

**ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ РЕСПУБЛИКИ МОЛДОВА  
ИНСТИТУТ ГЕНЕТИКИ, ФИЗИОЛОГИИ И ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ**

На правах рукописи

УДК: 633.111:[581.132:631.524.84/85](478)(043.2)

**ПЛАТОВСКИЙ НИКОЛАЙ**

**АКТИВНОСТЬ ФОТОСИСТЕМЫ II, УСТОЙЧИВОСТЬ И  
ПРОДУКТИВНОСТЬ ПШЕНИЦЫ (*Triticum aestivum* L.) В УСЛОВИЯХ  
ТЕРМИЧЕСКОГО СТРЕССА**

**164.02.-Физиология растений**

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук

Научный руководитель:



**ДАСКАЛЮК Александр,**  
доктор хабилитат биологических  
наук, профессор университетар

Автор:



**ПЛАТОВСКИЙ Николай**

**КИШИНЁВ, 2024**

**UNIVERSITATEA DE STAT DIN MOLDOVA  
INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ȘI PROTECȚIE A  
PLANTELOR**

Cu titlu de manuscris

C.Z.U.: 633.111:[581.132:631.524.84/85](478)(043.2)

**PLATOVSCII NICOLAI**

**ACTIVITATEA FOTOSISTEMULUI II, REZISTENȚA ȘI  
PRODUCTIVITATEA GRÂULUI (*Triticum aestivum* L.) ÎN CONDIȚII DE  
STRES TERMIC**

**164.02-Fiziologie vegetală**

Teză de doctor în științe biologice

Conducător științific:



DASCALIUC Alexandru,  
doctor habilitat în științe biologice,  
profesor universitar

Autorul:



PLATOVSCII Nicolai

**CHIȘINĂU, 2024**

**©Платовский Николай, 2024**

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>АННОТАЦИЯ (русский, румынский, английский) .....</b>	<b>7</b>
<b>СПИСОК ТАБЛИЦ.....</b>	<b>10</b>
<b>СПИСОК РИСУНКОВ.....</b>	<b>12</b>
<b>СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....</b>	<b>16</b>
<b>ВВЕДЕНИЕ.....</b>	<b>17</b>
<b>1. УСТОЙЧИВОСТЬ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ ПРИ ДЕЙСТВИИ СТРЕССА, ИХ МОДИФИКАЦИЯ С ПОМОЩЬЮ СТИМУЛЯТОРОВ РОСТА .....</b>	<b>28</b>
1.1. Основные механизмы устойчивости растений к действию абиотических стрессов.....	28
1.2. Структурно-функциональная организация и активность фотосинтетического аппарата высших растений.....	44
1.3. Влияние биологически активных веществ на устойчивость растений к действию экстремальных температур.....	46
1.4. Выводы к главе.....	52
<b>2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....</b>	<b>54</b>
2.1. Объекты исследования.....	54
2.2. Лабораторные методы определения устойчивости генотипов пшеницы к засухе.....	54
2.3. Методы определения устойчивости растений пшеницы, выращенных в полевых условиях, к экстремальным температурам, и ее модификация с использованием биостимулятора <i>Реглалг</i> .....	59
2.4. Влияние биостимулятора <i>Реглалг</i> на реакцию различных генотипов пшеницы, выращенных в полевых условиях, к воздействию экстремальных температур.....	66
2.5. Методы математической обработки результатов исследований.....	66
2.6. Выводы к главе.....	67
<b>3. РЕАКЦИЯ ПРОРОСШИХ СЕМЯН РАЗЛИЧНЫХ ГЕНОТИПОВ ПШЕНИЦЫ НА МОДЕЛИРУЕМУЮ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ ЗАСУХУ И ЕЕ МОДИФИКАЦИЯ ПРИ ПОМОЩИ БИОСТИМУЛЯТОРА РЕГЛАЛГ .....</b>	<b>68</b>
3.1. Влияние обработки семян пшеницы биостимулятором <i>Реглалг</i> на суммарную активность амилазы.....	68

3.2.	Влияние искусственно индуцированной засухи на параметры роста проростков пшеницы и возможность их модификации благодаря обработке семян раствором биостимулятора <i>Реглалг</i> .....	71
3.3.	Влияние концентрации раствора сахарозы в питательной среде на прорастание семян разных генотипов пшеницы и модификация прорастания путем обработки семян биостимулятором <i>Реглалг</i> .....	76
3.4.	Влияние осмотического стресса на активность ферментов амилазы в эндосперме семян различных генотипов пшеницы и её модификация при помощи биостимулятора <i>Реглалг</i> .....	81
3.5.	Влияние обработки семян биостимулятором <i>Реглалг</i> на активность каталазы в экстрактах эндосперма проростков генотипов пшеницы, выращенных на питательной среде с различной концентрацией сахарозы.....	83
3.6.	Влияние прорастания семян на среде с сахарозой на содержание пигментов в листьях десятисуточных проростков пшеницы .....	87
3.7.	Выводы к главе.....	93
4.	<b>ВЛИЯНИЕ БИОСТИМУЛЯТОРА РЕГЛАЛГ НА УСТОЙЧИВОСТЬ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ГЕНОТИПОВ ПШЕНИЦЫ, ВЫРАЩЕННЫХ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ</b>	95
4.1.	Влияние предпосевной обработки семян раствором биостимулятора <i>Реглалг</i> на процессы роста и развития растений озимой пшеницы .....	95
4.2.	Специфика влияния предпосевной обработки семян тритикале раствором биостимулятора <i>Реглалг</i> на морфогенез растений, выращенных в полевых условиях.....	100
4.3.	Динамика содержания растворимых сахаров в клетках узла кущения пшеницы в осенне-зимний и зимне-весенний периоды.....	109
4.4.	Устойчивость листьев пшеницы к высоким температурам .....	113
4.5.	Влияние биостимулятора <i>Реглалг</i> на динамику изменения индекса хлорофилла посевов растений пшеницы в различные периоды вегетации .....	116
4.6.	Влияние биостимулятора <i>Реглалг</i> на динамику содержания полипептидного комплекса RuBisCo в флаговом листе пшеницы.....	118
4.7.	Роль флагового листа и активности ФС-II в формировании урожая растений пшеницы, выращенных из семян, обработанных биостимулятором <i>Реглалг</i> .....	121
4.8.	Влияние обработки семян биостимулятором <i>Реглалг</i> на урожай растений пшеницы.....	128

