

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ ФІЗІОЛОГІ РОСЛИН І ГЕНЕТИКИ

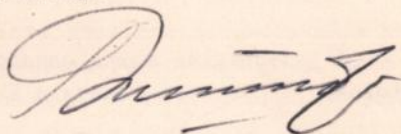
На правах рукопису

ГРИГОРЮК Іван Панасович

РЕАКЦІЯ РОСЛИН НА ВОДНИЙ І ТЕМПЕРАТУРНИЙ СТРЕСИ  
ТА СПОСОБИ ЇЇ РЕГУЛЯЦІЇ

03.00.12 — фізіологія рослин

Автореферат  
дисертації на здобуття наукового ступеня  
доктора біологічних наук



Київ — 1996

ДВ 34.336

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана в Інституті фізіології рослин і генетики НАН України.

Науковий консультант: доктор біологічних наук, професор  
ШМАТЬКО Іван Григорович

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор  
МУСАТЕНКО Людмила Іванівна

доктор біологічних наук, професор  
ЖОЛКЕВИЧ Володимир Миколайович

доктор біологічних наук, професор  
МУСІЄНКО Микола Миколайович

Провідна установа: Національний аграрний університет,  
м.Київ

Захист дисертації відбудеться "20" червне 1996 р.  
на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 50.09.01 по  
захисту дисертацій на здобуття наукового ступеня доктора наук  
при Інституті фізіології рослин і генетики НАН України за  
адресою: 252022, м.Київ-22, вул.Васильківська, 31/17.

З дисертацією можна ознайомитися у бібліотеці Інституту  
фізіології рослин і генетики НАН України.

Автореферат розіслано "14" травне 1996 року.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради

Труханов В.А.

ЛНБ України ім.В.Стефаника



00777010 (M)

Відомості  
ЛНБ  
України  
ім.  
В.Стефаника

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність і ступінь дослідженості тематики дисертації.

Однією з актуальних проблем в Україні є одержання високих та стабільних врожаїв сільськогосподарських культур. Оскільки значна її територія знаходиться в зонах недостатнього або нестійкого зволоження, то вивчення механізмів реакції різних генотипів рослин на водний і високотемпературний стреси має велике теоретичне та практичне значення. В посушливі роки реалізація генетичного потенціалу рослин може зменшуватися на 70 % і більше /Пампуха, Чулаков, 1988/.

Зниження рівня продукційного процесу за посухи зумовляється шкідливим дією водного і високотемпературного стресів, зокрема на структурну та функціональну організацію рослинних клітин /Steponkus, 1981/. За цих умов виникають порушення водообміну /Алексеев, 1948; Гусев, 1959; Петинів, 1959; Жолкевич, 1968; Слейчер, 1970; Levitt, 1972; Hsiao, 1973; Шматько, 1974; Кушніренко, 1975; Жолкевич, Гусев, Капля и др., 1989/, активності ферментних систем /Tood, 1972/, фотосинтезу /Berry, Björkman, 1982; Thebud Santarius, 1982; Chaves, Pereira, 1992/, ліпідного комплексу /Мусиенко, 1985; Мусиенко, Капля, Оканенко, и др., 1985; Prabha Arora Wagle, 1985/, проникності клітинних мембран /Qulnn, 1989/. Дія високих температур спричиняє деструкцію ядра /Сатарова, 1978; Силаева, 1978/, індукцію синтезу абсцизової кислоти - АБК /Пустовойтова, 1978; Chen, Gusta, 1983; Wong, Cowan, Farguhar, 1985; Кефели, Коф, Власов, Кислин, 1989/ і стресових білків /Kimpel, Key, 1985/ в рослинному організмі.

Незважаючи на значну кількість досліджень, присвячених водообміну та посухостійкості рослин, наявна інформація розрізнена і висвітлює лише окремі аспекти проблеми. У зв'язку з цим великої актуальності набуває інтегративний підхід у вивченні реакції рослин на водний і високотемпературний стреси з урахуванням знань про організм як саморегульовану динамічну систему. Щоб узагальнити дані про взаємозв'язок регуляторних факторів, які визначають адаптивність рослин до стресової дії, ми застосували системний підхід. Це дало можливість з'ясувати особливості взаємодії адаптивних реакцій, удосконалити деякі існуючі та розробити нові методи оцінки і способи підвищення стійкості рослин до водного та високотемпературного стресів за допомогою полімерних біологічно активних речо-

вин /БАР/.

В останні роки синтезовано значну кількість БАР, які виявляють регуляторний вплив на водообмін і посилюють адаптивні властивості рослин. Проте застосування багатьох препаратів у рослинництві малоефективно, що пов'язано часто з їх короткочаснов і нестабільнов діев в посушливих умовах. Тому наші дослідження базувались на концепції, що передбачає використання високополімерних БАР, які знижують втрати вологи і послаблюють шкідливу дів водного та високотемпературного стресів на рослини. У зв'язку з цим нами проведено добір і вивчено дів безпечних для довкілля БАР з поверхнево-активним, а також пролонгованим цитокініновим ефектом на структурні й функціональні властивості озимої пшениці та картоплі за посушливих умов.

Мета та основні завдання наукових досліджень. Основнов метов работи було вивчення реакції рослини на водний і високотемпературний стреси різної напруженості й тривалості, а також розробка способів оптимізації продукційного процесу за допомогою поліакриламід /ПАА/, поліуретансемикарбазиду /ПУСК/ та полістимуліну К.

Завданнями досліджень було:

1. Вивчити гідратаційні властивості рослин за умов водного і високотемпературного стресів.
2. Виявити кількісні зміни фізіологічних і біохімічних параметрів, які безпосередньо пов'язані з формуванням стійкості рослин до водного та високотемпературного стресів на різних рівнях організації.
3. Дослідити особливості водообміну і гормонального статусу рослин при дефіциті вологи.
4. Встановити генотипні відмінності реакції рослин на водний і високотемпературний стреси з метов їх використання для оцінки селекційного матеріалу на посухо- і жаростійкість.

5. З'ясувати вплив БАР на структурні і функціональні властивості, стійкість та формування врожав рослин за умов посухи.

Наукова новизна досліджень. Встановлено специфічність реакції генотипів рослин у відповідь на водний і високотемпературний стреси різної напруженості та тривалості. Визначено ступінь стійкості генотипів пшениці й картоплі до погіршення водозабезпечення. За допомогою методів ЯМР спектроскопії та термогравіметрії вперше досліджено динаміку гідратаційних параметрів - w /втрату маси/,  $\Delta H$

/ширину ліній спектрів ЯМР/,  $T_1$  і  $T_2$  /часи релаксації/ в зернівках пшениці при різних температурах. Одержано нові дані про характер мітотичної активності в стеблових і кореневих меристемах ярої пшениці за умов водного та високотемпературного стресів. Вперше встановлено обернену залежність між вмістом сумарних полярних ліпідів і оптичною густиною / $Kd$  / їх екстрактів з листків озимої пшениці та картоплі у кислому водному середовищі. Для визначення вмісту аденілових нуклеотидів, зокрема аденозин-5-монофосфату /АМФ/, аденозин-5-дифосфату /АДФ/ і аденозин-5-трифосфату /АТФ/ в листках рослин застосовано метод спектроденситометричної тонкошарової хроматографії з використанням сканувального спектроденситометра. З метою діагностики генотипної реакції рослин на водний стрес вперше запропоновано коефіцієнт  $B_p$  /сумарне відношення вмісту індолил-3-оцтової кислоти - ІОК, зеатину і зеатинрибозиду до вмісту АБК/ та величина енергетичного заряду -  $E_3$  /сумарне відношення вмісту АТФ і  $1/2$  АДФ до сумарного вмісту АТФ, АДФ та АМФ/. Вперше виявлено антитранспіраційні властивості та розкрито особливості механізму дії ПАА, ПУСК і полістимуліну К на окремі ланки метаболізму, формування адаптивних реакцій озимої пшениці й картоплі за умов погіршення водозабезпечення та високої температури.

Теоретична і практична значущість досліджень. З'ясовано стан води в зернівках пшениці та різних гібридів кукурудзи при високотемпературному стресі різної напруженості й тривалості. Одержані дані важливі для дослідження ролі води в механізмах проростання насіння, теорії гідратації і моделей, які враховують властивості гідратної оболонки насінини, способів регулювання водообміну зернових культур за посушливих умов. Показано, що ПАА, ПУСК і полістимулін К зменшують ступінь деструкції окремих груп полярних ліпідів у мембранах хлоропластів озимої пшениці та картоплі при водному стресі. Структурні та функціональні зміни, що індуковані БАР, сприяють оптимізації процесів водо- і газообміну, а також підсиленню адаптивних властивостей рослин за посухи. Модифіковано деякі існуючі та вперше розроблено нові способи оцінки і підвищення стійкості рослин до водного та високотемпературного стресів, які захищені авторськими свідоцтвами на винаходи /А.с. № І6І4І64 з грифом "Т", 1988 р. А.с. № І76І047, 1992 р./ . Розроблено методичні рекомендації для визначення фізіологічної реакції зернових культур на погіршення водозабезпечення і високі темпе-

ратури. Запропоновано визначення АМФ, АДФ і АТФ в одній пробі листків рослин за допомогою методу спектроденситометричної тонкошарової хроматографії. Створено нову технологію застосування полістимуліну К для підвищення стійкості рослин озимої пшениці й картоплі до посухи.

Реалізація та впровадження наукових розробок. Результати оцінки селекційного матеріалу на посухо- і жаростійкість передані для використання в Селекційно-генетичний інститут Української академії аграрних наук /УААН//м.Одеса/, Науково-дослідний інститут зрошуваного землеробства УААН /м.Херсон/, Науково-виробниче об'єднання /НВО/ "Еліта" УААН /м.Миколаїв/ та інші установи.

Наукові положення та методичні рекомендації використовуються у навчальному процесі за лекційним курсом "Фізіологія рослин" і при виконанні науково-дослідних робіт викладачами та студентами кафедр фізіології й екології рослин Київського університету ім. Тараса Шевченка, фізіології рослин і біотехнології в рослинництві Національного аграрного університету, біохімії Чернівецького державного університету ім.Дрія Федьковича, ботаніки Тернопільського педагогічного інституту, мікробіології, фізіології і біохімії рослин Уманського сільськогосподарського інституту, ботаніки, селекції й насінництва Новгородського сільськогосподарського інституту.

Технологія застосування полістимуліну К, яка апробована на посівах озимої пшениці й посадках картоплі в посушливих умовах Миколаївської та Київської областей, визнана як високоефективна і рекомендована для широкого впровадження у виробництво.

Обґрунтованість і достовірність отриманих результатів. Наукові положення, висновки та рекомендації, сформульовані в дисертації, ґрунтуються на власному експериментальному матеріалі з урахуванням літературних даних. Вони обґрунтовані, оброблені статистично, мають високий ступінь вірогідності та відтворення.

Апробація результатів наукових досліджень. Основні положення дисертації висвітлені на I Всесоюзному симпозиумі з молекулярної і прикладної біофізики сільськогосподарських рослин /Краснодар, 1974/, III, IV і VI з'їздах Українського біохімічного товариства /Донецьк, 1977; Дніпропетровськ, 1982; Київ, 1992/. Всесоюзній конференції "Використання біофізичних методів у генетико-селекційному експерименті" /Кишинів, 1977/, VII Національній конференції

по фізіології рослин /Болгарія, 1980/, I Всесовзній нараді "Спектроскопія координаційних сполук" /Краснодар, 1980/, VII і VIII Всесовзних симпозиумах по водному режиму рослин /Київ, 1981; Ташкент, 1984/, VII і VIII з'їздах Українського ботанічного товариства /Ялта, 1982; Івано-Франківськ, 1987/, Всесовзній нараді "Еколого-фізіологічні дослідження фотосинтезу і водного режиму рослин у польових умовах" /Іркутськ, 1982/, Всесовзному симпозиумі "Фізіолого-біохімічні механізми регуляції адаптивних реакцій рослин і агрофітоценозів" /Кишинів, 1984/, I Міжнародному симпозиумі по регуляторах росту рослин /Болгарія, 1986/, III Міжнародному симпозиумі "Структура і функція кореня" /Чехословакія, 1987/, V Всесовзній міжуніверситетській конференції "Біологія клітини" /Тойлїсі, 1987/, I і II Всесовзних нарадах "Біологічно активні полімери і полімерні реагенти для рослинництва" /Нальчик, 1988; Звенигород, 1991/, II з'їзді Всесовзного товариства фізіологів рослин /Мінськ, 1990/, VIII Конгресі Європейського товариства фізіологів рослин /Бельгія, 1992/, III з'їзді Всеросійського товариства фізіологів рослин /Санкт-Петербург, 1993/, II з'їзді Українського товариства фізіологів рослин /Київ, 1993/, Міжнародній конференції "Навколишнє середовище і здоров'я" /Чернівці, 1993/, I з'їзді Українського біофізичного товариства /Київ, 1994/.

