

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ОБЛАСТНОЙ УНИВЕРСИТЕТ
Естественно-экологический факультет
Кафедра биологии и экологии живых организмов

**ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ
ДИПЛОМНАЯ РАБОТА**

Тема: «Влияние б-БАП на растения кукурузы при разном уровне засоления».

Исполнитель: Кораблева Ю. Е.

Научный руководитель: доцент,
кандидат биологических наук
Климачев Д. А.

К защите
Зав. Кафедрой
проф. Иноземцев А. А.

Москва, 2004 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
I. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР	
1. Краткая характеристика фитогормонов.	6
2. Общая характеристика цитокининов.	7
2.1. Химическая структура.	7
2.2. История открытия.	8
2.3. Физиологическая роль цитокининов.	10
<i>а) Стимуляция деления клеток.</i>	10
<i>б) Влияние цитокининов на рост клеток.</i>	11
<i>в) Действие цитокининов на органогенез.</i>	12
<i>г) Прерывание покоя и стимуляция прорастания семян под действием цитокининов.</i>	14
<i>д) Влияние цитокининов на рост целых растений.</i>	14
<i>е) Защитное действие цитокининов при неблагоприятных факторах среды.</i>	15
2.4. Механизм действия цитокининов.	18
3. Влияние фактора засоления на растительные организмы.	20
3.1. Типы засоления почв.	20
3.2. Причины и последствия влияния засоления на растительные организмы.	21
3.3. Механизмы адаптации к засолению.	27
3.4. Растения засоленных почв – галофиты.	32
3.5. Метод борьбы с засолением почвы и повышения солеустойчивости растений.	33
II. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ	
1. Объект и методы исследований.	34
1.1. Характеристика объекта исследований.	34
<i>а) Особенности морфологии;</i>	34
<i>б) Особенности роста и развития;</i>	35
<i>в) Особенности биологии;</i>	36
<i>г) Народнохозяйственное значение.</i>	37
1.2. Методы исследований.	39
2. Результаты исследований и их обсуждение.	41
2.1. Влияние засоления на растения кукурузы.	41
<i>а) Влияние уровня засоления на высоту растений;</i>	41
<i>б) Влияние засоления на содержание воды и водоудерживающую способность;</i>	42
<i>в) Влияние засоления на интенсивность транспирации;</i>	45
<i>г) Влияние засоления на анатомо-морфологическую структуру.</i>	47
2.2. Влияние 6-БАП на растения кукурузы в зависимости от уровня засоления.	50

<i>а) Влияние б-БАП на высоту растений в зависимости от уровня засоления;</i>	<i>50</i>
<i>б) Влияние б-БАП на содержание воды и водоудерживающую способность в зависимости от уровня засоления;</i>	<i>53</i>
<i>в) Влияние б-БАП на интенсивность транспирации в зависимости от уровня засоления;</i>	<i>54</i>
<i>г) Влияние б-БАП на анатомо-морфологическую структуру в зависимости от уровня засоления.</i>	<i>56</i>
ВЫВОДЫ	59
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	60
ПРИЛОЖЕНИЕ	65

ВВЕДЕНИЕ

Одной из самых острых проблем современности является деградация почв - главного фундамента жизни. В нашей стране засолено около 10% поверхности суши. Причем в настоящее время увеличиваются масштабы вторичного засоления почв, которое развивается чаще всего при нерациональном орошении. Таким образом, засоление начинает признаваться как важный фактор, лимитирующий продуктивность сельскохозяйственных культур, который оказывает глубокое воздействие на все стороны жизнедеятельности растений. При этом изменяются как структура, так и функции растений. Известно, что длительное повышенное содержание ионов в почве оказывает значительное влияние на многие физиологические процессы растений, вызывая при этом и анатомические изменения [43,46].

С другой стороны, в настоящее время наблюдается увеличение аридности и ксерофильности климата, установилось новое соотношение CO_2 и O_2 в атмосфере. По последним оценкам состояния геосистем Северной Евразии будет увеличиваться количество засух. В связи с такими глобальными изменениями климата особое внимание обращается на виды растений с C_4 фотосинтезом. Прогнозируется, что общее потепление будет способствовать смещению в более северные области границ районирования таких хозяйственно ценных C_4 растений, как кукуруза, сорго, амарант, некоторые формы проса [17].

Таким образом, C_4 растения представляют определенный интерес с точки зрения изучения путей снижения отрицательного действия засоления на растительный организм, одним из которых является применение фитогормонов, относящихся к группе цитокининов, которые принимают участие в антистрессовых реакциях растений и повышают их адаптивные возможности.

В связи с этим, целью данной работы являлось изучение влияния обработки синтетическим аналогом цитокинина на физиологические и анатомо-морфологические показатели растений кукурузы, выращенных при разном уровне засоления субстрата.

I. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР.

1. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОГОРМОНОВ.

Важнейшими представителями эндогенных регуляторов роста растений являются фитогормоны. Это вещества, которые синтезируются в растениях, транспортируются по ним в малых концентрациях и способны вызывать ростовые или формативные эффекты [10].

Все фитогормоны обладают тремя основными особенностями:

1. Эндогенное происхождение. Изменения в интенсивности синтеза того или иного фитогормона, вызванное внутренними или внешними причинами, вызывает ответную реакцию растения — переход к другому характеру ростовых или формативных процессов.

2. Возможность транспортировки по растению. Физиологический смысл этой особенности состоит в том, что фитогормон, образовавшийся в одном органе (например, в апикальной меристеме стебля), должен обладать свойством регуляции ростовых процессов в других органах (например, в корне). Именно таким образом достигается взаимодействие органов и целостность растения.

3. Способность в малых концентрациях (10^{-12} - 10^{-7} М) вызывать заметные ростовые или формативные эффекты. Примером ростового эффекта может служить ускорение или замедление роста стебля, формативного — дефолиация.

Работы многих ученых [3, 7, 9, 21, 30, 33] показали, что фитогормоны участвуют в регуляции обмена веществ на всех этапах жизни растений — от развития зародыша до полного завершения жизненного цикла и отмирания. Они определяют характер роста и развития растений, формирования новых органов, габитуса, цветения, старения вегетативных частей, перехода к покою и выхода из него и т.п.

В настоящее время известно восемь групп фитогормонов: пять из которых относятся к классическим группам - ауксины, гиббереллины,

цитокинины, абсцизовая кислота, этилен и три открытые сравнительно недавно - брассиностероиды, жасминовая и салициловая кислоты. Все они могут активизировать, но могут и тормозить функциональную активность клеток. Общим условием для действия любого фитогормона является наличие в клетках специфических рецепторов. Все фитогормоны вызывают у компетентных клеток сравнительно быстрые физиологические реакции, связанные, очевидно, с мембранами и более медленные изменения, зависящие от синтеза белков и нуклеиновых кислот [33].

Предполагается наличие в растениях еще неизвестных классов гормонов, о свойствах которых можно судить только по косвенным показателям. Это — факторы цветения (флориген, ВЕНВ), ризогенеза и роста клеток (фузикоцин), повышения устойчивости растений (олигосахариды). Все это свидетельствует о том, что гормональная система растений значительно сложнее, чем представлялось до недавнего времени.

Помимо естественных фитогормонов, получено большое количество синтетических аналогов этих природных соединений, которые часто обладают высокой физиологической активностью. Строго говоря, эти вещества не могут быть отнесены к фитогормонам, так как не образуются в растениях, однако многие из них по активности не уступают фитогормонам или даже превосходят их [32].

2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦИТОКИНИНОВ.

2.1. Химическая структура.

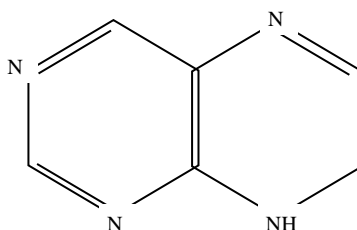
Цитокининами называется один из типов фитогормонов, обладающих определенной совокупностью биологической активности, которая весьма разнообразна и проявляется при регуляции роста, органообразования, процессов старения и покоя.

Цитокинины принимают участие наряду с другими фитогормонами в регуляции самых разнообразных физиологических процессов в растении. Для

них, как и для других фитогормонов, характерна полифункциональность. Кроме того, действие цитокининов появляется в неразрывной связи с действием других фитогормонов и природных ингибиторов.

В химическом отношении природные цитокинины и их синтетические заменители представляют собой производные 6-аминопурина с заместителем в аминогруппе при шестом атоме углерода пуринового кольца.

Пурин



Основными представителями цитокининового ряда являются: кинетин, 6-бензиламинопурин (6-БАП), 8-азакинетин, бензимидазол, которые принадлежат к синтетическим цитокининам, а представителем природных цитокининов является зеатин, который был выделен из растения кукурузы [32, 48].

Цитокинины пуринового ряда слаборастворимы в воде, но хорошо растворимы в этаноле, этиловом эфире, ряде щелочей и кислот. Цитокинины устойчивы к нагреванию, автоклавированию, действию щелочей и кислот. Образование природных цитокининов происходит в корневой системе, а передвижение в надземные органы идёт по ксилеме [49].

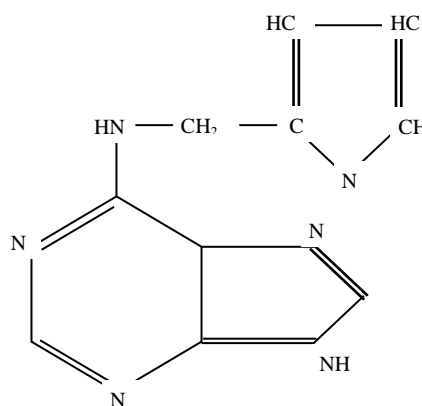
2.2. История открытия.

Цитокинины были открыты в 1955 г. Скугом и Миллером с сотрудниками в Висконсинском университете в США. Их обнаружению помог так называемый “дефектный объект”, которым явился каллюс сердцевины стебля табака. Он образовался на кусочках сердцевины стебля в условиях стерильной культуры, но быстро прекращал рост в связи с истощением какого-то фактора, исходно присутствовавшего в тканях стебля.

Ввиду того, что вернуть активный рост каллюса удавалось добавлением к питательной смеси, содержащей ИУК, дрожжевого экстракта, а так же кокосового молока, Скугом и сотрудниками была предпринята попытка выделить недостающие для роста каллюса вещество из дрожжевого экстракта. При этом выяснилось, что активное вещество обладает свойствами пурина.

Вместе с тем, проверка природных пуриновых оснований, так же как гидрометода РНК и ДНК показала, что они не способны обеспечить рост стеблевого каллюса табака. Неожиданно активным оказался эфирный экстракт из препарата ДНК сельди. Впоследствии выяснилось, что активное вещество образуется в любом препарате ДНК при ее деградации путем автоклавирования в кислой среде. Это вещество было выделено в виде кристаллов и идентифицировано химически. Оно оказалось 6- фурфуриламинопурин, который был назван кинетином.

6-фурфуриламинопурин



Принцип химического синтеза производных пурина с замещением в аминогруппе у шестого атома углерода пуринового кольца был известен ранее, поэтому вслед за химической идентификацией кинетина последовал его синтез. Затем было синтезировано много других активных соединений, которые отличались от кинетина характером заместителя в аминогруппе при шестом атоме углерода. Все эти соединения, включая кинетин, были объединены под общим названием кинины. Это название было

распространено в литературе до 1965 г. Однако ввиду того, что в физиологии животных термин “кинины” еще ранее был применен для совершенно иных соединений - биологически активных полипептидов, Скуг, Стронг и Миллер предложили заменить название кинины на цитокинины. В настоящее время термин цитокинины стал общепризнанным. [22].

2.3. Физиологическая роль цитокининов.

Для цитокининов, как и для других фитогормонов характерна многофункциональность. Также необходимо отметить, что в большинстве случаев физиологическое действие цитокининов проявляется в непосредственной связи с действием других фитогормонов.

а) Стимуляция деления клеток.

Стимуляция клеточного деления представляет собой одно из характерных свойств цитокининов, она была показана на различных растительных объектах: изолированных тканях, кончиках корня, растущих листьях, семядолях, точках роста стебля, зародыша прорастающих семян, однако, некоторые растительные объекты могут быть не компетентны для реакции на цитокинин активацией клеточных делений [22].

Особенно ярко проявляются процессы деления на культуре изолированных тканей. Так, в работах Скуга с сотрудниками было показано, что у изолированной сердцевинной ткани стебля табака в стерильной культуре одна ИУК несколько усиливала синтез ДНК, вызывала в отдельных клетках митозы, но не индуцировала клеточных делений. Точно так же один кинетин не вызывал деления клеток. В его присутствии не происходили митозы, а синтез ДНК он стимулировал в меньшей степени, чем ИУК. Только совместное действие ауксинов и кинетина значительно активировало синтез ДНК, вызывало митозы и индуцировало деление, клеток в изолированной сердцевине стебля табака.

В последующем были предприняты попытки разграничить во времени действие ИУК и кинетина в индукции клеточных делений у этой ткани.

Полученные данные не имеют пока однозначной интерпретации, но позволяют предполагать, что начальные стадии процесса индуцируются одним ауксином, тогда как в последующем необходимы оба гормона.

В интактном растении наблюдается корреляция между активностью цитокининов и скоростью клеточного деления. Предполагают, что цитокинины стимулируют цитокинез - последнюю стадию деления клетки.

Достаточное эндогенное содержание цитокининов, нехватка ауксинов или других необходимых веществ могут стать причиной отсутствия стимулирующего действия цитокининов на деление клеток. Кроме того, в случае высокого эндогенного содержания цитокининов их предоставление извне может привести и к угнетению клеточных делений [24].

б) Влияние цитокининов на рост клеток.