4.9. Выводы к главе.....	133
<b>ОБЩИЕ ВЫВОДЫ И РЕКОМЕНДАЦИИ.....</b>	<b>135</b>
<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....</b>	<b>138</b>
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ.....</b>	<b>165</b>
<b>ЗАЯВЛЕНИЕ ОБ ОТВЕТСТВЕННОСТИ.....</b>	<b>177</b>
<b>АВТОБИОГРАФИЯ.....</b>	<b>178</b>

## АННОТАЦИЯ

**ПЛАТОВСКИЙ НИКОЛАЙ, «Активность фотосистемы II, устойчивость и продуктивность пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в условиях термического стресса». Диссертация на соискание степени доктора биологических наук, Кишинев, 2024.**

**Структура диссертации:** диссертация состоит из введения, 4 глав, 7 общих выводов, 5 рекомендаций, 324 библиографических ссылок, 5 приложений, 120 страниц основного текста, 32 рисунков, 11 таблиц. Полученные результаты опубликованы в 26 научных работах.

**Ключевые слова:** гексаплоидная пшеница, созревание зерна, урожай, фотосистема II, гипотермический шок, гипертермический шок, устойчивость, биостимулятор *Реглалг*.

**Цель работы:** определение устойчивости генотипов мягкой озимой пшеницы к экстремальным температурам; ее модификация с помощью биостимулятора *Реглалг*; оценка возможных связей между влиянием биостимулятора *Реглалг* на активность фотосистемы II флагового листа и продуктивностью разных генотипов пшеницы.

**Задачи исследований:** 1) выявить величину осмотического стресса, вызванного растворением сахарозы, которая позволяет с высокой разрешающей способностью распределять генотипы пшеницы согласно их первичной устойчивости к экстремально высоким температурам и засухе; 2) прорастить семена различных генотипов пшеницы в питательной среде с оптимальной концентрацией сахарозы с целью их распределения согласно их устойчивости к экстремальным температурам; 3) выявить концентрацию раствора биостимулятора *Реглалг*, которая вызывает максимальную защиту генотипов пшеницы от действия шока, вызванного экспозицией экстремальных температур; 4) оценить влияние обработки семян раствором с оптимальной концентрацией биостимулятора *Реглалг* на первичную и адаптационную устойчивость разных генотипов пшеницы к действию экстремальных температур; 5) выявить возможные связи между динамикой изменения активности фотосистемы II флагового листа в течение светового дня, динамикой старения листа и зерновой продуктивностью растений пшеницы; 6) оценить влияние обработки семян раствором биостимулятора *Реглалг* в оптимальной концентрации на урожай разных генотипов пшеницы; 7) выявить параметры изменения физиологического состояния растений пшеницы, выращенных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, значения которых лучше всего отражают благоприятное влияние биостимулятора *Реглалг* на количество и качество урожая пшеницы.

**Научная новизна и оригинальность:** впервые проведены физиологические исследования, выявившие положительные корреляционные связи между *первичной* (1) и *адаптивной* (2) устойчивостью генотипов пшеницы к действию положительных или отрицательных температур. *Исходная устойчивость* (3) семян и *способность к адаптации* (4) полученных растений к действию экстремальных температур варьируют в зависимости от условий воспроизведения семян, а предельное значение суммы этих параметров не превышает сумму *первичной* и *адаптивной* устойчивости генотипа. Благоприятное влияние биостимуляторов на устойчивость генотипов пшеницы к экстремальным температурам обусловлено оптимизацией процессов, направленных на достижение значения суммы *первичной* и *адаптивной* устойчивости генотипа. Благоприятное воздействие биостимуляторов на устойчивость растений к стрессовым факторам может быть расширено за счет их влияния на морфогенез и скорость роста растений, изменяя при этом относительные эффекты избегания действия экстремальных температур. В целом, благодаря влиянию на морфогенез, биостимуляторы могут как повышать, так и уменьшать те эффекты, которые обеспечиваются благодаря достижению предельного значения суммы *первичной* и *адаптивной* устойчивости генотипа. В связи с этим, профессиональный уровень исполнителя определяет рациональное применение биостимуляторов в сельском хозяйстве.

**Полученный результат,** способствующий решению важной научной задачи, заключается в разработке принципов оценки и методов экспериментального определения *исходной устойчивости* (3) и *способности к адаптации* (4) растений, в зависимости от конкретных условий выращивания. Из этих показателей, с помощью процедур экстраполяции, можно оценить *первичную* (1) и *адаптивную* (2) устойчивость. Значения последних двух показателей устойчивости растений зависят только от специфики генотипа. Максимальный положительный эффект от применения биостимуляторов можно получить при гармонизации способов достижения адаптивной устойчивости, специфичной для каждого генотипа, а также путем максимизации благоприятных эффектов избегания действия стрессовых факторов.

**Прикладное значение:** разработанные теоретические и практические принципы представляют собой важные рычаги для познания физиологических процессов, определяющих устойчивость растений к действию экстремальных температур, отбора и выращивания генотипов пшеницы, а также рационального использования биостимуляторов с целью увеличения количества и качества урожая.

**Внедрение научных результатов:** методы определения *исходной устойчивости* (3), *способности к адаптации* (4), а также *первичной* (1) и *адаптивной устойчивости* (2) генотипов пшеницы к действию экстремальных температур используются в Лаборатории биохимии растений ИГФЗР для оптимизации селекции сортов пшеницы и процедур применения биостимулятора *Реглалг* в сельском хозяйстве. Практические результаты были получены при обработке семян мягкой озимой пшеницы перед посевом на опытном поле ИГФЗР и в различных сельскохозяйственных фирмах Республики Молдова (приложения 1 и 2).

## ADNOTARE

PLATOVSCII NICOLAI, «Activitatea fotosistemului II, rezistența și productivitatea grâului (*Triticum aestivum* L.) în condiții de stres termic», teză de doctor în științe biologice, Chișinău, 2024.

**Structura tezei:** Teza este constituită din compartimentul introductiv, 4 capitole, 7 concluzii generale, 5 recomandări, bibliografie cu 324 de titluri, 5 anexe; 120 de pagini cu text de bază, 32 de figuri, 11 tabele. Rezultatele obținute sunt publicate în 26 lucrări științifice.

**Cuvinte-cheie:** grâu hexaploid, maturizarea plantelor, recoltă, fotosistemul II, stres termic, șoc hipotermic, șoc hipertermic, rezistență, biostimulatorul *Reglalg*.

