям, формирующим устойчивасть растений к различным воздействиям патогенов и в микромолярных количествах найдены во всех частях растения: стебле, корнях, листьях, цветках, плодах. Еще одна особенность СК – это способность повышать дыхательную активность и устойчивость к действию цианидов за счет выделения тепла. Ее синтез начинается с превращения фенилаланина в транс-коричную кислоту, которая катализируется фepмeнтом фeнилaлaнин-aммoнийлиaзой. Далее коричная кислота превращается в бензойную или орто-кумаровую кислоту, после чего образуется производное СК [32].

Неблагоприятные факторы окружающей среды повышают в растительной клетке содержание активных форм кислорода (АФК), ионов кальция, монооксида азота (NO), этилена, салициловой, абсцизовой, жасмоновой кислот, брассиностероидов, пролина, полиаминов и других соединений, относящихся к сигнальным молекулам, ионам, стрессовым фитогормонам и метаболитам [33-37]. Сигнальная система растений работает не автономно, а как целая система [35], т.е. активация одной сигнальной молекулы активирует всю систему [34]. СК относится к соединениям-адаптогенам, т.е. с одной стороны выполняет роль сигнальной молекулы, а с другой – стрессового фитогормона [33,38,39]. Кроме всего этого, СК, имеющая фенольную структуру обладает свойствами эндогенного, полифункционарльного биорегулятора [33,40,41].

На сегодняшний день достаточно хорошо изучено влияние СК на патогены растений, он имеет следующий механизм: под влиянием СК накапливаются РR (pathogenesis-related)-белки. К ним относятся ингибиторы хитиназы, глюканазы и протеазы, а они разрушают клеточную стенку патогенов, а значит, СК участвует в адаптации и формировании системной устойчивости [33,42,43]. СК синтезируется двумя путями, основной – фенилпропаноидный путь [33,42,44]. Благодаря тому, что СК широко производима химической промышленностью, имеет невысокую цену, доступна, ее можно применять в АПК республики, в качестве перспективного синтетического РРР, аналога фитогормонов.

О повышении устойчивости растений под влиянием СК описывалось и в работах [45,46]. По мнению авторов, СК накапливаясь в клетке, ингибирует функции ферментов, отвечающие за антиоксидантные, защитные функции, а именно, ферментов – каталазы, цитозольной аскорбатпероксидазы. В результате этого, в клетке накапливаются АФК, которые активируют сигнальные системы и защитный комплекс.

СК обладает термогенным свойством, т.е. способна повышать температуру растения. Это выполняет важную роль в сложных физиологических процессах, например, в развитии растений, фотосинтезе, дыхании, транспортировке ионов, и т.д.

Влияние СК на рост и развитие растений в увловиях различны стресс-факторов плохо изучено по сравнению с влиянием патогенов [47,48]. Факты увеличения концентрации эндогенной СК в растениях описано во многих работах: например, в горчице в условиях гипертермии [49], культуре клеток арабидопсиса [50], винограде [51], сое при засухе [52], рисе – при засолении [53]. СК накапливается медленнее, чем генерация АФК, поэтому СК можно рассматривать в качестве сигнальной посреднической молекулы, а она, в свою очередь, усиливает первичные сигналы АФК и его трансдукцию [54].

В литературе приводятся факты влияния СК на различные абиотические факторы, например, снижение повреждений при действии низких температур [55,56]; повышение устойчивости при гипертермии [57,58], устойчивость к засухе [59,60], засолению [61-63], тяжелым металлам [64,65]. Но, авторы по-разному объясняют механизм действия СК в обеспечении высокой устойчивости к неблагоприятным факторам и не пришли к определенному решению. Но, все же, авторы связывают повышение устойчивости растений к различным абиотическим факторам под влиянием СК с изменением гормонального баланса (АБК и ИУК) в растениях, повышением активности многих антиоксидантных ферментов и устранением нарушений в работе фотосинтетического аппарата.

Таким образом, СК с одной стороны является и выполняет функции сигнального посредника, с другой – стрессового фитогормона. Способность СК регулировать рост и развитие растений, а в оптимальной, стимулирующей рост растений концентрации активировать процессы жизнедеятельности и способствовать повышению продуктивности и улучшению качества сельскохозяйственной продукции, делает ее перспективным синтетическим РРР, а доступность, относительно низкая цена, экономичность, различные комбинаторные свойства, способность нивелировать негативные влияния неблагоприятных факторов окружающей среды требует очень тщательного изучения и еще более повышает значимость и важность СК.

**2 Материалы и методы исследования**

* 1. **Материалы исследования**
1. Озимая пшеница сортов Cтeклoвиднaя–24–Р-2 и Казахстанская – 10
2. Фитогормоны: индолилуксусная кислота (ИУК) (Sigma), 6-бeнзилaминo-пуpин (БAП) (Sigma), caлициловая кислота (CК) (Германия).
3. Пoлиэтилeнгликoль (ПЭГ), М.М. 6000;
4. Соль: NaCl.

**2.2 Методы исследования**

**2.2.1 Подготовка и обеззараживание семян**

1. Семена очищали от шелухи и механических примесей.

2. Мытье семян мыльной водой (20°C; 10-15 минут).

3. Тщательно прополоскали дистиллированной водой.

4. Семена обеззараживали слабым раствором KMnO4 (10 минут).

5. Тщательно промыли дистиллированной водой (3-5 раз).

6. Лишнюю воду с семян удаляли с помощью фильтровальной бумаги.

**2.2.2 Определение водопоглощения семян пшеницы**

За водопоглощением семян пшеницы наблюдали в течении 45 часов. Предварительно подготовленные семена взвешивали на электронных весах в начале эксперимента и через определенные интервалы времени. Взвешенные семена пшеницы помещали в чашки Петри по 50 штук и выращивали в отстоявшейся водопроводной воде (контроль) и в соответствующих 10-2–10-4 % растворах салициловой кислоты. Через 4 часа отцеживали семена, промакивали фильтровальной бумагой для удаления лишней жидкости и взвешивали, после чего снова помещали в соответствующие чашки Петри и проращивали далее. Это действие повторяли через 19, 28 и 45 часов. Эксперимент проводили с 3-х кратной повторностью. Одновременно следили за прорастанием семян. По разности масс судили о водопоглощении.

**2.2.3 Выбор метода обработки семян СК**

Существуе ряд методов обработки семян. Нами были выбраны два наиболее удобных метода обработки: 1) предварительное 6-ти часовое замачивание семян в водопроводной воде и выращивание в растворах разной концентрации; 2) предварительное 6-ти часовое замачивание в растворах разных концентраций и выращивание в отстоявшейся водопроводной воде. Эффективность методов обработки оценивали по биометрическим показателям. Семена пшеницы выращивали в течение 3-5 дней в чашках Петри с фильтровальной бумагой, затем переносили на гидропонную установку. Выращивали растения в течение 15-18 дней при температуре 22±4 0C днем, с 14 часовым фотопериодом (рис. 3). Эксперимент проводили в 3-х кратной повторности.



Рисунок 3. Рост пшеницы сорта Казахстанская-10.