Уже в первых работах по цитокининам на стеблевых каллюсах табака в лаборатории Скуга было показано, что цитокинины влияют не только на деление клеток, но и на их рост растяжением. Скуг пришел к выводу о том, что для роста клеток так же, как и для их деления, нужны и цитокинины, и ауксины, причем концентрации этих веществ и соотношение между ними, стимулирующее рост клеток, отличается от тех, которые стимулируют клеточное деление.

Наиболее активно цитокинины стимулируют увеличение размера клеток в зонах растущих листьев двудольных травянистых растений и их изолированных семядолей. Важно отметить, что с помощью цитокининов также можно стимулировать рост в тканях, уже давно закончивших этот процесс. На отрезках листьев однодольных растений стимуляция роста клеток цитокинином не удастся. Помимо листьев, стимуляция роста клеток цитокининами показана и у многих других объектов.

Однако отмечены случаи, когда цитокинины угнетали рост клеток. Угнетение чаще всего обнаруживается на отрезках стебля и корнях, причем цитокинины снимают стимулирующее действие на рост стебля ауксинов. Не

исключено, что различие роста клеток листьев и клеток стебля и корня при воздействии цитокининов определяется различием в диапазоне стимулирующих концентраций.

Цитокинины активируют в высечках синтез необходимых для роста РНК. Они составляют небольшую часть от общего содержания РНК в клетке. В их состав должны входить иРНК, кодирующие необходимые для процесса роста белки. Трансляция этих РНК происходит в цитоплазме на 80 S рибосомах, в результате чего увеличивается новообразование структурных и ферментных белков, в том числе белков лимитирующих ростовые процессы. Вследствие этого фитогормон активирует в зависимости от типа ткани деление и рост клеток, или процессы, связанные с дифференцированием [21]. Однако после того как синтезируется некоторый запас необходимых для роста белков, стимуляция роста цитокинином становится независимой от дальнейшего образования белка до тех пор, пока лимитирующие рост белки не будут использованы в клетках [49].

в) Действие цитокининов на органогенез.

Еще одним важным свойством цитокининов является участие в процессах органогенеза у растений. Индукция с помощью цитокининов органогенеза у недифференцированной ткани стеблевого каллюса табака была впервые показана Скугом с сотрудниками, которые с помощью ИУК и кинетина вызывали образование у каллюса корней и побегов и установили, что для закладки каждого из этих органов требовались свои специфические концентрации обоих фитогормонов. Для дифференциации корней требовалось присутствие 2 мг/л ИУК и 0,02 мг/л кинетина. Повышение концентрации кинетина до 0,5 - 1 мг/л приводило к индукции формирования стеблевых почек. Таким образом, сдвиг соотношения концентрации ауксин - цитокинин в

сторону цитокинина способствует образованию стеблевых почек, а в сторону ауксина - закладке корней [10].

Меня содержание фитогормонов в питательной среде, можно было направлять органогенез в сторону образования корней или побегов. При этом в ряде случаев цитокинины, стимулируя образование побегов, вместе с тем задерживали закладку корней. Так как концентрации цитокининов, стимулирующие закладку корней, крайне низки, в большинстве объектов хватает, по-видимому, собственных цитокининов для осуществления этого процесса. Возможно, именно этим объясняется тот факт, что данные извне цитокинины ингибируют корнеобразование [22].

Цитокинины положительно влияют также на закладку боковых корней у изолированных участков корня, на черешках изолированных листьев фасоли и др. [32].

Существенно отметить, что с помощью цитокининов удается также влиять на закладку и дифференциацию генеративных органов, вызывая зацветание растений в условиях неблагоприятного температурного или фотопериодического режима, а также повлиять на пол цветков.

Цитокинины участвуют, также в регуляции органогенеза у споровых растений - папоротников и мхов. Под действием цитокининов у протонемы мха, представляющей собою нитевидное образование, индуцируется закладка стеблевых почек.

Таким образом, цитокинины оказывают большое влияние на процесс дифференциации, характер которого меняется в зависимости от концентрации цитокинина, его соотношения с ауксином и особенностей объекта [37].

г) Прерывание покоя и стимуляция прорастания семян под действием цитокининов.

Еще одно свойство цитокининов - это способность прерывать покой спящих почек древесных растений, клубней (бегония), семян некоторых видов, в частности семян древесных пород. Отмечено, что в ряде случаев обработка экзогенными цитокининами оказывает на семена, почки и клубнелуковицы действие, подобное обработке холодом. При пониженных температурах во время стратификации семян в них происходит значительное увеличение содержания цитокининов, что способствует их прорастанию; поэтому обработка семян экзогенными цитокинином имитирует действие холода. Кратковременное замачивание в растворе 6-бензиламинопурина низкой концентрации повышает всхожесть семян, ослабленную в результате их длительного хранения.

Также стимулирующее действие цитокининов на прорастание обнаружено на семенах латука, которые нуждаются для индукции этого процесса в действии красного света. Цитокинины стимулируют их прорастание, как в темноте, так и при кратковременном воздействии красным светом [32].

д) Влияние цитокининов на рост целых растений.

Цитокинины оказывают влияние не только на рост клеток, но и на рост всего растения в целом. В литературе имеются данные, что под влиянием опрыскивания синтетического аналога цитокинина кинетином сухой вес проростков ячменя и пшеницы возрастает на 8-12% [33]. В опытах с проростками кукурузы было показано, что опрыскивание кинетином увеличивает объем корневой системы, сырой и сухой вес надземных органов [34]. В условиях полевого опыта на растениях озимой пшеницы опрыскивание синтетического аналога цитокинина 6-БАП увеличило темпы роста и продуктивность, повышало число зерен в колосе [35].

Кинетин, добавленный в крайне низких концентрациях к раствору Кнопа, стимулировал рост проростков подсолнечника, фасоли и люпина, растений ряски в темноте, а также проростков редиса на свету. Погружение растений табака на 1 час корнями в раствор цитокинина (5×10^{-4} М) вызывало значительное усиление роста листьев на растении и повышало в них содержание калия. Есть указания о возможности повлиять с помощью цитокининов на рост плодов яблони и на формирование урожая у растений кукурузы [19, 29, 44, 45].

е) Защитное действие цитокининов при неблагоприятных факторах среды.

Цитокинины повышают устойчивость клеток к самым различным неблагоприятным воздействиям, таким как, действие повышенной и пониженной температуры, обезвоживание, грибная и вирусная инфекция, механическое воздействие и влияние различных химических агентов [7].

Причины защитного действия цитокининов в каждом конкретном случае могут быть различными и, очевидно, требуют специального изучения. Однако не исключено, что механизм такого действия может оказаться и одинаковым. Например, он может проявляться через действие цитокининов на структурное и функциональное состояние различных макромолекулярных компонентов клетки и, в частности, на состояние их мембранного аппарата. Электронно-микроскопические исследования показывают, что цитокинины задерживают деградацию различных мембранных структур в клетках листа, включая ламеллы стромы и грани хлоропластов, мембранные структуры митохондрий, эндоплазматический ретикулум. При помощи цитокинина удавалось предотвратить разрушение в срезанных листьях мембранной оболочки сферосом, содержащих гидролитические ферменты, и таким путем защитить от разрушения белки, нуклеиновые кислоты и липоиды плазмы. По-видимому, действие цитокининов на мембранный аппарат клетки может иметь существенное

значение в осуществлении их регуляторного действия на обмен веществ растений, и не исключено, что имеет отношение к защитному действию цитокининов при различных неблагоприятных воздействиях.

Иную интерпретацию может иметь защитное действие цитокининов на листья целых растений в условиях повышенной температуры и засухи. По-видимому, в таких случаях в листьях может возникать дефицит эндогенных цитокининов за счет снижения их поступления из корней, что и создает условия для защитного действия данных извне цитокининов. Правда, необходимо упомянуть, что такое защитное действие проявляется не всегда.

В работе Кабузенко и Горшенкова показано, что влияние хлоридного засоления на активность корневой системы пшеницы и кукурузы оказывает отрицательное воздействие. А обработка 6-БАП на фоне засоления субстрата положительно влияет на метатическую активность меристемы кончиков корней проростков кукурузы и пшеницы. Было установлено, что под воздействием 6-БАП нивелировалось действие соли, приближая продолжительность фаз клеточного цикла к уровню контроля. Внесение 6-БАП в среду проращивания способствовало сокращению продолжительности клеточного цикла меристемы корня в целом на 25% по сравнению с растениями, прорастающими при «чистом» засолении. Под влиянием цитокинина произошло существенное уменьшение продолжительности интерфазы (на 28%) и профазы (на 29,1%) митоза. Последующие фазы (метафаза, анафаза и телофаза), связанные с формированием и функцией веретена деления, при действии 6-БАП, проходили медленнее, чем на фоне «чистого засоления». Таким образом, наличие цитокинина в среде может способствовать снятию ингибирующего влияния засоряющих ионов на прохождение интерфазы и первой фазы митоза в меристеме корней злаков [13].

В литературе имеются данные о действии водного стресса, засоления, а также сверхоптимальных температур на прорастание семян. В результате чего

в семенах происходит снижение эндогенных цитокининов с одновременным повышением уровня АБК. Обработка экзогенным цитокинином, по-видимому, способствует восстановлению нормального фитогормонального баланса в клетке.

Полученные Калининой и сотрудниками морфометрические данные свидетельствуют о том, что засоление снижает как сырой, так и сухой вес растений кукурузы, а также длину наземной и подземной части проростка. Длина наземной части растений при засолении была ниже контрольных на 55%, корня – на 45%, сырая масса растений меньше на 50%, сухая – на 60%. Наличие в среде проращивания 6-БАП способствует нормализации ростовых процессов. В варианте NaCl+6-БАП длина стебля увеличилась на 40% по сравнению с «чистым» засолением, корня – на 25%; сырая масса проростков возросла на 20%, а сухая – на 32% [14].

Данные, полученные Калининой и Кабузенко, свидетельствуют о значительном снижении содержания белка в корнях трёхдневных проростков кукурузы на солевом фоне: содержание белков понизилось на 44%. Добавление в солевую среду регуляторов роста способствовало увеличению содержания белка в корнях проростков. Позитивное действие наиболее чётко было выражено при добавлении в среду проращивания растений кукурузы препарата 6-БАП, который увеличивал содержания белка в корнях на 30% как на бессолевом фоне, так и в условиях засоления.

Пероксидазе отводится важная роль в процессе утилизации накапливающихся при стрессе метаболитов, в частности H_2O_2 [2]. В результате проведенных опытов было установлено, что наличие хлорида натрия в среде проращивания увеличивало активность пероксидазы в корнях проростков в 2,3 раза по сравнению с контролем. Изменение активности пероксидазы в корнях кукурузы в условиях хлоридного засоления можно считать проявлением нарушений нормальных метаболических процессов в клетках, которое может быть снижено действием экзогенных цитокининов. Применение 6-БАП в

условиях засоления способствовало снижению активности этого фермента на 69% [15].

Таким образом, можно сказать, что цитокинины оказывают на растения положительное влияние при любых неблагоприятных условиях среды, таких как: хлоридное засоление, действие световых и температурных воздействий, водного стресса, повышенной засухи.

2.4. Механизм действия цитокининов.

Изучение механизма действия фитогормонов находится в центре внимания физиологов растений. Для проявления своего действия, как у животных, так и у растений фитогормоны требуют взаимодействия с рецепторами. Поэтому, центральное место в выявлении механизма действия фитогормонов занимает вопрос об этих рецепторах в растительных клетках.

Рецепторами принято называть химические структуры (белки), обладающие способностью высокоспецифически связывать гормон с образованием гормонрецепторного комплекса, который ионизирует последующие изменения в метаболизме клетки, необходимые для конечного гормонального эффекта [29].

Для цитокининов обнаружены белки с высоким сродством к ним (цитокинин-связывающие белки – ЦСБ). Такие белки найдены в большом числе растительных объектов. Так ЦСБ выделены из зародышей пшеницы, листьев табака, из развивающихся плодов винограда и т.д.

Однако функциональная роль многих ЦСБ пока не установлено. Неизвестно, существует ли в клетках единственный рецептор для цитокининов, через который осуществляются все гормональные эффекты, или рецепторов много, и каждый из них определяет действие гормона на соответствующем уровне.

В настоящее время известно два уровня механизма действия фитогормонов: генный и мембранный.

На генном уровне цитокинины регулируют биосинтез специфических белков-ферментов. Эксперименты показали, что цитокинины активируют синтез белка в чувствительных к ним растительных объектах.

Цитокинины активируют процесс транскрипции. Известно, что с помощью ЦСБ и цитокинина достигается активизация синтеза РНК в ядрах. Это позволяет заключить, что ЦСБ и БАП проникают в ядра клеток и вызывают активацию транскрипцию.

Цитокинины активируют синтез РНК, увеличивая матричную активность хроматина и активность РНК – полимераз-ферментов, которые синтезируют РНК на ДНК – матрице и тем самым считывают закодированную в ней генетическую информацию. В связи с этим увеличивается содержание иРНК, на которой происходит синтез белка [21].

Важно, что цитокинин активирует синтез белка в клетках не только на транскрипционном (синтез РНК), но и на посттранскрипционных этапах этого процесса. Цитокинин активирует синтез рРНК в клетках и тем самым увеличивает в них аппарат белкового синтеза. Так цитокинины усиливают образование полисом и моносом. Следовательно, повышается количество рибосом [21].

Также возрастает содержание тРНК, которые доставляют аминокислоты в рибосому, и отыскивает их место в полипептидной цепи. Цитокинин, поступая в клетки, образует в цитоплазме гормон-рецепторный комплекс, который проникает в ядро и вызывает активацию синтеза РНК [21].

Изменяя состав белка, цитокинин влияет на обмен веществ, и как следствие этого, на интенсивность такого интегрального процесса как рост и развитие.