Наукові розробки демонструвалися на ВДНГ й були удостоєні Бронзової медалі /Посвідчення № 55753 від 4.XI.1987 р./ . За цикл наукових праць "Водообмін і посухостійкість рослин" дисертанту в 1991 р. присуджена Премія ім.М.Г.Холодного НАН України.

Публікації. За матеріалами дисертації опубліковано 85 наукових праць, в тому числі 2 монографії /в співавторстві/ і одержано 2 авторських свідоцтва на винаходи.

Структура та об'єм роботи. Дисертація містить експериментальний матеріал, одержаний у відповідності з науковими розробками відділу фізіології водного режиму рослин за темами: "Вивчення водного обміну рослин у зв'язку з їх продуктивністю" /1971-1976 рр., № держреєстрації 72048709/, "Вивчення систем регуляції водного режиму рослин у зв'язку з дією факторів середовища" /1977-1980 рр., № держреєстрації 77024219/, "Вивчення водообміну рослин при слабких і екстремальних стресах з метою його оптимізації" /1981-1985 рр., № держреєстрації 81015993/, "Вивчення адаптивних механізмів водообміну рослин для оптимізації продукційного про-

цесу" /1985-1990 рр., № держреєстрації ОІ.86.0006645/, "Вивчення генотипної регуляції водообміну рослин при водному і температурному стресах" /1991-1995 рр., № держреєстрації ОІ.9.10 ОІ9959/, затверджених постановами Президії НАН України.

Дисертація складається зі вступу, огляду літератури, опису об'єктів та методів досліджень, шести експериментальних розділів, узагальнення, висновків, рекомендацій, списку літератури, який включає 797 праць, в т.ч. 279 - зарубіжних авторів, списку основних скорочень і умовних позначень, та додатку, що містить копії авторських свідоцтв на винаходи, акти організацій про виробничі випробування полістимуліну К на посівах озимої пшениці й картоплі, акти токсиколого-біологічних випробувань полістимуліну К, акти впровадження методичних рекомендацій у навчальний процес та науково-дослідну роботу вищих навчальних закладів.

Робота викладена на 506 сторінках машинописного тексту, містить 81 таблицю та 42 малюнки.

Основні положення, які виносяться на захист.

1. Ступінь стійкості зернівок і меристем пшениці до високих температур і дефіциту вологи можна оцінювати за гідратаційними параметрами методами БМР високої роздільної здатності, спінової луни та термогравіметрії.

2. Реакція рослин на погіршення водопостачання і підвищення температури пов'язана зі зміною оптичних властивостей екстрактів із листків у кислому водному середовищі, структурою полярних ліпідів мембран хлоропластів, величиною осмотичного потенціалу /ОП/, залежить від напруженості й тривалості стресової дії та властивостей генотипу.

3. Обробка рослин ПАА і ПУСК сприяє формуванню захисних реакцій озимої пшениці й картоплі на водний та високотемпературний стреси.

4. Ефективною БАР є полістимулін К, який порівняно з бензиламінопурином /БАП/ у вільній формі, активніше впливає на водо- і газообмін, структурно-функціональні особливості хлоропластів, енергетичний рівень, фітогормональний баланс листків, що сприяє підвищенню стійкості, зменшенню втрат врожаю і якості зерна озимої пшениці та бульб картоплі за посушливих умов.

Особистий внесок дисертанта у розробку наукових результатів полягає у постановці мети і завдань досліджень, складанні науко-

вих програм і схем дослідів, розробці теоретичних і методичних підходів, виконанні експериментів, обробці, аналізі та інтерпретації даних. Автором підібрано об'єкти досліджень, закладено лабораторні, вегетаційні та польові досліди, використано сучасні методи. Матеріали дисертаційної роботи одержано здобувачем самостійно, а також спільно із співробітниками відділу фізіології водного режиму Інституту фізіології рослин і генетики НАН України та інших установ.

Об'єкти і методи досліджень. Об'єктами досліджень обрано сорти озимої і ярої пшениці, картоплі та гібриди кукурудзи. В експерименті використано також перспективні номери ярої пшениці, які створені в Селекційно-генетичному інституті УААН /м.Одеса/.

Рослини пшениці вирощували на суміші Гельрігея і піддавали дії водного стресу / - 1,4 МПа/, який створювали додаванням у поживне середовище поліетиленгліколя з молекулярно масов 20000 і кінцевої концентрації 20 %.

Для дослідження надходження води в листки озимої пшениці використовували воду, збагачену тритієм. Питома радіоактивність розчину становила  $3,2 \cdot 10^{11}$  Бк/м<sup>3</sup>, а експозиція досліду - 1 год. Радіоактивність зразків вимірювали на рідинному сцинтиляційному лічильнику "Бета-2".

У вегетаційних дослідах рослини пшениці й картоплі вирощували в посудинах Вагнера, які містили 7 і 16 кг абсолютно сухого дерново-опідзоленого ґрунту. Вологість ґрунту підтримували на рівні 60 % повної вологості /ПВ/. Рослини піддавали дії високотемпературного стресу в кліматичній шафі ВКШ-73, а також в кліматичних камерах "Конвірон" РGV - 36 та "Фетч" ВКЗРН фітотрона Селекційно-генетичного інституту УААН /м.Одеса/.

Для одержання "чистого" ефекту високотемпературного стресу і розмежування його від дії повітряної посухи, нами сконструйована установка, яка дозволяє автоматично знижувати інтенсивність транспірації завдяки підвищенню відносної вологості повітря /ВВП/ в кліматичній шафі /Посвідчення на раціоналізаторську пропозицію № 160 від 10 березня 1986 р./.

Ефективність дії БАР випробовували в лабораторних, вегетаційних та польових дослідах. Польові дрібноділянкові і виробничі досліди закладали за технологіями, які розроблені для степової та лісостепової зон України. Оптимальні концентрації, строки та способи

обробки БАР встановлювали експериментально.

Рухливість і міцність зв'язку молекул води з адсорбційними центрами в зернівках пшениці оцінювали за шириною лінії  $\Delta H, \text{Гц}$  / спектрів ЯМР щодо капіляра, заповненого водою /Шматько, Григорук, Шведова, Петренко, 1985/. Спектри ЯМР від протонів води  $^1\text{H}$  в зернівках пшениці вимірювали на приладі ЯМР високої роздільної здатності ЛМ-4 Н-100 фірми "Jeol" при резонансній частоті 100 МГц.

Гідратаційні властивості зернівок пшениці й гібридів кукурудзи характеризували також за часами спін-решіткової  $T_1$  та спін-спінової  $T_2$  протонної релаксації, які реєстрували за допомогою приладу ЯМР спінової луни ІСШ-ІЗ /при резонансній частоті 17 МГц/ та високоавтоматизованого спектрометра СХР-200 фірми "Brücker" /при резонансній частоті 81 МГц/. Воду із стеблових меристем пшениці виморожували рідким азотом в скляних ампулах ЯМР спектрометра високої роздільної здатності.

Зародки із зернівок пшениці та кукурудзи виділяли в 2 М розчині сахарози за методом /Johnston, Stern, 1957/. Ступінь водовіддачі зернівками і меристемами пшениці визначали на дериватографах "ММ" або "ОД-102", де підвищення температури від 20 до 60°C регулюється автоматично з швидкістю 0,6°C/хв.

Кількість клітин стеблової й кореневої меристем пшениці підраховували під мікроскопом "Меорта" /Х 400/.

Структуру поверхні листків рослин досліджували за допомогою сканувального електронного мікроскопа ЗЕМ 35 с фірми "Jeol" /Кочетова, Кочетов, 1982; Джунипер, Джеффри, 1986/.

Структуру сумарних полярних ліпідів мембран хлоропластів /Х 500/ і клітинного соку /Х 200/ вивчали, використовуючи поляризаційний мікроскоп NU-2В фірми "Карл Цейс", а структуру хлоропластів - електронний мікроскоп ЕМВ-100 АК. Ультратонкі зрізи готували на мікротомах УМТП-4 і ЛКБ-8800, контрастного вигляду надавали на сіточках за допомогою 2 %-ного водного розчину ураніацетату та цитрату свинцю /Reynolds, 1963/. Кількісний аналіз структурних компонентів хлоропластів проводили морфометрично і за допомогою прямих вимірювань та підрахунків /Стефанов, 1974; Силаєва, Силаєв, 1979/.

Хлоропласти із листків рослин виділяли за методом /Рейнгард, Гаманнова, Мануїльська, 1967/. Ліпіди із хлоропластів екстрагували ізопропанолом, ацетоном і сумішшю хлороформу з метанолом /2:1/ /Яковенко, Михно, 1972/. Ідентифікацію галактоліпідів /ГЛ/ і сульфолі-

підів /СЛ / на хроматограмах проводили за методом /Кейтс, 1975/.

Полярні ліпіди розділяли в системі розчинників хлороформ-метанол-вода /65:25:4/ /Wagner, Hörhammer, 1961/. Для визначення вмісту ГЛ і фосfolіпідів /ФЛ/ плями з хроматограм екстрагували сумішню хлороформ-метанол і після випарювання піддавали гідролізу  $\text{ZnH}_2\text{SO}_4$ . Кількість галактози оцінювали за реакцією з орцином /Синяк, Оргель, Крук, 1976/ і аналізували методом газорідинної хроматографії на приладі "Цвет-110".

Спектри поглинання клітинного соку та ліпідного екстракту, а також спектри відбиття листків рослин вимірювали, використовувачи двопробневий спектрометр 356 фірми "Хітачі".

Вміст фітогормонів у листках рослин визначали методом спектроденситометричної тонкошарової хроматографії /Савинский, Кофман, Жофанов, Стасевская, 1987; Савинский, Драговоз, Педченко, 1991/. Кількісне детектування фітогормонів проводили за допомогою сканувального спектроденситометра Camag TLC Scanner /Швейцарія/. Баланс фітогормонів розраховували за формулою /Савинський, Григорук, Ткачов, 1992/.

Екстракції та очистку АМФ, АДФ і АТФ здійснювали за методами /Микитук, Чкаников, 1967; Никулина, 1980; Зарубина, Криворучко, 1982/. Для підвищення чутливості визначення аденілових нуклеотидів у листках рослин нами застосовано метод спектроденситометричної тонкошарової хроматографії /Григорук, Шматько, Ткачев и др., 1990; Ткачев, Савинский, Григорук, 1991/. Ступінь нагромадження і реалізації енергії в рослинах оцінювали за величиною ВЗ /Hoffmann, 1983/.

Екстрагували речовини із листків 25-30 хв при температурі 19-21°C водним розчином з рН 3,0-3,8±0,1, одержаним мембранним електролізом води в анодній камері, при ваговому співвідношенні листки-екстракт 1:10. Оптичну густину (Kd) розчинів вимірювали двопробневим спектрометром 356 фірми "Хітачі" при довжині хвилі 260-280 нм.