**Scopul lucrării:** determinarea rezistenței genotipurilor de grâu de toamnă la acțiunea temperaturilor extreme; modificarea acesteia folosind biostimulatorul *Reglalg*; evaluarea legăturilor posibile dintre influența biostimulatorului *Reglalg* asupra activității fotosistemului II a frunzei steag și productivitatea diferitelor genotipuri de grâu.

**Obiectivele cercetării:** 1) de determinat valoarea stresului osmotic, cauzat de includerea zaharozei în mediul de germinare a semințelor, care dă posibilitatea de a aprecia în mod accelerat rezistența genotipurilor de grâu la acțiunea temperaturilor extreme; 2) analiza indicilor morfologici și fiziologici asociați cu rezistența constitutivă și inductivă a soiurilor de grâu comun de toamnă la acțiunea temperaturilor înalte și scăzute; 3) estimarea în mod accelerat a rezistenței genotipurilor de grâu comun de toamnă în baza metodelor elaborate pentru evaluarea toleranței lor la acțiunea temperaturilor extreme; 4) determinarea influenței tratării semințelor înainte de semănat cu biostimulatorul *Reglalg* asupra rezistenței genotipurilor de grâu la acțiunea șocului termic la etapa inițială de germinare a lor și în fazele de călire ale plantelor; 5) evaluarea particularităților care caracterizează capacitatea fotosintetică a plantelor, productivitatea și calitatea boabelor plantelor grâului comun de toamnă obținute din semințele tratate înainte de semănat cu biostimulatorul *Reglalg*.

**Noutatea și originalitatea științifică:** pentru prima dată au fost efectuate cercetări fiziologice care au dat posibilitatea de a dezvălui legăturile corelative pozitive dintre *rezistența primară* (1) și cea *adaptivă* (2) a genotipurilor de grâu la acțiunea temperaturilor pozitive sau negative. *Rezistența inițială* (3) a semințelor și *capacitatea de adaptare* (4) a plantelor obținute după acțiunea temperaturilor extreme variază în dependență de condițiile de reproducere ale semințelor, iar valoarea limită a sumei acestor parametri nu depășește suma *rezistenței primare* și celei *adaptive* a genotipului. Efectele benefice ale biostimulatorilor asupra rezistenței genotipurilor la acțiunea factorilor de stres termic se datorează optimizării proceselor direcționate spre atingerea valorii limite a sumei *rezistenței primare* și celei *adaptive* a genotipului. Efectele benefice ale biostimulatorilor pot fi extinse datorită influenței acestora asupra morfogenezei și ritmului de dezvoltare a plantelor, astfel modificând efectele relative ale fenomenelor de evitare ale acțiunii temperaturilor extreme. În comun, efectele menționate ale biostimulatorilor pot depăși, sau fi mai mici, în comparație cu cele ce pot fi asigurate doar de atingerea valorii limite a *rezistenței primare* și *adaptive* a genotipului. Din această cauză nivelul profesional a implementatorului influențează decisiv rezultatele aplicării biostimulatorilor în agricultură.

**Rezultatul obținut care contribuie la soluționarea unei probleme științifice importante** constă în elaborarea principiilor de evaluare și a procedeele de determinare experimentală a *rezistenței inițiale* (3) și *rezistenței de adaptare* (4), dependente de condițiile specifice de cultivare a plantelor, din care, prin proceduri de extrapolare, poate fi evaluată *rezistența primară* (1) și *rezistența adaptivă* (2), dependente doar de specificul genotipului. Efectul benefic maximal al aplicării biostimulatorilor poate fi obținut datorită armonizării căilor de atingere a *rezistenței adaptive*, specifice genotipului, precum și a maximalizării *efectelor de evitare* ale acțiunii factorilor de stres asupra plantelor.

**Valoarea aplicativă:** principiile teoretice și practice, nou elaborate, reprezintă un pas important pentru cunoașterea proceselor fiziologice esențiale în vederea determinării rezistenței plantelor la acțiunea temperaturilor extreme, selectarea și cultivarea genotipurilor de grâu, precum și utilizarea rațională a biostimulatorilor în vederea sporirii cantității și calității recoltei.

**Implementarea rezultatelor științifice:** metodele expres de determinare a rezistenței constitutive la ger și arșiță a genotipurilor de grâu în baza aplicării dozelor specifice ale șocului termic sunt utilizate în laboratorul de Biochimia Plantelor din cadrul IGFP pentru optimizarea selecției soiurilor de grâu și a procedurilor de utilizare rațională a biostimulatorilor în agricultură. În scopul dezvoltării unor plante viguroase, rezistente la factorii de stres termic și cu productivitate sporită a fost utilizat biostimulatorul *Reglalg* pentru tratarea semințelor grâului comun de toamnă înainte de semănat pe câmpul experimental al IGFP și în diferite gospodării agricole din Republica Moldova (anexe 1 și 2).



## ANNOTATION

PLATOVSCIII NICOLAI, «Activity of photosystem II, resistance and productivity of wheat (*Triticum aestivum* L.) under thermal stress conditions», doctoral thesis in biological sciences, Chisinau, 2024.

**Thesis structure:** the thesis consists of an introductory section, 4 chapters, 7 general conclusions, 5 recommendations, a bibliography with 324 titles, 6 appendices; 120 pages of basic text, 32 figures, and 11 tables. The obtained results are published in 26 scientific papers.

**Keywords:** hexaploid wheat, plant maturation, harvest, photosystem II, heat stress, hypothermic shock, hyperthermic shock, resistance, biostimulator *Reglalg*.

**The purpose of the work:** determination of the resistance of winter wheat genotypes to the action of extreme temperatures; its modification using the biostimulator *Reglalg*; evaluation of the possible links between the influence of biostimulator *Reglalg* on flag leaf photosystem II activity and the productivity of different wheat genotypes.

**The objectives of the research:** 1) to determine the value of the osmotic stress, caused by the inclusion of sucrose in the seed germination medium, which gives the opportunity to quickly appreciate the resistance of wheat genotypes to the action of extreme temperatures; 2) the analysis of the morphological and physiological indices associated with the constitutive and inductive resistance of common winter wheat varieties at high and low temperatures; 3) accelerated estimation of the resistance of common winter wheat genotypes based on the methods developed to reveal their tolerance to extreme temperatures; 4) determining the influence of seed treatment before sowing with the biostimulator *Reglalg* on the resistance of wheat genotypes to the action of thermal shock in the initial stage of their germination and during the hardening phases of the plants; 5) evaluation of the peculiarities that characterize the photosynthetic capacity of plants, the productivity and the quality of common autumn wheat grains under the influence of the biostimulator *Reglalg*.