Другой важный уровень регуляции фитогормонами физиологических процессов в клетках связан с их мембранами.

Функционирование мембран имеет важное значение для полного понимания механизма их действия [22].

Накоплены сведения об изменении под действием цитокинина как химического состава, так и функциональных свойств мембран растительных клеток. Например, цитокинин влияет на фосфорилирование мембранных белков и изменение в составе жирных кислот в липидах мембран. Цитокинины влияют на проницаемость мембран, это проявляется на увеличении проникновения ионов. Известно также о влиянии цитокинина на активность АТФ-аз плазмолеммы и протонную помпу клеток [31].

Таким образом, генетический и мембранный уровень находятся в тесном взаимодействии.

3. ВЛИЯНИЕ ФАКТОРА ЗАСОЛЕНИЯ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ.

3.1. Типы засоления почв.

Согласно Б. П. Строгонову [38], по степени засоления различают практически незасоленные, слабозасоленные, средnezасоленные почвы и солончаки. Тип засоления определяется по содержанию анионов в почве: хлоридное, сульфатное, сульфатно-хлоридное, хлоридно-сульфатные и карбонатное. Преобладающим катионом в таких почвах является натрий (поваренная соль (NaCl), сода (Na_2CO_3), глауберова соль (Na_2SO_4), но встречаются также карбонатно-магниевое (кальциевое) и хлоридно-магниевое (кальциевое) засоление [31]. Наиболее вредное влияние оказывает содовое засоление, поскольку в почве сода распадается, образуя сильную щелочь (гидроксид натрия). Все эти соли хорошо растворимы в воде, так что во влажном климате обычно вымываются из почвы атмосферными осадками и сохраняются в ней в ничтожных количествах. В сухом же и жарком климате не только не происходит промывания почвы дождем, но, наоборот, растворы солей поднимаются с восходящим током почвенной воды из глубин субстрата. Вода испаряется, а соли остаются в верхних слоях почвы. Накапливаясь, они вызывают образование солончаков и солонцов. Неумелое искусственное

орошение в пустынной зоне вызывает засоление почвы. Так, в поливной зоне нашей страны насчитывается до 36% засоленных земель. По побережьям морей даже при влажном климате почва насыщена солями.

Солончаки весной увлажнены грунтовыми водами, их называют мокрыми. Концентрация солей в почвенном растворе достигает нескольких десятков процентов, причем наибольшая засоленность почвы наблюдается в сухие периоды года, когда солончаки высыхают. В это время поверхность почвы покрывается налетом соли, сверкающей на солнце. Солончаки есть и в степных зонах России, но главным образом распространены в пустынной зоне. Они встречаются как мелкими пятнами, так и большими массивами.

Солонцы отличаются от солончаков: поверхностные слои их почвы не засолены, а соли, вредные для растений, накапливаются в более глубоких горизонтах. Поверхностный слой солонца бесструктурный, сильно выщелоченный; ниже его расположен уплотненный, слой почвы, насыщенный натриевыми солями. В сухое время года эти слои растрескиваются на глыбы, столбцы. Ниже этих слоев располагается почва, засоленная растворимыми солями.

Весной плотные слои солонца долго задерживают воду на его поверхности. Летом же, когда уплотненные слои высыхают и растрескиваются, выпадающие атмосферные осадки по трещинам устремляются в глубь субстрата, не увлажняя поверхности [28].

3.2. Причины и последствия влияния засоления на растительные организмы.

Засоление приводит к созданию в почве низкого водного потенциала, поэтому поступление воды в растение сильно затруднено. Важнейшей стороной вредного влияния солей является также нарушение процессов обмена. Работами физиолога Б. П. Строганова показано, что под влиянием солей в растениях нарушается азотный обмен, что приводит к интенсивному распаду белков, в результате происходит накопление промежуточных продуктов обмена веществ,

токсически действующих на растение, таких как аммиак и другие, резко ядовитые продукты. В условиях засоления отмечено образование таких токсичных продуктов, как кадаверин и путресцин, являющихся аналогами трупного яда [25]. На фоне сульфатного засоления накапливаются продукты окисления серосодержащих аминокислот (сульфоксиды и сульфоны), которые также являются ядовитыми для растений. Повышенная концентрация солей, особенно хлористых, может действовать как разобщитель процессов окисления и фосфорилирования и тем самым нарушать снабжение растений макроэргическими фосфорными соединениями. Под влиянием солей происходят нарушения ультраструктуры клеток, в частности изменения в структуре хлоропластов, происходит набухание гранул и ламелл у хлоропластов [18].

Наиболее устойчивыми к солям являются митохондрии. Однако солевой стресс может способствовать их набуханию, что сопровождается разобщением окислительного фосфорилирования и нарушением проницаемости мембран. Нарушение сопряженности окисления с фосфорилированием, в свою очередь, лишает растительный организм механизма аккумуляирования энергии. При этом опасным для растительной клетки является то, что АТФ-азная активность переноса энергии меняет свое направление и из поставщика АТФ превращается в его потребителя. Таким образом, в растительном организме наступает «энергетический голод» [1]. Особенно это проявляется при хлоридном засолении.

Показано неблагоприятное влияние ионов в повышенных концентрациях на число делящихся клеток в меристеме и их размеры, отмечено увеличение времени митотического цикла и метафазы [26].

Вредное влияние высокой концентрации солей связано с повреждением поверхностных слоев цитоплазмы, вследствие чего возрастает ее проницаемость, теряется способность к избирательному накоплению веществ [1, 40]. Соли поступают в клетки пассивно вместе с транспирационным током

воды. Поскольку в большинстве случаев засоленные почвы располагаются в районах, характеризующихся высокой летней температурой, интенсивность транспирации у растений очень высокая. В результате солей поступает много, и это усиливает повреждение растений.

Надо учесть также, что на засоленных почвах большая концентрация натрия препятствует накоплению других катионов, в том числе и таких необходимых для жизни растения, как калий и кальций.

Снижение продуктивности растений в условиях хлоридного засоления определяется угнетением их роста, который является интегральной характеристикой реакции растений на изменение окружающей среды. Степень угнетения растений и снижения биомассы находится в прямой коррелятивной зависимости от концентрации соли в субстрате и продолжительности засоления [43]. Однако прямая зависимость между накоплением ионов в растениях и уровнем их солеустойчивости до сих пор не выявлена. Неясен вопрос о косвенном влиянии солей на рост растений. Некоторые авторы утверждают, что главной причиной замедления роста растений в условиях засоления следует считать не прямое влияние избытка солей в их тканях, а ослабление способности корней поставлять в побеги необходимые для их роста продукты метаболизма, т. е. замедление поступления питательных элементов из субстрата, угнетение их метаболизма в корнях и транспорта в побеги. В частности, подчеркивается, что угнетение роста растений в начале онтогенеза является следствием торможения поступления и превращения отдельных элементов минерального питания [16, 38].

Определенный интерес представляет вопрос о различиях в уровне солеустойчивости разных органов растений. Отрицательное действие высокой концентрации солей сказывается раньше всего на корневой системе растений. При этом в корнях страдают наружные клетки, непосредственно соприкасающиеся с раствором соли. Характерной особенностью корневых систем на почвогрунтах с глубинным засолением является их поверхностное

распространение. Внезапное увеличение концентраций NaCl в среде приводит к скачкообразному увеличению ионной проницаемости корневой системы [4]. Корни растений при избытке солей теряют тургор, отмирают и, ослизняясь, приобретают темную окраску.

Исследования [43] показали, что корни более чувствительны к засолению, чем надземные органы. Однако известны и факты положительного влияния засоления субстрата на накопление массы корней при замедленном росте побегов [12].

Повреждающее действие засоления усиливается при недостаточной обеспеченности растения основными элементами минерального, питания, что, по-видимому, обусловлено угнетением корней. В то же время исследования поглощающей функции корней показали, что при засолении уменьшается их общая и рабочая адсорбирующая поверхность. Однако при этом возрастает отношение рабочей поглощающей поверхности к недействительной [43]. Формирование целостной корневой системы растений при засолении изучено недостаточно и на ограниченном числе культур. К тому же полученные данные носят противоречивый характер. В частности, у ячменя установлено уменьшение количества боковых корней и их длины, общего числа корневых волосков, тогда как у проростков кукурузы и ответ на угнетение главного корня увеличивались число придаточных корней и их суммарная длина при значительном снижении сухой массы [12, 27].

В стебле наиболее подвержены действию солей клетки проводящей системы, по которым раствор солей поднимается к надземным органам [48]. При натриево-хлоридном засолении побеги короткие, быстро заканчивают свой рост.

Листья также в значительной мере чувствительны к засолению. Общей реакцией для многих сельскохозяйственных культур является отмирание нижних листьев (особенно у кукурузы), подсыхание кончиков листьев. Для

томата характерно изменение окраски листьев от темно-зеленой к светло-зеленой с желтым оттенком — явный признак солевого повреждения.

Важное значение для жизнедеятельности растений в условиях засоления имеет изменение водно-осмотического режима, особенно степень осморегуляции растений. У растений, выращиваемых на засоленном субстрате, во всех органах увеличивается осмотический потенциал клеточного сока, а осмотический градиент между листьями и корнями по мере увеличения засоления возрастает. В основном это обусловлено накоплением в клетках повышенных количеств осмотически активных гидрофильных ионов солей. Как считают исследователи [11, 18, 47], причиной увеличения осмотического потенциала клеточного сока является также повышение концентрации в клетке низкомолекулярных органических соединений, обусловленное изменениями реакций метаболизма. Многие авторы придерживаются мнения, что повышение осмотического потенциала клеточного сока растений является защитно-приспособительной реакцией в условиях засоления.

С увеличением концентрации соли наблюдается тенденция к снижению суккулентности растений, что свидетельствует о подавлении способности к осморегуляции. То есть с увеличением концентрации хлорида натрия растения теряют способность сохранять оводненность органов и это отрицательно сказывается на их солеустойчивости. Но в то же время разные виды растений обладают различной способностью регулировать содержание воды в своих тканях. Так C_3 растения регулирует содержание воды в своих органах хуже, чем C_4 [17].

У культурных растений при произрастании на засоленной почве заметным изменениям подвержено также и микроскопическое строение вегетативных органов. Исследования, проведенные Чухлебовой и Беловой, показали, что на засоленной почве диаметр корней кукурузы уменьшился в 1,2 раза. Клетки экзодермы и мезодермы первичной коры обнаруживали мелкоклеточность в сравнении с корнями контрольных растений. При этом

количество клеток первичной коры не изменялось, а сокращение диаметра происходило за счет мелкоклеточности. Заметным изменениям подвергается строение центрального цилиндра. Они заключаются в изменении диаметра, сокращении количества лучей ксилемы и пропускных клеток в эндодерме.

У опытных растений, испытывающих недостаток влаги в силу высокого осмотического потенциала засоленной почвы, наблюдается увеличение количества волосков в зоне всасывания почти в 2 раза.

Фактор засоленности почвы обуславливал уменьшение листовой пластинки в 1,4 раза, увеличение количества проводящих пучков и снижение числа обкладочных клеток. В клетках мезофилла растений засоленного фона при глазомерной оценке обнаруживалось увеличение количества хлоропластов, а также отмечалось большее количество моторных клеток, характеризующих изменение структур листа в сторону ксерофитности. Размеры моторных клеток уменьшаются в 2,3 раза. В зоне расположения моторных клеток у растений, испытывающих засоление, уменьшается число обкладочных клеток, являющихся местом локализации фотосинтеза.

Засоление приводит к изменениям устьичного аппарата. При этом уменьшаются размеры устьиц, а их количество на единицу площади увеличивается.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что на фоне засоления реакция корневой системы кукурузы направлена на приспособление к затрудненному водному режиму, ассимиляционная поверхность проявляет тенденцию к изменениям в сторону ксерофитности и снижению интенсивности фотосинтеза [46].

В результате обобщения данных о влиянии засоления среды выделены следующие факторы угнетения растений при засолении [12]:

- 1) Затруднено водоснабжения целого растения и, следовательно, отрицательные изменения в работе механизмов осморегуляции;

- 2) Дисбаланс минерального состава среды, в результате которого происходят нарушения минерального питания растений;
- 3) Стресс на сильное засоление;
- 4) Токсикация.

3.3. Механизмы адаптации к засолению.

Приспособление растений к условиям засоления осуществляется многими путями. Наиболее важные среди них - осморегуляция и специализация, или модификация транспортных процессов. Поэтому для получения солеустойчивых форм растений необходимо тщательно изучить транспорт ионов в зависимости от ионного состава среды и генотипа растений. Солеустойчивые виды обладают способностью накапливать Na^+ в вакуолях, абсорбировать его из ксилемы и транспортировать в среду. Особенности $\text{K}-\text{Na}$ обмена на плазмалемме и накопление Na^+ и Cl^- в вакуолях клеток и в клеточных стенках отмечены в некоторых исследованиях, где высказано предположение о существовании высокоэффективного механизма для откачивания ионов Na у солеустойчивых растений. В исследованиях детально изучен баланс ионов и связь его с солеустойчивостью растений. Показано, что повышенная солеустойчивость растений обусловлена, во-первых, выведением Na^+ и Cl^- из молодых листьев, во-вторых, преимущественно базипетальным передвижением Na^+ из листьев и выведением его в субстрат и, в-третьих, ограничением передвижения Cl^- из корня в стебель [12].