В листках рослин визначали: вміст води - висушуванням зразків до постійної маси при 100-105°C, хлорофілу - за Арноном /1949/ і Шликом /1968/, водний дефіцит /ВД/ - за Штокером-Литвиновим /1951/, інтенсивність газообміну - оптико-акустичним інфрачервоним газоаналізатором ОА 5501 /Власук, Оканенко, Гуляев, Мануїльський, 1971/, інтенсивність транспірації і дифузійний опір - мікропсихрометром /Оканенко, Гуляев, Мануїльський, 1969/ та поро-

метром ПП-І /Гудяев,Шведова,1984/, кількість і розмір продохів - окулярним мікрометром за Молотковським /Вальтер,Пиневиц,Варасова, 1957/, вихід електролітів - реохордним мостом Р-38 /Олейникова, Кожушко,1970/, біоелектричну реакцію /БЕР/ - за методом, який ґрунтується на імпульсному температурному подразненні тканин /Стадник,Боберский,1976/, ОП клітинного соку за Растом /Баславская,Трубецкова,1964/. Температуру поверхні листків вимірювали електротермометром ТПЕМ-І.

В зерні пшениці досліджували вміст сирої клейковини і білка /Врмаков,Арасимович,Смирнова-Иконникова,1972; Lowry et al.,1951/. Вміст крохмалю в бульбах картоплі визначали за Еверсом на поляриметрі СМ-2, а нітратів - за Починком /1976/.

Продуктивність, структуру врожав і приріст вегетативної маси пшениці й картоплі встановлювали у вегетаційних та польових дослідах при 5-10-кратному повторенні.

Одержаний матеріал оброблено статистично /Урбах,1964;Молос-тов,1965;Доспехов,1985/.

## РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

### І. Гідратаційні властивості зернівок пшениці за високотемпературного стресу

Гетерогенність форм зв'язку води в періоди набрякання і про-ростання зернівок визначає подальший ріст та розвиток рослинного організму /Сулейманов,1974;Аскоченская,1982/. Зневоднення недозрілих зернівок за посухи призводить до неповного визрівання зародка або їх неповноності /Хайдекер, 1982/.

Зважаючи на це, для вивчення гідратаційних властивостей зернівок пшениці, в яких запасними речовинами є переважно вуглеводи, а вузька лінія резонансу головним чином пов'язана з водою, ми використали метод ЯМР високої роздільної здатності.

З'ясовано, що меншою рухливістю і міцнішим зв'язком молекул води з адсорбційними центрами відзначались повітряно-сухі зернівки сортів озимої пшениці Одеська звільяна, Одеська 5І та Одеська 66, а серед ярих - Відрада. Після дії високотемпературного стресу найбільш низька рухливість і висока міцність зв'язку молекул води були у зернівок сортів озимої пшениці Одеська 5І, Хвиля, Одеська звільяна та Одеська 66, а ярої - Одеська ІЗ /табл.І/.

Таблиця I

Вплив високотемпературного стресу на  $\Delta H / G_c$  спектрів ЯМР від протонів води в зернівках сортів пшениці

Сорт	Повітряно-сухі: зернівки	Після стресу /70°C, 1 год/
<u>Озима</u>		
Хвиля	410±1,2	450±2,4
Одеська ввілейна	630±3,4	670±3,7
Одеська І6	390±2,2	440±2,2
Одеська 5І	620±3,6	640±3,5
Одеська 66	600±3,5	640±3,8
Одеська 75	440±2,1	620±1,5
Прибій	360±1,3	420±1,5
<u>Яра</u>		
Миронівська яра	520±3,5	610±2,4
Накат	540±3,1	620±3,8
Одеська І3	560±2,8	630±4,1
Відрада	610±2,2	700±4,4

Поряд з цим вивчали вплив високотемпературного стресу /40°C, 4 год/ на гідратаційні властивості зернівок пшениці в період молочної стиглості. В післястресовий період відмічено підвищення  $T_1$  в зернівках, зокрема слабостійких до посухи сортів озимої пшениці Поліська 70 і Ровенська 49, ніж в зернівках стійких сортів Дніпровська 846 і Одеська 5І. Водночас встановлено меншу рухливість і щільніше упакування молекул води в зародках зернівок пшениці, ніж в ендоспермі, що може бути зумовлено структурно-функціональними змінами білкових макромолекул, які призводять до підвищення їх структурованості /Александров, 1975/.

В модельних дослідях з'ясовували вплив високотемпературного стресу на  $T_2$  в дозріваючих зернівках ярої пшениці в періоди молочної та повної стиглості. При цьому зернівки сортів пшениці за оптимальної вологості відзначались коротшим часом релаксації  $T_2$ , ніж у післястресовий період. Крім того зернівки стійкого до посухи сорту Одеська І3 мали вищу структурованість і міцніший зв'язок молекул води з адсорбційними центрами в оптимальних і стресових умовах, порівняно із зернівками слабостійкого сорту Ровенська.

Дія на рослини м'якого тривалого високотемпературного стресу /35°C, 72 год/ спричиняла зменшення ступеня рухливості й міцності зв'язку молекул води з адсорбційними центрами в зернівках сортів пшениці. Зокрема, сильний високотемпературний стрес /40°C, 4 год/ слабкіше змінював величини  $T_1$  і  $T_2$  у зернівках пшениці, ніж більш тривалий і менш інтенсивний /35°C, 72 год/.

Одержані нами дані свідчать про те, що за шириною лінії  $\Delta H$ / і часами спін-решіткової / $T_1$ / та спін-спинової / $T_2$ / релаксації можна оцінювати стійкість зернівок різних генотипів пшениці до високотемпературного стресу.

### 1.1. Оцінка стійкості пшениці до обезводнення за кількістю залишкової гідратної води

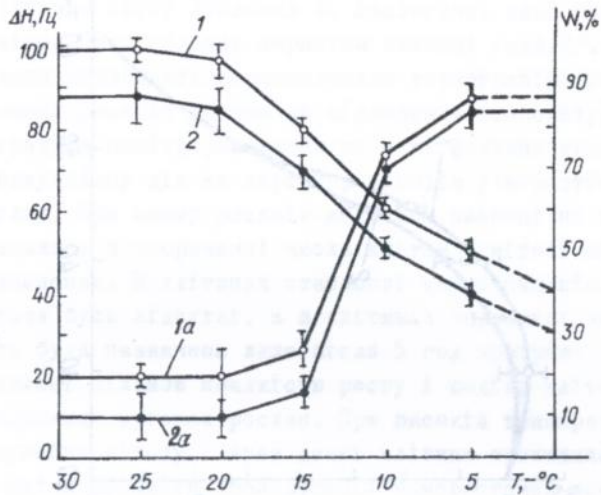
Кількість залишкової гідратної води після її виморожування, як ми вважаємо, може характеризувати ступінь стійкості рослин до стресових чинників.

За допомогою методу ЯМР високої роздільної здатності встановлено, що в інтервалі температур 0°... - 10°C відбувалось значне виморожування легкорухливої вільної води з стеблових меристем ярої пшениці сортів Одеська 13 і Ровенська /мал. I/. Це може бути зумовлено із значним зневодненням клітин, гідролізом або синтезом речовин, які мають високі адсорбційні властивості для поглинання води.

За зниження температури від - 15 до - 20°C виділення води із меристем у стійкого до посухи сорту Одеська 13 уповільнювалось. Подальше зниження температури до - 30°C зумовило необоротні зміни в структурах і функціях меристем пшениці. Вони пов'язані здебільшого із значним виморожуванням води, внаслідок гальмування процесів метаболізму в рослинних клітинах. За цих умов вміст залишкової міцнозв'язаної з адсорбційними центрами води становив у меристемах стійких до посухи сортів Одеська 13 і Саратовська 29 - 20 і 16 %, а у слабостійких Ровенська і Дублянка 4 - 9 і 10 % від кількості води, яка містилась в тканинах при позитивній температурі.

Отже, за кількістю залишкової міцнозв'язаної гідратної води в стеблових меристемах пропонується оцінювати ступінь стійкості сортів пшениці до високої і низької температур повітря.

### 2. Реакція зернівок і меристем пшениці на підвищення температури і дефіцит вологи



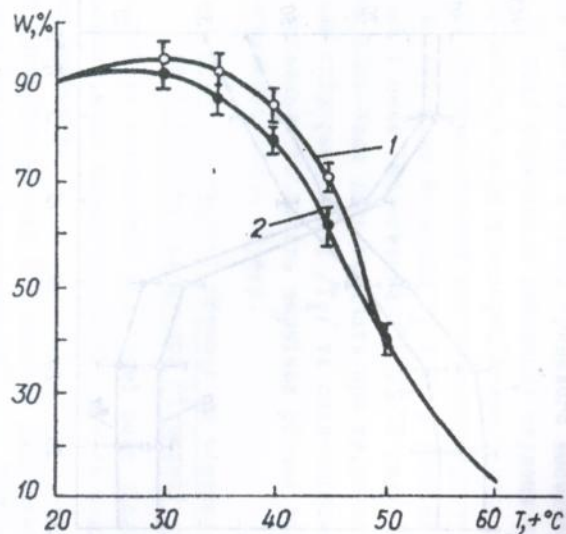
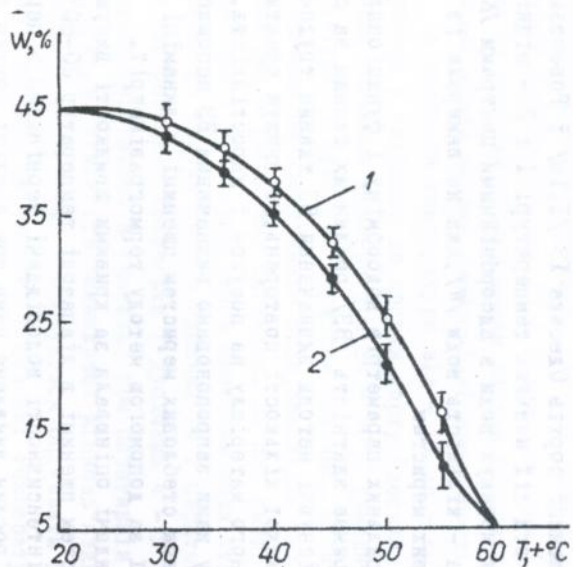
Мал.1. Залежність виморожування води із стеблових меристем ярої пшениці сортів Одеська ІЗ /1,1а/ і Ровенська /2,2а/ від дії низьких температур: 1 і 2 - міцність зв'язку молекул води з адсорбційними центрами / $\Delta H$ /; 1а і 2а - кількість води /W/, яка не вимерзла із стеблових меристем

Одним із інтегральних параметрів водообміну і функціонального стану є водозатримна здатність /ВЗ/ рослинних тканин за стресових умов. Однак існуючі методи визначення ВЗ тканин трудомісткі й потребують великої кількості повторень, що знижує ефективність оцінки селекційного матеріалу на посухо- і жаростійкість.

У цьому зв'язку нами запропоновано визначення ВЗ непошкоджених зернівок, а також стеблових меристем пшениці в динаміці високотемпературної дії за допомогою методу термогравиметрії.

Ступінь водовіддачі оцінювали за кривими швидкості висушування зернівок і меристем пшениці в діапазоні температур 20-60°C.

Відмінності в інтенсивності водовіддачі зернівками в період молочної стиглості рослин виявлено нами при аналізі сортів ярої пшениці Одеська ІЗ і Дублянка 4 /мал.2/. Із збільшенням напруженості високотемпературного стресу втрата маси зернівками пшениці збільшувалась в діапазоні температур 25-57°C. За цих умов зернів-



Ма. 2. Втрата маси /W/ дозрівалими зернівками /ліворуч/ і стебловими меристемами /праворуч/ ярої пшениці сортів Одеська 13 /1/ та Дублянка 4 /2/ при зростаючій дії високих температур

ки стійкого до посухи сорту Одеська ІЗ відрізнялись вищою ВЗ, ніж зернівки слабостійкого сорту Дублянка 4. Аналогічні дані одержано нами за динаміков ВЗ стеблових меристем пшениці /мал.2/.