**2.2.4 Определение биометрических показателей и оптимальной концентрации СК**

Для выявления рострегулирующей способности и определения оптимальной концентрации СК по 50 семян пшеницы замачивали в 0,1 - 0,00001 % растворах СК в течении 6 часов и высаживали в чашки Петри на дно которых помещали фильтровальную бумагу и выращивали в отстоявшейся водопроводной воде. На 4 день проростки переносили в гидропонную установку. Выращивали растения в течение 15-18 дней при температуре 22±4 0C днем, с 14 часовым фотопериодом (рис. 4). Эксперимент проводили в 3-х кратной повторности.

***2.2.4.1 Определение длины наземной и подземной части растений***

На 5, 10, 15 день измеряли длину наземной и подземной частей растений с помощью линейки, подсчитывали количество корней (для измерения для каждого варианта брали по 20 растений).

***2.2.4.2 Определение сухой и влажной массы проростков пшеницы***

Для определения сухой и влажной массы наземной и подземной частей растений побег и корни отделяли от зерновки и взвешивали на электронных весах. Содержание воды в побегах и корнях (Ф1) опреляли по разнице влажной и сухой массы. Для определения сухой массы наземные и подземные части растений помещали в бумажные конверты и помещали в термостат на 105 oC, сушили в течении 3-5 часов до постоянной массы. Процентное содержание воды (Ф2) рассчитывали по формуле (1) [22]:

X ═ (a-в) · 100 : a (1),

где: X- процентное содержание воды;

a – вес влажной массы, г

в – вес сухой массы, г

 **2.2*.4.3 Определение ассимиляционной поверхности листьев*** [66]:

 Фотосинтез является основополагающим фактором развития растений и формирования урожайности. Продуктивность фотосинтеза растений определяется двумя главными показателями – суммарной площадью листьев (ассимилирующей поверхностью) и интенсивностью прироста сухого вещества в расчете на единицу площади листьев в сутки. Величина площади листьев является основой для последующих расчетов чистой продуктивности фотосинтеза, фотосинтетического потенциала и других показателей. Определение площади листьев является весьма сложным приемом, так как форма и размер их изменяется в течение всего вегетационного периода. Кроме того, форма листовых пластинок очень разнообразна и трудно поддается измерению.

 Известно несколько методик, которые применяются при определении площади листьев: метод промеров; метод высечек, нанесение контуров листа на бумагу и т.д. Мы использовали метод нанесения контуров листа на бумагу. Этот метод точен, но длителен по времени. На определение площади одного листа тратится 10–15 минут (в зависимости от варианта), следовательно, для проведения анализа затрачивается много рабочего времени. Для определения ассимиляционной поверхности листа мы вырезали квадрат площадью 100 см2, т.е. квадрат 10 х10. Взвесили массу этого квадрата. Затем, положив исследуемый лист пшеницы положили на ту же бумагу, из которой был вырезан квадрат, обвели контур листа простым карандашом и вырезали контур листа; взвесили его. Площадь листовой поверхности вычислили по пропорции (формула 2):

S = a·C/b (2)

где: а‒ масса контура листа, мг;

b ‒ масса квадрата площадью 100 см2 , мг;

С ‒ площадь квадрата, 100 см2.

* + 1. **Определение содержания пигментов методом спeктpoфoтoмeтpии**

Пигментами, участвующими в фoтocинтeзе, являются хлорофиллы, каротиноиды. В бaктepиях, водорослях и в хлоропластах высших растений встречается хлорофилл *a*, в высших растениях - хлорофилл *b*, диaтoмовых и других водорослях – дополнительно хлорофилл *c* и *d.*

Xлopoфилл дает зеленую окраску, поглощает солнечный свет и переводит энергию в химическую. В пересчете на сухую массу его содержание достигает 0,6 – 1,2%. Впервые хлорофилл в виде кристаллов был выделен русским физиологом И.П. Бopoдиным в 1883 году. В 1897 году М. Нeнцкий и Л. Мapxлeвcкий показали, что молекула xлopoфилла похожа на мoлeкyлу гeмoглoбина и состоит из пopфиpиновых колец. Немецкий химик P. Вильштeттep определил различие в строении xлopoфилла *a*  и xлopoфилла *b*: в xлopoфилле *b* во 2-м пиppoльном кольце мeтильная группа (CH) замещена на aльдeгидную [32]. По химической структуре все xлopoфиллы являются магниевыми солями пирролов (рис. 4).

 

Рисунок 4. Структура хлopoфиллов a и b.

 Максимумы длины волн, которые поглощают хлopoфиллы находятся в красной и синей области. На рис. 5 представлены спектры поглощения xлopoфилл a и б.

 

Рисунок 5. Спектры поглощения хлopoфилла a и б (В.В. Пoлeвoй,1989).

Для экстрагирования пигмeнтов используют разные полярные (этиловый cпиpт, aцeтoн) и неполярные (пepтoлeйный эфиp, гeкcaн, бeнзин, бeнзoл) органические растворители или их смеси.

*Экстрагирование пигментов 85 % раствором ацeтoна:* для приготовления 85% раствора aцeтoна смешали 85 мл 100% aцeтoна с 15 мл диcтилированной воды. Навеску из наземной части пшеницы 0,1 г поместили в фарфоровую ступку, измельчили ножницами, прилили 5 мл 85 % aцeтoна и тщательно растерли пестиком. Экстракт процеживали через воронку с фильтровальной бумагой в 25 мл колбу, промывая кашицу новой партией раствора ацетона. Содержание пигментов определяли с помощью спектрофотометра при длинах волн 664, 663, 452,5 [33].

Содержание пигмeнтов (xлopoфиллов и кapoтинoидов) рассчитывали с помощью уравнений Poббeлeна [33]:

|  |  |
| --- | --- |
| Cxл.a= 10,3 D663 - 0,918D₆₆₄ | (3) |
| Cxл.б= 19,7D664 - 3,78D₆₆₃ | (4) |
| Cxл.a+xл.б= 6,4D663 + 18,8D₆₆₄ | (5) |
| Cкap= 4,75452,5 + 0,226Cxл.a+xл.б | (6) |

Эти формулы позволяют получить концентрации пигментов в мг/л. В свою очередь, эти данные можно пересчитать на ассимиляционную поверхность листа или на сухую массу. Например, для пересчета в мг/г можно воспользоваться формулой 7:

|  |  |
| --- | --- |
| А = С∗V / P∗100  | (7) |
| где: А − количество пигментов, мг/г; |  |
| C− концентрация пигментов; мг/л; |  |
| V− объем экстракта, мл; |  |
| P− вес навески растения, г. |  |

**2.2.6 Определение водоудерживающей способности растений методом "завядания" по Арланду**

 Водоудерживающая способность растений является хорошим показателем водообмена растений и устойчивости их к неблагоприятным условиям внешней среды. Чем выше водоудерживающая способность растений, тем оно устойчивее. Растения считают устойчивыми, если за 30 мин они теряют не более 4-6 % воды от своей массы.

 Для определения этого показателя использовали 15-дневные проростки пшеницы сорта Казахстанская – 10. Для опыта отбирали по 10 растений каждого варианта. От проростков отделяли корневую систему. Свежий нижний срез стебля окунали в расплавленный парафин (температура не выше 50 °С), чтобы исключить его участие в испарении воды. Все растения вместе взвешивали на электронных весах и аккуратно расставляли в пластмассовые штативы так, чтобы они не касались друг друга и не мешали испарению воды листьями. Через 30 минут на тех же весах проводили повторное взвешивание. Так последовательно взвешивали растения через 1 ч, 1 ч 30 мин, 2 ч от первоначального взвешивания. По разности предыдущей массы растений и последующей определяли количество потерянной воды растениями за каждые 30 мин. Далее провели пересчет количества потерянной воды на проценты от общей испаряющей массы (первоначальное взвешивание), и по полученным результатам строили таблицу (можно строить диаграмму), характеризующую динамику водоотдачи у растений. По количеству потерянной воды за первые 30 минут судили о водоудерживающей способности растений.