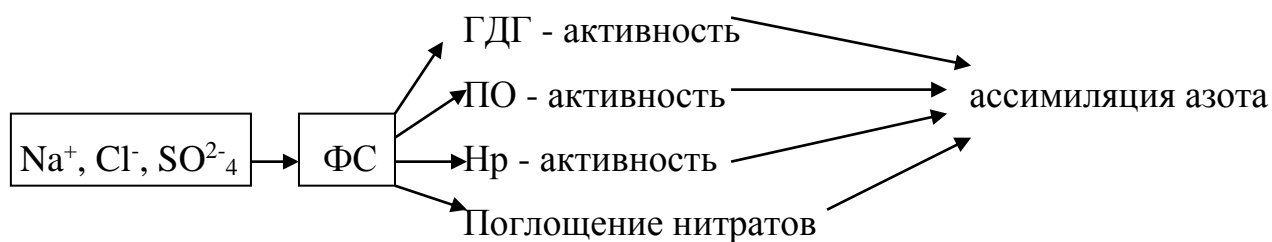
Первостепенную роль в росте устойчивости растений последовательному воздействию факторов стресса ряд ученых отводит повышению пролина. У растений аккумуляция пролина распространяется на относительно небольшую, но метаболически значимую цитоплазматическую фракцию клетки, которая составляет от 5 до 10% от общего клеточного объема. Он оказывает протекторное действие на стерическую структуру клеточных биополимеров и поддерживает их интактную гидрационную сферу. Пролин обладает высокой растворимостью в воде. Гидрофильное поведение пролина необычно, так как

молекулы его владеют не только гидрофильной и гидрофобной частью. На основе изучения свойств пролина физико-химическими методами сделан вывод, что высокая растворимость аминокислоты проистекает из способности ее молекулы благодаря наличию гидрофильных и гидрофобных групп образовывать агрегаты. Образовавшиеся полимеры ведут себя как гидрофильные коллоиды. Поэтому пролин не действует на белки. Подобно детергентам и не вмешивается в интермолекулярные гидрофобные взаимодействия белков, что ведет их к денатурации, а связывается только с поверхностными гидрофобными остатками. Высокая растворимость пролина в сочетании с его очень низкой способностью ингибировать ферменты может увеличивать растворяющий объем клетки, тем самым, снижая концентрацию солей с цитозоле. Необычный характер взаимодействия агрегатов молекул параллельно с белками повышает растворимость последних и защищает их от денатурации. Шевяковой высказана гипотеза о действии пролина как осморегулятора [47].

Известно, что высокие концентрации солей прямо и ли косвенно подавляют синтез белка, разрушают структуру и ингибируют активность ферментов первичной ассимиляции азота [18, 40]. Это приводит к накоплению в тканях растений аминокислот, резкое повышение некоторых из них – тирозина, лейцина, фенилаланина неблагоприятно действует на жизнедеятельность растений. Наряду с этим в тканях растений на засолении усиливается гликолиз и пентозофосфатный цикл [42]. Образующиеся при гликолизе и в пентозофосфатном цикле трех- и четырех- углеродные фрагменты (ФЕП, эритрозо-4-фосфат) служат исходными предшественниками в биосинтезе фенольных соединений (ФС). Увеличение размера пула эндогенных предшественников ФС, доступных ферментам их биосинтеза, активируют процесс образования и накопления полифенолов у растений при засолении среды. В ответ на действие солевого стресса в растении образуются и накапливаются низкомолекулярные соединения типа пролина, бетаина,

полиаминов, органических кислот, сахаров, пептидов [18, 40, 47]. Достановой установлено важное значение в механизме солеустойчивости растений также и обмена ФС, показана особая роль лигнина в адаптации, который может быть биохимическим маркером старения клеток и засоленности среды, а также выявлена специфика ответной реакции на воздействие качественного состава солей и их концентраций [11].

В активно метаболизирующей клетке ФС находятся в виде гликозидов или простых и сложных эфиров с низкой метаболической активностью. Поэтому повышенный уровень свободных форм ФС у растений на фоне засоления будет содействовать усилению их функциональной активности. Менее полярные свободные формы ФС в пределах физиологических концентраций, стабилизируют клеточные мембраны за счет водородных и гидрофобных связей, а их высокая антирадикальная и антиокислительная активность повышает устойчивость мембран к повреждению. Кроме того, ФС могут быть использованы в качестве запасных дыхательных субстратов, что особенно важно в стрессовых ситуациях. Опыты, проведенные в модельных схемах и *in vitro*, подчеркивают важность ФС в регуляции ростовых процессов и активности оксидоредуктаз у растений при засолении среды (пероксидазы, полифенолоксидазы, глутаматдегидрогеназы, ИУК-оксидазы). Функциональный вклад ФС оказывается существенным для солеустойчивости, о чем свидетельствует повышение пропорции ФС во фракции белка, скоординированность дозовых кривых накопления ФС, белка и активности ферментов в корнях растений при действии различных концентраций засоляющих ионов. Есть основание полагать, что ФС в клетках солевых растений оказывают регуляторное действие на некоторые обменные процессы, тесно связанные с адаптацией и способствуют реализации шунтовых путей метаболизма, в частности, в ассимиляции азота:



Характер участия ФС в адаптации многопланов, что расширяет круг приспособительных реакций, направленных на выживание растений в экстремальных условиях.

Участие ФС в механизме солеустойчивости растений можно представить в виде схемы (по Достановой Р. Х., 1994), где:

ФС – фенольные соединения, ПО – пероксидаза, ПФО – полифенолоксидаза, ГДГ – глутаматдегидрогеназа, Нр – нитратредуктаза, ЛГ – лигнин.

●→ - действие солей, ◆→ - предполагаемое влияние.

3.4. Растения засоленных почв – галофиты.

Растения, приспособленные к существованию в условиях избыточного засоления, называют *галофитами* (от греч. «galos» — соль, «phyton» — растение). Это солеустойчивые растения, произрастающие на различных почвах по берегам соленых озер и морей, и особенно на засоленных почвах в степных и пустынных областях. Они отличаются от *гликофитов* — растений незасоленных водоемов и почв — рядом анатомических особенностей и особенностей обмена веществ. Галофиты защищаются от избыточной концентрации солей тремя основными способами: 1) поглощением большого количества солей и концентрированием их в вакуолярном соке, что приводит к созданию высокого осмотического давления; 2) выведением поглощаемых солей из клеток вместе с водой с помощью специализированных солевых желёзок и удалением избытка солей с опавшими листьями; 3) ограниченным поглощением солей клетками корней [31].

По мнению ученых, высокая солеустойчивость галофитов может быть связана с рядом защитно-приспособительных физиологических особенностей клеток (высокая обводненность цитоплазмы, способность связывать токсические соли органическими веществами клетки и т. д.) [28].

Все галофиты можно разделить на три группы [:

1) Настоящие галофиты (*эвгалофиты*) — наиболее солеустойчивые растения, накапливающие в вакуолях значительные концентрации солей.

2) Солевыделяющие галофиты (*криногалофиты*), поглощая соли, они не накапливают их внутри тканей, а выводят из клеток с помощью секреторных желёзок (гидатод), расположенных на листьях.

3) Соленепроницаемые галофиты (*гликогалофиты*) приспособляются к произрастанию на засоленных почвах благодаря накоплению в тканях органических веществ. Высокое осмотическое давление в их клетках поддерживается за счет продуктов фотосинтеза, а не минеральными солями. Клетки этих растений малопроницаемы для солей.

3.5. Метод борьбы с засолением почвы и повышения солеустойчивости растений.

В сельскохозяйственном производстве основным методом борьбы с засолением является мелиорация засоленных почв, создание надежного дренажа и промывка почв после сбора урожая. На солонцах (почвы, содержащие много натрия) мелиорацию осуществляют с помощью гипсования, которое приводит к вытеснению натрия из почвенного поглощающего комплекса и замещению его кальцием.

Внесение в почву микроэлементов улучшает ионный обмен растений в условиях засоления. Солеустойчивость растений увеличивается после применения предпосевного закаливания семян. Для семян хлопчатника, пшеницы, сахарной свеклы достаточна обработка в течение часа 3%-ным раствором NaCl с последующим промыванием водой (1,5 ч). При такой «закалке» снижается проницаемость протоплазмы для солей, повышается порог её коагуляции солями, меняется характер обмена веществ - растения, выросшие из таких семян, характеризуются более низкой интенсивностью обмена, но являются более устойчивыми к хлоридному засолению [39]. Для закалки к сульфатному засолению семена в течение суток вымачивают в 0,2%-ном растворе сульфата магния.

Все приспособительные особенности галофитов, хотя и заложены в их наследственной основе, проявляются в процессе их роста на засоленных почвах. В настоящее время наряду с выведением солеустойчивых сортов культурных растений интенсивно развиваются методы генной инженерии, которые позволяют повысить устойчивость растений к неблагоприятным факторам. Задача заключается в том, чтобы найти комплекс генов, ответственный, в частности, за солеустойчивость, и научиться вводить их в клетки неустойчивых растений.

III. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ.

1. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.

1.1. Характеристика объекта исследования.

а) Особенности морфологии.

Кукуруза - однолетнее растение семейства Мятликовые. Однодомное, раздельнополое, перекрестноопыляющееся. В диком состоянии не найдено.

Корневая система мощная, мочковатая, многоярусная, сильноразветвленная, способная на почвах с рыхлым сложением подпахотных горизонтов проникать на глубину до 3 м. Распространяется в радиусе более 1 м. Анатомическая особенность строения корневой системы кукурузы - наличие воздушных полостей, свидетельствующие о повышенной чувствительности корней к наличию кислорода. В фазе выметывания из ближайших к поверхности почвы стеблевых узлов возникают воздушные (опорные) корни. Они препятствуют полеганию растений, а при влажной погоде и окучивании укореняются. Максимального развития корневая система достигает в фазу восковой спелости.

Стебель кукурузы толщиной от 2 до 7 см, хорошо облиственен, прямостоячий, округлый, гладкий. Высота растений колеблется от 60 см до 6 м. Между высотой стебля и скороспелостью выявлена отрицательная корреляция. Стебель состоит из заполненных сердцевинной междуузлий, разделенных утолщенными стеблевыми узлами; 3-5 сближенных междуузлий находятся в почве. Каждый узел охватывает влагалище листа. Число узлов и, следовательно, листьев - устойчивый сортовой признак. Стебель способен к ветвлению, развивая боковые побеги-пасынки.

Листья кукурузы крупные, линейные, цельнокрайные, сверху опушенные, в чередующемся порядке расположены по двум противоположным сторонам стебля. Влагалища листьев плотно облегают стебель. Число их от 8 до 45. Скороспелые сорта имеют меньше листьев, чем позднеспелые. Растения с узкими листьями, отходящими под острым углом к стеблю, более урожайны, так как мало затеняют друг друга. Максимальной величины площадь листьев

достигает в конце цветения. Обилие устьиц на листьях (на одном растении 100-200 млн.) обеспечивает благоприятные условия для газообмена растений.

На каждом растении кукурузы имеется два типа соцветий: мужское - метелка и женское - початки. Метелка состоит из центральной оси (продолжение верхнего междоузлия) и боковых осей. Колоски метелки двухцветковые, с тремя пыльниками в каждом цветке [36].

Початки (видоизмененные боковые побеги) располагаются в пазухах листьев на верхушке боковых побегов с укороченными междоузлиями и видоизмененными листьями, образующими обертку. Число полноценных початков на растении может быть различно. Початок состоит из оси соцветия (стержень), на котором попарно размещаются рядами колоски с женскими цветками. В каждом колоске закладываются по два цветка, из которых развивается только верхний, нижний атрофируется. Пестик с крупной завязью и очень длинным столбиком. Во время цветения пестики выходят за пределы обертки.

Опыляется кукуруза ветром. Период цветения метелки и початков на одном растении не совпадает (метелка зацветает на 3-8 дней раньше, что обеспечивает перекрестное опыление). Благоприятна для опыления теплая, влажная, с легким ветром погода. При дождливой погоде пыльца смывается, а чрезмерная сухость убивает ее.

Плод - зерновка, обычно голая, крупная. В зависимости от группы и сорта (гибрида) зерновки кукурузы имеют различную окраску - белую, кремовую, желтую, оранжевую, красную и др. В початке в зависимости от сорта и условий выращивания образуется от 200 до 1000 зерен [6].

б) Особенности роста и развития.

Выделяют следующие фазы роста и развития кукурузы: начало и полное появление всходов, начало и полное появление метелок, начало и полное цветение початков (появление нитей), молочное, молочно-восковое состояние зерна, восковая спелость, полная спелость. Длительность межфазных периодов

определяется сортовыми особенностями, погодными условиями и агротехникой.

Продолжительность периода вегетации у кукурузы колеблется от 75 до 180 дней и более. Отмечена тесная зависимость между длиной периода вегетации и числом листьев на растении (коэффициент корреляции 0,82-0,99), а также между длиной периода вегетации и урожаем зерна (0,70) [5].

в) Особенности биологии.

Требования к температуре. Кукуруза - теплолюбивое растение. Семена прорастают при температуре 8-10°C, всходы появляются при 10-12°C. Наиболее благоприятная температура для роста растений 25-30 °C, что выше, чем у зерновых колосовых культур. Заморозки в 2-3°C повреждают всходы, а осенью - листья. Кукуруза лучше переносит весенние заморозки, чем осенние. Для кукурузы биологически активной температурой считается температура выше 10°C, ниже которой процессы роста и развития растений практически приостанавливаются.

Требования к влаге. По требовательности к влаге кукуруза относится к мезофитам. Кукуруза хорошо использует осадки второй половины лета и частично осени. Растения накапливают большую органическую массу даже в довольно засушливых районах, чему способствует также хорошее развитие корневой системы. Кукуруза относительно хорошо переносит засуху до фазы выхода в трубку. Недосток же влаги за 10 дней до выметывания и спустя 20 дней после выметывания (критический период) резко снижает урожай. В критический период формируется пыльца и начинается формирование семян. Обильное водоснабжение растений в начале вегетации, нерегулярные или недостаточные поливы в последующий период, когда потребность растений в воде возрастает, значительно снижают урожай зерна кукурузы.