Наші результати дозволяють рекомендувати термогравіметричний метод для визначення реакції рослин на підвищення температури.

Високі температури повітря, виходячи за межі фонових доз, спричиняють ушкоджувальну дію на характер мітозів у меристематичних клітинах рослин. При цьому реакція меристем пшениці на температуру 45°C виявлялася в скороченні числа клітин у мітозі або повному його припиненні. В клітинах стеблової меристеми після 3 год прогріву мітози були відсутні, а в клітинах кореневої меристеми їх кількість була незначною лише після 5 год прогріву. Такі відмінності зумовлені більшою швидкістю росту і поділу клітин в коренях, ніж у надземних органах рослин. При високій температурі відбувалось блокування мітозу і лише деякі клітини проходили окремі його фази. Зміни процесів проліферації в меристемах можуть бути використані для оцінки реакції рослин пшениці на високотемпературний і водний стреси.

### 3. Особливості водообміну і гормональний статус генотипів пшениці за стресових умов

Серед регуляторних механізмів водообміну рослин виняткове місце належить фітогормональній регуляції /Кулаєва, 1985; Кефели, 1988; Мусатенко, 1988 та ін./ . Від вмісту і співвідношення фітогормонів залежить проникність мембран, поглинання, транспорт, розподіл води та елементів живлення /Полевой, 1982; Дёрфлинг, 1985/. Тому для розкриття механізмів формування стійкості рослин до водного стресу актуальним є вивчення взаємозв'язку водообміну з фітогормональним статусом.

Встановлено, що за оптимального водозабезпечення у групі посухостійких генотипів є сорти з низьким вмістом ІОК, а у групі низькопосухостійких - високим рівнем цього фітогормону, зокрема Миронівська 40 і Поліська 70. Сорти озимої пшениці Обрій, Киянка, Білоцерківська І8 і Білоцерківська 47 мало різнилися за кількістю ІОК. Водночас високий ендогенний пул зеатинрибозиду зафіксовано в середньостійкого до посухи сорту Лютесценс 7, а також у низькостійких - Миронівська 40, Білоцерківська 47 та Поліська 70. При цьому ВД у посухостійких сортів становив 4,6-5,5 %, у середньостійких -

7,2-8,3, у низькостійких - 10,0-11,4 %, а після водного стресу цей показник збільшувався до 20,5-21,8 %, 26,4-28,2 і 34,4 - 36,2 %. В післястресовий період знижувався вміст ІОК у середньостійких до посухи сортів пшениці Миронівська 808, Миронівська 61, Киянка і Лютесценс 7. У 7 із 12 сортів відзначено підвищення рівня зеатину, а у 9 - зниження зеатинрибозиду. Можливо, що з інтенсифікацією ростових процесів відбувається перехід транспортної форми зеатинрибозиду в фізіологічно активну - зеатин і це може бути одним із захисних механізмів рослин від дії водного стресу. В листках посухостійких сортів пшениці Одеська 5І і Одеська ІІ7 концентрація АБК порівняно з контролем збільшувалась значніше, ніж у інших сортів.

За оптимального водозабезпечення у сорту пшениці Поліська 70 виявлено інтенсивне накопичення ІОК, а у сорту Лютесценс 7 - зеатинрибозиду. В післястресовий період найвищий рівень зеатину зафіксовано у сорту Миронівська 40, а ІОК - у сорту Білоцерківська ІВ. Різкіше зниження коефіцієнта Вр виявлено у листках посухостійких сортів пшениці, зокрема Одеська 5І, Одеська ІІ7 і Обрій.

Таким чином, сорти озимої пшениці на ранніх етапах їх росту і розвитку суттєво відрізнялись за вмістом і балансом ендогенних фітогормонів як за оптимальних, так і стресових умов, що доцільно враховувати при направленій селекції за цими ознаками.

#### 4. Вплив поліакриламідів і поліуретансемикарбазидів на структурно-функціональні особливості рослин за стресових умов

Одним із завдань нашої роботи було вивчити можливості індукування адаптивних реакцій і стійкості рослин до водного і високотемпературного стресів за допомогою полімерних з високою адсорбційною активністю БАР, зокрема ПАА та ПУСК.

При застосуванні ПАА зменшувались ВД і дифузійний опір, збільшувались апертюра продихів і інтенсивність фотосинтезу листків пшениці та картоплі. Температура поверхні листків рослин, оброблених ПАА, майже не перевищувала температуру листків контрольних рослин. Зниження теплового навантаження на рослини відбувалося внаслідок збільшення відбивних властивостей листків /Ткачев, Григор'як, 1989/.

Стійкість рослин до посухи, яка впливає на рівень продукцій-

ного процесу і функціональну активність хлоропластів, залежить від ліпідного комплексу, зокрема вмісту і співвідношення ГЛ та СЛ /Му-сисянко, Оканенко, Комаренко, Таран, 1982; Мануильская, 1987/.

Дефіцит вологи і висока температура спричинили зменшення вмісту СЛ і ГЛ /МГДГ і ДГДГ/ в мембранах хлоропластів озимої пшениці та картоплі. Обробка рослин водним розчином ПАА підвищувала рівень СЛ і ГЛ в мембранах хлоропластів. Водночас виявлено зниження в складі МГДГ, ДГДГ, ФГ і СЛ вмісту насичених пальмітинової і стеаринової кислот, збільшення ненасичених пальмітоолеїнової, олеїнової, лінолевої та ліноленової кислот.

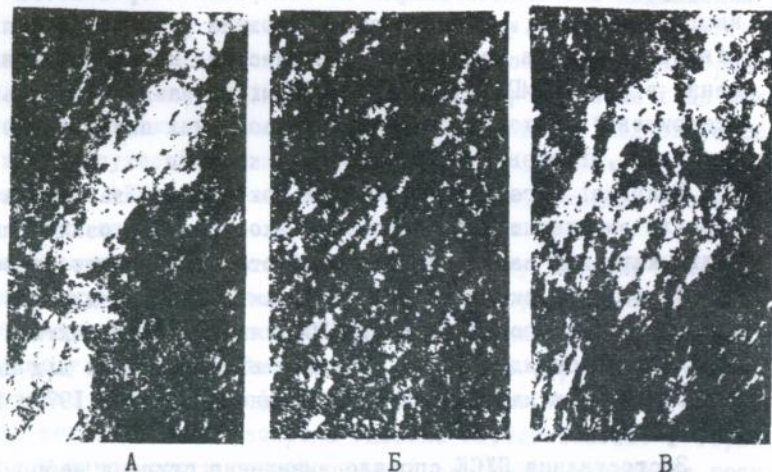
Трирічні вегетаційні дослідження показали, що застосування ПАА сприяло зменшенню втрат врожаю і якості зерна озимої пшениці й бульб картоплі за водного та високотемпературного стресів.

Проведений скринінг дозволив нам відібрати для дослідів також гетероланцоговий полімер ПУСК, який містить активні уретанові і семикарбазидні групи, а також відрізняється від ПАА значнішою рухливістю макромолекулярних ланок / Греков, 1977; Греков, Ярошенко, 1982/.

Застосування ПУСК сприяло зменшенню ступеня деформації продихів, які мали угнуту та розкрити продихову щілину. За цих умов відзначено підвищення інтенсивності фотосинтезу і дифузійного опору, зниження фотодихання і температури листків озимої пшениці та картоплі.

Дія ПУСК сприяла раціональнішому витрачання води рослинами озимої пшениці і картоплі за водного та високотемпературного стресів. Виявлено збільшення вмісту СЛ і ГЛ у мембранах хлоропластів. При цьому зменшувався в складі ГЛ, ФГ і СЛ вміст пальмітинової і стеаринової кислот, збільшувався рівень пальмітоолеїнової, олеїнової, лінолевої та ліноленової кислот. Водночас співвідношення МГДГ/ДГДГ, за яким оцінюють ступінь стійкості рослин до посухи /Mazliak, 1977/, зменшувалось, що пов'язано, очевидно, з інгібуванням фотосистеми 2 і фотофосфорильовання в мембранних структурах. В результаті активувалось накопичення в складі ФГ пальмітоолеїнової кислоти, якій належить вирішальна роль в організації світлозбирального комплексу фотосистеми 2 /Хоффманн, 1986/. У зв'язку з цим особливий інтерес становило вивчення впливу ПУСК на структуру сумарних полярих ліпідів у мембранах хлоропластів за водного стресу.

За допомогою поляризаційної мікроскопії нами встановлено, що сумарні полярні ліпіди у мембранах хлоропластів картоплі сорту Темп за оптимальної вологості, мають типову рідкокристалічну полігонально-конфокальну структуру /мал.3/.



Мал.3. Структура сумарних полярних ліпідів у мембранах хлоропластів: А - оптимальна вологість ґрунту /60 % ПВ/; Б - ґрунтова посуха /14 діб/ + прогрів /40°C, 4 год/ і обробка рослин водою /контроль/; В - ґрунтова посуха /14 діб/ + прогрів /40°C, 4 год/ і обробка рослин ПУСК. X 250.

Під дією посухи відбувалась деструкція сумарних полярних ліпідів у мембранах хлоропластів внаслідок збільшення частки ізотропної слабостійкої структури. Це може бути зумовлено впливом посухи на просторову організацію компонентів мембран хлоропластів і вихід із них окремих фрагментів /Santarius, 1982/.

Обробка рослин водним розчином ПУСК сприяла відновленню структури полярних ліпідів у мембранах хлоропластів /мал.3/. Зміна структури сумарної фракції полярних ліпідів під впливом ПУСК вплинула на коефіцієнти поглинання в ультрафіолетовій частині спектра. Виявлено, що оптична густина /Kd/ спектра поглинання сумарних полярних ліпідів у мембранах хлоропластів за стресової дії посухи менша при довжині хвилі 210-220 нм, ніж за оптимального водо-

забезпечення. Застосування ПУСК спричиняло зміни в спектрі мембранних полярних ліпідів у межах 270-290 нм і підвищення стійкості фотосинтетичного апарату рослин до посухи. В результаті відбувалось зменшення втрат врожаю і якості зерна озимої пшениці та бульб картоплі за умов водного та високотемпературного стресів.

Одержані нами дані показали, що ПАА і ПУСК відзначаються високою поверхнево-активною і антитранспіраційною дією, утворюють еластичні та проникливі плівки, які зменшують поглинання світла і уповільнюють випаровування води із листків у посушливих умовах. Вони зумовлюють суттєве відновлення структурно-функціональних властивостей клітинних органел після стресової дії. Це пов'язано з кооперативними реакціями амідних, уретанових і семикарбазидних груп з біополімерами поверхні клітин, що зумовлює звуження продихових щілин і зниження інтенсивності транспірації при водному та високотемпературному стресі. Під дією ультрафіолетового опромінення та інших чинників відбувається гідроліз і деструкція плівки, причому кінцеві продукти на акумулюються в тканинах і не спричиняють токсичної дії на рослинний організм.

Плівка ПАА формується на поверхні рослин у вигляді глобул, які фіксуються міцними внутрішньомолекулярними зв'язками. Плівка ПУСК утворюється на клітинній поверхні у вигляді фібрил /довгих ниток/, які мають дірчасту /розсипчасту/ зернисту структуру і згорнуті в клубок. ПАА проникає в продишову щілину і міжклітинний простір, оточує мезофільні клітини, а ПУСК локалізується як в продишовій щілині, так і між продихами та повітряною порожниною. Таке просторове розміщення ПАА і ПУСК сприяє запобіганню структурних компонентів клітин від деструкції і підвищенню стійкості рослин до посухи.

Встановлено, що плівка ПУСК еластичніша і компактніша, утримується на поверхні листків 18-22 доби, а плівка ПАА тільки 15-17 діб, що пов'язано із різною швидкістю їх деструкції. Тому ПАА ефективніший для активації адаптивних реакцій і оптимізації рівня продукційного процесу за короткочасної посухи, а ПУСК - довготривалою.

