

*На правах рукописи*

**ШИЛЕНКОВ Александр Владимирович**

**ДЕЙСТВИЕ ИМПУЛЬСНОГО ДАВЛЕНИЯ  
И НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И  
БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И УРОЖАЙ  
РАСТЕНИЙ ГРЕЧИХИ**

03.00.12 – физиология и биохимия растений

*АВТОРЕФЕРАТ*

*диссертации на соискание ученой степени*

*кандидата биологических наук*

Нижний Новгород

2006

Работа выполнена на кафедре ботаники, физиологии и биохимии растений Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского

Научный руководитель: доктор биологических наук,  
профессор **Хрянин В.Н.**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,  
профессор **Лобов В.П.**

доктор биологических наук,  
профессор **Лукаткин А.С.**

Ведущая организация: Казанский институт биохимии и биофизики КазНЦ РАН

Защита состоится 26 декабря 2006 г. в 15 часов на заседании диссертационного совета К212.166.06 Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского (603950, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23).

**e-mail:** [dec.@bio.unn.ru](mailto:dec.@bio.unn.ru)

**fax:** (8312) 34-50-56

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.

Автореферат разослан 18 ноября 2006 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



И.Ф. Александрова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** В последнее время в физиологии растений большое внимание уделяется проблеме стресса. Важнейшей задачей является изучение влияния неблагоприятных факторов внешней среды и ответных реакций растительного организма. Способность к защите от действия абиотических и биотических факторов среды - столь же обязательное свойство любого организма, как питание, движение, размножение и др. Эта функция появилась одновременно с возникновением первых живых существ и в ходе дальнейшей эволюции развивалась и совершенствовалась.

В середине 30-х годов XX столетия канадский ученый Г. Селье впервые показал, что различные неблагоприятные воздействия вызывают неспецифический ответ в организме животного (Селье, 1972). В середине XX века теория стресса была перенесена на растительный организм. В настоящее время известно, что стресс у растений состоит из следующих трех фаз: первичной стрессовой реакции, адаптации, истощения ресурсов надежности (Полевой, 1989; Тарчевский, 1993).

Влияние факторов внешней среды сопряжено с изменениями на разных уровнях биологической организации: молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органном, организменном и популяционном (Полевой, 1989). Возникающие функциональные и структурные изменения на молекулярном уровне вызывают каскад реакций, приводящий к нарушениям процессов роста и развития и способствующий изменению устойчивости, жизнеспособности, продуктивности растений (Батыгин, 1986; Полевой, Саламатова, 1991; Тарчевский, 1993, 2001; Андрианова, Тарчевский, 2000).

В настоящее время для управления процессами роста и развития помимо традиционных средств (удобрения, химические регуляторы и т.д.) все больше используются различные физические факторы: ультразвук, энергетические поля, ионизирующее излучение, ультрафиолетовое и инфракрасное излучения, низкие температуры и др. Физические стимуляторы отличаются технологичностью, эффективностью, производительностью. Недостатками указанных методов являются трудность дозирования и мутагенные эффекты. Нами использован новый метод обработки семян – воздействие импульсным давлением (ИД), создаваемым детонацией взрывчатого вещества. Преимущества метода заключаются в точности дозирования, равномерности распределения в среде и мгновенности воздействия, при котором не происходит грубого механического разрушения объекта.

**Цель и задачи исследования** Цель работы - выявление изменений физиологических, биохимических процессов при действии импульсного давления и низких температур (НТ), а также их роль в формировании урожая растений гречихи.

Для реализации поставленной цели необходимо было решить ряд задач:

1. Изучить действие ИД и НТ на энергию прорастания, всхожесть и водопоглощение семян, а также активность амилаз при прорастании.

2. Выявить изменения интенсивности дыхания семян, активности ферментов каталазы и полифенолоксидазы при действии ИД и НТ.
3. Исследовать интенсивность транспирации листьев разных ярусов при действии ИД и НТ и ее связь с анатомической структурой листа.
4. Выявить изменения содержания хлорофиллов, каротиноидов в листьях при действии ИД и НТ и их связь с интенсивностью фотосинтеза и формированием урожая растений гречихи.
5. Изучить устойчивость семян и растений гречихи к засухе и повышенному содержанию солей в почве при действии ИД и НТ, а также устойчивость к низкому уровню инсоляции при импульсном давлении.
6. Исследовать структуру урожая растений гречихи при действии ИД и НТ, а также влияние изменений физиолого-биохимических процессов на формирование качественных и количественных характеристик урожая.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** В работе применялась одно- и двухфакторная схема анализа с широким диапазоном воздействий. Научные положения настоящей работы расширяют и углубляют современные представления о взаимосвязи процессов метаболизма, роста и развития растений в формировании урожая.

Применение воздействия на посевной материал импульсным давлением оказывается перспективным в селекционно-генетической работе (для предварительной обработки при получении мутантов), биотехнологии, сельском хозяйстве (для активизации роста, повышения продуктивности).

Результаты работы используются в учебном процессе кафедры ботаники, физиологии и биохимии растений ПГПУ при преподавании курсов «Физиология растений», «Экология растений», на спецкурсах.

**Положения диссертации, выносимые на защиту.**

1. Характер изменений биохимических и морфофизиологических характеристик растений зависит от параметров обработки ИД и НТ.
2. Предпосевное воздействие ИД увеличивает водопоглощение и активность амилаз через 3, 12 час после начала прорастания, однако это не приводит к повышению энергии прорастания и всхожести семян.
3. Характер изменений интенсивности дыхания и ферментов антиоксидантной защиты в зависимости от параметров воздействия ИД и НТ.
4. Выявлена специфичность в действии ИД и НТ на интенсивность транспирации: НТ увеличивает интенсивность транспирации верхних и нижних листьев (утренние часы), а ИД - снижает, несмотря на выраженную ксеромотофию листьев верхних ярусов.
5. Изучаемые факторы повышают содержание пигментов в листьях среднего яруса, интенсивность фотосинтеза, что создает предпосылки для изменения структуры урожая, а также морфофизиологических характеристик.
6. ИД и НТ увеличивают засухо- и солеустойчивость семян (это, вероятно, может быть следствием повышения содержания пролина, выполняющего защитную функцию), увеличивают солеустойчивость проростков гречихи.

7. Изменение морфофизиологических и биохимических процессов растений при действии ИД и НТ и их связь со структурой урожая гречихи.

**Апробация работы.** Основные результаты работы обсуждались на: Всероссийской научно-практической конференции «Физиология растений и экология на рубеже веков» (Ярославль, Яросл. гос. ун-т, 2003 г.); на V съезде Общества физиологов растений России и Международной конференции «Физиология растений – основа фитобиотехнологии» (Пенза, Пенз. гос. пед. ун-т, 2003); на Международной конференции «Проблемы физиологии растений Севера» (Петрозаводск, 2004 г.); на Международной конференции «Физиологические и молекулярно-генетические аспекты сохранения биоразнообразия» (Вологда, 2005 г.); на научных конференциях ПГПУ им. В.Г. Белинского (Пенза, 2002; 2004; 2005 гг.); на конференции «Физиология растений – фундаментальная основа агроботиотехнологии» (Ростов-на-Дону, 2006 г.); на расширенном заседании кафедры ботаники, физиологии и биохимии растений ПГПУ им. В.Г. Белинского (2006 г.).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 9 печатных работ.

**Объем и структура диссертации.** Диссертация состоит из введения; 6 глав; заключения, выводов; списка использованной литературы, включающего 310 наименований, из них 131 на иностранных языках. Работа включает 158 страниц машинописного текста, 24 рисунка, 21 таблицу.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основные исследования проводились на растениях гречихи *Fagopyrum esculentum* Moench. сорта Аромат, выращенных в условиях мелкоделяночного опыта на базе Пензенского ботанического сада им. И.И. Спрыгина. В дополнительных опытах использовали растения гречихи сортов Дикуль, Саулык, Курская-87.

Эксперименты проводились в 2000-2005 годах.