**Scientific novelty and originality:** for the first time, physiological research was carried out that revealed the positive correlative links between the primary (1) and the adaptive (2) resistance of wheat genotypes to the action of positive or negative temperatures. The initial resistance (3) of the seeds and the adaptation capacity (4) of the plants obtained to the action of extreme temperatures vary depending on the reproduction conditions of the seeds, and the limit value of the sum of these parameters does not exceed the sum of the primary and adaptive resistance of the genotype. The beneficial effects of biostimulators on the resistance of genotypes to heat stress factors are due to the optimization of processes aimed at reaching the limit value of the sum of the primary and adaptive resistance of the genotype. The beneficial effects of biostimulators can be extended due to their influence on plants' morphogenesis and growth rate, thus changing the relative impact of the avoidance phenomena of the action of stress factors and extreme temperatures. In common, the mentioned effects of biostimulators can exceed, or diminish, those that can only be ensured by reaching the limit value of the primary and adaptive resistance of the genotype. For this reason, the professional level of the implementer is decisive for the rational application of biostimulators in agriculture.

**The result obtained, which contributes to the solution of an important scientific problem,** consists in the development of evaluation principles and procedures for the experimental determination of initial resistance (3) and adaptation resistance (4), dependent on the specific conditions of plant cultivation, from which through extrapolation procedures primary resistance (1) and adaptive resistance (2) can be evaluated, depending only on the specifics of the genotype. The maximum beneficial effect of applying biostimulators can be obtained due to the harmonization of the ways of achieving adaptive resistance, specific to the genotype, and maximization of avoiding results of the action of stress factors on plants.

**Applied value:** the theoretical and practical principles, newly developed, represent an important step for the knowledge of the essential physiological processes to determine the resistance of plants to the action of extreme temperatures, the selection and cultivation of wheat genotypes, as well as the rational use of biostimulators to increase the quantity and quality of the harvest.

**Implementation of scientific results:** the express methods for determining the constitutive resistance to frost and heat of wheat genotypes based on the application of specific doses of heat shock are used in the laboratory of Plant Biochemistry within the IGFPP to optimize the selection of wheat varieties and the procedures for the use of biostimulators in agriculture. *Reglalg* biostimulator is used to treat the seeds of common autumn wheat before sowing on the experimental field of the IGFPP and in different agricultural households in the Republic of Moldova (appendices 1 and 2) to develop vigorous plants, resistant to thermal stress factors and with increased productivity.

## СПИСОК ТАБЛИЦ

Таблица	Название	страница
<b>Таблица 2.1.</b>	Сорта озимой пшеницы и тритикале, использованные в исследованиях.....	<b>54</b>
<b>Таблица 2.2.</b>	Температура воздуха в период проведения исследований.	<b>60</b>
<b>Таблица 2.3.</b>	Атмосферные осадки в период проведения исследований.	<b>61</b>
<b>Таблица 3.1.</b>	Влияние осмотического стресса, вызванного прорастанием семян пшеницы сорта Молдова 5 в растворе 3%-ной сахарозы, на рост 5-ти суточных проростков, полученных из семян, предварительно обработанных водой или раствором с различной концентрацией биостимулятора <i>Реглалг</i> .....	<b>72</b>
<b>Таблица 3.2.</b>	Влияние осмотического стресса, на площадь первичного листа 10-ти суточных проростков пшеницы сорта Молдова 5, выросших из семян, инкубированных в среде с 3%-ной сахарозой (2,4 атм.), обработанных перед прорастанием водой (контроль) или раствором с различными концентрациями биостимулятора <i>Реглалг</i> (опыт). .....	<b>74</b>
<b>Таблица 3.3.</b>	Влияние 3% раствора сахарозы (2,4 атм) на прирост биомассы надземной части и корней 10-ти суточных проростков пшеницы сорта Молдова 5, выращенных из семян, обработанных водой (контроль) или растворами с различными концентрациями биостимулятора <i>Реглалг</i> (опыт).....	<b>75</b>
<b>Таблица 4.1.</b>	Длина эпикотилия растений различных генотипов пшеницы, выращенных из семян, обработанных перед посевом водой (контроль), или раствором биостимулятора <i>Реглалг</i> , разбавленным водой в соотношении 1/200, 1/600 и 1/1000 (опыт) .....	<b>99</b>
<b>Таблица 4.2.</b>	Влияние обработки семян различных генотипов пшеницы перед посевом биостимулятором <i>Реглалг</i> , разбавленным	

	водой в соотношении 1/100, 1/200, 1/600, 1/800 и 1/1000 на высоту полученных из них растений в исследованиях, которые были проведены в 2015 - 2021 годах .....	103
<b>Таблица 4.3.</b>	Термофилокрон различных генотипов пшеницы Молдова 5 и Миссия с обработкой семян биостимулятором <i>Реглалг</i> (опыт) в концентрации 1/200 и без обработки (контроль) за 2017г .....	112
<b>Таблица 4.4.</b>	Влияние предпосевной обработки семян озимой пшеницы водой (контроль) или биостимулятором <i>Реглалг</i> , разбавленным водой в соотношении 1/200 (опыт), на параметры, характеризующие площадь флагового листа растений пшеницы сортов Молдова 5, Миссия и Куяльник, выращенных в 2015 – 2018 годах....	123
<b>Таблица 4.5.</b>	Влияние предпосевной обработки семян озимой пшеницы водой (контроль) или биостимулятором <i>Реглалг</i> , разбавленным водой в соотношении 1/200 (опыт) на параметры, характеризующие структуру урожая растений пшеницы сортов Молдова 5, Миссия и Куяльник, выращенных в 2015 - 2018 годах .....	129