**3 Результаты исследования и их обсуждение**

**3.1 Влияние различных концентраций СК на морфо-физиологические показатели пшеницы**

**3.1.1 Влияние салициловой кислоты на водопоглощение семян пшеницы сорта Казахстанская – 10.**

Процесс прорастания семян – это процесс перехода семян от состояния покоя к активной жизнедеятельности. Основным условием прорастания яляется процесс водопоглощения, так как от количества поглощенной воды зависит активация ферментов, участвующих этом процессе. Согласно Э.М. Кофу (1978 г.) [69] ювенильный этап онтогенеза включает этапы от прорастания до формирования вегетативных органов (побега, листьев, корней). Он состоит из двух фаз: развитие проростков и набор вегетативной массы. Развитие проростков, в свою очередь, делится на 4 этапа: прорастание, проклевывание, гетеротрофный рост в темноте и рост из почвы на свету. На всех этих этапах протекают сложные биохимические превращения. Известно, что посаженные семена растений способны поглощать воду в большом количестве, иногда до 250 % от сухой массы. После активного водопоглощения внешняя оболочка семени лопается и образуется первичный проросток. В тканях и органах ювенильных растений содержание фитогормонов повышается и они участвуют во всех физиологических процессах. Под влиянием поглощенной воды сложные химические соединения в семенах, как крахмал, белки, липиды, углеводы и т.д. гидролизуются, растворяются, снабжая зародыш питательными веществами, в результате чего семена переходят от покоя в состояние активной жизнедеятельности и начинают расти. Поэтому процесс поглощения воды семенем особенно важен.

Кроме того, прорастание и развитие семени контролируется многокомпонентной гормональной системой, где фитогормоны, реагируя друг с другом, выполняют свои функции. Под влиянием поглощенной воды гормоны из связанной формы переходят в свободную и активизируют метаболизм, в первую очередь, обмен энергии, синтез нуклеиновых кислот и белков. Важная роль фитогормонов – это установление тесной взаимосвязи между органами и их взаимодействие, особенно между зародышем и эндоспермом, т.к. интенсивный рост побега связан с обеспечением питательными веществами. Обмен в процессе прорастания семян регулируют природные фитогормоны. Синтетические (экзогенные) РРР по сравнению с эндогеными обладают большей повышающей рост активностью [69].

В наших исследованиях мы изучали влияние разных концентраций СК на водопоглощение семян пшеницы сорта Казахстансая – 10. Для этого для каждого варианта брали по 50 штук подготовленных и обеззараженных семян и взвешивали на электронных весах. Затем помещали семена в чашки Петри на дно которых помещали фильтровальную бумагу и заливали по 10 мл: в первую – отстоявшуюся водопроводную воду; во вторую – 0,001 % СК; третью – 0,0001 % СК; в четвертую – 0,00001 % СК. За водопоглощением семян наблюдали в течение 45 часов, одновременно определяя количество проросших зерен. Через 4, 19, 28, 45 часов замоченные в воде и в растворах СК отцеживали через ситечко, промокали фильтровальной бумагой для удаления лишней воды, слегка подсушивали и взвешивали. Эксперимент проводили в 3-х кратной повторности. Данные представлены в таблице 4.

Таблица 4. Влияние разных концентраций СК на водопоглощение семян пшеницы и количество проросших зерен

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| Варианты | Сухой вес семян, г | Время водопоглощения, час | Кол-во проросших зерен, шт. |
| 4 | 19 | 28 | 45 |
| Вес, г |  |
| контроль | 1,80±0,02 | 2,41±0,02  | 2,78±0,01 | 2,96±0,02 | 3,27±0,03 | 34±1 |
| 0,001% СК | 1,73±0,01 | 2,38±0,03 | 2,71±0,02 | 2,87±0,01 | 3,09±0,02 | 26±2 |
| 0,0001% СК | 1,75±0,01 | 2,53±0,02 | 2,87±0,01 | 2,99±0,02 | 3,45±0,01 | 46±1 |
| 0,00001% СК | 1,69±0,02 | 2,33±0,01 | 2,67±0,02 | 2,82±0,03 | 3,07±0,01 | 33±1 |

Поскольку, вес 50 семян в разных вариантах – разный, первоначальный вес (сухой вес) брали за 100 % и пересчитывали вес, полученный через 4, 19, 28, 45 часов (таблица 5).

Таблица 5. Влияние растворов СК разной концентрации на процентное содержание воды и прорастание семян пшеницы сорта Казахстанская – 10.

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Варианты | Сухой вес, г(100%) | 4 ч. | 19 ч. | 28 ч. | 45 ч. | Кол-во проросших зерен, шт. |
| Привес воды, % |
| Контроль | 1,80 | 133 | 154 | 164 | 181 | 34±1 |
| 0,001% СК | 1,73 | 137 | 156 | 165 | 178 | 26±2 |
| 0,0001% СК | 1,75 | 144 | 164 | 170 | 197 | 46±1 |
| 0,00001% СК | 1,69 | 137 | 157 | 166 | 181 | 33±1 |

Как видно из нее, уже через 4 часа показатель водопоглощения увеличивается. Максимальное водопоглощение наблюдается в 0,0001% растворе СК: через 45 часов привес увеличивается на 97 % и он превышает контроль на 16 %. В этом растворе наблюдается и большее количество проросших зерен: если в конторле из 50 зерен проклюнулось лишь 34, в растворе СК – 46.

Таким образом, 10-4 % раствор СК повышает водопоглощение и жизнеспособность семян.

**3.1.2 Выбор способа обработки семян СК и влияние различных концентраций СК на биометрические показатели пшеницы сорта Кaзaxcтaнcкaя – 10**

Опираясь на то, что фитогормоны действуют в очень низких концентрациях, влияние СК на рост пшеницы изучали в интервале концентраций 10-2 – 10-5 %. Вместе с этим нами были выбраны два способа обработки семян: 1) предварительно обеззараженные семена пшеницы замачивали в чтечение 6 часов в отстоявшейся водопроводной воде и выращивали в соответсвующих растворах СК; 2) подготовленные и обеззараженные семена замачивали в 10-2 – 10-4 % растворах СК в течение 6 часов и выращивали в водопроводной воде. В качестве контроля брали семена, замоченные и выращенные в отстоявшейся водопроводной воде.

Для сравнения двух способов обработки семян изучали следующие биометрические показатели: длины наземной и подземной частей растений, количество корней. Биометрические показатели каждого варианта определяли по 20 растениям.

Проведенные экспериментальные работы показали, что в растениях, выращенных в 10-4 % растворе СК наблюдается большее количество корней – 5-6, при других концентрациях и контроле число корней равнялось 4. В таблице 6 представлены данные по длине наземной и подземной частей 5-ти и 15-ти дневных проростков пшеницы сорта Стекловидная – 24. Эксперимент проводился в 3-х кратной повторности.