Перед посевом семена обрабатывали импульсным давлением (ИД), создаваемым ударной волной в водной среде. Каждое семя при этом испытывает объемное сжатие. Время прохождения ударной волны составляет 15-25 мксек. Давление на фронте ударной волны (Р, МПа) рассчитывали по формуле (Пихтовников и др., 1964; Атрощенко и др., 1997):

$$P = 5330 \left( \frac{Q^{\frac{1}{3}}}{R} \right)^{1,13}, \text{ где}$$

Р – давление на фронте ударной волны, МПа

Q – масса заряда взрывчатого вещества, кг

R – расстояние от центра взрыва до поверхности семян, м

Для обработки семян использовали давления 11 МПа и 29 МПа.

Физиологические исследования проводили с периодичностью, соответствующей фазам развития. Полученные данные подвергали статистической обработке. На рисунках отмечали средние арифметические и их стандартные ошибки (Шмидт, 1984).

Энергию прорастания и всхожесть семян определяли по известным методикам (ГОСТ 12038 – 84). Параллельно исследовали жизнеспособность семян по окрашиванию зародыша (ГОСТ 12039-82).

Активность амилаз в процессе прорастания (0-72 час) определяли по гидролизу крахмала фотоколориметрическим методом, активность каталазы по А.Н.Баху и А.И.Опарину, активность полифенолоксидазы (ПФО) определяли по Бояркину (Малый практикум по физиологии растений под ред. М.В. Гусева, 1982).

Для определения интенсивности дыхания использовали метод Бойсена-Иенсена (Баславская, Трубецкова, 1964), интенсивность фотосинтеза определяли фотоколориметрически путем мокрого сжигания в хромовой смеси по Х. К. Аликову (Практикум по физиологии растений под ред. Н.Н. Третьякова, 1990), интенсивность транспирации (ИТ) определяли методом быстрого взвешивания (Баславская, Трубецкова, 1964).

Содержание пигментов в листьях растений определяли при помощи смеси растворителей (Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования под ред. Д.И. Сапожникова, 1964).

О засухо- и солеустойчивости судили по набуханию семян (изменению их массы) в растворах сахара и поваренной соли, а также об относительной солеустойчивости судили по ростовой активности растений в растворах, содержащих соль (Удовенко и др., 1970).

Показатель ксероморфности растений оценивали по числу устьиц на единицу площади листа на микропрепаратах с помощью окуляра-микрометра.

Содержание пролина определяли колориметрическим методом (Bates, 1973).

У растений гречихи подсчитывали количество плодов на растении, определяли массу 1000 плодов по общепринятой методике, кроме того, определяли количество белка в семенах (по Лоури).

## ВЛИЯНИЕ ИМПУЛЬСНОГО ДАВЛЕНИЯ И НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР НА РАННИЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ ГРЕЧИХИ

Импульсное давление оказало влияние на энергию прорастания и всхожесть семян. Наибольшая энергия прорастания отмечена в контроле. ИД 11 и 29 МПа уменьшило этот показатель на 9,3-12,3% относительно контроля. В возрасте 7 сут обнаруживалось увеличение всхожести семян, обработанных ИД 11 МПа. Она составляла 70,7%, что почти соответствовало контролю (70%). При 29 МПа всхожесть составляла 50,7%. Таким образом, отмечен «ростовой покой», связанный с фазой первичной стрессовой реакции, и переход к фазе адаптации.

При действии температуры +4°C продолжительностью 6 час наибольшее значение энергии прорастания отмечено в контроле (47%), в опыте 11 МПа и 29 МПа этот показатель уменьшился на 9,3-30% относительно контроля.

Такая же тенденция обнаружена и при действии температуры 0°C, только значения были меньшими по сравнению с предыдущей схемой воздействия (41,3% - в контроле, 29,0% - в опыте 11 МПа и 14,0% - в опыте 29 МПа).

Температура -4°C снижала значения энергии прорастания до 31,3% в контроле, 25,0% в опыте 11 МПа и 10,0% в опыте 29 МПа. Причем значения опыта во всех вариантах всегда были снижены по отношению к контролю в среднем на 6,3-27,3%, возможно, это свидетельствует о том, что действие двух стрессоров на семена привело не только к замедлению ростовых процессов, но и могло привести к гибели части зародышей (Мазей, 2002).

Действие тех же температур продолжительностью воздействия 12 час не показало ожидаемую картину. Значения энергии прорастания и в контроле и во всех вариантах опыта были выше соответствующих значений при 6 час воздействия (на 2,7-19,7%).

При продолжительности воздействия 24 час все температуры снижали значения энергии прорастания, причем и в контроле и в опыте они были меньше, чем соответствующие значения и при 6 и при 12 час воздействия. Обнаружена тенденция на уменьшение различия между контролем и опытом 11 МПа, что может свидетельствовать о том, что опытные растения обнаружили сопряженную устойчивость к действию ИД такой продолжительности, несмотря на замедление ростовых процессов на ранних стадиях прорастания.

Жизнеспособность зародышей гречихи опытных растений в сравнении с контрольными была снижена, причем она существенно и скачкообразно изменялась в ходе прорастания и зависела от величины ИД.

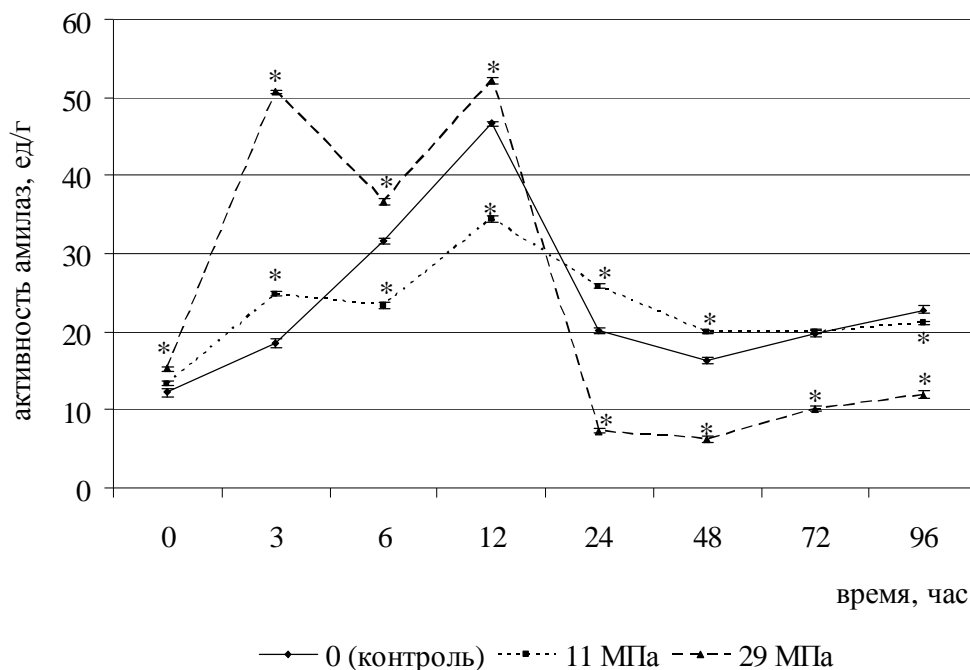
Запуск ростовых процессов связан с уровнем оводненности семян (Обручева и др., 1988). Было изучено действие импульсного давления на водопоглощение плодов гречихи.

По прошествии 12 мин после действия ИД водопоглощение опытных растений 11 МПа и 29 МПа превышало контроль на 10,5 и 11,28% соответственно. Спустя 6 час и 24 час после обработки ИД водопоглощение и в контроле и в вариантах опыта возросло. Значения ИД 11 МПа и 29 МПа превышали контроль на 7,5-15,0%. В целом водопоглощение ускорялось при воздействии импульсных давлений.

Исследовали активность  $\alpha$  (КФ 3.2.1.1.) и  $\beta$  амилаз (КФ 3.2.1.2.) гречихи при прорастании (рис. 1). Амилолитическая активность сухих семян, обработанных ИД 11 и 29 МПа, была выше контроля в 1,1 и 1,2 раза соответственно. Активность амилаз через 3 час после начала прорастания в контроле возросла в 1,5 раза; при ИД 11 МПа в 1,3 раза, и 29 МПа - в 2,7 раза по сравнению с контролем. Вероятно, ИД во время своего воздействия, способствовало развитию стрессовой программы: увеличилось количество амилаз.

Через 6 час после начала прорастания в контроле активность амилаз продолжала увеличиваться относительно уровня 3 час (в 1,7 раза), а ИД

способствовали снижению активности к 6 часам, что связано с саморегуляцией. Через 12 час амилазная активность достигала максимального значения во всех вариантах опыта (активность возросла в 1,4 – 1,5 раза, что может свидетельствовать о запуске гидролитических процессов).