Растения кукурузы переносят временный недостаток воды в почве и пониженную относительную влажность воздуха. Однако длительное привядание листьев угнетает ростовые процессы и нарушает образование

репродуктивных органов. Оптимальные условия увлажнения складываются, когда влажность в корнеобитаемом слое почвы поддерживается поливами на уровне не ниже 75-80% наименьшей влагоемкости. Кукуруза плохо переносит переувлажнение почвы, резко снижая урожай зерна. Из-за недостатка кислорода в переувлажненной почве замедляется поступление в корни фосфора, в результате снижается содержание общего, органического и нуклеинового фосфора, нарушаются процессы фосфорилирования, энергетические процессы в корнях и белковый обмен.

Требования к свету. Кукуруза - светолюбивое растение короткого дня. Быстрее всего зацветает при 8-9-часовом дне. При продолжительности дня свыше 12-14 ч период вегетации удлиняется. Кукуруза требует интенсивного солнечного освещения, особенно в молодом возрасте. Чрезмерное загущение посевов, засоренность их приводит к снижению урожая початков.

Требования к почве. Высокие урожаи кукуруза дает на чистых, рыхлых, воздухопроницаемых почвах с глубоким гумусовым слоем, обеспеченных питательными веществами и влагой, с pH 5,5-7.

Это черноземные, темно-каштановые, темно-серые суглинистые и супесчаные, а также пойменные почвы. Высокие урожаи кукурузы на силос при хорошей агротехнике можно получать и на дерново-подзолистых, осушенных торфяно-болотных почвах нечерноземной зоны. Почвы, склонные к заболачиванию, сильно засоленные, а также с повышенной кислотностью (pH ниже 5) непригодны для возделывания этой культуры.

2) Народнохозяйственное значение.

Кукуруза — одна из основных культур современного мирового земледелия. Это культура разностороннего использования и высокой урожайности. На продовольствие в странах мира используется около 20% зерна кукурузы, на технические цели – 15-20% и примерно две трети - на корм.

В зерне содержатся углеводы (65—70%), белок (9—12%), жир (4—8%), минеральные соли и витамины. Из зерна получают муку, крупу, хлопья,

консервы (сахарная кукуруза), крахмал, этиловый спирт, декстрин, пиво, глюкозу, сахар, патоку, сиропы, мед, масло, витамин Е, аскорбиновую и глутаминовую кислоты. Пестичные столбики применяют в медицине. Из стеблей, листьев и початков вырабатывают бумагу, линолеум, вискозу, активированный уголь, искусственную пробку, пластмассу, анестезирующие средства и др.

Зерно кукурузы — прекрасный корм. В 1 кг зерна содержится 1,34 кормовой единицы и 78 г переваримого протеина. Это ценный компонент комбикормов. Кукурузу используют на зеленый корм, который богат каротином. В корм идут и остающиеся после уборки на зерно сухие листья, стебли и стержни початков кукурузы. В 100 кг кукурузной соломы содержится 37 кормовых единиц, а в 100 кг размолотых стержней — 35.

Как пропашная культура кукуруза — хороший предшественник с севообороте, способствует освобождению полей от сорняков, почти не имеет общих с зерновыми культурами вредителей и болезней [5].

1.2. Методы исследований.

Исследования проводились на базе лаборатории физиологии растений Московского Государственного Областного Университета в период с июня по сентябрь 2003 года. Объектом изучения являлись растения кукурузы сорта Россо. Изучение влияния 6-БАП на рост и биометрические показатели растений кукурузы при разном уровне засоления проводилось в условиях вегетационного опыта (почвенные культуры).

Семена кукурузы проращивались при температуре 20°C в термостате в течение 3 дней, а затем высаживались в сосуды Митчерлиха с почвой на 5 кг. Почва дерново-подзолистая средне-суглинистая. В каждом сосуде в среднем выращивалось по 7 растений.

Эксперимент включал 6 вариантов, разный уровень засоления создавался путём внесения раствора NaCl.

1. Контроль;
2. Обработка 6-БАП;
3. 0,1% NaCl;
4. 0,1% NaCl+6-БАП;
5. 0,2% NaCl;
6. 0,2% NaCl+6-БАП.

Опрыскивание синтетическим аналогом цитокинина 6-БАП концентрацией 4×10^{-5} М (20 мг/л) проводили в фазу кущения растений 10 июля 2003 г. В вариантах без обработки растения опрыскивались водой.

Учет роста проводился каждые 7 дней. Содержание воды, интенсивность транспирации и водоудерживающая способности фиксировались 4 раза.

Уход за растениями осуществлялся в соответствии с общепринятой агротехникой.

В ходе исследований были определены следующие показатели:

1. Высота растений;
2. Содержание воды;

3. Водоудерживающая способность;
4. Интенсивность транспирации;
5. Анатомо-морфологическая структура листа и стебля кукурузы.

Высота растений фиксировалась при помощи измерительной ленты. Содержание воды определялось по разнице между сырой и сухой массой растения, измеренной весовым методом. Анатомо-морфологическую структуру листа и стебля кукурузы анализировали под микроскопом МБР-1 с помощью окуляра-микрометра.

Водоудерживающая способность рассчитывалась по формуле:

$$\text{Водоудерживающая способность} = 100 - \frac{(P_1 - P_3) \times 100}{P_3} [\%], \text{ где}$$

P_1 – сырая масса листа;

P_3 – масса листа через 20 минут после удаления.

Интенсивность транспирации определялась методом, основанным на учёте потери воды листом за короткий промежуток времени.

Определение интенсивности транспирации.

Интенсивность транспирации - это количество воды в г или мг, испаренной с единицы листовой поверхности (1дм²) или единицы веса (1г).

Метод основан на учете потери воды листом за короткий промежуток времени (3 мин.). Лист срывают с растения и быстро взвешивают на торсионных весах (P_1). Через 3 мин. взвешивают повторно (P_2). Разница в весе (ΔP) равна количеству испаренной воды.

Интенсивность транспирации рассчитывают по формуле:

$$I = \frac{\Delta P \times 60 \times 1000}{P_1 \times 3} \quad [\text{мг/г сырого веса в час}], \text{ где}$$

60 – коэффициент перевода в часы;

1000 – коэффициент перевода в граммы.

Полученные данные были статистически обработаны. В таблицах представлены средние значения и их ошибки.

2. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.

2.1. Влияние засоления на растения кукурузы.

а) Влияние уровня засоления на высоту растений.

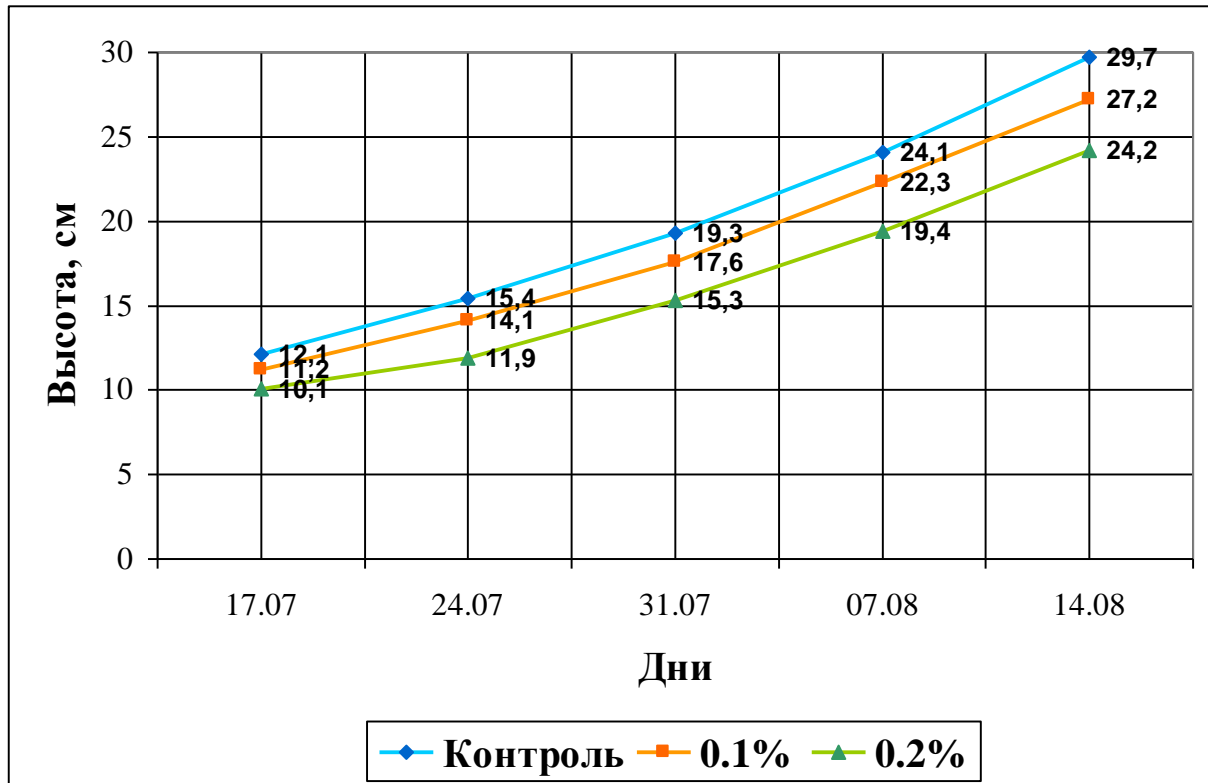
В ходе исследований нас, прежде всего, интересовало влияние уровня засоления на темпы роста кукурузы, в качестве критерия была выбрана высота растений. Данные представлены в таблице 1.

Таблица 1. Влияние уровня засоления на высоту растений кукурузы.

Дата Вариант	Высота растений, см									
	17.07	%	24.07	%	31.07	%	07.08	%	14.08	%
Контроль	12,1 ±0,7	100	15,4 ±0,4	100	19,3 ±0,8	100	24,1 ±0,5	100	29,7 ±0,73	100
0,1%	11,2 ±0,5	92,6	14,1 ±0,7	91,6	17,6 ±0,57	91,2	22,3 ±0,6	92,5	27,2 ±0,43	91,6
0,2%	10,1 ±0,66	83,5	11,9 ±0,6	77,3	15,3 ±0,68	79,3	19,4 ±0,43	80,5	24,2 ±0,5	81,5

Из данных таблицы следует, что снижение высоты растений находится в прямой зависимости от концентрации соли в субстрате. Схожие данные были получены в работах Йоневой, Калининой, Федяевой, Атанасовой [12, 14, 43, 51]. Причем, при увеличении концентрации соли на 0,1%, высота растений уменьшается в среднем на 8-9%. Угнетение роста наблюдается на протяжении всего опыта, что подтверждается данными графика 1, где по оси абсцисс отложены даты измерений, а по оси ординат – высота растений в сантиметрах. Контрольные растения обозначены голубым цветом, выращенные при 0,1% засоления – оранжевым; при 0,2% – зеленым.

Рисунок 1. Влияние уровня засоления на рост растений кукурузы.



б) Влияние засоления на содержание воды и водоудерживающую способность.

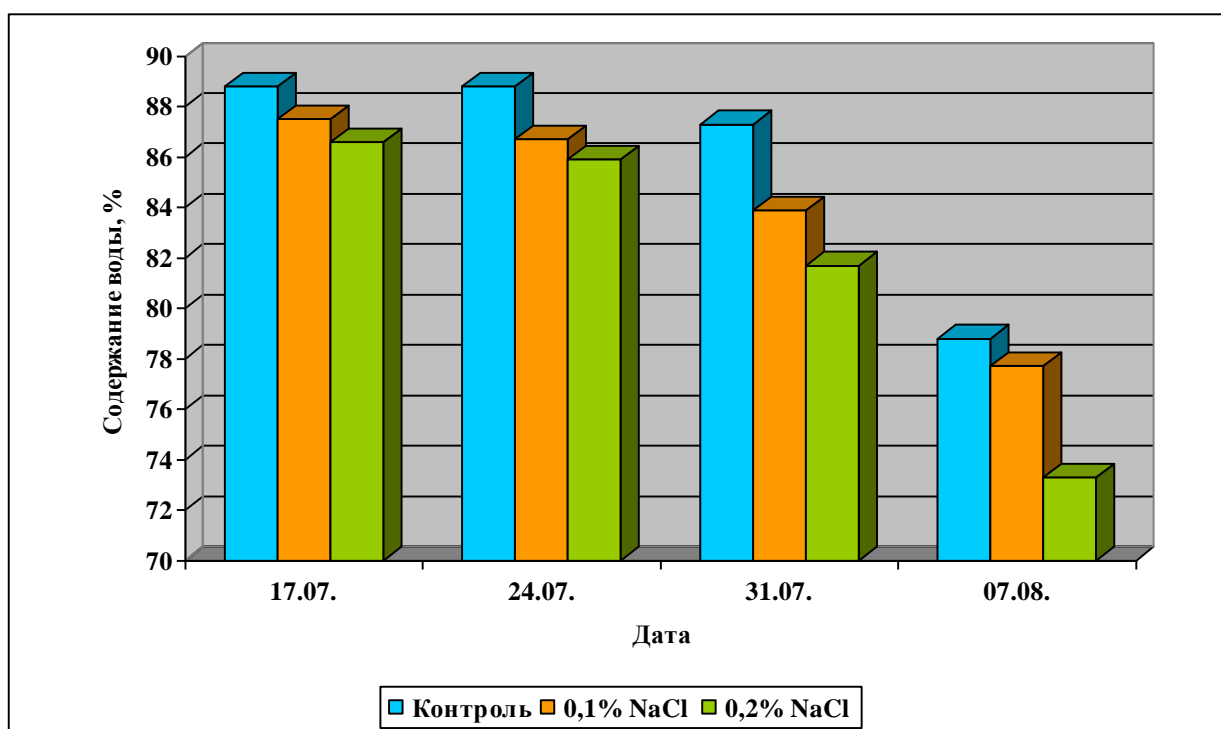
Как известно, увеличение концентрации соли в субстрате сказывается не только на ростовых процессах растения, но и на водном обмене. Для изучения этого вопроса определялось процентное содержание воды в листьях и водоудерживающая способность. Проведенные измерения показали, что по мере повышения уровня засоления, содержание воды в листьях растения снижается. Так, если рассмотреть эти данные в процентном соотношении на 31.07, то видно, что оводненность растений, выращенных при 0,1% засолении, на 3,9% ниже контрольных, а при 0,2% - на 6,4%.