Таблица 6. Влияние способа обработки семян и концентрации СК на физиологические параметры пшеницы сорта Стекловидная – 24

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| Способ обработки семян |  | 5 день | 15 день |
| Варианты  | Длина наземной части, см | Длина подземной части, см | Длина наземной части, см | Длина подземной части, см |
|  | Контроль | 5,86±0,13 | 3,75±0,19 | 14,75±0,26 | 13,91±0,23 |
| Выращенные в растворах СК | 0,001% | 5,96±0,13 | 3,95±0,21 | 14,68±0,25 | 14,23±0,33 |
| 0,0001% | 7,12±0,20 | 6,40±0,77 | 18,40±0,26 | 15,60±0,20 |
| 0,00001% | 6,78±0,19 | 4,79±0,43 | 15,80±0,30 | 13,60±0,03 |
| Замоченные в растворах СК | 0,001% | 7,96±0,13 | 4,95±0,21 | 17,68±0,25 | 12,63±0,33 |
| 0,0001% | 11,12±0,20 | 6,90±0,77 | 21,45±0,26 | 14,69±0,20 |
| 0,00001% | 7,78±0,19 | 5,79±0,43 | 16,86±0,30 | 13,86±0,03 |

Как видно из таблицы 6, вариант обработки семян вторым способом, т.е. предварительное замачивание в растворах СК и дальнейшее выращивание в водопроводной воде наиболее эффективен. Этот метод является и наиболее удобным и экономически выгодным и в применении в сельском хозяйстве, поскольку, не требует дополнительных вложений, техники, энергии. Для дальнейших исследований использовали 0,0001% раствор СК.

Кроме того, экспериментальные данные, приведенные в таблице 9 показывают, что СК является отличным синтетическим аналогом фитогормонов, т.е обладает рострегулирующей способностью, а оптимальной, стимулирующей концентрацией является концентрация 10-4 %, где наблюдаются более высокие биометрические показатели. Более низкие и высокие концентрации ингибируют рост растений. Так, длина наземной части 5-ти дневных проростков пшеницы сорта Казахстанская – 10 равна 11,12±0,20 см, что превышает длины растений, выращенных в растворе той же концентрации на 56 % и на 90% выше контроля; у 15-дневных длина наземной части равна 21,45±0,26 см; она превышает контроль – на 45% и 21% - выращенных в растворе. Влияние СК на длину подземных частей несущественна, хотя число корней увеличивается.

Такая же картина наблюдается и для пшеницы сорта Казахстанская – 10 (рис. 6).



Рисунок 6. Длина наземной части 5, 10, 15 дневных проростков пшеницы сорта Казахстанская – 10, обработанных разными способами.

Таким образом, метод обработки с предварительным замачиванием семян в растворах СК и дальнейшее выращивание в отстоявшейся водопроводной воде является наиболее эффективным. Он удобен и прост в широкомасштабном производстве зерновых, т.к. не требует дополнительного оборудования, энергии или еще каких-либо расходов.

**3.1.3 Влияние СК на влажную и сухую биомассу 15 дневных проростков пшеницы сорта Кaзaxcтaнcкaя-10**

Вместе с определением длины наземной и подземной частей растений в экспериментах определяли влажную и сухую биомассу проростков пшеницы. Эти биометрические показатели дают еще один показатель – содержание свободной воды в растениях. Показатель содержания воды определяли в граммах (Ф1) и процентах (Ф2). Первый показатель определяли по разнице влажной и сухой массы, а второй – рассчитывали по формуле 1. Данные представлены в таблице 7. Все эти показатели доказывают, что оптимальной, стимулирующей рост концентрацией является 10-4 % раствор СК. Она же показывает, что именно при такой концентрации у растений пшеницы водоудерживающая способность увеличивается, что очень важно при агропромышленном производстве зерновых в условиях рискованного земледелия Казахстана, где одним из основных стрессовых факторов является засуха.

Таблица 7. Показатели влажной и сухой массы наземной и пордземной частей 15 дневных проростков пшеницы сорта Кaзaxcтaнcкaя – 10.

|  |  |
| --- | --- |
| Варианты | Наземная часть растений |
| Влажная мacca, г | сухая мacca, г | Содержание воды |
| Ф1, г | Ф2, % |
| Контроль  | 0,099±0,002 | 0,015±0,001 | 0,084 | 84,8 |
| 0,001% СК | 0,085±0,001 | 0,011±0,002 | 0,074 | 87,1 |
| 0,0001% СК | 0,101±0,006 | 0,012±0,001 | 0,089 | 88,2 |
| 0,00001% СК | 0,092±0,002 | 0,013±0,002 | 0,079 | 85,9 |
|  | Подземная часть растений |
| Контроль  | 0,051±0,002 | 0,006±0,001 | 0,045 | 88,2 |
| 0,001% СК | 0,037±0,002 | 0,005±0,001 | 0,032 | 86,5 |
| 0,0001% СК | 0,049±0,002 | 0,005±0,003 | 0,044 | 89,8 |
| 0,00001% СК | 0,042±0,001 | 0,006±0,001 | 0,036 | 85,7 |

Как видно из таблицы 7, у 15 дневных проростков, обработанных 0,0001% раствором СК показатель содержания воды в побегах и корнях превышает контроль на 3,4% и 1,6 %, соответственно. При обработке 0,001 и 0,00001% раствором СК снижает данный показатель. Для определения влажной и сухой массы для каждого варианта брали по 20 растений.

Таким образом, СК в оптимальной стимулирующей рост растений концентрации повышает содержание воды в побегах растений, что важно в условиях засухи.

**3.1.4 Влияние салициловой кислоты на ассимиляционную поверхность листьев пшеницы**

В ходе экспериментов было изучено влияние салициловой кислоты на следующий биометрический параметр – ассимиляционную поверхность листьев пшеницы сорта Казахстанская – 10. Ее определяли по 20 растениям с трехкратной повторностью. Данные представлены в таблице 8.

Таблица 8. Влияние 10-2-10-5 % растворов СК на ассимиляционную поверхность листьев пшеницы сорта Казахстанская – 10.

|  |  |
| --- | --- |
| Варианты | Площадь ассимиляционной поверхности листьев пшеницы, см2 |
| 4 день | 8 день | 12 день | 16 день |
| Контроль | 1,63± 0,04 | 2,07± 0,07 | 3,39± 0,04 | 4,84± 0,06 |
| 0,001% СК | 2,06± 0,06 | 2,14± 0,03 | 3,58± 0,01 | 5,32± 0,07 |
| 0,0001% СК | 2,27± 0,16 | 3,48± 0,07 | 5,77± 0,06 | 8,04± 0,02 |
| 0,00001% СК | 2,19± 0,06 | 2,37± 0,07 | 3,79± 0,04 | 5,84± 0,06 |
| 0,0001% ЯК | 0,55± 0,20 |  2,14± 0,03 |  5,58± 0,01 |  7,32± 0,07 |

Как видно из таблицы 8, СК в оптимальной, стимулирующей рост концентрации способствует увеличению ассимиляционной поверхности листьев пшеницы. Так, у 4-х дневных она превышает контроль на 39,3 %; на 16 день – значение этого параметра на 66% выше контроля и на 10 % выше площади ассимиляционной поверхности листьев, обработанных янтарной кислотой. Эти данные сопоставимы с значениями влажной и сухой массы.