**Рис. 1.** Действие импульсного давления на активность амилаз гречихи (\* -  $p \leq 0,05$  относительно контроля).

В возрасте 24 час активность амилаз в контроле снизилась в 2,3 раза. В семенах, обработанных ИД 29 МПа, наблюдалось снижение активности амилаз, по сравнению с контролем в 2,7 раза. В семенах после обработки ИД 11 МПа активность амилаз в этом возрасте была выше контроля в 1,3 раза.

Через 48 час после начала прорастания наблюдалось снижение активности ферментов. При этом амилазная активность плодов, обработанных ИД 29 МПа, была ниже контроля в 2,6 раза, а ИД 11 МПа превышала контроль в 1,2 раза.

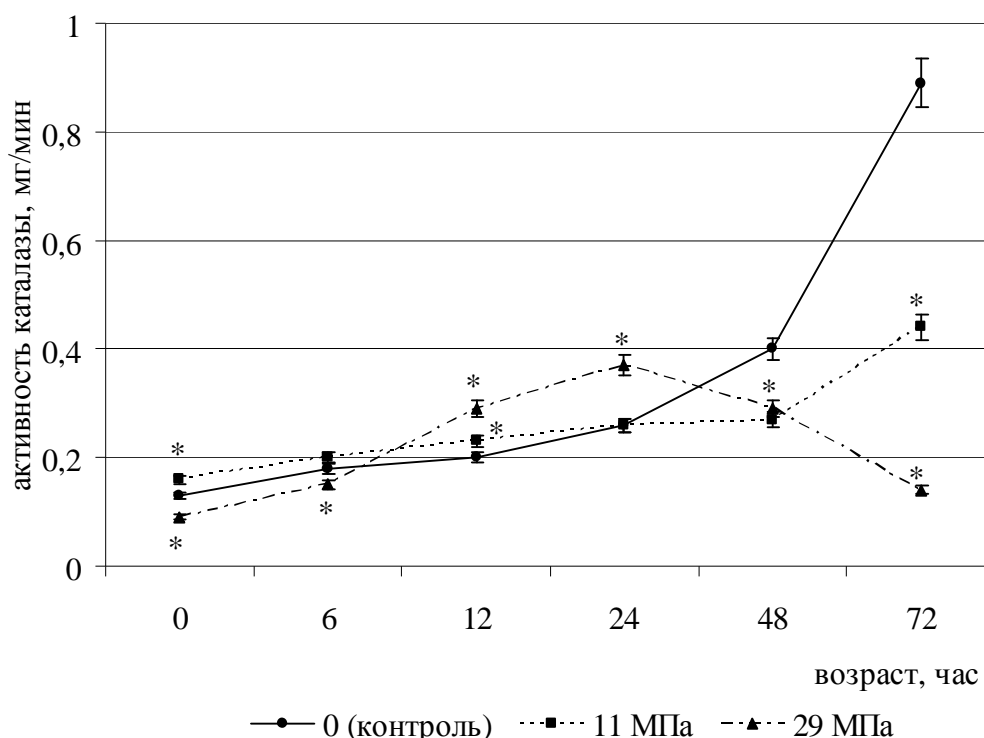
В возрасте 72 час активность амилаз контрольных семян повысилась, и продолжала увеличиваться к 96 час. После обработки ИД 11 и 29 МПа активность ферментов изменялась незначительно, но все же в опыте ИД 29 МПа - была ниже, чем в контроле в 1,9 раза, а в опыте ИД 11 МПа практически соответствовала контролю.

Таким образом, ИД способствовало повышению активности амилаз через 3, 12 час после начала прорастания. Увеличение активности ферментов на ранних сроках указывает на то, что развитие стрессовой реакции заключалось в ускорении обменных, в том числе гидролитических процессов.



## ДЕЙСТВИЕ ИМПУЛЬСНОГО ДАВЛЕНИЯ И НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ ГРЕЧИХИ

Интегральным показателем изменения энергетических процессов является дыхание. Энергия дыхания используется для ростовых процессов растений, различных синтетических реакций, поглощения элементов минерального питания, передвижения ассимилятов. ИД способствовало повышению активности дыхания на 11,1-38,2%, что имело для растений адаптивное значение. При совместном действии двух факторов наблюдалось снижение активности дыхания и в контроле и опыте на 6,1-19,0%. Причиной снижения интенсивности дыхания прорастающих семян при действии низких температур могли стать метаболические нарушения, возникшие при охлаждении.



**Рис. 2.** Изменение активности каталазы в прорастающих семенах гречихи при действии ИД (\* -  $p \leq 0,05$  относительно контроля).

Изучено действие импульсного давления и низких температур на активность каталазы (КФ 1.11.1.6) семян гречихи. Как показали исследования (рис. 2), в контроле активность каталазы повышалась с увеличением возраста прорастающих семян. В сухих семенах гречихи активность каталазы имела тенденцию к увеличению при ИД 11 МПа и снижалась при ИД 29 МПа. Известно, что всхожесть коррелирует с интенсивностью дыхания семян. Исходя из полученных данных, следует предположить, что в результате действия стрессора в малых дозах в семенах активизировались процессы

дыхания. Следовательно, еще до начала прорастания возникла защитная реакция на стрессовое воздействие.

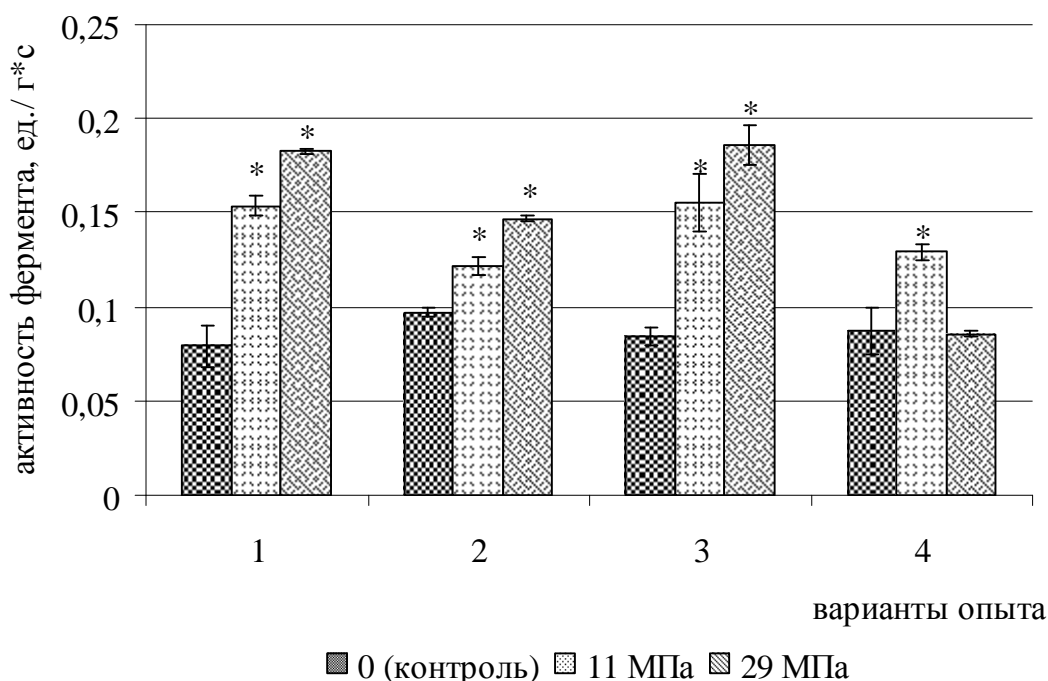
Следует отметить линейное нарастание активности фермента с возрастом в контроле и при ИД 11 МПа (амплитуда меньше, чем в контроле) и колебательные изменения активности фермента при ИД 29 МПа. Следовательно, колебания могут свидетельствовать о повреждении системы обмена веществ и развитии стрессовой реакции.

Низкие температуры снижали активность антиоксидантной системы, но опытные семена в меньшей степени оказались подвержены данному воздействию. По-видимому, после воздействия импульсным давлением в семенах уже были запущены адаптационные механизмы, о чем может свидетельствовать повышенный уровень активности каталазы, поэтому на момент охлаждения растения уже были готовы к увеличению образования активированных форм кислорода, сопряженному с охлаждением.