## СПИСОК РИСУНКОВ

Рисунок	Название	Страница
<b>Рис. 3.1.</b>	Суммарная активность амилаз ( $\alpha$ - и $\beta$ -амилазы) в эндосперме проростков семян пшеницы сорта Молдова 5 на 2 (А), 5 (В), 8 (С) и 16 (D) сутки после начала прорастания семян контрольного варианта (семена обрабатывали водой) и экспериментальных вариантов (семена обрабатывали биостимулятором <i>Реглалг</i> , разбавленным водой в соотношении 1/200, 1/600, 1/1000, 1/1500 и 1/2000).....	<b>70</b>
<b>Рис. 3.2.</b>	Процент прорастания семян пшеницы сортов Молдова 5 (А), Молдова 11 (В), Миссия (С) и Куяльник (D), обработанных перед прорастанием водой или раствором биостимулятора <i>Реглалг</i> , разбавленного водой в соотношении 1/200, проросших на фильтровальной бумаге, смоченной водой или раствором, содержащим 1, 3, 5, 8, 10 и 16% сахарозы, на 3, 5, 7 и 10-й день прорастания.....	<b>80</b>
<b>Рис. 3.3.</b>	Суммарная активность амилаз в экстрактах из эндосперма прорастающих семян пшеницы сортов Молдова 5(А), Молдова 11 (В), Миссия (С) и Куяльник (D), выращенных в водных растворах с разной концентрацией сахарозы (0, 1, 3, 5, 8, 10 и 16%), в зависимости от продолжительности периода прорастания семян...	<b>82</b>
<b>Рис. 3.4.</b>	Активность каталазы в экстрактах эндосперма прорастающих семян пшеницы сортов Молдова 5 (А), Молдова 11 (В), Миссия (С) и Куяльник (D), выросших из семян, инкубированных на среде с H <sub>2</sub> O, 1, 3, 5, 8, 10 и 16% -ной сахарозой. С правой стороны приведены данные, полученные из семян, обработанных водой, а с левой – из семян, обработанных биостимулятором <i>Реглалг</i> , разбавленным водой в соотношении 1/200.....	<b>86</b>
<b>Рис. 3.5.</b>	Концентрация хлорофилла (а + б) в надземной части 10-ти суточных проростков пшеницы сорта Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куяльник, выращенных из семян, инкубированных в воде или в растворе биостимулятора <i>Реглалг</i> , разбавленного	

	водой в соотношении 1/200, и выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной водой (контроль), или 1%, 3%, и 5% раствором сахарозы (опыт). .....	89
<b>Рис. 3.6.</b>	Соотношение хлорофилла а к хлорофиллу б в экстрактах из надземной части 10-ти суточных проростков пшеницы сортов Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куяльник, выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной водой или раствором 1%, 3%, и 5%-ной сахарозы .....	90
<b>Рис. 3.7.</b>	Концентрация каротиноидов в надземной части 10-ти суточных проростков пшеницы сортов Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куяльник, выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной водой или 1%, 3%, и 5% раствором сахарозы.....	91
<b>Рис. 3.8.</b>	Соотношение концентрации хлорофилла (а+б) к каротиноидам в надземной части 10-ти суточных проростков пшеницы сортов Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куяльник, выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной водой или 1%, 3%, и 5% раствором сахарозы.....	92
<b>Фото4.1.</b>	105-дневные растения озимой пшеницы сортов Молдова 5 и Миссия контрольного (растения получены из семян, обработанных водой) и опытного (растения получены из семян, обработанных биостимулятором Реглалг, разбавленного водой в соотношении 1/200) вариантов.....	96
<b>Фото4.2.</b>	Растения ( <i>Triticosecale</i> Witt.) сорта <i>Инген</i> 40, полученные на 110 сутки после посева семян, обработанных перед посевом водой (контроль) или раствором биостимулятора <i>Реглалг</i> , разбавленного водой в соотношении 1/200 (опыт).....	101
<b>Фото4.3.</b>	Электрофореграмма полипептидов, экстрагированных из флагового листа контрольных и опытных растений пшеницы, находящихся в фазе колошения. 1 – 8 и 1а - 8а, соответственно представляют экстракты из контрольных и опытных вариантов растений пшеницы сортов Молдова 5, Молдова 77, Молдова 11, Лэутар, Молдова 614, Писанка, Куяльник и Эпоха. С левой	

стороны приведена электрофореграмма молекулярных маркеров от 61 до 15 кДа.....	119
<b>Фото4.4.</b> Электрофореграмма полипептидов, экстрагированных из флагового листа контрольных и опытных растений пшеницы, находящихся в фазе молочной спелости зерна в колосе. 1 – 8 и 1а - 8а, соответственно представляют экстракты из контрольных и опытных вариантов растений пшеницы сортов Молдова 5, Молдова 77, Молдова 11, Лэутар, Молдова 614, Писанка, Куяльник и Эпоха. С левой стороны приведена электрофореграмма молекулярных маркеров от 61 до 15 кДа.....	120
<b>Рис. 4.1.</b> Динамика изменения активности перекись-расщепляющих соединений в экстрактах из узлов кущения контрольного и опытного варианта растений тритикале сорта <i>Инген 40</i> .....	102
<b>Рис. 4.2.</b> Динамика содержания сахарозы, восстанавливающих сахаров и общего содержания растворимых сахаров в экстрактах из узлов кущения контрольных и опытных растений тритикале сорта <i>Инген 40</i> .....	103
<b>Рис. 4.3.</b> Динамика активности каталазы в экстрактах из узлов кущения растений пшеницы сорта Молдова 5 (А) и Миссия (В) разного возраста (65, 80, 110, 145, 162 и 160 дней), полученных из семян, обработанных водой (контроль), или раствором биостимулятора <i>Реглалг</i> , разбавленного водой в соотношении 1/200 (опыт).....	108
<b>Рис. 4.4.</b> Динамика изменения суммы сахаров в клетках узла кущения растений пшеницы сорта Молдова 5 (А) и Миссия (В), выращенных из семян, обработанных перед посевом водой (контроль) или биостимулятором <i>Реглалг</i> , разбавленным водой в соотношении 1/200 (опыт).....	111
<b>Рис. 4.5.</b> Влияние продолжительности теплового шока при температуре 48°С в течение 0, 15, 30 и 60 минут на относительную утечку электролитов в разные периоды после его воздействия на сегменты листьев растений пшеницы сорта Молдова 5, полученных из семян, необработанных препаратом <i>Реглалг</i> (контроль).....	114