##### 5. Вплив полістимуліну К на захисні реакції рослин за водного і високотемпературного стресів

Адаптивні властивості рослин до посухи можна підсилити в

результаті застосування БАР, які впливають на ендогенні регуляторні системи клітин. Окрему групу таких БАР становлять іммобілізовані форми регуляторів росту і розвитку рослин /Shtilman, 1993; Shtilman, 1994/, зокрема полістимулін К /БАП, іммобілізований на полімері/ з пролонгованою цитокініновою дією. Вплив полістимуліну К на структурно-функціональні особливості, стійкість і продуктивність рослин озимої пшениці та картоплі при водному та високотемпературному стресах, нами вивчався на різних рівнях організації рослинного організму.

### 5.1. Вплив полістимуліну К на водообмін, фотосинтез і ріст рослин за посушливих умов

Полістимулін К у концентраціях  $10^{-7}$ -  $10^{-2}$  М істотноше підсилював водообмін і ростові процеси рослин озимої пшениці й картоплі, ніж БАП в аналогічних дозах. При застосуванні полістимуліну К в найефективнішій концентрації  $/10^{-4}$  М/ знижувались ВД, дифузійний опір та інтенсивність транспірації, підвищувались інтенсивність фотосинтезу і обводнення листків за посушливих умов. Порівняно з БАП у вільній формі, полістимулін К виявляв сильнішу стимулюючу дію на ці фізіологічні параметри, а також на надходження води збагаченої тритієм, в листки озимої пшениці.

Інтенсивність водообміну тісно пов'язана з консистенцією соку листків. Під дією посухи змінювались співвідношення спектрів поглинання соку листків. Максимальні відмінності виявлено нами в межах 200-220 нм, при цьому відбувалось зміщення екстремумів у короткохвильову частину спектра на 2-5 мкм. Це пов'язано з кількісними змінами в складі структурних вклучень соку листків.

Під впливом полістимуліну К зменшувались ОП і кислотність соку листків від помірно кислої до слабо кислої. Такі ефекти зумовлені, певне, участю полістимуліну К в мембранному транспорті калію та іонного режиму рослин /Аллахвердиев, Али-Заде, Ахундова, Алиева, 1992/. На підставі проведених експериментів ми можемо стверджувати, що реакція рослин на посуху залежить від величин ОП, характеру кристалізації й деструкції структур соку листків.

В посушливих умовах цитокініни модифікують продишові реакції внаслідок впливу на водообмін рослинних клітин /Livne, Vaadia, 1965; Vaadia, 1976/.

Встановлено, що довжина і ширина продохів листків рослин за умов посухи були меншими, ніж при оптимальній вологості. Застосування полістимуліну К призводило до зменшення деформації продохів, формування еластичніших і компактніших клітинних стінок озимої пшениці та картоплі. При цьому індукувались реакції, спрямовані на підтримання цілісності структури продохів і поверхні листків, уповільнення випаровування води за водного та високотемпературного стресів.

## 5.2. Вплив полістимуліну К на структуру хлоропластів і сумарних полярних ліпідів за різного водозабезпечення рослин

Показано, що під дією посухи відбувалось інтенсивне утворення в хлоропластах пластоглобул, зменшення кількості фотосинтетичних мембран і збільшення гранних тилакоїдів. Обробка рослин картоплі сорту Темп водним розчином полістимуліну К призводила до збільшення вмісту хлорофілу а і b, електронної щільності і розмірів крохмальних зерен, зменшення числа пластоглобул та змін абсолютних об'ємів хлоропластів. При цьому зафіксовано істотне відновлення ультраструктури хлоропластів як за умов оптимального, так і недостатнього водозабезпечення рослин.

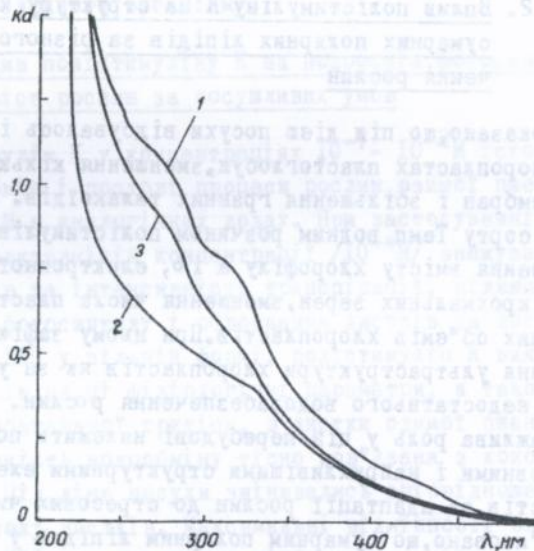
Важлива роль у цій перебудові належить полярним ліпідам, які є основними і найрухливішими структурними елементами мембран хлоропластів за адаптації рослин до стресових чинників.

З'ясовано, що сумарним полярним ліпідам у мембранах хлоропластів озимої пшениці та картоплі за оптимального водозабезпечення властива рідкокристалічна структура. За посухи рідкокристалічність ліпідної фази мембран хлоропластів має дрібнодисперсну, менш компакту і стійку структуру, яка під впливом полістимуліну К відновлювалась слабкіше, ніж у картоплі. Очевидно, здебільшого пошкоджувалися низьководнені і слабо адаптовані до посухи мембранні полярні ліпіди. Обробка рослин водним розчином полістимуліну К сприяла істотному поновленню структури сумарних полярних ліпідів, причому у картоплі до рівня контролю.

Проведені дослідження дозволяють стверджувати, що формування механізмів стійкості рослин озимої пшениці та картоплі до посухи, зокрема в критичні щодо нестачі вологи періоди, пов'язано з структурним станом сумарних полярних ліпідів у мембранах

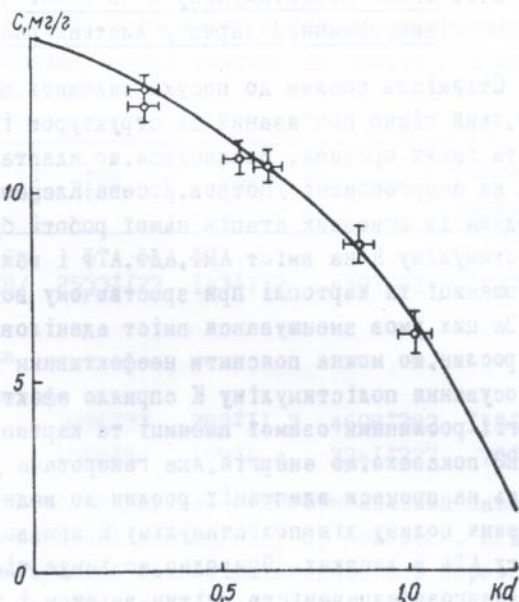
хлоропластів.

Активуучу дію полістимуліну К на ліпідну фракцію мембран хлоропластів нами експериментально підтверджено при допомозі методу екстрагування речовин із листків картоплі сорту Темп у кислому водному середовищі /рН 3,0-3,8/. За посухи компоненти із клітин вилучались із різною швидкістю і фіксувались по зміні короткохвилювого спектра поглинання ліпідного екстракту, в якому виділено дві смуги з максимумами при 270 і 310 нм /мал.4/.



Мал.4. Спектри поглинання ліпідного екстракту із листків картоплі: 1 - оптимальна вологість ґрунту /60 % ПВ/; 2 - ґрунтова посуха /12 діб/ і обробка рослин водою /контроль/; 3 - ґрунтова посуха /12 діб/ і обробка рослин полістимуліном К; Kd - оптична густина / у відносних одиницях / /P > 0,99/

На підставі проведених досліджень нами вперше встановлено обернену залежність між вмістом сумарних полярних ліпідів у мембранах хлоропластів і оптичною густиною /Kd/ екстрактів із листків рослин /мал.5/. Із збільшенням концентрації полярних ліпідів оптична густина екстрактів із листків рослин достовірно знижувалася. Одержані дані свідчать про те, що полярні ліпіди стабілізують ст-



Мал.5. Залежність між концентрацією /С/ сумарних полярних ліпідів у мембранах хлоропластів і оптичною густиною /Kd/ спектра поглинання екстрактів /при довжині хвилі 270 нм/ із листків озимої пшениці та картоплі

руктуру мембран хлоропластів і зменшують кількість вилучених сполук із листків рослин за умов посухи. Обробка рослин полістимуліном зменшувала деструкцію ФЛ у мембранах хлоропластів. Разом з тим відбувалося збільшення співвідношення МГДГ/ДГДГ, зокрема у посухостійкого сорту озимої пшениці Одеська 5І. Дія водного стресу спричиняла гідроліз полярних ліпідів з утворенням вільних олеїнової, пальмітинової та стеаринової жирних кислот, які проявляють детергентні властивості /Crawford, 1985/. Водночас застосування полістимуліну К сприяло зменшенню в окремих групах полярних ліпідів вмісту пальмітинової і стеаринової кислот, збільшенню пальмітоолеїнової, лінолевої та ліноленої кислот. Значне накопичення ненасичених жирних кислот у мембранах хлоропластів під впливом полістимуліну К може свідчити про стабілізацію водного балансу рослин в посушливих умовах /Omedrago, Tremoliers, Hubac, 1984/.

### 5.3. Вплив полістимуліну К на вміст аденілових нуклеотидів і енергетичний заряд у листках рослин за водного стресу

Стійкість рослин до посухи залежить від енергетичного статусу, який тісно пов'язаний зі структурами і функціями мітохондрій та інших органел. Вважається, що адаптаційний процес ґрунтується на енергообміні /Петров, Лосева, Клементьєва и др., 1984/. Тому одним із основних етапів нашої роботи було вивчення впливу полістимуліну К на вміст АМФ, АДФ, АТФ і величину ЕЗ в листках озимої пшениці та картоплі при зростаючому водному стресі.

За цих умов зменшувався вміст аденілових нуклеотидів у листках рослин, що можна пояснити неефективним витрачанням енергії. Застосування полістимуліну К сприяло ефективнішому використанню енергії рослинами озимої пшениці та картоплі. Порівняння величин ЕЗ показало, що енергія, яка генерована у вигляді АТФ, витрачалась на процеси адаптації рослин до водного стресу. Після поновлення поливу дія полістимуліну К призводила до збільшення вмісту АТФ в листках. Природно, що існує тісний взаємозв'язок між енергозабезпеченістю клітин, вмістом і балансом ендогенних фітогормонів, які регулюють активність генетичного апарату та синтез білка в рослинах /Кулаєва, 1985/.

### 5.4. Дія полістимуліну К на гормональний статус рослин за посухи

Під впливом посухи вміст ІОК у листках пшениці знижувався у два рази, а АБК - підвищувався в таких же межах /табл.2/. Рівень цитокінінів практично не змінювався порівняно з контролем. Однією із причин зниження концентрації ІОК в листках пшениці за посухи є її перехід у зв'язану форму або окислення ІОК-оксидазою з наступним перетворенням у неактивний продукт 3-метилен-оксидол /Гэлстон, Девис, Сэттер, 1983/. Збільшення вмісту АБК є захисною реакцією рослинного організму від обезводнення /Кефели, Коф, Власова, Кислин, 1989; Пустовойтова, Жолкевич, 1992/.

Обробка рослин полістимуліном К призводила до відновлення рівнів ІОК і АБК, а також зниження концентрації зеатину і зеатинрибозиду в листках пшениці, що спричинено, очевидно, надлишком екзогенного БАП, який поступово вивільнюється з матриці-полімеру.