В экспериментах по исследованию активности полифенолоксидазы (КФ 1.10.3.1) получены следующие результаты (рис. 3, рис. 4).

В контроле 1 наименьшая активность фермента отмечена у контрольных растений (рис. 3). Значения опытов ИД 11 МПа и ИД 29 МПа превышали контроль на 93,7-130,4% соответственно. Столь высокая активность полифенолоксидазы связана, по-видимому, с действием ИД как стрессора.

Охлаждение растений в течение 3 час повышало активность фермента в контроле на 22,6% и снижало в опыте ИД 11 МПа и ИД 29 МПа на 20,8-19,5% соответственно. Но все же значения опыта превышали контроль на 25,1-51,4%.

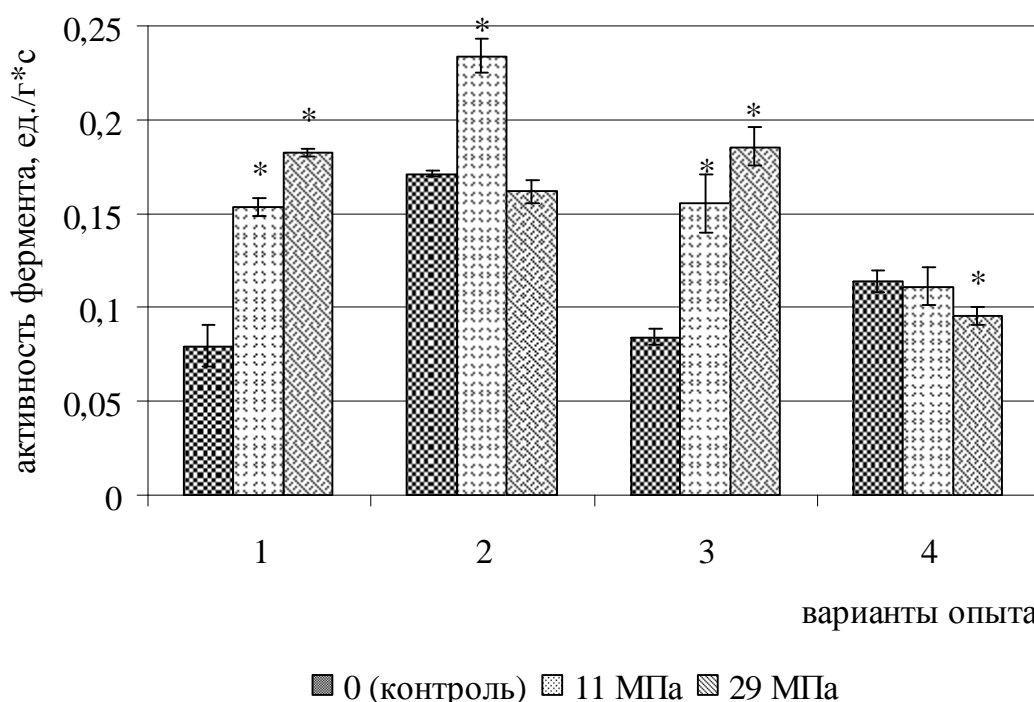


**Рис. 3.** Влияние ИД и температуры +4°С на активность полифенолоксидазы (1 – контроль; 2 – после охлаждения в течение 3 час; 3 – неохлажденные растения через 24 час (контроль); 4 – через 24 час после охлаждения) (\* -  $p \leq 0,05$  относительно контроля).

Спустя сутки у неохлажденных растений (контроль 2) обнаружено незначительное повышение активности полифенолоксидазы на 6,4% в контроле. Через 24 час после воздействия температурой активность фермента в контроле снижалась относительно уровня, отмеченного после охлаждения, и почти достигала контроля 2, это может указывать на то, что контрольные растения спустя 24 час после охлаждения стабилизировали свое состояние, погасив выброс активированных форм кислорода активизацией антиоксидантной системы. У растений ИД 11 МПа активность возросла на 6,2% и превышала контроль в 1,5 раза, что может свидетельствовать о том, что растения еще не закончили процесс адаптации и продолжают восстанавливать последствия, вызванные окислительным стрессом. При ИД 29 МПа активность полифенолоксидазы снижалась относительно уровня, отмеченного сразу после охлаждения, в 1,7 раза и практически соответствовала значениям контроля.

После 6 час охлаждения активность полифенолоксидазы у растений в контроле и опыте ИД 11 МПа возрастала на 116-53% от уровня контроля 1 соответственно (рис. 4). Значение при ИД 29 МПа было ниже контроля 1 на 11,4%.

Спустя 24 часа активность фермента и в контроле и опытах снижалась. Но она превышала уровень активности контроля 2 на 35,0% в контроле и была меньше уровня ИД 11 МПа и ИД 29 МПа (контроль 2) на 28,7-48,4% в опытах ИД 11 МПа и ИД 29 МПа соответственно.



**Рис. 4.** Влияние ИД и температуры +4°С на активность полифенолоксидазы (1 – контроль 1; 2 – после охлаждения в течение 6 час; 3 – неохлажденные растения через 24 час (контроль 2); 4 – через 24 час после охлаждения) (\* -  $p \leq 0,05$  относительно контроля).

Степень изменения активности фермента в динамике охлаждения растений гречихи связана с развитием окислительного стресса. Эти изменения носят адаптивный характер и направлены на снятие окислительного стресса и тем самым холодового повреждения.

Исследование показали, что ИД и НТ изменяли интенсивность транспирации у верхних и нижних листьев. У верхних листьев при ИД она снижалась, хотя ход процесса соответствовал контролю. Подобное снижение транспирации молодых листьев, возможно, объясняется тем, что опытные растения, несмотря на выраженную ксероморфность листьев верхних ярусов, обладали механизмами, препятствующими активной транспирации, что немало важно при недостатке воды в почве. Вряд ли причиной подобного снижения активности являлся водный дефицит, поскольку резких колебаний хода транспирации и завядания листьев на всем протяжении эксперимента не отмечалось.

У нижних листьев опыта ИД 11 МПа снижение интенсивности транспирации можно объяснить, по-видимому, увеличением количества связанной воды, накоплением в листьях осмопротекторов, что способствует снижению транспирации. ИД 29 МПа снижало интенсивность транспирации.

Изучено влияние импульсного давления и низких температур на содержание пигментов в листьях среднего яруса растений гречихи в возрасте 41 сут (фаза цветения) и 81 сут (фаза созревания плодов). При действии ИД в контроле отмечено наименьшее содержание пигментов:  $1,28 \text{ мг} \cdot \text{г}_{\text{сыр. веса}}^{-1}$  – хлорофиллов;  $0,61 \text{ мг} \cdot \text{г}_{\text{сыр. веса}}^{-1}$  – каротина;  $0,15 \text{ мг} \cdot \text{г}_{\text{сыр. веса}}^{-1}$  – ксантофиллов. Содержание хлорофиллов при действии ИД 11 МПа и ИД 29 МПа увеличилось относительно контроля на 10,9-9,4%; каротина – на 6,6-13,1% и ксантофиллов – на 13,3-26,7% соответственно. Более высокие показатели содержания хлорофилла свидетельствовали о лучшей готовности опытных растений к цветению и создавали предпосылки для повышения продуктивности фотосинтеза.

В возрасте 81 сут и в контроле и опыте содержание пигментов снижалось в контроле на 25,8% по количеству хлорофиллов, на 37,7% по количеству каротина и на 13,3% по количеству ксантофиллов. При ИД 11 МПа и ИД 29 МПа содержание пигментов снижалось также как и в контроле, но значения превышали контроль на 38,7-31,6% по хлорофиллам, на 47,4-60,5% по каротину и на 23,1-38,5% по ксантофиллам.

При совместном действии низких положительных температур (+4°C) и импульсного давления в возрасте 41 сут у контрольных и опытных растений обнаружено повышение содержания хлорофиллов относительно уровня при ИД на 3,1% в контроле, на 11,3% при ИД 11 МПа и на 2,9% при ИД 29 МПа, причем содержание пигмента в растениях ИД 11 МПа и ИД 29 МПа превышало охлажденный контроль на 19,7-9,1% соответственно. Содержание ксантофиллов снизилось в возрасте 41 сут и в контроле и опытах на 26,7-42,0%.