- Рис. 4.6.** Влияние продолжительности ТШ при температуре 48°С в течение 0, 15, 30 и 60 минут на относительную утечку электролитов в разные периоды после его воздействия на сегменты листьев растений пшеницы сорта Молдова 5, полученных из семян, обработанных препаратом *Реглалг* (опыт)..... **115**
- Рис. 4.7.** Динамика значений индекса хлорофилла посевов сортов пшеницы Молдова 5 и Миссия, выращенных в 2018 году (А); Молдова 5 и Писанка, выращенных в 2021 году (В), из семян, обработанных водой (контроль) или биостимулятором *Реглалг*, разбавленным водой в соотношении 1/200 (опыт)..... **117**
- Рис. 4.8.** Динамика активности фотосистемы II флагового листа растений сортов Молдова 5 - А, Миссия - В, Куяльник - С, полученных из семян, обработанных водой (контроль) или биостимулятором *Реглалг* 1/200 (опыт)..... **125**
- Рис. 4.9.** Динамика снижения влажности и накопления сухого вещества в зернах в период созревания семян растений пшеницы сорта Молдова 5, выращенных из семян, обработанных водой (контроль) или биостимулятором *Реглалг* 1/200 (опыт)..... **127**
- Рис.4.10.** Блок - схема общей ответной реакции на действия экстремальных температур растений, выращенных из семян, обработанных водой (А - контроль) или раствором биостимулятора *Реглалг* (В - опыт) **132**

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

**АТФ** – аденозинтрифосфат

**Атм** – атмосфера

**АФК** – активная форма кислорода

**БАВ** – биологически активные вещества

**БС** – биостимулятор

**БТШ** – белки теплового шока

**ИГФЗР** – Института Генетики, Физиологии и Защиты растений

**НАДФ**· – никотинамидадениндинуклеотидфосфат

**НАДФ\*Н<sub>2</sub>** – никотинамидадениндинуклеотидфосфат восстановленная форма

**НСР 95** – наименьшая существенная разница с достоверностью 95%

**РЦ** – реакционный центр

**СОД** – супероксиддисмутаза

**ТШ** – тепловой шок

**ФС-I** – Фотосистема I

**ФС-II** – Фотосистема II

**Хл *a*** – молекула хлорофилла *a*

**Хл *b*** – молекула хлорофилла *b*

**ЭТЦ** – электротранспортная цепь

**PAR** – фотосинтетически активная радиация

**RuBisCo** - рибулозобисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы

**Yield** – максимальный квантовый выход первичной фотохимической реакции в ФС-II

**Н<sub>2</sub>О<sub>2</sub>** – формула перекиси водорода



## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы и важность проблемы.** В последние годы, в результате глобального потепления климата, все более выражено проявляется расширение разницы между максимальными температурами летом и минимальными зимой. Это усложняет выживание растений. Повышение температуры в летнее время часто сопровождается продолжительными засухами, жаркими ветрами (суховеями) и низкой влажностью воздуха [43, 47]. В результате увеличения влияния антропогенных факторов на природу, в настоящее время в атмосфере увеличивается концентрация CO<sub>2</sub> и других парниковых газов, что приводит к уменьшению количества осадков и к потеплению [2, 25].

В зимний период стрессовые ситуации возникают в результате уменьшения/исчезновения снежного покрова, увеличения частоты и продолжительности периодов с положительными температурами, вызывающими стрессовое состояние растений в холодное время года. Угрожающими являются также внезапные переходы температур от положительных значений днем к отрицательным значениям ночью, которые вызывают поздние весенние заморозки [43, 86]. Эти явления усугубляются глобальным потеплением, которое, как свидетельствуют недавние исследования, приводит к увеличению разницы между максимальной и минимальной температурами в течение суток [44]. Это может оказывать губительное действие на растения. Уязвимость растений к экстремальным погодным условиям зависит от интенсивности неблагоприятного фактора, фазы развития растения и продолжительности действия стрессового фактора [91, 89, 108].

Благодаря способности растительного организма поддерживать внутренний гомеостаз, кратковременное воздействие умеренных доз неблагоприятного фактора не вызывает необратимых нарушений жизнедеятельности растения. В то же время, длительное воздействие неблагоприятных условий, в частности, экстремальных температур, вызывает хроническое нарушение регуляции многих их жизненно важных процессов, часто и гибель растений [8]. В этих условиях не происходит восстановление повреждений и гомеостаза, нарушается генетическая программа, контролирующая прохождение онтогенеза растений. В неблагоприятных условиях среды устойчивость и адаптация растений обеспечиваются наличием сложных систем регуляции функционального состояния, которые активируются на разных уровнях организации [9]. На уровне целого растения наиболее чувствительными к действию экстремальных температур являются клетки меристемы. Под их воздействием нарушается прохождение фаз митотического цикла, особенно фазы синтеза ДНК. Это приводит к торможению, или к полной остановке роста растений [110, 134, 148], что вызывает сдвиги в прохождении фаз онтогенеза растений [43]. Именно поэтому

продуктивность растений зависит как от дозы стрессового фактора [151, 159], так и от специфической устойчивости генотипа и фазы онтогенеза растений [173, 162, 163]. Негативное влияние теплового стресса более выражено, когда воздействие экстремальных температур происходит в период прорастания семян, который является критическим периодом развития растений [5, 23, 41]. Установлено, что на этапе прорастания у зерновых, под воздействием экстремальных температур, нарушается деление клеток, вследствие чего прорастание семян ингибируется [185, 172, 181]. Из-за нарушения процессов деления клеток, в период кущения растений пшеницы воздействие высоких температур и засухи вызывает уменьшение количества плодородных побегов, а в период цветения - пересыхание пыльцы, торможение опыления и уменьшение количества зерна в колосе [61, 202, 241]. Хотя воздействие теплового стресса на растения пшеницы, на всех стадиях развития, отрицательно влияет на жизнеспособность и продуктивность растений, однако, их чувствительность зависит от специфики фазы развития растения. Чувствительность растений к экстремальным температурам и засухе становится особенно высокой в период прорастания семян, колошения, оплодотворения цветов и образования зерен в колосе [296, 275, 277]. В эти периоды развития растений широкие колебания температуры приводят к снижению урожая озимой пшеницы [177, 299, 315], которая занимает доминирующую роль в обеспечении населения земли продовольствием [318, 315].