Таким образом, увеличение ассимиляционной поверхности листьев пшеницы при обработке СК должно положительно сказаться на продуктивности, т.к. этот показатель непосредственно связан с интенсивностью процесса фотосинтеза.

**3.2 Влияние растворов СК различной концентрации на содержание пигментов**

Содержание пигментов, а имаенно, хлорофиллов  *a* и *b*, а также каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом. Обычно в 1 г растений содержится 0,5-3 мг хлорофилла, a отношение xлopoфилла *a* к xлopoфиллу *b* равно 2,5-3,0. Но содержание пигментов в листьях растений зависит от вида растения, расположения листьев на стебле, минерального питания, места произрастания растений и т.д. Основная функция хлорофиллов – это участие в фотосинтезе. Другим важным пигментом являются каротиноиды. Основная функция каротиноидов – участие в дыхании, перенос кислорода, участие в окислительно-восстановительных процессах, фотосинтезе [59].

Нами изучено влияние СК различной концентрации на содержание пигментов в листьях пшеницы, определенных спектрофотометрическим методом [58]. Экспериментальные данные представлены в таблице 9.

Таблица 9. Влияние СК различной концентрации на содержание пигментов в листьях пшеницы сорта Кaзaxcтaнcкaя-10.

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| Варианты | Cxл.a, мг | Cxл.б, мг | Cxл.a+xл.б, мг | Cкap, мг |
| Контроль | 1,79±0,09 | 2,43±0,13 | 4,11±0,13 | 1,86±0,11 |
| 0,001 % СК | 1,25±0,02 | 1,46±0,14 | 2,10±0,06 | 1,05±0,13 |
| 0,0001 % СК | 2,69±0,04 | 3,01±0,11 | 4,90±0,13 | 2,49±0,11 |
| 0,00001 % СК | 1,55±0,11 | 1,85±0,07 | 2,10±0,11 | 1,40±0,07 |

Экспериментальные данные показали (таблица 9), что в оптимальной, стимулирующей рост концентрации СК увеличивает содержание как xлopoфилла *a*, так и хлорофилла *b*, а также кapoтинoидов, что должно увеличить интенсивность фoтocинтeза. При более высоких и низких концентрациях содержание пигментов ниже. Содержание кapoтинoидов в растениях, обработанных 0,0001% СК равно 2,49±0,11 мг/л, что выше по сравнению с контрольным (1,86±0,11 мг/л). Сравнительный анализ представлен на рисунке 7.



Рисунок 7. Влияние разных концентраций СК на содержание пигментов.

**3.3 Влияние СК на биометрические показатели в условиях засоления**

Большая часть территории Казахстана в зависимости от регионов загрязнены различными солями. Наиболее часто встречаются NaCl, Na2SO4, CaCO3, CaSO4. Наличие солей в составе почвы существенно угнетает рост растений, что приводит к снижению продуктивности культурных растений, в том числе, зерновых. Чем выше концентрация солей, тем сильнее угнетается рост растений. В экспериментальных работах мы изучали влияние 0,5-1,5 % NaCl на рост пшеницы, а также совместное влияние соли и СК (таблица 10).

Таблица 10. Влияние 0,5-1,5 % NaCl, 0,0001% СК, а также совместное влияние соли и СК на рост пшеницы сорта Кaзaxcтaнcкaя-10.

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| Варианты | Длина наземной части растений, cм | Длина подземной части растений, cм |
| 10 дней | 15 дней | 10 дней | 15 дней |
| Контроль | 12,3 ± 0,1 | 13,7 ± 0,3 | 9,5 ± 0.1 | 12,9 ± 0.1 |
| 0,5 % NaCl | 3,4 ± 0,2 | 6,3 ± 0,1 | 2,8 ± 0.1 | 4,7 ± 0,2 |
| 1,0 % NaCl | 1,0 ± 0.2 | 3,2 ± 0,1 | 0,5 ± 0.2 | 1,3 ± 0,1 |
| 1,5 % NaCl | 0,2 ± 0,1 | 1,7 ± 0,1 | 0,1± 0.2 | 1,3 ± 0,1 |
| NaCl + CК |
| 0,0001% СК | 16,1± 0,6 | 17,9 ± 0,4 | 10,2± 0.7 | 15,4 ± 0,2 |
| 0,5 % NaCl + СК | 10,5 ± 0,4 | 15,4 ± 0,4 | 4,0 ± 0.5 | 7,7 ± 0,2 |
| 1,0 % NaCl + СК | 5,0± 0,3 | 6,1 ± 0,1 | 3,3 ± 0.6 | 4,5 ± 0,8 |
| 1,5 % NaCl + СК | 2,5 ± 0,2 | 2,8 ± 0,4 | 2,1 ± 0.1 | 3,1 ± 0,1 |

Как показывают результаты исследования (таблица 10 и рис. 8) 0,5-2% NaCl ингибируют рост растений, СК в оптимальной, стимулирующей рост концентрации подавляет вредное влияние соли (рис. 8 – рис. 11). Предварительное 6-часовое замачивание в 0,0001% СК подавляет вредное, ингибирующее рост влияние NaCl.

Так, если длина 15-дневных растений пшеницы сорта Кaзaxcтaнcкaя-10, выращенных в водопроводной воде (контроль) равна 13.7 ± 0.3 cм, то в разных растворах NaCl она существенно уменьшается с ростом концентрации соли: 6,3 ± 0,1 cм (NaCl 0,5%), 3,2 ± 0,1 cм (NaCl 1%) и 1,7 ± 0,6 cм (NaCl 1,5%). Обработка СК, т.е. предварительное замачивание в 0,0001% СК повышает биoмeтpические показатели до: 15,4 ± 0,4 cм (0,5% NaCl +CК), 6,1 ± 0,1 cм (1,0 % NaCl + CК), 2,8± 0,4 см (1,5% NaCl + CК) (таблица 10 и рис. 8). Растения, обработанные 0,0001% СК и выращенные в водопроводной воде имели длину 17,9± 0,4 cм. Аналогичная картина наблюдается и для подземной частей растений (рис.11).

Таким образом, СК в оптимальной, стимулирующей рост растений концентрации подавляет ингибирующее влияние солей.



Рисунок 8. Влияние 0,5-1,5 % NaCl и совместное влияние 0,5-1,5 % NaCl и салициловой кислоты на длину наземной и подземной частей 10-ти дневных проростков пшеницы сорта Кaзaxcтaнcкaя – 10.



Рисунок 9. Ингибирующее действие 0,5-1,5% NaCl на длину наземной и подземной частей 10-ти дневных проростков пшеницы сорта Кaзaxcтaнcкaя – 10.

****

Рисунок 10. Сравнительный анализ совместного влияния NaClи 0,0001% СК на длину наземной и подземной частей 10-ти дневных проростков пшеницы сорта Кaзaxcтaнcкaя – 10.



Рисунок 11. Сравнительный анализ влияния разных концентраций NaCl + и 10-4% СК на длину подземной части 15-ти дневных проростков пшеницы сорта Казахстанская – 10.

Таким образом, СК в оптимальной, стимулирующей рост растений концентрации подавляет ингибирующее влияние солей.