В возрасте 81 сут снижение содержания пигментов было более ощутимым, особенно в опытах ИД 11 МПа и ИД 29 МПа. Этот процесс ускоряют и

фотодинамические повреждения листьев, возникающие вследствие более низкого содержания каротиноидов.

Снижение содержания пигментов от 41 сут к 81 сут, по-видимому, можно объяснить разрушением пигментов вследствие «демонтажа» фотосинтетического аппарата, а вот повышенное содержание каротиноидов способствует дезактивации активированных форм кислорода, сохраняя чувствительные внутриклеточные структуры при «демонтаже» хлоропластов.

Изменение многих морфофизиологических показателей, особенно роста и продуктивности растений, в известной мере связано с накоплением фотоассимилятов. Процессы фотосинтеза при действии низких температур изучали на растениях гречихи в фазы цветения (41 сут), формирования плодов (60 сут).

Низкие температуры повлияли на изменение интенсивности фотосинтеза в процессе онтогенеза, причем эти изменения носили скачкообразный нелинейный характер, что может свидетельствовать об изменениях в физиолого-биохимических процессах у растений. Важно отметить тот факт, что низкими температурами обрабатывался посевной материал, а изменение интенсивности фотосинтеза наблюдали уже у растений.

#### ИЗМЕНЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ГРЕЧИХИ ПОСЛЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИМПУЛЬСНЫМ ДАВЛЕНИЕМ И НИЗКИМИ ТЕМПЕРАТУРАМИ

Проведенные исследования показали, что ИД оказало влияние на содержание пролина в прорастающих семенах гречихи в возрасте от 0 до 48 час. В контроле (рис. 5) наибольшая концентрация пролина отмечена в сухих семенах, а затем она снижалась: через 3, 6, 24 и 48 час проращивания уровень пролина уменьшился на 35-50% относительно исходного уровня. Через 12 час наблюдали повышение уровня пролина на 60% относительно его концентрации через 6 час после начала прорастания. Причиной такого скачка пролина в 12 час могло быть начало гидролиза запасных веществ эндосперма, который начинается при достижении критического уровня оводненности в 60% (Обручева и др., 1993; 2003), а важным запасным веществом гречихи является белок (Алексеева, Паушева, 1988).

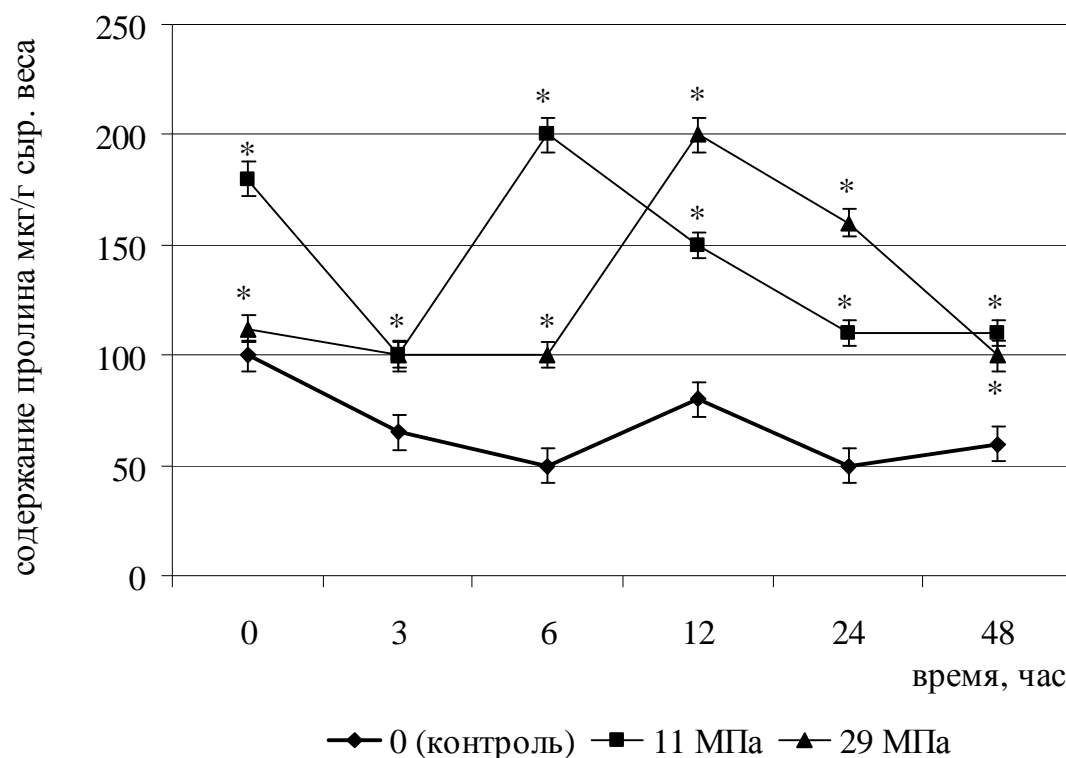
В сухих семенах при ИД 11 МПа (рис. 5) содержание пролина увеличилось относительно контроля на 80%; таким образом, в этих семенах во время подсушивания и хранения (после воздействия ИД), еще до прорастания, включились защитные механизмы. Через 3 час проращивания уровень пролина при ИД 11 МПа, как и в контроле, понизился на 44%. Через 6 час содержание пролина возросло в 4 раза относительно контроля и в 2 раза относительно предыдущего срока исследования. В 12-48 час содержание пролина при ИД 11 МПа превышало контроль приблизительно в 2 раза, но снижалось по сравнению с периодом 6 час на 25-45%.

Повышенное содержание пролина в обработанных семенах было связано с адаптацией их к ИД как стрессору. В семенах, обработанных ИД 11 МПа,

динамика изменения содержания пролина была аналогичной контролю, но отличалась повышенным абсолютным значением уровня аминокислоты. Это обстоятельство указывает на адаптивный характер реакции семян на ИД 11 МПа.

ИД 11 МПа способствовало замедлению прорастания, а именно снижению энергии прорастания (4 сут) на 22 % относительно контроля. Всхожесть семян соответствовала контролю. Следовательно, накопление пролина было следствием стрессовых процессов и способствовало эффективной защите семян во время прорастания.

В сухих семенах при ИД 29 МПа (рис. 5) содержание пролина соответствовало контролю. Через 3 и 6 час проращивания уровень пролина не изменился, хотя в контроле его содержание снизилось на 35-50%. Возможно, стабильное содержание пролина связано с подавлением его метаболизма при интенсивном действии ИД. Известно, что стресс задерживает и даже полностью подавляет прорастание семян, которые готовы к этому процессу (Хан, 1982). Скачок содержания пролина, так же как и достижение критической оводненности (рис. 5), при ИД 29 МПа отмечены в 12 час, что соответствовало контролю. В целом увеличение содержания пролина было не таким значительным, как при ИД 11 МПа.



**Рис. 5** Действие ИД на содержание пролина в прорастающих семенах гречихи (\* –  $p \leq 0,05$  относительно контроля).

Через 24-48 час при ИД 29 МПа началось снижение содержания пролина относительно уровня 12 час (рис. 5), но все же оно превышало контроль

соответственно в 3,2 и 1,7 раза. Изменение содержания пролина в семенах при ИД 29 МПа указывало на стойкое повреждение живых систем.

ИД 29 МПа привело не только к торможению роста, но и к гибели части семян (энергия прорастания снизилась на 53 %, всхожесть – на 28 % относительно контроля). Вероятно, нарушение метаболизма пролина не обеспечило защиты прорастающего семени. Ранее (Нефедьева и др., 2003) было показано, что ИД 29 МПа способствует увеличению продуктивности как за счет гибели части малопродуктивных растений, так и за счет стимуляции выживших растений.

Пониженные температуры оказали влияние на накопление пролина в прорастающих семенах. Действие температур +4°C и 0°C не отличалось, причем содержание пролина было стабильным в 12 и 24 час. В контроле содержание пролина через 24 час снизилось по сравнению с 12 час на 38% (рис. 5). Следовательно, во время охлаждения (12(6) и 24(18) час соответственно для температур +4°C и 0°C) отмечено повышение уровня пролина на 45-44% и на 106-112% относительно контроля. Температура -4°C оказала более сильное влияние на накопление пролина; его уровень повысился на 69 и 158% относительно контроля в 12(6) и 24(18) час. Следовательно, пониженные температуры оказали значительное влияние не только на количественные изменения содержания пролина, но и на динамику его накопления.