В исследованиях с использованием различных физиологических, биохимических и генетических методов было установлено, что реакция организмов на различные стрессоры имеет общие закономерности [118, 15]. В целом, она характеризуется общими стадиями развития стрессового состояния, описанными триадами Селье [60, 70]. У растений каждая триада Селье проявляется специфично и зависит от генотипа и условий культивирования растений. В первой фазе, индуцируемой стрессовым фактором, *фазе раздражения*, возникают серьезные отклонения в протекании физиологических и биохимических процессов [118]. В этой фазе индуцируются защитные реакции, направленные на устранение повреждений, вызванных воздействием стрессового фактора. После завершения первой фазы, начинается вторая фаза, *фаза адаптации*, в течение которой растение приспосабливается к новым условиям (восстанавливает гомеостаз) [68]. При медленном увеличении интенсивности воздействия неблагоприятного фактора среды, адаптация растений проходит более эффективно. При воздействии высоких доз стрессового фактора, растение переходит в третью фазу проявления действия стресса, в *фазу повреждения* [60]. При этом подавляются основные реакции жизнеобеспечения растения. Если уровень повреждений превышает определенный порог, оно погибает [70]. При

нормализации внешних условий, процессы репарации могут обеспечить полное восстановление повреждений. Хотя у разных видов растений реакция на стрессоры имеет общие характеристики, у разных видов и даже генотипов внутри вида, эффекты определенных доз стрессового фактора могут сильно различаться. Они варьируют в зависимости от устойчивости генотипа, а также от стадии развития растения [51, 68].

В целом устойчивость растений к действию теплового стресса определяется двумя группами механизмов: механизмы избегания/уменьшения действующей дозы стрессового фактора (I); механизмы, определяющие начальную функциональную устойчивость и эффективность адаптации растений к действию стрессового фактора в течении онтогенеза (II) [60, 70]. Благодаря механизмам избегания, экспозиционная доза стрессового фактора воспринимается лишь частично, поэтому повышение устойчивости происходит благодаря эффекту избегания (*Stress avoidance*) [3]. Механизмы функциональной устойчивости зависят от эффективности процессов восстановления поражений, регенерации клеток, тканей, а иногда даже целых органов [64, 67]. Например, растения могут переносить стресс, вызванный недостатком влаги, избегая обезвоживание тканей, поддерживая потенциал воды [60]. Существует ряд механизмов, с помощью которых растения могут избегать обезвоживание, сводя к минимуму потерю воды. К ним относятся закрытие устьиц, уменьшение поглощения света за счет изгиба листьев, увеличение поглощения воды благодаря проникновению корней в более глубокие горизонты почвы [64]. Толерантность к дефициту воды связана со способностью клеток выполнять осмотические корректировки, обладать более жесткими клеточными стенками [15]. Растения с более мелкими листьями лучше переносят засуху благодаря тому, что обладают большей способностью рассеивать солнечную энергию, а также большей эффективностью контроля потери воды через устьица [63, 121, 125]. Успех выращивания определенных сельскохозяйственных культур в условиях засухи зависит от оптимального сочетания механизмов избегания и функциональной устойчивости [174, 224, 313]. Устойчивые к стрессу растения способны уменьшать его негативные последствия как с помощью механизмов избегания, так и с помощью функционального повышения толерантности. Стоит отметить, что процессы адаптации растений к условиям окружающей среды осуществляются за счет вовлечения обеих групп механизмов [5, 67]. Это проявляется в анатомических и морфологических изменениях растений, которые специфичны в зависимости от условий окружающей среды [68, 64].

Влияние обеих групп механизмов на устойчивость к факторам теплового стресса и засухи было подробно исследовано у растений озимой пшеницы [60, 51, 57]. Устойчивость растений к морозу существенно меняется в зависимости от уровня закалки и глубины формирования узла кушения в почве [9, 16, 4]. В процессе адаптации к зимним морозам зимостойкость растений пшеницы постепенно увеличивается [9, 4, 50]. В то же время,

уровень их морозостойкости варьирует при колебаниях условий окружающей среды, включая временное повышение температуры в зимний период [8]. В летний период, кратковременная экспозиция растений к высоким температурам вызывает индукцию биосинтеза белков теплового шока [204, 65], что приводит к повышению термоустойчивости. Этот тип устойчивости, сохраняющийся только в течение ограниченного периода, получил название акклимации [69, 67].

Приведенная выше информация свидетельствует о необходимости рассматривать отдельно компоненты, которые определяют общую устойчивость растений к экстремальным температурам. Среди них мы упоминаем *первичную устойчивость*, характерную для генотипа в начале онтогенеза. В онтогенезе индуцируются процессы адаптации к окружающим условиям [60, 264]. Таким образом, в зависимости от фазы онтогенеза и условий окружающей среды, суммарная устойчивость растений варьирует. К первичной устойчивости добавляется адаптивная компонента устойчивости [60, 264]. На основании разделения указанных компонентов устойчивости была разработана и экспериментально подтверждена концепция существования специфических закономерностей реакции растений на различные дозы стрессовых факторов, что дало возможность разделить генотипы пшеницы согласно их первичной и адаптивной устойчивости, к экстремальным температурам [125, 135]. В зависимости от значений этих компонентов, общая устойчивость генотипов определяет уровень повреждения растений при действии определенных доз стрессового фактора [202, 204]. Процессы адаптации являются аддитивными к первичной устойчивости [70]. Уровень адаптивного повышения общей устойчивости, вызванный экспозицией к стрессовому фактору, ограничен [70, 60]. Как правило, он равен 25% от первичной устойчивости; очень редко превышает первичную устойчивость на 50% [125]. Таким образом, общая устойчивость растений к стрессовым факторам определяется уровнем первичной устойчивости, а также уровнем длительной и временной компонент адаптации к стрессовым факторам [70].

Для различных технологических линий, предназначенных для селекции ценных генотипов, были разработаны методы ускоренного определения относительной устойчивости растений к стрессорам. Эти методы предусматривают кратковременное воздействие доз с высокой интенсивностью стрессового фактора (температуры, уровня излучения, влажности и т. д.) [13, 14]. Оказалось, что, чем выше устойчивость к тестовой дозе стрессового фактора, используемого при ускоренной оценке устойчивости, тем выше и устойчивость генотипа к дозам с меньшей интенсивностью, но с более длительной продолжительностью воздействия стрессора. Именно в последних режимах происходит

воздействие стрессовых факторов в естественных условиях. Благодаря указанному соответствию стало возможным осуществить ускоренное определение устойчивости к стрессовым факторам не только технических систем [250, 229, 233, 5], но и биологических объектов [9, 39]. Основываясь на эти данные, были разработаны быстрые методы определения устойчивости генотипов пшеницы к влиянию экстремальных положительных или отрицательных температур [16, 13, 14]. Было установлено, что эти методы эффективны не только для определения первичной устойчивости генотипов пшеницы к факторам теплового стресса (засухи), но и для выявления уровня их адаптации к сезонным условиям окружающей среды [46, 48, 50]. В комплексе, указанные методы могут быть использованы для отбора генотипов и технологии культивирования сортов пшеницы в определенных климатических условиях. В практической деятельности это содействует уменьшению потерь, вызванных неудачным выбором сортов для выращивания в определенных условиях, а также совершенствованию процессов селекции хорошо адаптированных и высоко продуктивных генотипов пшеницы.