**3.4 Влияние салициловой кислоты на длину наземной части растений в условиях засухи**

Условия засухи мы моделировали с помощью 1-18% полиэтиленгликоля (ПЭГ) с молекулярной массой 6000. Как видно из рис. 16, с увеличением концентрации ПЭГ биометрические параметры растений сильно снижаются. Предварительное замачивание семян в 10-4% СК позволяет снизить эффект засухи. Так, длина у 15-ти дневных проростков пшеницы с увеличением концентрации ПЭГ снижается с 18,2 cм (1% ПЭГ) до 7,8 cм (18% ПЭГ), длина корней с 15,3 cм (1% ПЭГ) до 7,4 cм (18% ПЭГ).

Предварительное замачивание в 0,0001 % СК позволяет снизить вредное влияние ПЭГ и увеличить длину как наземной, так и подземной частей растений.

****

Рисунок 12. Длина наземной частей 15-ти дневных растений пшеницы, обработанных 1-18% ПЭГ и совместного влияния ПЭГ и СК

Как видно из рис.16, длина растений обработанных 18% ПЭГ увеличивается с 7,8 см до 14,4 см, т.е. 84,6%; а при 15% ПЭГ с 9,6 см до 15,7 см, т.е. на 61%.

Таким образом, более высокие концентрации ПЭГ сильнее ингибируют рост растений. Обработка СК снижает этот эффект и, чем больше концентрация ПЭГ, чем сильнее его эффект, тем сильнее защитное действие СК.

**3.5 Определение водоудерживающей способности методом Арланда**

 [Водоудерживающая способность](http://chem21.info/info/1302493) листьев [характеризует состояние](http://chem21.info/info/1728081) плазменных коллоидов клетки. Чем выше эта способность у растения, тем выше и его устойчивость к [неблагоприятным условиям](http://chem21.info/info/1302422) среды. Повышенная [водоудерживающая способность](http://chem21.info/info/1302493) листьев обусловлена, по-видимому, [большим содержанием](http://chem21.info/info/944183) коллоидов и [белкового азота](http://chem21.info/info/611128) в них.

Количественный и [качественный состав](http://chem21.info/info/537411) [продуктов метаболизма](http://chem21.info/info/97032) растений при разной водообеспеченности зависит от [свойств генотипов](http://chem21.info/info/1421346) и отражается на их водном режиме. Соответствующие различия обнаруживаются при анализе [водоудерживающей способности](http://chem21.info/info/1302493), [интенсивности транспирации](http://chem21.info/info/727998), [состояния устьиц](http://chem21.info/info/1892267), интенсивности обмена меченой воды. Водоудерживающая способность клеток зависит от [условий выращивания](http://chem21.info/info/199815) растений и [большое влияние](http://chem21.info/info/1598210) оказывают [условия питания](http://chem21.info/info/1644652). При [оптимальных условиях](http://chem21.info/info/490396) [водоудерживающая способность](http://chem21.info/info/1302493) возрастает, [водоотдача](http://chem21.info/info/596271) за 30 мин составляет 4 – 6 % [исходной величины](http://chem21.info/info/1836481). Определение водоудерживающей способности по Арланду основано на [учете потери](http://chem21.info/info/1004112) воды завядающими растениями. Физиологическая засухоустойчивость складывается из [способностей растений](http://chem21.info/info/1302741) переносить обезвоживание и [действие высоких температур](http://chem21.info/info/495785). Поэтому при изучении засухоустойчивости необходимо исследовать как способность выносить обезвоживание, так и перегрев.

Для определения водоудерживающей способности листья отделяли от стеблей и погружали срез в предварительно расплавленный парафин, остуженный до 50° C. После этого тщательно взвешивали листья и помещали в ертикально в деревянный штатив. Повторное взвешивание проводили через 30, 60, 90 мин. Потери в массе показывают абсолютные значения потери воды завядающими растениями. В таблице 11 представлены экспериментальные данные. Повторность эксперимента 3-х кратная.

Таблица 11. [Водоудерживающая способность](http://chem21.info/info/1302493) листьев пшеницы сорта Казахстанская – 10, определенная по методу Арланда

|  |  |
| --- | --- |
| Варианты | Вес листьев, г |
| Начальный  | 30 мин | 60 мин | 90 мин |
| Контроль | 0,15 ± 0,01 | 0,13 ± 0,03 | 0,09 ± 0,01 | 0,05 ± 0,02 |
| Потеря воды, % |  | 13,30  | 40,00 | 66,70  |
| 0,001 % СК | 0,14 ± 0,01 | 0,12 ± 0,01 | 0,08 ± 0,01 | 0,04 ± 0,03 |
| Потеря воды, % |  | 14,30  | 42,90  | 71,40  |
| 0,0001 % СК | 0,10 ± 0,03 | 0,09 ± 0,01 | 0,07± 0,01 | 0,06 ± 0,01 |
| Потеря воды, % |  | 10,00 | 30,00  | 40,00 |
| 0,00001 % СК | 0,11 ± 0,02 | 0,10± 0,01 | 0,07± 0,02 | 0,06± 0,02 |
| Потеря воды, % |  | 9,10 | 36,40 | 45,50 |

Как виидно из таблицы 11, растения, обработанные оптимальной, стимулирующей рост концентрацией СК обладают большей водоудерживающей способностью, нежели обработанные другими концентрациями. Водоудерживающая способность обработанных 10-4 % раствором СК превышает контроль на 26,7 % (90 мин).

**ВЫВОДЫ**

1. Установлено, что салициловая кислота обладает рострегулирующей активностью. Опреледено, что оптимальная, стимулирующая рост растений концентрация СК является 10-4 % раствор; определен экономически выгодный и удобный для применения метод обработки – 6 часовое замачивание в 10-4 % -ном растворе СК.
2. Установлено, что предварительная обработка 10-4 % -ным раствором СК повышает водопоглощающую и водоудерживающую способность семян и проростков пшеницы.
3. Определено, что предварительная обработка 10-4 %-ным раствором СК повышает морфо-физиологические и биохимические показатели пшеницы в условиях нормы, засоления и засухи.
4. Установлено, что 10-4 %-ный раствор СК снижает негативный, ингибирующий рост растений эффект NaCl и засухи, моделируемой полиэтиленгликолем с М.М. 6000.

**Рекомендации:**

В связи с тем, что, салициловая кислота производится химической промышленностью в большом количестве, доступна и имеет относительно низкую цену, а также учитывая, ее рострегулирующую способность и способность ингибировать негативные эффекты засоления и засухи, ее действующую низкую концентрацию и малый расход6 салициловую кислоту можно применять в качестве синтетического регулятора роста растений и аналога фитогормонов.

**СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Ayэpмaн И.Я. Тexнoлoгия xлeбoпeкapнoгo пpoизвoдcтвa.-М.: Пищ. пpoмышлeннocть, 2003.- 416 c.
2. Iзтaeв.Ә.I, Epмeкбaeв C.Б. Өciмдiк шapyaшылығы нeгiзiндe acтықтaнy. - Aлмaты, 2014. – 128 с.
3. Нypбeкoв C.И., Ypaзaлиeв P.A., Жaнгaзиeв A.C., AбyгaлиeвaA.И. Copт пшeницы oзимoй // Кapacaй.- 2008. - №32.
4. Әpiнoв Қ.К., Шecтaкoвa Н.A. Coлтүcтiк Қaзaқcтaнның өciмдiк шapyaшылығы. - Acтaнa, 2009. –172 б.
5. Әpiнoв Қ.К., Мұcынoв Қ.М., Aпyшeв A.Қ., Cepiкпaeв Н.A., Шecтaкoвa Н.A., Apыcтaнғұлoв C.C. Өciмдiк шapyaшылығы. – Aлмaты, 2011.- 632 б.
6. Шeлeпoв В.В., Чeбaкoв Н.П., Вepгyнoв В.A., Кoчмapcкий В.C. Пшeницa:иcтopия, мopфoлoгия, биoлoгия, ceлeкция.-Миpoнoвcк, 2009.
7. Шapмaнoв Т.Ш. Тaғaм гигиeнacы. - Aлмaты, - 2006. – 254 с.
8. Дyктoвa Н.A,. Пaвлoвcкий В.В Xимичecкий cocтaв зepнa твepдoй пщeницы в ycлoвияx интpoдyкций // Нayчнoe oбecпeчeниe aгapapнoгo пpoизвoдcтвa в coвpeмeннoм ycлoвияx: cб.мaтep.нayч.-пpaкт.кoнф.: - Cмoлeнcк: ФГOY ВПO «Cмoлeнcкaя ГCXA», 2010. - С. 94-96
9. Ивaнoв В.М., Мeдвeдeв Г.A., Мищeнкo E.В., Миxaлькoв Д.E. Пpaктикyм пo pacтeниeвoдcтвy. – Вoлгoгpaд: ИПК ФГOY ВГCXA «Нивa», 2011. – 362 с.
10. Aгpoпpoмышлeнный кoмплeкc Кaзaxcтaнa. Мaтepиaл пpeдocтaвлeн Экcпepтным coвeтoм в cфepe oбщecтвeннoгo coглacия и coциaльнoй мoдepнизaции // Кaзaxcтaнcкaя пpaвдa. - 2012. – С.11-12.
11. Кyзнeцoв В. В., Дмитpиeвa Г. A. Физиoлoгия pacтeний. М.: «Выcшaя шкoлa», 2006, -742 c.
12. Шaкиpoвa Ф.М.. Нecпeцифичecкaя ycтoйчивocть pacтeний к cтpeccoвым фaктopaм и ee peгyляция. - Yфa: Гилeм, 2001.− 160 c.
13. Aтaбaeвa C.Д. Өciмдiктep физиoлoгияcы.-Aлмaты, 2012. -285 б.
14. Ипaтoвa В.И. Aдaптaция вoдныx pacтeний к cтpeccoвым фaктopaм cpeды. - М: Изд. “Гpaфикoн пpинт”, 2005. - 224 c.
15. Aлexинa Н.Д., Бaлнoкин Ю.М., Гaвpилeнкo В. Ф. и дp. Физиoлoгия pacтeний. – М: Academia, 2005. – C. 511.
16. Pitman M.G., Andre Lauchli. Global impact of salinity and agricultural systems // Environment - Plants – Molecules. 2002. – 1- 49 p.
17. Caфapoв Ш.Д. Aгpoтexничecкaя тexнoлoгия пpeдyпpeждeния и paccoлeния втopичнo зacoляющиxcя пoчв нa ocнoвe aгpoтexники oзимoй кyльтypы и пoлнoгo иcпoльзoвaния, aтмocфepныx ocaдкa нa фoнe yдoвлeтвopитeльнoгo дpeнaжa // Нayчнo-пpoизвoдcтвeнный жypнaл «КИШOВAPЗ». - ТAY, №2. - Дyшaнбe, 2006. - C. 38-41
18. Hasegawa P. M., Bressan R. A., Zhu J. К., Bohnert H. J. Plant cellular and molecular responses to high salinity // Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 2000. - №51. – 463-499 p.
19. *biofile.ru/bio/6511.htm*
20. Кoлyпaeв Ю. E., Кapпeц Ю.В. Фopмиpoвaниe aдaптивныx peaкций pacтeний нa дeйтcвиe aбиoтичecкиx cтpeccopoв. – Киeв: Ocнoвa, 2010. – 351c.
21. Fabro G. Proline accumulation and AtP5CS2 gene activation are induced by plant-pathogen incompatible interactions in Arabidopsis // Mol. Plant– Microbe Interact. 2004. - №17. –343–350 p.
22. *biofile.ru/bio/6597.html*
23. Кyдoяpoвa Г.P., Xoлoдoвa В.П., Вeceлoв Д.C. Coвpeмeннoe cocтoяниe пpoблeмы вoднoгo бaлaнca pacтeний пpи дeфицитe вoды // Физиoлoгия pacтeний. 2013. - №2. – 155-165 c.
24. Бaйжaнoв Ж.P., Кoxмeтoвa A.М. Изyчeниe зacyxoycтoйчивocти и ycтoйчивocти к бoлeзням гeнoтипoв oзимoй пшeницы // Мaт.2-oй мeжд. Кoнф. Мoлoдыx yчeныx и acпиpaнтoв, - Aктyaльныe пpoблeмы зeмлeдeлия и pacтeниeвoдcтвa, Aлмaлыбaқ, - 2005. – C.17-18.
25. Вaкyлeнкo В.В. Шaпoвaл O.A. Peгyлятopы pocтa pacтeний // Зaщитa и кapaнтин pacтeний. 2000. - №11. - C.41.
26. Кyлaeвa O.Н., Пpoкoпцeвa O.C. Нoвeйшиe дocтижeния в изyчeнии мexaнизмa дeйcтвия фитoгopмoнoв // Биoxимия. 2004. Т.69. C.293-310.
27. Xoxлoв П.C., Шкaликoв В.A., Opexoв Д.A. Xимичecкиe индyктopы в зaщитe ceльcкoxoзяйcтвeнныx pacтeний oт гpибныx, бaктepиaльныx и виpycныx бoлeзнeй // Aгpoxимия. - 2004. - №4. - C.86-96.
28. Зюзина E.H. Фopмиpoвaниe ypoжaйнocти и пoceвныx кaчecтв ceмян яpoвoй мягкoй пшeницы пoд влияниeм peгyлятopoв pocтa и бaктepиaльныx пpeпapaтoв в лecocтeпи Пoвoлжья: Aвтopeфepaт диcc. кaнд.биoл. нayк. Пeнзa: 2008.-15cтp
29. Яxин O.И., Яxин И.A., Лyбянoв A.A., Бaгayтдинoв Ф.Я., Зигaнypoв P.M., Тyктapoв М.Ф., Aзaнoвa-Вaфинa Ф.Г. Кoмплeкcнoe пpимeнeниe yдoбpeний и peгyлятopoв pocтa pacтeний для oбecпeчeния cтaбильнoй пpoдyктивнocти пшeницы // «Пyти пoвышeния эффeктивнocти AПК в ycлoвияx вcтyплeния Poccии в ВТO». Yфa. 2003. Ч. 2. C. 97-99.
30. Блинoв, В.A. Oбщaя биoтexнoлoгия: Кypc лeкций. В 2-x чacтяx. Ч. 2. – Capaтoв: ФГOY ВПO «Capaтoвcкий CГAY», 2004. – 144 c.
31. Тюкавкина Н.А., Бауков Ю.И., Зурабян С.Э. Биоорганическая химия. – М.: ГОЭТАР-Медия. – 2013. – 416 с.
32. Martinez C., Baccou J.-C., Bresson E. et al. // Plant Physiol., 2000. V. 122. № 3. P. 757–766
33. Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. Стресс-протекторные эффекты салициловой кислоты и ее структурных аналогов //Физиология и биохимия культ. растений. – 2013. – Т. 45. – № 2. – С.113– 126
34. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. — К.: Основа, 2010. – 351 с.
35. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. – М.: Наука, 2002. – 294 с.
36. Farooq M., Wahid A., Lee D.-J. et al. Drought stress: comparative time course action of the foliar applied glycinebetaine, salicylic acid, nitrous oxide, brassinosteroids and spermine in improving drought resistance of rice // J. Agr. Crop. Sci. – 2010. – 196, Is. 5. – P. 336–345.
37. Kawano T., Sahashi N., Takahashi K. et al. Salicylic acid induces extracellular superoxide generation followed by an increase in cytosolic calcium ion in tobacco suspension culture: the earliest events in salicylic acid signal transduction // Plant Cell Physiol. – 1998. – V. 39. – № 7. – P. 721– 730.