Обе температуры оказали сильное травмирующее действие. Температура -4 °C оказалась губительной: энергия прорастания составила 2%, всхожесть – 6%. Имеется зависимость «доза-эффект» в подавлении роста и увеличении содержания пролина под действием пониженной температуры. Своеобразие реакции на ИД, в отличие от реакции на пониженную температуру, заключается в более существенном увеличении содержания пролина в семенах и отсутствии дозовой зависимости, а также в положительном влиянии ИД на продукционный процесс.

При совместном действии ИД и пониженной температуры отмечено самое высокое содержание пролина в прорастающих семенах. ИД 11 МПа в сочетании с температурой +4°C вызвало следующий эффект. Если считать, что обработка ИД в 12 час привела к повышению уровня пролина на 88%, а действие температуры +4 °C – на 45% соответственно по сравнению с контролем, то суммарный эффект составил бы 133%. Реально в семенах уровень пролина увеличился по сравнению с контролем на 151%, то есть он превысил теоретическую сумму. Аналогичная закономерность отмечена и в 24 час. Данное явление может указывать на то, что ИД запустило стрессовую реакцию, а действие пониженной температуры усилило ее. Следовательно, при реакции на ИД 11 МПа не был исчерпан весь адаптивный резерв прорастающих семян, а развитие ответа на пониженную температуру было запущено по иному механизму.

ИД 11 МПа в сочетании с температурой 0°C привело к накоплению пролина в меньшем количестве, чем ожидалось теоретически. В этом варианте абсолютное содержание пролина было ниже, чем в предыдущем, что не

соответствовало общей закономерности. Следовательно, ведущую роль играет именно сочетание факторов, а не каждый из них по отдельности.

При ИД 11 МПа в сочетании с температурой  $-4^{\circ}\text{C}$  абсолютные значения содержания пролина были близкими к варианту ИД 11 МПа/ $+4^{\circ}\text{C}$ , но процентный прирост пролина относительно контроля не превышал теоретически рассчитанного суммарного прироста. Такое количество пролина соответствовало пределу метаболических способностей семян.

ИД 11 МПа способствовало адаптации к пониженной температуре, что проявилось в увеличении всхожести семян и количества плодов на растениях, обработанных совместно ИД 11 МПа и температурами  $+4$ ,  $0$  и  $-4^{\circ}\text{C}$ , по сравнению с семенами, обработанными только пониженной температурой. ИД 29 МПа наоборот усилило повреждающее действие пониженных температур и способствовало снижению всхожести при совместной обработке.

ИД 29 МПа в сочетании с температурой  $+4^{\circ}\text{C}$  привело к такому повышению уровня пролина, которое соответствовало теоретически рассчитанной сумме отдельных эффектов. В этом варианте содержание пролина было одним из самых высоких в серии опытов. Стрессовая реакция прорастающих семян была очень мощной, но метаболические возможности образования пролина достигли предела. Обнаружено сходство реакции прорастающих семян, обработанных ИД 29 МПа, на температуры  $0^{\circ}\text{C}$  и  $-4^{\circ}\text{C}$ . В обоих случаях увеличение содержания пролина в прорастающих семенах было меньше теоретически рассчитанной суммы отдельных воздействий, несмотря на высокие абсолютные значения содержания пролина.

ИД 11 МПа не исчерпало потенциальных метаболических возможностей семян при прорастании в отличие от ИД 29 МПа. Видимо, в последнем случае происходит нарушение метаболизма пролина не только в  $0 - 6$  час, но и позже, на что указывает относительно небольшой «вклад» пониженных температур в увеличение содержания пролина при совместном действии ИД и температуры.

Полученные результаты позволяют считать, что ИД является стрессирующим фактором, в малых дозах (11 МПа) и адаптирующим растения ко второму повреждающему фактору – пониженной температуре. Существенную роль в адаптации и сопряженной устойчивости играет пролин. ИД 29 МПа способствует торможению роста, нарушению метаболизма пролина и гибели до 28% семян. Это давление усиливает повреждающее действие пониженных температур.

Пониженные температуры ( $+4^{\circ}\text{C}$  и  $0^{\circ}\text{C}$ ), действующие на прорастающие семена в течение 24 час, приводят к значительному подавлению всхожести (до 19%), а температура  $-4^{\circ}\text{C}$  приводит к гибели более 90% семян, несмотря на существенное увеличение содержания пролина во время обработки.

Изучена способность семян гречихи к набуханию в растворах осмотиков: сахарозы (при осмотическом давлении 0,3 МПа, 1,9 МПа, 3,8 МПа) и растворе NaCl (0,5 М). По мнению Проценко и др. (1970) способность семян к набуханию при высоком осмотическом давлении используется для интегральной оценки засухоустойчивости.



В семенах, не обработанных ИД, наибольшее количество поглощенной воды в процентах от поглощения в чистой воде отмечено в растворе сахарозы с осмотическим давлением 0,3 МПа (81,6%). В растворах с более высоким осмотическим давлением 1,9 МПа и 3,8 МПа содержание воды снизилось на 15,0% и 38,3% относительно значения 0,3 МПа соответственно. Такой спад связан с ростом осмотической активности растворов (от 0,3 МПа к 3,8 МПа) и со снижением в этих растворах содержания воды.

Содержание поглощенной воды в семенах, обработанных ИД 11 МПа и 29 МПа, изменялось аналогично. В растворе с осмотическим давлением 0,3 МПа содержание воды увеличилось относительно контрольных семян в 1,2 раза. В растворах с большим осмотическим давлением поглощение семенами воды снижалось как и в контроле: на 14,2 и 6,7% в растворе 1,9 МПа; и на 28,7 и 18,7 % в растворе 3,8 МПа у семян ИД 11 МПа и 29 МПа соответственно относительно поглощения в растворе 0,3 МПа. Но все же поглощение воды в опытах ИД 11 МПа и ИД 29 МПа превышало контроль на 14,4-21,6% в растворе 1,9 МПа и на 23,3-32,9% в растворе 3,8 МПа соответственно.

В растворе NaCl поглотительная способность семян повышалась с увеличением амплитуды ударной волны (на 13,3 и 22,9%). Таким образом, ИД может способствовать увеличению засухо- и солеустойчивости семян гречихи.

Изучено среднее число устьиц и основных эпидермальных клеток в поле зрения микроскопа при действии ИД. Уменьшение в опытах количества основных клеток, увеличение количества устьиц и уменьшение их размеров (на 3-5% при ИД 11 МПа и 8,6-29,3% при ИД 29 МПа относительно контроля) на фоне увеличения общей фотосинтетической поверхности ведет к увеличению ксероморфности структуры, что, в свою очередь, увеличивает устойчивость растений к засухе и повышенным температурам.

Изучена ростовая активность проростков гречихи в среде, содержащей поваренную соль. Импульсное давление, низкие температуры и их совместное действие уменьшали ростовую активность проростков, причем на нее влияли не только амплитуда ударной волны, но и продолжительность охлаждения.

#### ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ РАСТЕНИЙ ГРЕЧИХИ ПОСЛЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИМПУЛЬСНЫМ ДАВЛЕНИЕМ И НИЗКИМИ ТЕМПЕРАТУРАМИ

Формирование урожая является результатом устойчивости к изменяющимся внешним условиям в процессе вегетации (Батыгин, 1986).

Полевые опыты проводились в годы (2000 – 2005г.г.), существенно различающиеся по погодным условиям. Как видно из таблицы 1 растения, обработанные ИД 11 МПа и ИД 29 МПа, были выше контрольных на 3-8% и 2-6% соответственно.

Было выявлено, что у обработанных ИД растений преобладание в росте стебля происходит не за счет увеличения длины междоузлий, а связано с увеличением их числа на 6-10% по сравнению с контролем.

У обработанных ИД и НТ растений рост стебля происходит не за счет увеличения числа междоузлий, как в опыте с ИД, а связан в основном с увеличением их длины по сравнению с контролем на 8,9-11,4%.