Таблиця 2

Вплив полістимуліну К на вміст і баланс ендogenous фітогормонів у листках озимої пшениці за посухи / в нг/г сухої маси/

Варіант досліджу	ІОК	АБК	Зеатин	Зеатин-рибозид	Вр
Оптимальна вологість ґрунту /60 % ПВ/	2533±127	143±7,2	4597±92	123±37,0	50,7
Ґрунтова посуха / 7 діб/ і обробка рослин:					
водою /контроль/	1096±33	282±11,3	4698±282	118±59,4	21,0
полістимуліном К	2088±84	179±5,4	3241±227	75±30,2	30,2

Дія посухи істотно порушувала фітогормональний баланс, при цьому відбувалось зниження коефіцієнту Вр /табл.2/. Під впливом полістимуліну К зміщувався баланс фітогормонів з переважанням стимуляторів, але не відновлювався до рівня, який зафіксовано у листках рослин за оптимального водозабезпечення. Загалом полістимулін К сприяв підтриманню рівня фітогормонального балансу листків озимої пшениці за водного стресу.

При оптимальному водозабезпеченні коефіцієнт Вр у листках картоплі збільшувався, а під впливом посухи - знижувався за рахунок підвищення концентрації АБК. Обробка рослин полістимуліном К зумовила збільшення вмісту ІОК, внаслідок посилення її синтезу або переходу із зв'язаної форми у вільну /Мокроносів, 1983/, зеатину і зеатинрибозиду, а також різке зниження рівня АБК.

Таким чином, дефіцит ендogenous цитокінінів, зумовлений посухою, компенсувався надходженням БАП, що призводило до оптимізації рівня продукційного процесу і підвищення стійкості рослин озимої пшениці та картоплі до посухи.

6. Способи визначення і підвищення стійкості озимої пшениці та картоплі до стресових дій

6.1. Спосіб визначення стійкості рослин до посухи

Для прискорення селекційного процесу при створенні нових сор-

тів необхідна розробка ефективних методів оцінки стійкості рослин до посухи в різні періоди їх росту й розвитку.

На підставі проведених досліджень нами розроблено метод визначення стійкості сортів озимої пшениці /період колосіння/ і картоплі /початок цвітіння/ до ґрунтової посухи, який захищений авторським свідоцтвом на винахід.

Суть його полягає в тому, що екстракції речовин із листків здійснювали 25-30 хв при температурі 19-21°C водним розчином з рН 3,0-3,8, одержаним мембранним електролізом води в анодній камері, при ваговому співвідношенні листки-екстракт 1:10. Потім за допомогою двопроменевого спектрометра вимірювали оптичну густину / $Kd$ / екстрактів при довжині хвилі 260-280 нм і товщині кварцевої квітки 0,5 мм. У випадку, коли оптична густина більша або рівна 0,9 - сорт відносили до стійкого, якщо менша 0,9 - до нестійкого /табл.3/. Такого позитивного ефекту досягали, враховуючи відмінності потенціалів між зовнішньою і внутрішньою поверхнею клітинних мембран рослин / рН клітини 6,2, слабо кисла реакція/ і електроліту /аноліт, рН 3,5, надто кисла реакція/.

Розроблений нами спосіб відзначається високою точністю та інформативністю, оскільки дозволяє оцінювати стійкість мембранних структур, які належать до адаптивних систем клітин за стресових умов.

## 6.2. Спосіб регулювання росту і підвищення стійкості рослин картоплі до посухи за допомогою полістимуліну К

Період масового цвітіння у картоплі є найбільш критичним щодо нестачі вологи /Бузовер, 1956/. За умов переходу рослин до цвітіння дія посухи гальмує транспорт цитокінінів у кореневій системі, що призводить здебільшого до припинення росту і синтезу крохмалю в бульбах картоплі. Звідси актуальною є розробка ефективних способів захисту рослин від шкідливої дії посухи, зокрема в критичні щодо нестачі вологи періоди їх росту й розвитку.

Обробка рослин на початку цвітіння полістимуліном К мала ефективніший вплив на врожай і якість бульб картоплі, ніж БАП у вільній формі, кампозан М /2-хлоретилфосфонова кислота/ та полістимулін /продукт реакції БАП і сополімеру N-вінілпірролідону й алілізотіоціанату/. Зокрема, полістимулін К у концентраціях

Таблиця 3

Стійкість сортів озимої пшениці та картоплі до ґрунтової посухи за оптичною густиною екстрактів із листків у кислому водному середовищі

Сорт	Ступінь стійкості сортів до посухи	Врожай зерна пшениці та бульб картоплі, % до контролю	Оптична густина /Кд/ екстрактів /у відносних одиницях/
<u>Озима пшениця</u>			
Одеська 51	Стійкий	83,1	0,96±0,06
Одеська 117	Стійкий	85,7	1,12±0,04
Чайка	Стійкий	80,5	1,12±0,08
Ровенська 49	Нестійкий	50,0	0,86±0,06
Кишинівська рання	Нестійкий	48,9	0,82±0,03
Білоцерківська 47	Нестійкий	49,5	0,75±0,05
<u>Картопля</u>			
Темп	Стійкий	81,5	0,93±0,05
Гатчинська	Стійкий	78,6	0,94±0,04
Прикарпатська	Нестійкий	49,3	0,86±0,04
Мавка	Нестійкий	52,7	0,84±0,03

$10^{-4}$  і  $10^{-3}$ м /0,23 і 2,30 мг/рослину/ істотніше сприяв збільшенню приросту врожаю / на 16,4-18,5 і на 13,9-15,5 %/ і вмісту крохмалю /на 0,8-1,0 і на 0,7-0,9 %/ в бульбах картоплі сорту Темп порівняно з контролем /табл.4/.

На підставі проведених експериментів нами розроблено спосіб регулювання росту та підвищення стійкості рослин картоплі до ґрунтової посухи, який захищений авторським свідоцтвом на винахід.

### 6.3. Технологія застосування полістимуліну К на посівах озимої пшениці та посадках картоплі

В 1984-1989 рр. нами проведено дослідно-промислово перевірку ефективності впливу полістимуліну К на врожай і якість зерна озимої пшениці /облікова площа 60,5 га/ та бульб картоплі /облікова площа 12,5 га/ за посушливих умов Миколаївської та Київ-

Таблиця 4

Вплив полістимуліну К на врожай і вміст крохмалю в бульбах картоплі у посушливих умовах Миколаївського НВО "Еліта"УАН

Варіант дослідів	Врожай бульб, ц/га	% до контролю	Вміст крохмалю, %
Обробка рослин водом /контроль/	388	100	16,6
Обробка рослин полістимуліном К, моль/л			
$10^{-6}$ /0,0023 мг/рослину/	396	102,1	16,8
$10^{-5}$ /0,023 мг/рослину/	404	104,1	17,0
$10^{-4}$ /0,23 мг/рослину/	460	118,5	17,7
$10^{-3}$ /2,30 мг/рослину/	448	115,5	17,5
$H_1P_{0,95}$	18,4		2,28
т. %	2,9		2,4

ської області.

Створено технологію, яка передбачає обробку рослин озимої пшениці /період колосіння/ і картоплі /початок цвітіння/ водним розчином полістимуліну К в концентраціях 30-40 г/га за діючої речовини /Шматько, Григор'як, Кириченко, 1990/. Одержано приріст врожаю зерна озимої пшениці на богарі 2,2-4,7 ц/га /збільшення вмісту білка на 0,5-0,8 і сирої клейковини в зерні на 1,8-2,8 %/, а на зрошуваних землях - 6,6-12,2 ц/га /підвищення вмісту білка на 0,5-0,8 і сирої клейковини в зерні на 2,2-4,9 %/. Використання полістимуліну К сприяло також збільшенню врожаю картоплі в богарних умовах на 11,0-18,0 ц/га і вмісту крохмалю в бульбах на 0,7-0,8 %.

Розрахунки економічної ефективності / в цінах 1990 р./ показали, що прибуток від застосування полістимуліну К становив при вирощуванні озимої пшениці на богарі 23,71-98,65 крб/га, на зрошуваних землях - 155,65-323,65 крб/га, а при вирощуванні картоплі на богарі - 127,05-234,85 крб/га.

Полістимулін К, порівняно з ПАА і ПУСК, може застосовуватися і як поверхнево-активний препарат з пролонгованим цитокініновим дією. Він має значно вищу активність, ніж БАП у вільній формі, кам-

позан М і полістимулін.

Особливості механізму дії полістимуліну К полягають в тому, що під впливом ультрафіолетового опромінення та інших чинників відбувається гідроліз амідного зв'язку, відщеплення і поступове виділення з матриці нейтрального полімеру-носія активної речовини БАП, яка проникає в продигові щілини і підпродиховий простір рослин. Завдяки антистресовим властивостям полістимулін К індукує неспецифічні захисні реакції, які спрямовані на зменшення ВД і коефіцієнта водоспоживання, а також компенсує нестачу цитокінінів у рослинних клітинах в посушливих умовах. Це нетоксичний і безпечний для довкілля препарат, який рекомендується для широкого впровадження у виробництво з метою підвищення стійкості рослин, зменшення втрат врожаю і якості зерна озимої пшениці та бульб картоплі за водного та високотемпературного стресів.

#### УЗАГАЛЬНЕННЯ

В представленій нами дисертаційній роботі сформульовано і обгрунтовано концепцію специфічності генотипної реакції рослин на водний і високотемпературний стреси, а також її регуляції за допомогою безпечних для довкілля полімерних БАП, зокрема ПАА, ПУСК та полістимуліну К.

Одержані експериментальні дані та інформація з літератури дають підставу для висновку, що при вивченні регуляторних систем водообміну слід враховувати динамічність водного балансу, яка залежить від напруженості і тривалості стресової дії, відмінностей між фізіологічними та біохімічними параметрами генотипів різного походження.

Визначено ширину ліній  $\Delta H$  спектрів ЯМР від протонів води, часи спин-решіткової  $T_1$  й спин-спінової  $T_2$  релаксації, які характеризують ступінь рухливості, структурованості та міцності зв'язку молекул води з адсорбційними центрами в зернівках і стеблових меристемах, що розширює знання про механізми формування стійкості різних генотипів пшениці до водного і високотемпературного стресів.

Показано, що поступове наростання високотемпературного стресу формує рослини стійкішими до нього, ніж різке. Стійкі до посухи генотипи пшениці відрізняються меншим ступенем пошкод-

ження клітинних структур, а також вищою швидкістю відновлювальних процесів, ніж слабостійкі.

Висвітлено роль ендогенних фітогормонів і окремих груп полярних ліпідів мембран хлоропластів у формуванні посухостійкості рослин. Вперше виявлено обернену залежність між вмістом сумарних полярних ліпідів у мембранах хлоропластів і оптичною густиною їх екстрактів з листків озимої пшениці та картоплі у кислому водному середовищі. На підставі одержаних даних розроблено спосіб визначення стійкості сортів озимої пшениці та картоплі до посухи /А.с. № 176104, 1992 р./.

З'ясовано характер і структурно-функціональні взаємозв'язки, які зумовляють формування реакції генотипів за водного і високотемпературного стресів та обробки БАР.

Визначено фізіологічні параметри реакції перспективних генотипів пшениці на водний і високотемпературний стреси, що рекомендовано враховувати в селекційно-генетичних дослідженнях.

Використання системного підходу і сучасних методів досліджень на різних рівнях організації рослинного організму дозволило з'ясувати особливості взаємодії адаптивних реакцій та зміни в клітинних структурах, які впливають на стан пластидного апарату і оптичні властивості екстрактів з листків у зв'язку з дією водного та високотемпературного стресів.

Для активації адаптивних систем, оптимізації рівня водообміну і продукційного процесу рослин за стресових умов рекомендовано застосовувати біологічно активні полімери, зокрема ПАА і ПУСК. Під їх впливом відбувається звуження щілин продихів, знижується інтенсивність транспірації та ефективніше використовується вода рослинами.

Багаторічними дослідженнями встановлено, що полістимулін К з пролонгованою цитокініновою дією, порівняно з БАП у вільній формі, істотно впливає на ростові процеси, водо- і газообмін, а також структурно-функціональні властивості рослин. Це сприяє підвищенню стійкості рослин, зменшенню втрат врожаю і якості зерна озимої пшениці й бульб картоплі за водного та високотемпературного стресів.