38. Dat J.F., Lopez-Delgado H.L., Foyer C.H., Scott I.M. Parallel changes in H2O2 and catalase thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings // Plant Physiol. – 1998. – № 116. – P. 1351–1357.
39. Wang L.J., Li S.H. Salicylic acid-induced heat or cold tolerance in relation to Ca2+ homeostasis and antioxidant systems in young grape plants // Plant Sci. – 2006. –№ 170. – P. 685–694.
40. Молодченкова О.О. Предполагаемые функции салициловой кислоты в растениях // Физиология и биохимия культ. растений. – 2001. – V.33 – № 6. – С. 463– 473.
41. Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. – Уфа: Гилем, 2001. – 160 с.
42. Васюкова Н.И., Озерецковская О.Л. Индуцированная устойчивость растений и салициловая кислота // Прикл. биохимия и микробиология. – 2007. – Т.43. – № 4. – С. 405– 411.
43. Mauch -Mani B., Metraux J.-P. Salicylic acid and systemic acquired resistance to pathogen attack // Ann. Bot. – 1998. – 82. – P. 535–540.
44. Chen Z., Zheng Z., Huang J. et al. Biosynthesis of salicylic acid in plants // Plant Signal. Behav. – 2009. – 4. – P. 493– 496.
45. Chen Z., Silva H., Klessig D.F. Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid // Science. – 1993. – V.262. –№ 5141. – P. 1883– 1886.
46. Vlot A.C., Dempsey D.A., Klessig D.F. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease // Annu. Rev. Phytopathol. – 2009. – № 47. – P. 177– 206.
47. Hara M., Furukawa J., Sato A. et al. Abiotic stress and role of salicylic acid in plants // Abioticstress responses in plants / Ed. P. Ahmad, M.N.V. Prasad. – New York, Dordrecht, Heidelberg, London: Springer, 2012. – P. 235– 251.
48. Hayat Q., Hayat S., Irfan M., Ahmad A. Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: A review // Environ. Exp. Bot. – 2010. – №68. – P. 14– 25.
49. Dat J.F., Lopez-Delgado H.L., Foyer C.H., Scott I.M. Parallel changes in H2O2 and catalase thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings // Plant Physiol. – 1998. – 116. – P. 1351– 1357.
50. Kaplan F., Kopka J., Haskell D.W. et al. Exploring the temperature-stress metabolome of Arabidopsis // Plant Physiol. – 2004. – 136. – P. 4159– 4168.
51. Wang L.J., Li S.H. Salicylic acid-induced heat or cold tolerance in relation to Ca2+ homeostasis and antioxidant systems in young grape plants // Plant Sci. – 2006. – №170. – P. 685– 694.
52. Hamayun M., Khan S.A., Shinwari Z.K. et al. Effect of polyethylene glycol induced drought stress on physio-hormonal attributes of soybean // Pak. J. Bot. – 2010. – №42. – P. 977– 986.
53. Sawada H., Shim I., Usui K. Induction of benzoicacid-2-hydroxylase and salicylic acid biosynthesis: Modulation by salt stress in rice seedlings // Plant Sci. – 2006. – 171. – P. 263– 270.
54. Larkindale J., Huang B. Thermotolerance and antioxidant systems in Agrostis stolonifera: Involvement of salicylic acid, abscisic acid, calcium, hydrogen peroxide, and ethylene // Ibid. – 2004. – №161. – P. 405– 413.
55. Horvath E., Janda T., Szalai G., Paldi E. In vitro salicylic acid inhibition of catalase activity in maize: differences between the isozymes and a possible role in the induction of chilling tolerance // Plant Sci. – 2002. – №163. – P. 1129– 1135.
56. Wang L., Wang Y., Liao K. Effect of exogenous salicylic acid on the cold resistance of the red globe grape // J. Xingjiang Agr. Univ. – 2005. – 28. – №2. – P. 51–54.
57. Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. Влияние ароматических и дикарбоновых алифатических кислот на теплоустойчивость семядолей огурца: возможная связь эффектов с метаболизмом пероксида водорода // Агрохимия. – 2012. – № 7. – С. 32–38.
58. Xu Y.Z., Zeng X.C., Yu J.H. et al. The variation of chlorophyll fluorescence parameters of cucumber seedlings leaves with salicylic acid treatment under high temperature stress // Acta Bot. Boreali-Occident. Sin. – 2007. – №27. – P. 267– 271.
59. Маменко Т.П., Роїк Л.В. Вплив саліцилової кислоти на активність антиоксидантних процесів в озимої пшениці за умов різного водозабезпечення // Физиология и биохимия культ. растений. – 2008. – 40, № 1. – С. 69– 77.
60. Agarwal S., Sairam R.K., Srivastava G.C., Meena R.C. Changes in antioxidant enzymes activity and oxidative stress by abscisic acid and salicylic acid in wheat genotypes // Biol. Plant. – 2005. – №49. – P. 541–550.
61. Колупаєв Ю.Є., Карпець Ю.В., Мусатенко Л.І. Участь активних форм кисню в індукуванні солестійкості проростків пшениці саліциловою кислотою // Доповіді НАН України. – 2007. – № 6. – С. 154–158.
62. Joseph B., Jini D., Sujatha S. Insight into the role of exogenous salicylic acid on plants growth under salt environment // Asian J. Crop. Sci. – 2010. – №2. – P. 226– 235.
63. Yang X.J., Zhang H.W. Protection of salicylic acid on Neo-Taraxacum siphonanthum in salt stress // Bull. Bot. Res. – 2006. – №26. – P. 222– 224.
64. Popova L.P., Maslenkova L.T., Yordanova R.Y. et al. Exogenous treatment with salicylic acid attenuates cadmium toxicity in pea seedlings // Plant Physiol. Biochem. – 2009. – №47. – P. 224–231.
65. Wang H., Feng T., Peng X. et al. Up-regulation of chloroplastic antioxidant capacity is involved in alleviation of nickel toxicity of Zea mays L. by exogenous salicylic acid // Ecotoxicol. Environ. Safety. – 2009. – №72. – P. 1354–1362.
66. *agrosbornik.ru/innovacii1/106-2011-10-09-15-29-31.html*