**Таблица 1**

Влияние импульсного давления на окончательную длину побега растений гречихи (2000–2004 г), см;  $M \pm m$ ,  $n = 50 \div 60$ ; \*– $p \leq 0,05$  относительно контроля

Год	Давление, МПа		
	0 (контроль)	11	29
2000	62,78 ± 1,13	62,03 ± 1,33	65,84 ± 2,33
2001	100,13 ± 2,14	108,13*± 1,86	97,42*± 2,14
2002	95,70 ± 2,04	92,58 ± 1,86	103,39*± 1,31
2003	96,05 ± 1,11	102,10*± 1,65	99,23*± 1,51
2004	89,45 ± 1,05	92,14*± 1,15	94,76*± 1,58

Растения, подвергшиеся воздействию двух факторов, не образовывали боковые побеги на всем протяжении онтогенеза. У охлажденных контрольных растений число боковых побегов на 90 сут снижалось на 61,0-64,0%.

ИД вызвало увеличение числа соцветий на главном побеге на 6-15%. Увеличение числа соцветий коррелирует с данными по увеличению длины главного и боковых побегов под действием ИД.

У растений при ИД и НТ обнаружено уменьшение общего числа соцветий (в контроле в 1,8 раза, при ИД 11 МПа и ИД 29 МПа в 3,4 раза) и количества соцветий на побегах 1 порядка, причем уменьшение было тем существеннее, чем более интенсивным было охлаждение и чем большей была амплитуда ударной волны.

Исследования морфофизиологических особенностей растений после воздействия импульсным давлением показали, что активизация ряда физиологических процессов, таких как работа ферментов, деятельность меристем и др., приводит к увеличению продуктивности растений.

В разные годы воздействие импульсного давления 11 МПа способствовало повышению урожайности на 11,4-100,0%. При обработке семян давлением 29 МПа наблюдали увеличение продуктивности растений в среднем на 45%. В практике сельского хозяйства следует использовать обработку семян ИД 11 МПа, так как высокие давления способствуют значительному снижению всхожести семян.

В целом можно отметить значительное стимулирующее влияние ИД по увеличению плодообеспеченности гречихи. Эффективность импульсного давления подтверждается его стабильным действием при неблагоприятных условиях, какими являлись низкая температура и высокая влажность 2002 года и засуха 2000 года, что указывает на их антистрессовое действие.

Растения, прошедшие перед охлаждением обработку ИД, показали большую устойчивость к менее благоприятным климатическим условиям по сравнению с контрольными растениями. Растения ИД обнаружили

сопряженную устойчивость к неблагоприятным погодным условиям, как по количеству осадков, так и по интенсивности инсоляции в течение вегетационного периода.

Уровень освещенности для высших растений очень важен, поскольку свет – это не только основной источник энергии в процессе синтеза органических веществ, но и фактор регуляции их роста, развития и метаболизма (Жученко, 1988).

Было изучено влияние низкого уровня освещенности на показатели продуктивности растений гречихи. Значения признаков контроля в условиях низкой освещенности (8–10 тыс. люкс) сильно отличались от таковых контроля в нормальных условиях освещения (18 тыс. люкс): в 2,4 раза уменьшилось количество плодов и 1,9 раза – масса плодов с одного растения, поскольку интенсивность освещения сказывается главным образом на фотосинтезе, интенсивность которого в свою очередь влияет на продуктивность растений в целом.

В контроле отмечено самое низкое количество плодов и масса плодов с растения: 26,4 шт. и 0,76 г. Значения при ИД 11 МПа и ИД 29 МПа превышали контроль по количеству плодов с растения на 11,7-52,8% и по массе плодов с растения на 10,5-48,7% соответственно.

ИД в условиях низкой освещенности несущественно снизило массу 1000 плодов на 1-2,7% при ИД 11 МПа и ИД 29 МПа соответственно, хотя она превышала во всех вариантах опыта таковую растений, выращиваемых в нормальных условиях освещенности на 6,5-12,8%.

Таким образом, у растений, обработанных ИД, проявилась большая устойчивость к неблагоприятным условиям освещения, поскольку и количество, и масса плодов с одного растения увеличивались относительно контроля с увеличением ударной волны.

Во многих работах отмечается, что кроме увеличения урожая основной продукции, активизируется и накопление полезных веществ (Соколов, 1983; Ежов, 1999). Поскольку гречиха является источником белков высокой биологической ценности, было интересно проанализировать содержание последних. При анализе сухого вещества зрелых плодов гречихи, очищенных от оболочек, было обнаружено, что в плодах необработанных растений содержание белка составляет 15,2%. В плодах растений, обработанных ИД, доля белка в запасном веществе составляла 17,0–19,2%, по сравнению с контролем его содержание возрастало на 11,8–26,3% в зависимости от силы воздействия.

Отмечено, что изменение количества запасных питательных веществ может быть связано с мобилизацией потенциальных возможностей конкретного вида в условиях произрастания. Указанное изменение может оказать влияние на физиологические процессы при прорастании семян следующего поколения.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Действие ИД и НТ на растения изучено на нескольких биологических уровнях регуляции: молекулярном и трофическом. Выявлено, что большинство физиологических изменений имеют нелинейный характер. Полученные результаты, а также литературные данные позволили предположительно судить о механизме изменения физиологических особенностей растений в результате воздействия ИД и НТ.

Поскольку в естественных условиях растения не подвергаются ИД, восприятие осуществляется при помощи неспецифической физико-химической рецепции.

Предпосевная обработка ИД и НТ вызывает изменения физиолого-биохимических процессов в семенах в момент воздействия. Механическое действие ИД усиливает пассивное поступление воды, которое способствует вымыванию веществ, контролируемых вынужденный покой и готовность к прорастанию семян (гормонов - АБК, ИУК). Биологическое действие изучаемых факторов проявляется в изменении конформационной структуры макромолекул, необратимость которых усиливается с повышением интенсивности воздействия. При воздействии ИД и НТ на плоды гречихи выявляется наличие у семян двух типов реакций: быстрая и медленная. Первая заключается в быстрой защите и адаптации семян к действию стрессора (возросли содержание пролина, активность каталазы, активность полифенолоксидазы), медленная в длительном торможении физиологических процессов.

ИД в зависимости от амплитуды ударной волны оказывает неодинаковое действие на семена. ИД амплитудой 11 МПа задерживало прорастание в течение первых нескольких суток, но не вызывало гибели семян. Это явление указывает на увеличение напряженности протекания физиологических процессов. ИД 29 МПа вызывало, во-первых, гибель части семян, во-вторых, развитие стрессовой реакции, приводящее к торможению роста на ранних этапах онтогенеза. В эксперименте при совместном воздействии двух факторов опытные растения, прошедшие предпосевную обработку ИД 11 МПа, обнаружили сопряженную устойчивость к действию НТ.

Важно отметить, что многие биохимические и морфофизиологические особенности растений изменяются нелинейно при повышении интенсивности ИД и охлаждения.

При развитии стрессовой реакции в семенах изменяются фермент-субстратные взаимоотношения и, следовательно, активности ферментов. ИД способствовало повышению активности амилаз через 3, 12 час после начала прорастания. Увеличение активности ферментов на ранних сроках указывает на то, что развитие стрессовой реакции заключалось в ускорение обменных, в том числе гидролитических процессов. Обработка высоким давлением

способствовала увеличению активности амилаз на ранних сроках по сравнению с контролем. Снижение активности ферментов при ИД 29 МПа на больших сроках набухания (72-96 час) указывает на то, что развитие стрессовой реакции на этих сроках заключалось в торможении гидролитических процессов, и способствовало уменьшению содержания воды в семенах. При ИД амплитуда колебаний активности амилаз больше, что указывает на повреждения ферментативной системы и изменения процесса саморегуляции.

Интегральным показателем изменения энергетических процессов является дыхание. Энергия дыхания используется для ростовых процессов растений, различных синтетических реакций, поглощения элементов минерального питания, передвижения ассимилятов. ИД способствовало повышению активности дыхания, что имело для растений адаптивное значение. При совместном действии двух факторов наблюдалось снижение активности дыхания, причиной чего могли стать метаболические нарушения, возникшие при охлаждении, нарушения структуры митохондрий, а также снижение активности некоторых ферментов, например каталазы. Интенсивность опытных семян во всех вариантах опыта на фоне общего спада активности дыхания была выше по сравнению с контролем. По-видимому, растения при ИД оказались более подготовлены к воздействию второго стрессора, поскольку адаптационные механизмы были уже запущены, что способствовало снижению восприимчивости семян к охлаждению. Хотя общий спад интенсивности дыхания может свидетельствовать о начале развития повреждений.