Одержані результати стали основою для розробки способу регулювання росту і підвищення стійкості рослин картоплі до посухи /А.с. № 1614164 з грифом "Т", 1988 р./.

Наведені в роботі дані є теоретичною передумовою для подальшого дослідження механізмів адаптивного водообміну, а також дії БАР на рослини в стресових умовах.

### ВИСНОВКИ

1. Посухо- і жаростійкі сорти пшениці після дії високотемпературного і водного стресів відрізняються від слабостійких меншою рухливістю і міцнішим зв'язком молекул води з адсорбційними центрами в зернівках, а також стеблових меристемах.

2. В зернівках пшениці за слабких тривалих температурних стресів більшою мірою порушується взаємодія молекул води з молекулами високополімерних сполук, ніж за сильних короточасних стресів.

3. Встановлено генотипні відмінності в гідратаційних властивостях зернівок пшениці за водного і високотемпературного стресів. При цьому специфічність реакції генотипів на стреси полягала в інтенсивності водовіддачі дозріваючими зернівками і стебловими меристемами пшениці.

4. Виявлено взаємозв'язок між кількістю залишкової гідратної води після її виморожування в стеблових меристемах пшениці та ступенем стійкості рослин до стресів.

5. Проростки різних за посухостійкістю генотипів озимої пшениці відрізняються вмістом і балансом ендогенних фітогормонів в умовах оптимального та недостатнього водозабезпечення. Стійкі до посухи сорти пшениці за оптимального водозабезпечення відзначаються меншим вмістом ІОК і АБК, а після дії водного стресу – більшою кількістю АБК, порівняно з низько- та середньостійкими.

6. З'ясовано особливості реакції сортів і гібридів ярої пшениці різного походження на ґрунтову посуху та підвищені температури повітря за фізіологічними параметрами. Виділено гібриди пшениці, які тривалий час витримують значний ВД, відрізняються високою ВЗ і продуктивністю за посухи. Одержані дані рекомендовано використовувати при створенні нових сортів пшениці, стійких до дефіциту вологи в ґрунті і підвищених температур повітря.

7. Після обробки рослин водними розчинами ПАА і ПУСК зменшувались деформація продихів, дифузійний опір і рівень транспірації, підвищувались обводнення листків, інтенсивність фотосинтезу,

світлового і темного дихання, вміст СД і ГЛ у мембранах хлоропластів озимої пшениці та картоплі.

8. Застосування ПУСК сприяло відновленню рідкокристалічної структури і структури спектра сумарних полярних ліпідів, тому числі підвищенню вмісту в них ненасичених жирних кислот. В післястресовий період під впливом ПУСК активувались процеси водо- і газообміну, в зв'язку з чим зменшувались втрати врожаю і якості зерна озимої пшениці та бульб картоплі.

9. Перспективний БАР з пролонгованим цитокініновим ефектом, яка послаблює стресову дію посухи на рослини, є полістимулін К. Під його впливом за умов водного і високотемпературного стресів знижувались ВД, інтенсивність транспірації, дифузійний опір, кислотність, ОП і деструкція кристалічних структур клітинного соку, а також підвищувались вміст води, інтенсивність фотосинтезу пшениці та картоплі. Це сприяло стабілізації структури сумарних полярних ліпідів, продохів і листків рослин.

10. Вплив полістимуліну К виявлявся в активації ростових процесів, підвищенні величин ЕЗ, вмісту СД, ГЛ, ФЛ і ненасичених жирних кислот у мембранах хлоропластів, а також відновленні після дії ґрунтової посухи фітогормонального балансу, спектрів відбиття і поглинання клітинного соку листків озимої пшениці та картоплі.

11. Встановлено обернену залежність між вмістом сумарних полярних ліпідів у мембранах хлоропластів і оптичною густиною екстрактів із листків рослин у кислому водному середовищі.

12. Під дією полістимуліну К зменшувались втрати врожаю і якості зерна озимої пшениці та бульб картоплі при водному та високотемпературному стресах.

### РЕКОМЕНДАЦІЇ

1. При оцінці селекційного матеріалу рекомендується враховувати стійкість повітряно-сухих, набряклих у воді та після прогріву зернівок пшениці й гібридів кукурудзи до водного та високотемпературного стресів за гідратаційними параметрами  $\Delta H, T_1, T_2$ , які реєструються методами ЯМР спектроскопії.

2. Стійкість дозріваючих зернівок і стеблових меристем пшениці до водного і високотемпературного стресів можна визначати за інтенсивністю водовіддачі методом термогравиметрії та кількіс-

тв залишкової гідратної води після її виморожування в динаміці стресової дії методом ЯМР високої роздільної здатності.

3. Стійкість рослин до ґрунтової посухи пропонується оцінювати за характером кристалізації та деструкції структур сумарних полярних ліпідів мембран хлоропластів та клітинного соку листків.

4. Для кількісного детектування аденілових нуклеотидів /АМФ, АДФ, АТФ/ у листках рослин рекомендується модифікований нами метод спектроденситометричної тонкошарової хроматографії з використанням сканувального спектроденситометра.

5. Для активації захисних механізмів і оптимізації продукційного процесу рекомендується обробляти рослини озимої пшениці /період колосіння/ та картоплі /початок цвітіння/ 0,3 %-м водним розчином ПАА /за короткочасної посухи/ та 0,2 %-м водним розчином ПУСК /за довгочасної посухи/.

6. Для впровадження в сільськогосподарське виробництво рекомендується:

а/ спосіб регулювання росту, підвищення стійкості та продуктивності картоплі в умовах ґрунтової посухи, який полягає в обробці рослин /початок цвітіння/ водним розчином полістимуліну К в концентраціях  $10^{-4}$  і  $10^{-3}$  М, який захищений авторським свідоцтвом на винахід /А.с. № І6І4І64 з грифом "Т", 1988 р./;

б/ нова технологія, яка передбачає обробку рослин озимої пшениці /період колосіння/ та картоплі /початок цвітіння/ водним розчином полістимуліну К в концентрації 40 г/га за діючої речовиною;

в/ спосіб визначення стійкості сортів озимої пшениці та картоплі до ґрунтової посухи, який ґрунтується на вимірюванні оптичної густини /Ка/ екстрактів з листків рослин у кислому водному середовищі /рН 3,0-3,8/ при довжині хвилі 260-280 нм, який захищений авторським свідоцтвом на винахід /А.с. № І76І047, 1992 р./.

#### СПИСОК

#### ОСНОВНИХ НАУКОВИХ ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Шматько І.Г., Слухай С.І., Шевченко Н.Н., Григор'як І.А., Шведова О.Е., Ткачук Е.С., Петренко Н.І. Водний режим растений в связи с действием факторов среды. - Киев: Наук.думка, 1983. - 200 с.

2. Шматько І.Г., Григор'як І.А., Шведова О.Е. Устойчивость растений к водному и температурному стрессам. - Киев: Наук.думка.

1989. - 224 с.

3. Шматько И.Г., Мусич В.Н., Григорьяк И.А., Петренко Н.И., Каблучко О.И. Жаростойкость пшеницы при разной водообеспеченности // Актуальные вопросы физиологии и биохимии растений Молдавии. - Кишинев: Штиинца, 1977. - С.24-28.

4. Шматько И.Г., Шведова О.В., Григорьяк И.А., Петренко Н.И., Дервянко В.А. Изменения в водном балансе пшеницы при действии повышенных температур // Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями. - Казань: Изд-во Казан.ун-та, 1978. - С.29-35.

5. Григорьяк И.А., Костенко А.И., Петренко Н.И., Каблучко О.И. Сравнительная оценка засухоустойчивости сортов и гибридов яровой пшеницы по некоторым физиологическим параметрам // Вопросы физиологии пшеницы. - Кишинев: Штиинца, 1981. - С.173-175.

6. Григорьяк И.А. Регуляция водообмена семян пшеницы при температурном воздействии // Регуляция водного обмена растений: Материалы VII Всесоюз.симп. /Киев, сент.1981 г./ - Киев: Наук. думка, 1984. - С.70-73.

7. Шматько И.Г., Григорьяк И.А., Шведова О.В. Физиологические различия реакции сортов пшеницы на изменение водообеспеченности и температуры // Материалы IV респ.конф.физиологов и биохимиков Молдавии "Физиолого-биохимические основы повышения продуктивности и устойчивости растений" /Кишинев, 13-14 янв.1986 г./ - Кишинев: Штиинца, 1986. - С.28-34.

8. Мануильская С.В., Григорьяк И.А., Михно А.И. Изменения липидного состава фотосинтетических мембран листьев озимой пшеницы при обработке полистимулином К в условиях водного стресса // Тр. У Всесоюзмежунив.конф. "Биология клетки", посвящ.70-летию Великого Октября / Тбилиси, 16-21 нояб.1987 г./ - Тбилиси: Изд-во Тбил.ун-та, 1987. - Ч.1. - С.222-224.

9. Мануильская С.В., Григорьяк И.А., Михно А.И., Штильман М.И., Коршак В.В. Модификация липидных компонентов мембран хлоропластов озимой пшеницы полистимулином К в условиях водного стресса // Докл. АН СССР. - 1988. - 298, № 6. - С.1513-1516.

10. Шматько И.Г., Григорьяк И.А., Жук О.И. Митотическая активность в меристемах пшеницы при повышении температуры // Физиология и биохимия культ.растений. - 1988. - 20, № 4. - С.372-375.

11. Григорук І.А., Шматько І.Г. Реакція фотосинтетического апарата картофеля на обробку полістимуліном К при різній вологості ґрунту // Там же. - 1989. - 21, № 3. - С.255-261.
12. Григорук І.П., Курик М.В., Мануїльський В.Д., Мануїльська С.В., Шматько І.Г. Дія поліуретансемикарбазида на рідкокристалічний стан ліпідів мембран хлоропластів // Доп. АН УРСР. Сер.Б. - 1989. - № 7. - С.76-79.
13. Григорук І.А., Шматько І.Г., Берштейн Б.И. Калий і водообмін рослин // Физиология и биохимия культ. растений. - 1989. - 21, № 5. - С.419-431.
14. Ткачев В.И., Григорук І.А. Влияние высокотемпературного стресса на отражательные свойства листьев пшеницы // Применение методов дистанционной диагностики в сельском хозяйстве. - Киев: Наук. думка, 1989. - С.71-75.
15. Григорук І.А., Шматько І.Г., Кириченко В.П., Штильман М.И., Коршак В.В. Влияние полистимулина К на урожай и качество зерна озимой пшеницы в богарных и орошаемых условиях // Физиология и биохимия культ. растений. - 1990. - 22, № 1. - С.59-65.
16. Григорук І.А., Шматько І.Г., Ткачев В.И., Арсан О.М., Савинский С.В. Влияние полиакриламида, полиуретансемикарбазида и полистимулина К на содержание адениловых нуклеотидов в растениях при водном стрессе // Там же. - 1990. - 22, № 2. - С.162-169.
17. Григорук І.А., Курик М.В., Шматько І.Г., Мануїльський В.Д., Штильман М.И. Влияние полистимулина К на структуру полярных липидов мембран хлоропластов озимой пшеницы и картофеля при дефиците влаги // Там же. - 1990. - 22, № 3. - С.211-215.
18. Григорук І.А. Регуляторная роль калия в водообмене растений // Основы технологии выращивания кормовых культур на осушенных землях. - Киев: Наук. думка, 1990. - С.165-181.
19. Григорук І.А., Шматько І.Г., Мануїльський В.Д., Закордонец О.А. Действие полистимулина К на структуру и водообмен листьев озимой пшеницы и картофеля при засухе // Физиология и биохимия культ. растений. - 1990. - 22, № 6. - С.573-577.
20. Григорук І.П., Шматько І.Г., Ткачев В.І. Дія синтетичних аналогів цитокініну на надходження тритієвої води в листя озимі пшениці при водному стресі // Доп. АН УРСР. Сер.Б. - 1990. - № 12. - С.43-45.