Таблица 2. Влияние уровня засоления на оводненность листьев кукурузы.

Дата Вариант	Содержание воды, %							
	17.07	%	24.07	%	31.07	%	07.08	%
Контроль	88,8 ±4,0	100	88,8 ±3,1	100	87,3 ±1,6	100	78,8 ±1,9	100
0,1%	87,5 ±3,7	98,5	86,7 ±3,7	97,6	83,9 ±2,5	96,1	77,7 ±2,2	98,6
0,2%	86,6 ±3,5	97,5	85,9 ±3,9	96,7	81,7 ±3,1	93,6	73,3 ±3,4	93,0

Снижение содержания воды в листьях растений кукурузы при 0,1% засолении составило от 1,1 до 3,4%, что подтверждается данными рисунка 2, где по оси абсцисс отложены даты измерений, а по оси ординат – содержание воды в листьях в %.

Рисунок 2. Влияние уровня засоления на содержание воды в листьях растений кукурузы.



Для растений, выращенных на почве с 0,2% засолением NaCl, эти цифры составили от 2,2 до 5,6%. В среднем оводненность растений, выращенных при 0,1 % засолении, на 2,3% ниже контрольных, а при 0,2 М - на 4,8%.

Сходная тенденция наблюдается и в опытах по определению водоудерживающей способности (табл.3), но засоление оказывает меньшее влияние на этот показатель.

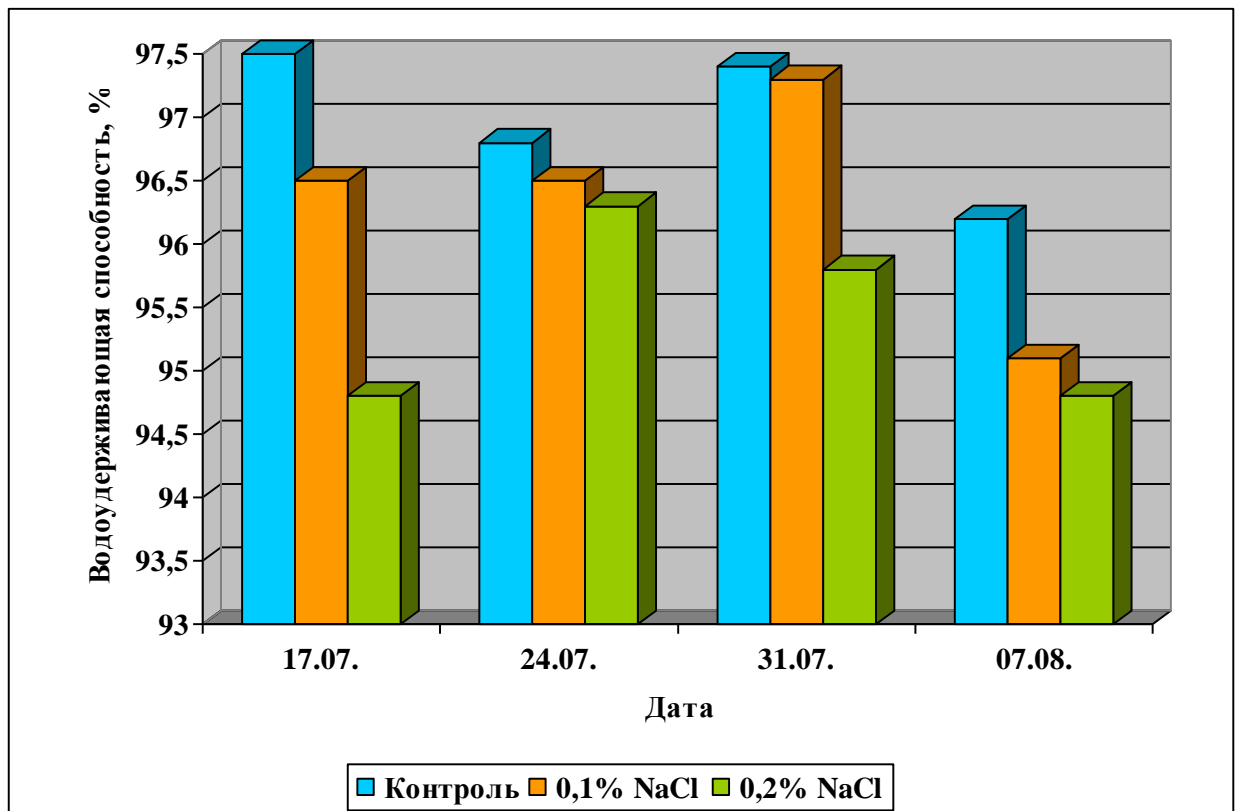
Таблица 3. Влияние уровня засоления на водоудерживающую способность листьев кукурузы.

Дата Вариант	Водоудерживающая способность, %							
	17.07	%	24.07	%	31.07	%	07.08	%
Контроль	97,5 ±4,5	100	96,8 ±3,9	100	97,4 ±2,6	100	96,2 ±3,1	100
0,1%	96,5 ±4,2	99,0	96,5 ±3,8	99,7	97,3 ±2,6	99,9	95,1 ±3,4	98,9
0,2%	94,8 ±4,7	97,2	96,3 ±3,8	99,5	95,8 ±3,0	98,4	94,8 ±3,4	98,5

Так при концентрации соли 0,1%, водоудерживающая способность уменьшилась от 0,1 до 1,1% по сравнению с контролем, а при 0,2% - от 0,5 до 2,7%, что можно видеть на рисунке 3. В среднем водоудерживающая способность понизилась на 0,6% при 0,1% концентрации NaCl; и на 1,6% при 0,2% засолении.

Полученные данные находят отражение в литературе [17]. В целом, можно сказать, что засоление приводит к подавлению способности к осморегуляции, то есть с увеличением концентрации соли растения теряют способность сохранять оводненность органов и это отрицательно сказывается на их солеустойчивости.

Рисунок 3. Влияние уровня засоления на водоудерживающую способность листьев кукурузы.



в) Влияние засоления на интенсивность транспирации.

Содержание воды и водоудерживающая способность – это не единственные показатели водного обмена растений. Более важным критерием является интенсивность транспирации. В таблице 4 и на рисунке 4 приведены данные по влиянию уровня засоления на этот показатель.

Проведенные измерения показали, что интенсивность транспирации растений, выращенных на фоне засоления, снижается с повышением концентрации соли в субстрате. Так, если рассмотреть результаты полученные на 17.07, видно, что интенсивность транспирации у растений, выращенных при концентрации соли 0,2 %, в 2 раза ниже, чем у контрольных; при 0,1 % – на 43,5%. Полученные данные можно объяснить тем, что в условиях засоления растения испытывают недостаток воды, что вызывает накопление АБК в листьях, приводящее к закрытию устьиц и, как следствие, снижению уровня

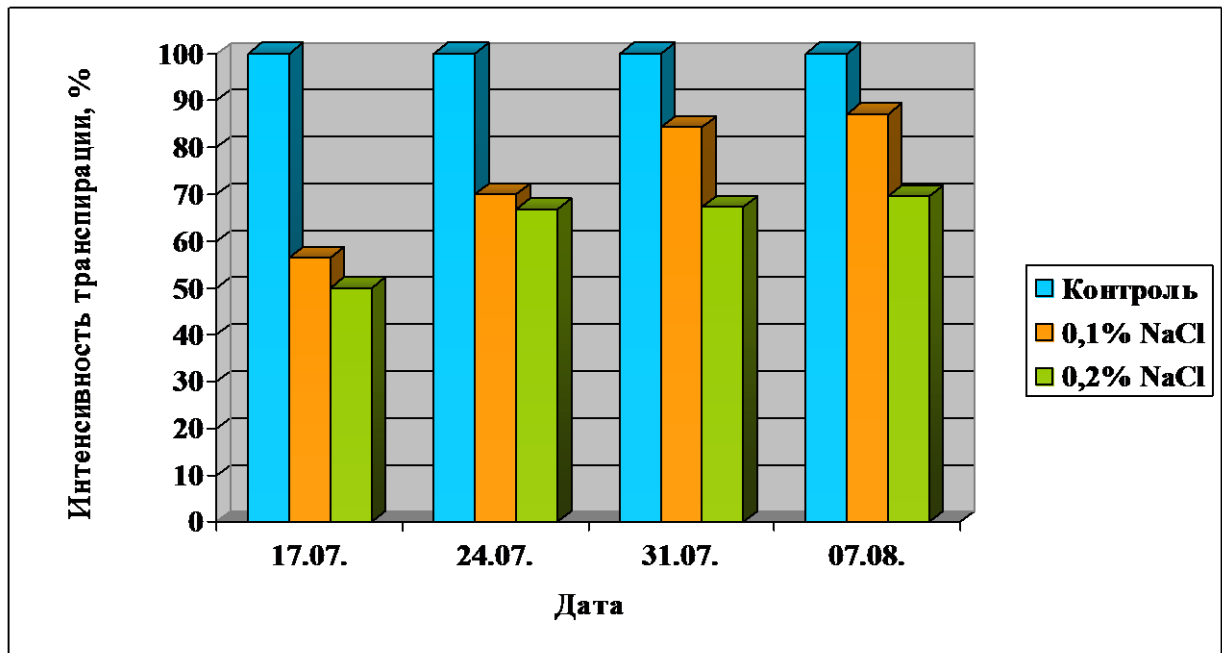
транспирации. Схожие данные были получены Ахияровой Г.Р. и Веселовым Д.С. [3].

Таблица 4. Влияние уровня засоления на интенсивность транспирации листьев кукурузы.

Дата Вариант	Интенсивность транспирации, мг/г сырого веса в час							
	17.07	%	24.07	%	31.07	%	07.08	%
Контроль	276 ± 9	100	244,5 ± 8	100	210 ± 8	100	181,1 ± 9	100
0,1%	156 ± 6	56,5	171,2 ± 6	70	177,1 ± 9	84,3	157,7 ± 7	87,1
0,2%	138 ± 7	50	163,4 ± 6	66,8	141,6 ± 6	67,4	125,8 ± 8	69,5

На рис.4 данные по интенсивности транспирации приведены в процентном отношении. По оси абсцисс отложены даты измерений, а по оси ординат интенсивность транспирации в процентах, за 100% принята интенсивность транспирации листьев контрольных растений. Из данных рисунка видно, что по мере увеличения продолжительности произрастания кукурузы на засоленном субстрате, интенсивность транспирации возрастает и приближается к показателям контрольных растений, хотя в условиях засоления растения испытывают недостаток снабжения водой. Данную тенденцию можно объяснить включением адаптивных механизмов растений и приспособлением к произрастанию на засоленном субстрате.

Рисунок 4. Влияние уровня засоления на интенсивность транспирации листьев кукурузы.



г) Влияние засоления на анатомо-морфологическую структуру.

У культурных растений при произрастании на засоленной почве заметным изменениям подвержено также и микроскопическое строение вегетативных органов. С этой целью при уборке опытных экземпляров нами были изучены флаговые листья и расположенные под ними междоузлия растений кукурузы. В ходе проведённых исследований были зафиксированы различные показатели анатомо-морфологической структуры под микроскопом МБП-1 с помощью окуляра-микрометра. Данные приведены в таблице 5 в делениях окуляра-микрометра.

Из полученных данных прежде всего видно, что фактор засоления обуславливает уменьшение листовой пластинки. Количество жилок же, наоборот, возрастает: для контрольных растений этот показатель равен 12; при концентрации NaCl 0,1% – 14; 0,2% – 18. Ширина моторных клеток и пучков, толщина эпидермы и мезофилла уменьшается с повышением уровня засоления.

При глазомерной оценке у растений засоленного фона обнаруживается большее количество моторных клеток, хотя размеры их уменьшаются, что характеризует изменение структур листа в сторону ксерофитности. Засоление приводит к изменениям устьичного аппарата. При этом уменьшаются размеры устьиц, а их количество на единицу площади увеличивается, о чем можно судить по размерам замыкающих и длине покровных клеток. Полученные данные находят отражение в литературе [46].

Изменения претерпевает и стебель. Засоление приводит к уменьшению длины междоузлия при сохранение его диаметра. Уменьшаются размеры проводящих пучков, ксилемы и флоэмы. Длина ксилемы при 0,1% засолении уменьшилась на 25%, при 0,2% – на 40%; флоэмы при 0,1% – на 25%, при 0,2% – на 28%. Также уменьшились размеры клеток обкладки и сосудов метаксилемы.

В целом, можно сказать, что при увеличении концентрации NaCl в субстрате наблюдаются закономерные изменения в сторону усиления ксероморфизма.

2.1. Влияние 6-БАП на растения кукурузы в зависимости от уровня засоления.

а) Влияние 6-БАП на высоту растений в зависимости от уровня засоления.

Данные представлены в таблице 6 и на рис.5.