Изменение активности апикальных меристем побегов гречихи при воздействии ИД приводит к формированию хорошо развитых вегетативных органов (Мазей, 2002). Возрастает длина главного и боковых побегов, при этом обнаружилось, что увеличение длины побегов происходит за счет формирования дополнительного числа междоузлий, что является новым признаком, появляющимся у растений, обработанных ИД. Увеличение числа междоузлий вызывало увеличение числа листьев и соцветий.

ИД способствует увеличению листовой поверхности гречихи, что позволяет растениям синтезировать большое количество пластических веществ, восполняя тем самым дефицит продуктов ассимиляции, возросший в связи с увеличением числа генеративных органов и усиления роста вегетативных частей.

Изменение многих морфофизиологических показателей, особенно роста и продуктивности растений, в известной мере связано с накоплением фотоассимилятов. НТ повлияли на изменение ИФ в процессе онтогенеза, причем эти изменения носили скачкообразный нелинейный характер, что может свидетельствовать об изменениях в физиолого-биохимических процессах у растений.

Установление морфофизиологических особенностей у обработанных растений позволяет предполагать о перераспределении в них потока пластических веществ, усилении их притока в плоды и аттрагирующей способности плодов. Именно этим можно объяснить повышение озерненности соцветий гречихи. Следствием увеличения массы плодов стало возможным

изменение в структуре запасных веществ, которые выражаются в возрастании содержания белка в зрелых плодах гречихи.

Таким образом, экспериментально показано, что при обработке ИД вегетативные и генеративные органы гречихи получают дополнительное снабжение продуктами ассимиляции, лучше растут и развиваются, обеспечивая более высокий уровень репродуктивности. Стимуляция развития боковых побегов, ускорение их формирования под влиянием ИД в значительной мере способствуют повышению продуктивности растений гречихи. При этом число плодов на соцветии растения в целом увеличивается, повышается продуктивность растений и физиологические качества плодов.

На основании полученных данных, предложена гипотетическая схема реакции растений на физическое воздействие. Изучаемые физические воздействия способствуют экзоосмосу веществ (АБК, ИУК) и вызывают каскад реакций, приводящих к адаптации, изменению морфогенеза и, как следствие, к изменению продуктивности растений.

## ВЫВОДЫ

1. ИД с амплитудой 11 МПа задерживает прорастание в течение первых четырех суток, а 29 МПа вызывает гибель части семян. Эффект стимуляции процесса прорастания при совместном действии НТ и ИД отмечен только в опыте с ИД 11 МПа и температурой +4°C. Изменения водопоглощения и амилолитической активности в семенах зависят от параметров воздействия ИД и НТ. При импульсном давлении 11 МПа эти изменения имеют защитно-приспособительный характер, а при 29 МПа и совместном воздействии импульсного давления и низких температур они приводят к нарушению метаболизма и снижению жизнеспособности зародышей семян.
2. В прорастающих семенах гречихи отмечено изменение активности каталазы при ИД и НТ. У проростков при действии изучаемых факторов изменяется активность полифенолоксидазы. ИД и НТ, как стрессовые факторы, вызывают в растительном организме комплекс реакций, направленных на приспособление к новым условиям существования (увеличение содержания пролина, изменение активности ферментов антиоксидантной защиты).
3. Увеличение содержания пигментов, отмеченное при воздействии ИД, наряду с большей по сравнению с контролем площадью ассимиляционной поверхности создают предпосылки для увеличения продуктивности.
4. Степень угнетения роста в начале онтогенеза, скорость восстановления и величина стимуляции роста опытных растений зависят от величины импульсного давления и интенсивности охлаждения. Возникающая компенсационная стимуляция роста апикальных меристем, способствует увеличению площади ассимиляционного аппарата растений, приводит к возрастанию числа плодов и их массы при действии ИД. В случае совместного действия НТ и ИД на фоне общего снижения продуктивности растений, отмечается увеличение числа плодов с растения и их массы относительно растений, прошедших предпосевную обработку только НТ.

5. ИД увеличивает засухо- и солеустойчивость семян, у растений при совместном действии ИД и НТ выявлена большая устойчивость по сравнению с растениями, прошедшими предпосевную обработку только НТ.
6. На основе выявленной взаимосвязи предложена гипотетическая модель ответной реакции растений на физическое воздействие. Кратковременное объемное сжатие и впрыскивание воды при импульсном давлении, а также воздействие низких температур на мембраны и макромолекулы способствует экзоосмосу веществ (АБК, ИУК) и запуску механизмов быстрой (изменение содержания пролина, активности каталазы, полифенолоксидазы) и медленной реакции (длительное торможение физиологических процессов), приводящих к морфофизиологическим изменениям и изменению продуктивности растений.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. **Шиленков А.В.**, Мазей Н.Г., Нефедьева Е.Э. Пролин как фактор устойчивости прорастающих семян к стрессу // Вестник молодых ученых ПГПУ им. В.Г. Белинского: межвузовский сборник научных трудов. Ч.1. – Пенза: ПГПУ, 2002. -С.113-115.
2. Мирошниченко А.А, Нефедьева Е.Э., **Шиленков А.В.** Давление как фактор регуляции роста и развития растений // Физиология растений и экология на рубеже веков: Материалы Всероссийской научно-практической конференции / Ярослав. гос. ун-т. – Ярославль: ЯГУ, 2003. -С.39.
3. **Шиленков А.В.**, Мазей Н.Г., Хрянин В.Н. Явление сопряженной устойчивости растений гречихи // Физиология растений и экология на рубеже веков: Материалы Всероссийской научно-практической конференции/ Ярослав. гос. ун-т. – Ярославль: ЯГУ, 2003. -С.145.
4. **Шиленков А.В.**, Мазей Н.Г., Нефедьева Е.Э., Хрянин В.Н. Влияние предпосевной ударно-волновой обработки на устойчивость растений гречихи // Физиология растений – основа фитобиотехнологии: Тезисы докладов Международной конференции и V съезда Общества физиологов растений России (15-21 сентября, Пенза). – Пенза: ПГПУ, 2003. -С.360.
5. **Шиленков А.В.**, Мазей Н.Г., Нефедьева Е.Э., Хрянин В.Н. Влияние импульсного давления на рост и развитие листьев в онтогенезе гречихи // Проблемы физиологии растений Севера: Тезисы докладов Международной конференции (15-18 июня 2004 г., Петрозаводск). – Петрозаводск: КНЦ РАН, 2004. -С.205.
6. **Шиленков А.В.**, Нефедьева Е.Э., Мазей Н.Г., Хрянин В.Н. Влияние импульсного давления и низких температур на структуру урожая растений гречихи // Физиологические и молекулярно-генетические аспекты сохранения биоразнообразия: Тезисы докладов Международной конференции (19-23 сентября 2005 г., Вологда). – Вологда: ВГПУ, 2005. - С.189.

7. **Шиленков А.В.**, Мазей Н.Г., Нефедьева Е.Э. Влияние импульсного давления на продуктивность растений гречихи, выращенных в условиях различной освещенности // Известия ПГПУ: Научн. и учебно-методич. вопросы. Сектор молодых ученых. Пенз. гос. пед. ун-т имени В.Г. Белинского / Под ред. М.Т. Генгина (Пенз. пед. ун-т им. В.Г. Белинского). Ч.1. – Пенза: ПГПУ, 2005. -С.44-46.
8. **Шиленков А.В.**, Нефедьева Е.Э., Мазей Н.Г., Хрянин В.Н. Действие низких температур на солеустойчивость проростков гречихи // Физиология растений - фундаментальная основа современной агробιοтехнологии: Тезисы докладов конференции (2-6 октября 2006 г., Ростов-на-Дону). - Ростов-на-Дону: РГУ, 2006. -С.175.
9. **Шиленков А.В.**, Мазей Н.Г., Нефедьева Е.Э., Хрянин В.Н. Пролин как фактор сопряженной устойчивости растений гречихи (*Fagopyrum esculentum* Moench) к действию импульсного давления, засоления и дефицита света // Известия ВУЗов. Поволжский регион. Естественные науки. Пенза, ПГУ. 2006. № 5. -С.276-282