21. Шматько И.Г., Жук О.И., Григорюк И.А. Митотическая активность меристем пшеницы после водного стресса // Физиология и биохимия культ.растений. - 1991. - 23, № 5. - С.499-503.

22. Григорюк І.П., Шматько І.Г., Курик М.В., Ткачов В.І. Вплив полістимуліну К на спектральні властивості і кристалічні структури соку листя озимої пшениці і картоплі при різному водозабезпеченні // Доп.АН УРСР. - 1991. - № 6. - С.152-155.

23. Шматько И.Г., Григорюк И.А. Реакция растений на водный и высокотемпературный стрессы // Физиология и биохимия культ.растений. - 1992. - 24, № 1. - С.3-14.

24. Савінський С.В., Григорюк І.П., Ткачов В.І. Гормональний статус листя рослин озимої пшениці при дії полістимуліном К в умовах посухи // Доп.АН України. - 1992. - № 2. - С.132-134.

25. Григорюк І.П., Савінський С.В., Ткачов В.І., Гуляев Б.І., Шматько І.Г., Штільман М.І. Дія полістимуліну К на вміст ендогенних гормонів у листі картоплі при дефіциті вологи // Там же. - 1992. - № 5. - С.138-140.

26. Жук О.И., Шматько И.Г., Григорюк И.А. Пролиферативная активность клеток листовой меристемы кукурузы после действия высокой температуры // Физиология и биохимия культ.растений. - 1993. - 25, № 3. - С.274-277.

27. Савинский С.В., Григорюк И.А., Ткачев В.И., Гуляев Б.И., Шматько И.Г. Содержание фитогормонов в листьях проростков различных по засухоустойчивости сортов озимой пшеницы в оптимальных и стрессовых условиях // Докл.АН Украины. - 1993. - № 10. - С.157-161.

28. Шматько И.Г., Григорюк И.А., Шведова О.Е., Петренко Н.И. Особенности генотипической регуляции водного режима растений при дефиците влаги и повышенных температурах // Водообмен и устойчивость растений. - Казань: Изд-во Казан.ун-та, 1993. - С.168-175.

29. Шматько І.Г., Стасик О.О., Конончук О.Б., Григорюк І.П. Особливості взаємозв'язку водообміну і CO<sub>2</sub>-газообміну при дії біологічно активних речовин на озиму пшеницю в посушливих умовах // Физиология и биохимия культ.растений. - 1995. - 27, № 3. - С.135-140.

30. А.с. І6І4І64 СССР, МКИ<sup>5</sup> А 01 № 43/90. Способ регулирования роста растений картофеля в условиях засухи / И.Г.Шматько,

И.А.Григорук, В.Д.Мануильский, М.И.Штильман, М.Я.Корнаков, М.Ю.Ярмыш, М.В.Антипов. - Приоритет от 13.10.88 с грифом "Т".

31. А.с. 1761047 СССР, МКИ<sup>5</sup> А 01 G 7/00. Способ определения устойчивости растений к стрессовым воздействиям / И.А.Григорук, В.Д.Мануильский, М.В.Курик, И.Г.Шматько, С.В.Мануильская. - Публ. 15.09.92, Бюл. № 34.

32. Шматько И.Г., Григорук И.А., Шведова О.Е., Петренко Н.И. Определение физиологической реакции зерновых культур на ухудшение водообеспеченности и повышенные температуры: /Метод. рекомендации / / АН УССР. Институт физиологии растений. - Киев: Б.и., 1985. - 20 с.

33. Григорук И.А., Шматько И.Г., Мануильский В.Д., Фабуляк Ф.Г., Масленникова Л.Д. Водообмен и продуктивность пшеницы и картофеля при действии полиакриламидной пленки в стрессовых условиях. - Киев, 1987. - 40 с. - /Препр./ АН УССР. Ин-т физиологии растений; ИФР-87-2-Р./.

34. Григорук И.А., Шматько И.Г., Мануильский В.Д., Мануильская С.В., Греков А.П., Липатов С.Ю., Закардонец О.А. Действие полнуретансемикарбазида на растения озимой пшеницы и картофеля в условиях засухи. - Киев, 1989. - 48 с. - /Препр./ АН УССР. Ин-т физиологии растений и генетики; ИФРГ-89-7-Р./.

35. Шматько И.Г., Григорук И.А., Кириченко В.П. Технология применения полистимулина К для повышения устойчивости озимой пшеницы к засухе / Метод. рекомендации / / АН УССР. Ин-т физиологии растений и генетики. - Киев: Б.и., 1990. - 18 с.

36. Ткачев В.И., Савинский С.В., Григорук И.А. Количественная спектроденситометрическая тонкослойная хроматография адениловых нуклеотидов /АМФ, АДФ, АТФ/: /Метод. рекомендации / / АН Украины. Ин-т физиологии растений и генетики. - Киев: Б.и., 1991. - 10 с

37. Матяш А.И., Шматько И.Г., Григорук И.А. Действие температурного стресса на состояние воды в зародышах гибридных семян кукурузы /Редкол. журн. "Физиология и биохимия культ. растений". - Киев, 1988. - 14 с. - Деп. в ВИНТИ 27.01.88, № 780-Б 88.

38. Шматько И.Г., Григорук И.А., Манк В.В., Брехунец А.Г. Исследование состояния воды в семенах различных сортов яровой пшеницы методом ядерного магнитного резонанса // Биофизика растений: Материалы Первого Всесоюзсимп. по молекуляр. и прикл. биофизике растений /Краснодар, 10-13 сент. 1974 г./ - Краснодар: Б.и., 1974.

- С.202-203.

39. Шмат'ко И.Г., Григор'юк И.А., Манк В.В., Братунец А.Г. Использование метода ЯМР для изучения состояния воды в растениях пшеницы при низких температурах // I Всесоюз. совещ. "Спектроскопия координационных соединений" / Краснодар, окт. 1980 г. /: Тез. докл. - Краснодар: Б.и., 1980. - С.13.

40. Shmat'ko I.G., Shvedova O.Yu., Grigoryuk I.A. Peculiarities of correlation between water relations and plant nutrition at water deficit // International Symposium on Mineral Nutrition Plants: Abstracts, Varna, Bulgaria. - Varna; S.n., 1983. - P.85-86.

41. Grigoryuk I.A., Shmat'ko I.G., Shtilman M.I., Antipov M.V., Yarmisch M.Yu. Regulation of plant metabolism and productivity by polystimuline K at drought // IX International Symposium on Plant Growth Regulators, Sept. 28 - Oct. 4, 1986, Pamporovo (Smolyan), Bulgaria. - S.n., 1986. - P.61.

42. Shmat'ko I.G., Grigoryuk I.A., Matyash A.I., Tkachev V.I., Peev Ch.V., Georgieva V.Z. Influence of stress conditions on water state and photosynthesis in wheat plants // International Symposium on Mineral Nutrition and Photosynthesis, 4 - 9 Oct. 1987, Varna, Bulgaria: Abstracts. - Varna; S.n., 1987. - P.73.

43. Grigoryuk I.A., Shmat'ko I.G. Influence of high temperature on root meristems of wheat // 3<sup>rd</sup> International Symposium "Structure and Function of Roots": Abstracts, Nitra, Czechoslovakia, Aug. 3rd-7th, 1987. - Nitra; S.n., 1987. - P.47.

44. Savinsky S.V., Tkachev V.I., Grigoryuk I.A. Quantitative estimation of phytohormonal balance with coefficient Bp (Abstracts 8<sup>th</sup> Congress of the Federation of European Societies of Plant Physiology, Aug. 23-28, 1992, Antwerpen, Belgium) // *Physiol. plant.* - 1992. - 85 (3), N 2. - P.30.

45. Григор'юк І.П. Використання полімерних біологічно активних речовин для регуляції фізіологічних функцій і підвищення стійкості рослин до водного і високотемпературного стресів // II з'їзд Укр. т-ва фізіологів рослин /Київ, 4-7 жовт. 1993 р./; Тез. доп. - Київ: Б.в., 1993. - Т.І. - С.45-46.

46. Ткачов В.І., Гродзінський Д.М., Григор'юк І.П. Відбиваючі властивості листя рослин при дії водного стресу // Матеріали I з'їзду Укр. біофізичного т-ва /Київ, 20-24 черв. 1994 р./.- Київ: Б.в., 1994. - С.234.

И.А.Григорюк. Реакция растений на водный и температурный стрессы и способы ее регуляции. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.12 - Физиология растений. Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, Киев, 1996.

Защищается докторская диссертация, посвященная исследованию реакции растений на водный и высокотемпературный стрессы. Установлено, что устойчивость зерновок и меристем пшеницы к стрессовому воздействию зависит от подвижности и прочности связи молекул воды с адсорбционными центрами и свойств генотипа. Обнаружено, что устойчивость растений к водному стрессу зависит от количества гидратной воды в стеблевых меристемах пшеницы. Определена интенсивность водоотдачи зерновками и стеблевыми меристемами пшеницы при нарастающем действии высокой температуры. Выявлена взаимосвязь между фитогормональным балансом и водообменом различных генотипов пшеницы. Показано, что реакция растений на ухудшение водообеспеченности и повышенные температуры проявляется в изменении оптических свойств экстрактов из листьев, количественного и качественного состава суммарных полярных липидов в мембранах хлоропластов, динамичности образований в клеточном соке и величин ОП. Она зависит также от напряженности и длительности стрессового воздействия и генотипических свойств. Разработаны способы оптимизации уровня водообмена и продукционного процесса, повышения устойчивости растений пшеницы и картофеля к водному и высокотемпературному стрессам с помощью БАВ, в частности ПАА, ПУСК и полистимулина К. Выяснены особенности механизма действия этих веществ на структурно-функциональную организацию растений в стрессовых условиях. Модифицированы некоторые существующие и разработаны новые методы оценки селекционного материала на засухо- и жароустойчивость. Создана технология применения полистимулина К для повышения устойчивости озимой пшеницы и картофеля к засухе.

Ключові слова: стан води, водний і високотемпературний стреси, посуха, водообмін, газообмін, хлоропласти, проридки, полярні ліпід, енергетичний заряд, фітогормони, біологічно активні речовини, пшениця, картопля, генотипні відмінності.

I.P.Grigoryuk. Plant Reaction to Water and Temperature Stresses and Means of its Regulation. The dissertation for the degree of Doctor of Sciences (Biology), 03.00.12 speciality - Plant Physiology, Kyiv. Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 1996.

The doctor dissertation is presented concerning investigation of reaction of plants on water and high temperature stresses. The stability of wheat grains and meristems to stress effect is determined depending on mobility and durability of bond of water to absorption centres and genotype properties. It is found that resistance of plants to water stress depends upon amount of hydrate water in wheat stem meristems. Intensity of water loss by wheat grains and stem meristems under growing effect of high temperature is determined. Correlation between phytohormonal balance and water metabolism of different genotypes of wheat is revealed. It is shown that reaction of plants on deterioration of water supply and increase of temperature displays in change of optic properties of leaf extracts, quantitative and qualitative composition of summary polar lipids in chloroplast membranes, dynamic formations in cell sap and value of OP. It depends also on the strain and duration of stress influence and genotypic properties. Methods are elaborated of optimisation of water metabolism level and production process, increase of resistance of wheat and potato plants to water and high temperature stresses by means of BAC, particularly PAA, PUSK and polystimulin K. Peculiarities of mechanism of action of these substances on structural and functional organisation of plants in stress conditions are elucidated. Some methods of evaluation of breeding material to drought and heat resistance are modified and new methods are elaborated. The technology of polystimuline K application for increase of winter wheat and potato resistance to drought is created.

---

Подписано к печати 10.05.96г. Формат 60x84/16.  
Объем: 2,0 усл.-печ.л., 2,0 уч.-изд.л.  
Тираж 105. Заказ 31

---

Отдел оперативной полиграфии "Международного финансового агентства"  
тел. 416-20-65. 416-43-21

1117 202

AB 34.996