Из представленных данных видно, что обработка 6-БАП вызывает увеличение высоты растений, однако степень этого влияния зависит от уровня засоления почвы. Большой эффект от обработки 6-БАП получен на растениях, выращенных при 0,2% концентрации NaCl в субстрате, высота которых увеличилась на 14-30%. Прибавка в росте растений, произрастающих на почве с 0,1% засолением, составила 14-24%; контрольных растений, обработанных 6-БАП – 12-20%.

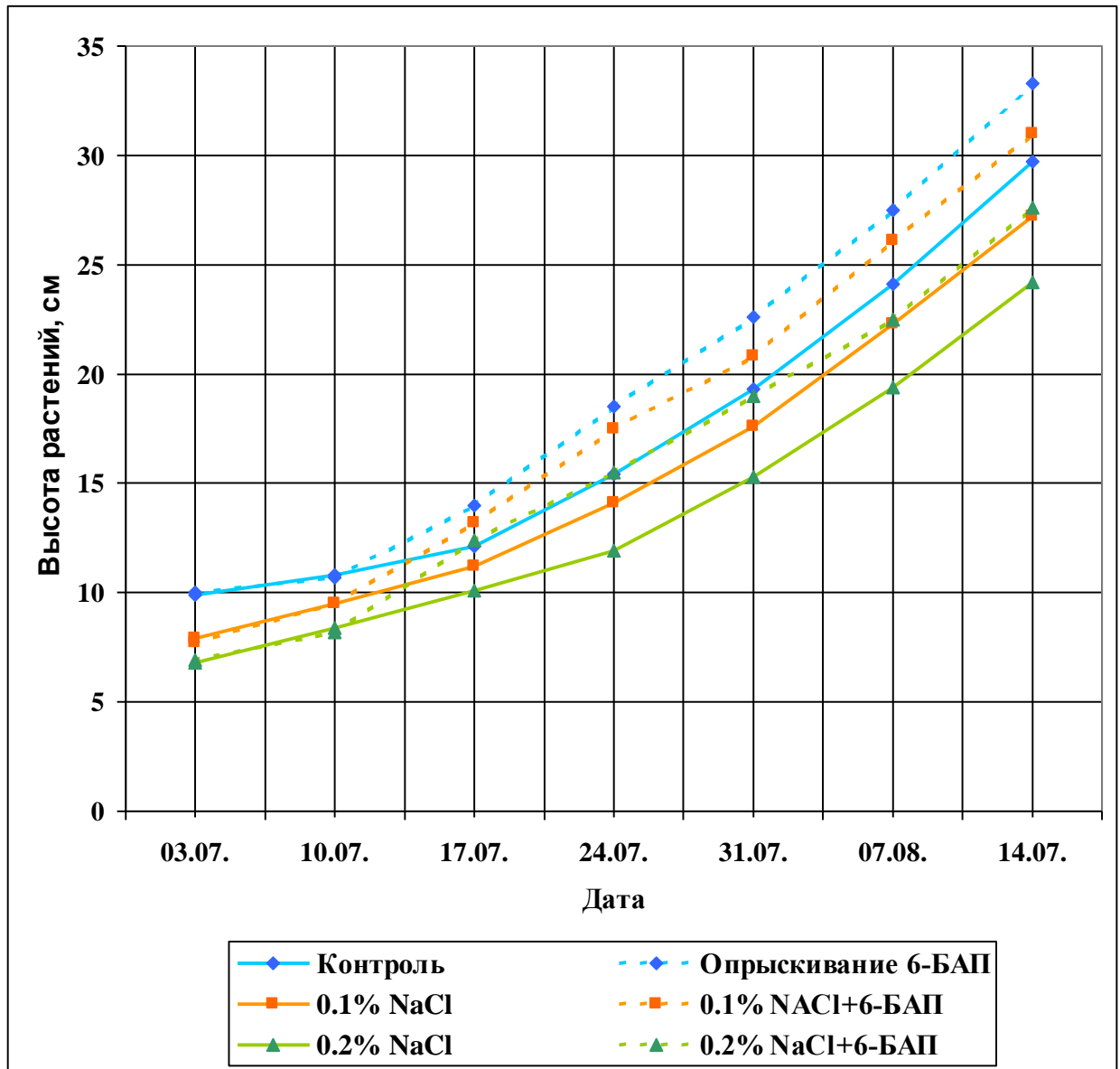
Таблица 6. Влияние 6-БАП на высоту растений кукурузы в зависимости от уровня засоления.

Дата Вариант	Высота растений, см									
	17.07	%	24.07	%	31.07	%	07.08	%	14.08	%
Контроль	12,1 ±0,7	100	15,4 ±0,4	100	19,3 ±0,8	100	24,1 ±0,5	100	29,7 ±0,73	100
Опрыскивание 6-БАП	14,0 ±0,4	115	18,5 ±0,57	120	22,6 ±0,68	117	27,5 ±0,4	114	33,3 ±0,66	112
0,1%	11,2 ±0,5	100	14,1 ±0,7	100	17,6 ±0,57	100	22,3 ±0,6	100	27,2 ±0,43	100
0,1% +6-БАП	13,2 ±0,43	118	17,5 ±0,5	124	20,8 ±0,8	118	26,1 ±0,7	117	31,0 ±0,5	114
0,2%	10,1 ±0,66	100	11,9 ±0,6	100	15,3 ±0,68	100	19,4 ±0,43	100	24,2 ±0,5	100
0,2% + 6-БАП	12,4 ±0,5	123	15,5 ±0,43	130	19,0 ±0,5	124	22,5 ±0,66	116	27,6 ±0,7	114

Значительная прибавка в росте наблюдается в первые 3 недели после обработки синтетическим аналогом цитокинина, и достигает своего максимума на второй неделе после опрыскивания. Затем разница в высоте растений, опрыснутых 6-БАП и не прошедших обработку, начинает становиться менее заметной.

На рис.5 представлен график ростовых процессов опытных растений. Как видно, максимальной величиной характеризуются растения, выращенные на незасоленной почве и обработанные 6-БАП. Опрыскивание синтетическим аналогом цитокинина в некоторой степени снимает угнетающее действие солей на рост растений, о чем может свидетельствовать тот факт, что растения, выращенные при 0,1% концентрации NaCl и обработанные 6-БАП, оказались в среднем на 12% выше контрольных. Вышесказанное свидетельствует о том, что 6-БАП способствует нормализации ростовых процессов, что говорит о повышении адаптивных возможностей растительного организма. Полученные данные находят отражение в литературе [14, 51].

Рисунок 5. Влияние обработки 6-БАП на рост растений кукурузы в зависимости от уровня засоления.



б) Влияние 6-БАП на содержание воды и водоудерживающую способность в зависимости от уровня засоления.

Тенденция по увеличению действия 6-БАП с возрастанием засоленности почвы прослеживалась и в опытах по определению оводнённости листьев кукурузы. Данные представлены в таблице 7.

Таблица 7. Влияние 6-БАП на содержание воды в листьях кукурузы в зависимости от уровня засоления.

Дата Вариант	Содержание воды, %							
	17.07	%	24.07	%	31.07	%	07.08	%
Контроль	88,8 ±4,0	100	88,8 ±3,1	100	87,3 ±1,6	100	78,8 ±1,9	100
Опрыскивание 6-БАП	89,6 ±4,2	100,9	89,4 ±3,2	100,7	88,9 ±2,0	101,8	80,4 ±2,3	102
0,1%	87,5 ±3,7	100	86,7 ±3,7	100	83,9 ±2,5	100	77,7 ±2,2	100
0,1% +6-БАП	88,7 ±4,1	101,4	88,9 ±4,3	102,5	87,1 ±3,4	103,8	78,3 ±2,4	100,8
0,2%	86,6 ±3,5	100	85,9 ±3,9	100	81,7 ±3,1	100	73,3 ±3,4	100
0,2% + 6-БАП	86,9 ±3,5	100,3	85,9 ±3,9	102,9	86,5 ±2,7	105,8	76,0 ±4,2	103,7

Обработка синтетическим аналогом цитокинина вызвала повышение содержания воды по сравнению с контролем. Причём у контрольных растений она составила в среднем 1,1%, выращенных на субстрате с 0,1% засолением – 2,1%; при 0,2% засолении – 3,1%.

Что касается показателей водоудерживающей способности, то их увеличение под действием 6-БАП оказалось незначительным и составило менее 1% (табл.8).

Таблица 8. Влияние 6-БАП на водоудерживающую способность листьев кукурузы в зависимости от уровня засоления.

Дата Вариант	Водоудерживающая способность, %							
	17.07	%	24.07	%	31.07	%	07.08	%
Контроль	97,5 ±4,5	100	96,8 ±3,9	100	97,4 ±2,6	100	96,2 ±3,1	100
Опрыскивание 6-БАП	98,3 ±4,7	100,8	97,0 ±3,9	100,2	98,0 ±2,7	100,6	96,6 ±3,0	100,4
0,1%	96,5 ±4,2	100	96,5 ±3,8	100	97,3 ±2,6	100	95,1 ±3,4	100
0,1% +6-БАП	97,2 ±4,3	100,7	96,8 ±3,9	100,3	97,6 ±2,7	100,3	95,5 ±3,5	100,4
0,2%	94,8 ±4,7	100	96,3 ±3,8	100	95,8 ±3,0	100	94,8 ±3,4	100
0,2% + 6-БАП	96 ±4,4	101,3	96,3 ±3,9	100	97,6 ±3,5	101,9	95,3 ±3,3	100,5

в) Влияние 6-БАП на интенсивность транспирации в зависимости от уровня засоления.

Данные представлены в таблице 9 и на рисунке 6.

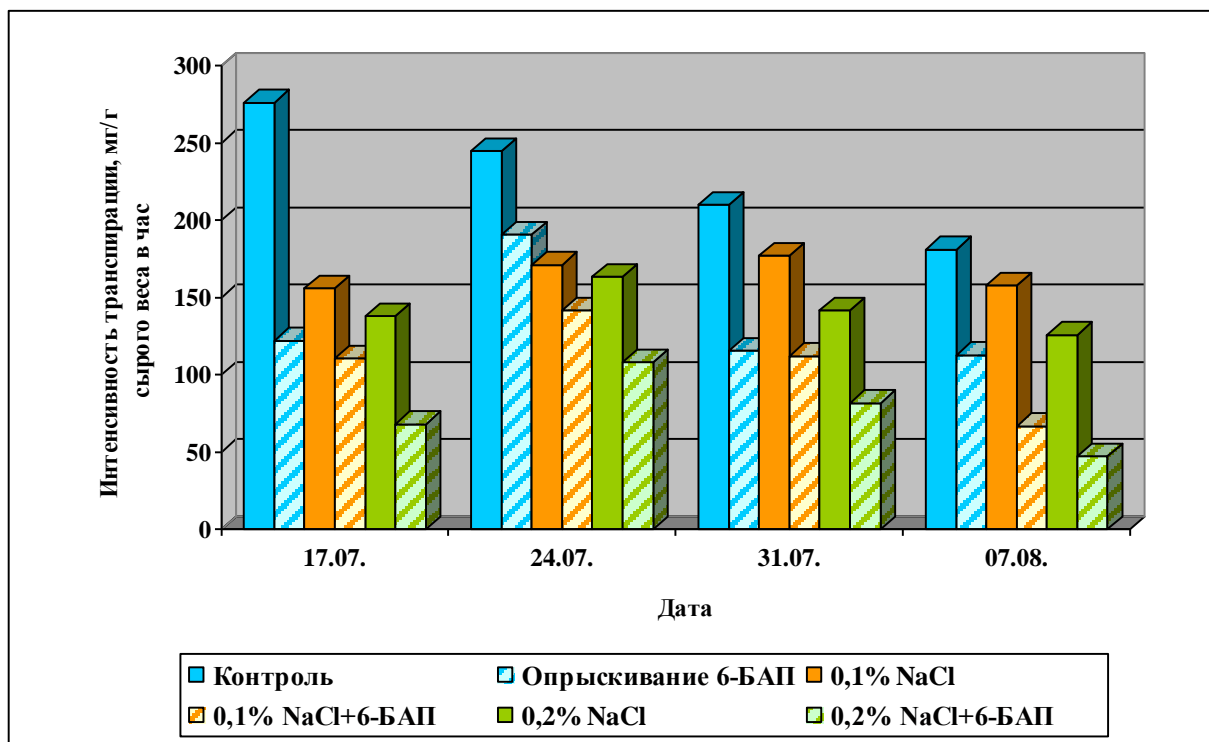
Повышение содержания воды в листьях кукурузы после обработки 6-БАП коррелирует с уменьшением интенсивности транспирации. Так для контрольных растений, обработанных 6-БАП, снижение транспирации составило от 22 до 55,8%, по сравнению с необработанными. Для растений, произраставших при 0,1% засолении, эти цифры составляют 17,2-57,6%; при 0,2% - от 33,8 до 62%.

Таблица 9. Влияние 6-БАП на интенсивность транспирации листьев кукурузы в зависимости от уровня засоления.

Дата Вариант	Интенсивность транспирации, мг/г сырого веса в час							
	17.07	%	24.07	%	31.07	%	07.08	%
Контроль	276 ± 9	100	244,5 ± 8	100	210 ± 8	100	181,1 ± 9	100
Опрыскивание 6-БАП	122 ± 6	44,2	190,8 ± 9	78	115,4 ± 7	55	112,7 ± 9	62,2
0,1%	156 ± 6	100	171,2 ± 6	100	177,1 ± 9	100	157,7 ± 7	100
0,1% +6-БАП	110,5 ± 8	70,8	141,8 ± 7	82,8	112,2 ± 8	63,4	66,9 ± 8	42,4
0,2%	138 ± 7	100	163,4 ± 6	100	141,6 ± 6	100	125,8 ± 8	100
0,2% + 6-БАП	68 ± 6	49,3	108,1 ± 6	66,2	81,8 ± 7	57,8	47,3 ± 6	38

Максимальное снижение интенсивности транспирации при обработке синтетическим аналогом цитокинина наблюдается у растений, выращенных при 0,2% концентрации NaCl в субстрате, что подтверждает тенденцию по увеличению влияния 6-БАП с возрастанием степени засоления.

Рисунок 6. Влияние обработки 6-БАП на интенсивность транспирации листьев кукурузы в зависимости от уровня засоления.



г) Влияние 6-БАП на анатомо-морфологическую структуру в зависимости от уровня засоления.

Обработка 6-БАП повлияла не только на ростовые и водные показатели растений кукурузы, но затронула и анатомо-морфологическую структуру. Данные приведены в таблице 10. Так, если говорить о листе, то, прежде всего, под влиянием цитокинина произошло увеличение размеров листовой пластинки, ширины моторных клеток и проводящих пучков; также увеличилась длина замыкающих клеток устьиц и покровных клеток эпидермы. В то же время, под влиянием 6-БАП произошло уменьшение толщины мезофилла, при сохранении числа рядов клеток, а также снизилась толщина эпидермы. Что же касается числа жилок, то их количество увеличилось только у растений, выращенных при 0,2% засолении; обработка 6-БАП не сказалась и на ширине замыкающих клеток устьиц.

Некоторые изменения наблюдались и в анатомо-морфологической структуре стебля кукурузы. Под влиянием цитокинина произошло незначительное увеличение длины и диаметра междоузлия. Более значительным изменениям подверглись проводящие пучки, длина которых увеличилась, при одновременном уменьшении ширины. Также увеличивается ширина флоэмы и ксилемы, и диаметр сосуда метаксилемы, в то время как размеры клеток обкладки уменьшаются.

Однако, исходя из полученных результатов, не была выявлена какая-либо закономерность действия 6-БАП с увеличением концентрации соли. Поэтому данный вопрос требует дальнейшего изучения.

ВЫВОДЫ

1. Фактор засоления отрицательно сказывается на жизнедеятельности растений кукурузы. Засоление приводит к подавлению ростовых процессов, снижению оводнённости, водоудерживающей способности и интенсивности транспирации листьев кукурузы. В анатомо-морфологической структуре ассимиляционной поверхности наблюдаются закономерные изменения в сторону усиления ксероморфизма.

2. Величина отрицательного влияния засоления находится в прямой зависимости от концентрации соли в субстрате.

3. Обработка 6-БАП снимает угнетающее действие солей и способствует нормализации ростовых процессов, увеличению содержания воды и водоудерживающей способности, а также снижению интенсивности транспирации, что говорит о повышении адаптивных возможностей растительного организма.

4. Степень положительного влияния 6-БАП зависит от уровня засоления почвы. Максимальный эффект от обработки наблюдается у растений, выращенных при 0,2% концентрации NaCl в субстрате.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аббасова З. И., Алиахвердиев С. Р., Зейналов Э. М., Гучейнова Н. Б. Конформационные изменения митохондрий при солевом стрессе.//Третий съезд Всероссийского общества физиологов растений: тезисы докладов, - Санкт-Петербург, - 1993., - 464 с.
2. Артемьева С.С, Солодилова О.С. Активность и изоферментный состав пероксидазы у C_3 - и C_4 - растений при солевом стрессе.//Тезисы участников 6-ой Пущинской школы-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века», 2002
3. Ахиярова Г.Р., Веселов Д.С. Гормональная регуляция роста и водного обмена при засолении. //Тезисы участников 6-ой Пущинской школы-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века», 2002
4. Балконин Ю. В., Строганов Б. П. Значение солевого обмена в солеустойчивости растений.//Проблемы солеустойчивости растений, - под ред. акад. ВАСХНИЛ Имамалиева А. И., - Ташкент, - изд-во «ФАН» Узбекской ССР, - 1989., - с. 45-64
5. Вавилов П. П. Растениеводство, - 5-е изд. - М.: Агропромиздат, - 1986
6. Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г. Ботаника: Морфология и анатомия растений. – (Учеб. Пособие для студентов пед. ин-тов по биол. и хим. спец.), - 2-е изд. Перераб. – М.: Просвещение, - 1988., - 480 с., ил.
7. Верзилов В.Ф. Регуляторы роста и их применение в растениеводстве. - М.: Наука, - 1971
8. Войников В. К., Рудиковский А. В., Побежимова Т. П., Варакина Н. Н. Физиологический стресс и стрессовые белки растений.//Второй съезд Всесоюзного общества физиологов растений: Тезисы докладов II ч., - М., - 1992., - 316 с.
9. Гамбург К.З. Регуляторы роста и рост растений. - М.: Наука, - 1964
10. Дерфлинг К. Гормоны растений. – М.: Мир, - 1985

11. Достанова Р. Х. Фенольный комплекс растений при засолении среды.//диссерт. на соискание ученой степени д. б. н. в форме научного доклада, - Новосибирск, - 1994.
12. Йонева Ж., Петров-Спиридонов А. Е. Биометрические показатели и осмотический потенциал органов растений в условиях хлоридного засоления.//Известия ТСХА, выпуск 3, - 1985, - с. 120-125
13. Кабузенко С. Н., Горшенков А. В., Володькина Л. С. Влияние хлоридного засоления и цитокинина на митотическую активность корней пшеницы и кукурузы // Физиол. и биохимия культурных растений. - 1995. - Т. 27, N1-2. - С.31-35.
14. Калинина Н. А., Драговоз И. В., Яворская В. К. Фитогормональный баланс корней кукурузы на фоне действия хлоридного засоления и 6-БАП.//Ученые записки ТНУ, Том 14 (53) № 1, 2002
15. Калинина Н.А., Кабузенко С.Н. Действие хлоридного засоления и регуляторов роста на содержание белка и активность пероксидазы в корнях кукурузы. //Ученые записки ТНУ, Том 13 (52) № 2, 2002
16. Касумов Н. А. Физиолого-биологические аспекты механизма действия солей на растительный организм. – Баку, - 1983., - 142 с.
17. Кидрей Т. А. Устойчивость C_4 растений к засолению среды корнеобитания.//Вопросы экологии Волжско-Окского междуречья: Межвузовский сборник научных трудов. – Ковров: КГТА, - 1999, - с. 80-83
18. Клышев Л. К. Биохимические и молекулярные аспекты исследования солеустойчивости растений.//Проблемы солеустойчивости растений, - 1989., - 195 с.
19. Кудоярова Г. Р., Теплова И. Р., Докичева Р. А., Усманова И. Ю., Веселов С. Ю. Влияние 6-БАП на рост и содержание ауксинов в проростках

- пшеницы и кукурузы.//Иммуноанализ регуляторов роста в решении проблем физиологии растений, растениеводства и биотехнологии, - Материалы III конференции. – Уфа, 2000
20. Кулаева О. Н. Белки теплового шока и устойчивость растений к стрессу.//Статьи Соровского образовательного журнала. Биология, 1997
21. Кулаева О.Н. Гормональная регуляция физиологических процессов у растений на уровне синтеза РНК и белка. - М., - 1982
22. Кулаева О.Н. Цитокинины, их структура и функции. - М.: Наука, - 1973
23. Летние практические занятия по физиологии растений. – М.: Просвещение, - 1973., - 274 с.
24. Лебедев С. И. Физиология растений. – 3-е изд., перераб. и доп. – М.: Агропромиздат, 1988, - с. 519
25. Лосева А. С., Петров-Спиридонов А. Е. Устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды. – М.: - изд-во МСХА, - 1983., - 47 с.
26. Луценко Э. К., Федюкина Е. М. Функционирование меристем и накопление ионов у растений при разных уровнях засоления.//Известия Северо-Кавказского научного центра высшей школы. Естественные науки, - 1987., - №3, - с. 17-18
27. Минаев С. В., Солдатов С. Е., Таланова В. В., Титов А. Ф. Исследование реакции проростков огурца и пшеницы на хлоридное засоление.//Биологические исследования растительных и животных систем. - Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, - 1992, - с. 17-23
28. Михайловская И. С. Строение растений в связи с условиями жизни: учеб. Пособие для студентов-заочников биологических факультетов пединститутов. - изд. 2-е, перераб. и доп. – М.: Просвещение, 1977, - с. 81-86.
29. Муромцев Г. С. и др. Основы химической регуляции роста и продуктивности растений. - М.: Агропромиздат, 1987

30. Овсянникова Е.Н. Особенности гормональной регуляции ростовых процессов у растений огурца. // Физиологические основы ростовых процессов, - М.: МОПИ, - 1986.
31. Полевой В. В. Физиология растений: Учеб. для биол. спец. вузов. – М.: Высш. шк., 1989, – с. 428-430.
32. Полевой В.В. Фитогормоны. - Л.: ЛГУ, - 1982
33. Похлебаев С.М. Изменение функциональной активности хлоропластов ячменя и пшеницы под действием цитокинина. // Доклады ВАСХНИЛ, 1981.
34. Пушкина Г.П. Влияние гибберелина и кинетина на процесс синтеза и разрушения хлорофилла в проростках кукурузы. - М.: МОПИ, - 1973
35. Ростунов А.А. Влияние азотного питания и фитогормонов на физиологические процессы и рост двух сортов озимой пшеницы разной продуктивности. - М.: 1990
36. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: «Советская наука», - 1952., 391 с.
37. Ситникова О.А., Гриненко О.А., Силкова Л.Г. Регуляторы роста и их действие на растения. - М.: МОПИ, - 1967
38. Строганов Б. П. Метаболизм растений в условиях засоления // 33-е Тимирязевское чтение. – М.: 1973, - 51 с.
39. Строганов Б. П. Растения и засоление почвы. – изд-во АН СССР. – М.: - 1958., - 68 с.
40. Строганов Б. П., Кабанов В. В., Шевяков Н. И., Лапина Л. П., Комирезко Е. И., Попов Б. А., Достанова Р. Х., Приходько Л. С. Структура и функции клеток при засолении. – М.: Наука, - 1970., 318 с.
41. Таланова В.В., Титов А.Ф., Минаева С.В., Солдатов С.Е. Раздельное и комбинированное действие засоления и закаливающихся температур на растения. // Физиология растений. 1993. Т.40. Вып.4. С.584–588.

42. Удовенко Г. В. Солеустойчивость культурных растений. – Л., - 1977., - 216 с.
43. Федяева Т. Ю., Петров-Спиридонов А. Е. Биометрические показатели у кукурузы при постоянном и прогрессирующем хлоридном засолении.//Известия ТСХА, выпуск 3,- 1988., - с. 99-103
44. Чуйкова Л.В. Влияние регуляторов роста на физиолого-биохимические процессы и продуктивность кукурузы.//Регуляторы роста растений, - Воронеж, - 1964
45. Чуйкова Л.В. Особенности физиологического действия регуляторов роста при опрыскивании полевых культур в целях повышения их продуктивности.// автореф. дис. На соискание уч. степ. к.б.н., - Воронеж, - 1964
46. Чухлебова Н. С., Беловолова А. А. Особенности микроскопического строения вегетативных органов кукурузы при засолении почвы.//Применение удобрений, микроэлементов и регуляторов роста в сельском хозяйстве. – Сборник научных трудов.- Ставрополь, - 1993., с. 45-47
47. Шевякова Н. И. Метаболизм и физиологическая роль пролина в растениях при водном и солевом стрессе.//Физиология растений, - 1983., Т. 30. Вып. 4, - с. 768-781
48. Якушкина Н. И. Физиология растений: Учеб. Пособие для студентов биол. Спец. пед. ин-тов. – М.: Просвещение, - 1980., - 303 с., ил.
49. Якушкина Н.И. Фитогормоны и их действие на растение. - М., - 1982
50. Якушкина Н.И., Пушкина Г.П. Изменение интенсивности фосфорилирования в проростках кукурузы под действием гибберелина и кинетина.// Физиология растений, - 1975., Т. 22. Вып. 6
51. Atanassova L., Pissarska M., Stoyanov I. Cytokinins and growth responses of maize and pea plants to salt stress.//Bulg. J. Plant Physiol. – Sofia, 1996, Vol. 22 №1/2, - p. 22-31

ПРИЛОЖЕНИЕ

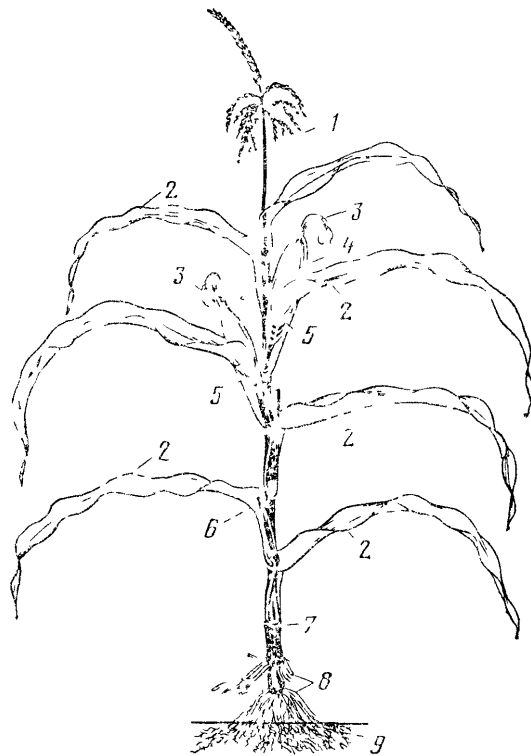


Рис. 1. Строение растения кукурузы.

1 - метелка, 2 - лист; 3 - рыльца, 4 - початок, 5 - листовая обертка початка,
6 - влагалище листа, 7 - стебель, 8 - воздушные корни, 9 - корневая система.



Рис.2. Соцветия кукурузы:

1 - мужское (метелка и колосок);
2 - женское.