Дополнительные возможности открываются благодаря обработке семян или растений в период вегетации растворами регуляторов роста, синтетического и природного происхождения [24, 50, 10, 49, 48, 46, 13]. Биологическая активность регуляторов роста проявляется в низких концентрациях, которые сопоставимы с *концентрациями действия* фитогормонов [10]. В настоящее время особое внимание уделяется природным регуляторам роста, поскольку они не токсичны и некоторые из них синтезируются определенными видами растений. Отдельную группу регуляторов роста представляют биостимуляторы [24, 319, 320]. Они содержат сложную смесь различных биохимических компонентов. Биостимуляторы характеризуются комплексным составом соединений, которые, в целом, благотворно влияют на жизнеспособность, увеличивают адаптационный потенциал растений к абиотическим стрессорам. Благодаря этому, их применение приводит к увеличению количества и качества урожая [48, 49]. Биостимуляторы способствуют росту и развитию растений на протяжении всего жизненного цикла. Их действие индуцирует повышение эффективности обмена веществ, способствует усвоению и усилению использования питательных веществ эндосперма для прорастания семени, роста и развития растений [48]. Это, в конечном счете, приводит к повышению количества и качества урожая. В наших исследованиях изучали влияние биостимулятора *Реглалг* [320, 319] на устойчивость различных генотипов пшеницы к действию положительных экстремальных температур, а также на их продуктивность.

**Цель диссертационной работы** заключалась в оценке устойчивости различных генотипов мягкой озимой пшеницы к экстремальным температурам и выявлении возможных корреляционных связей между динамикой старения и суточной активностью фотосистемы II флагового листа, образованием и созреванием зерна в колосе, а также влиянием обработки растений биостимулятором *Реглалг* на указанные процессы

**Задачи исследований заключались в:**

1. разработке и апробировании современных методов и подходов, позволяющих быстро и надёжно установить разницу между первичной и адаптивной устойчивостью генотипов гексаплоидной пшеницы к действию экстремальных температур.

2. применении разработанных методов и подходов для исследования специфической устойчивости и продуктивности 12 сортов озимой пшеницы и одного сорта тритикале, культивируемых в течение 8 лет на территории опытного поля ИГФЗР, расположенного на окраине г. Кишинёва.

3. оценке эффективности разработанных методов и подходов путем определения устойчивости растений, полученных из необработанных семян (контроль) и обработанных перед посевом различными концентрациями биостимулятора *Реглалг* (опыт), к экстремальным температурам.

4. определении общих и специфических реакций различных генотипов пшеницы на действие экстремальных температур, используя системный подход для анализа результатов, полученных при помощи различных физиологических и биохимических методов оценки состояния растений пшеницы на протяжении всего периода онтогенеза, а также при разработке методов рационального применения биостимулятора *Реглалг* для повышения количества и качества урожая различных генотипов озимой пшеницы.

**Гипотеза исследований:** подтверждена гипотеза о том, что принципы методики ускоренного определения устойчивости технических систем к физическим стрессовым факторам (радиации, температуре и др.) применимы также для определения первичной и адаптивной устойчивости генотипов пшеницы к экстремальным температурам, а также выдвинута гипотеза о возможности оптимизации методов применения БС *Реглалг* для повышения устойчивости растений пшеницы к абиотическим стрессовым факторам и их продуктивности на основании специфичности действия различных концентраций биостимулятора на всхожесть семян и рост проростков.

**Синтез методологии и обоснование выбранных методов исследования.** Для достижения поставленной цели и задач были использованы методы ускоренного определения устойчивости генотипов пшеницы к действию высоких температур, а также

оптимизации обработки растений БС *Реглалг*. Исследования проводили в лабораторных и полевых условиях начиная с 2015 по 2022 гг. Первоначально была выдвинута гипотеза о том, что устойчивость генотипов пшеницы к действию стрессовых факторов можно оценить по всхожести семян в растворах, индуцирующих осмотический стресс, а также по кинетике различных физиологических процессов, протекающих в эндосперме во время прорастания семян и роста проростков. В результате проведенных исследований было показано, что реакция семян различных генотипов пшеницы на осмотический стресс, вызванный инкубацией семян в среде с разной концентрацией сахарозы, индивидуальна. Осмотический стресс отражается на проценте прорастания семян, массе корней и надземной части проростков, соотношении массы корней к массе надземной части проростка, площади первичного листа, а также на других морфологических показателях проростков. Осмотический стресс характерно влияет на суммарную активность каталазы и амилазы в эндосперме прорастающих семян. У генотипов пшеницы выявлены специфические изменения содержания каротиноидов, хлорофилла *a* и *b*, соотношения содержания хлорофилла *a* к содержанию хлорофилла *b* в проростках. В условиях стресса, у всех исследованных генотипов, указанные изменения имеют направление, которое приводит к повышению устойчивости растений к осмотическому стрессу тем более значительному, чем выше устойчивость сорта к повышенным температурам и засухе. Обработка семян различных генотипов пшеницы раствором биостимулятора *Реглалг* приводит к сдвигам физиолого-биохимических показателей состояния проростков, выращенных в нормальных условиях, или в условиях осмотического стресса. Они свидетельствуют о повышении жизнеспособности проростков и тенденции соответствия сдвигов устойчивости в согласии с предсказаниями закона Бергонье и Трибондо [9], согласно которому: с ускорением пролиферативной активности клеток, снижается их ожидаемая устойчивость к стрессу. Полученные результаты свидетельствуют о том, что устойчивость генотипов пшеницы к действию экстремальных температур можно оценить по любому из вышеперечисленных показателей, однако, простота и чувствительность этих методов позволяют использовать их в комплексе с другими методами для выявления устойчивости к абиотическим стрессовым факторам. Предлагаемые методы (проращивание на растворах с осмотическим потенциалом, динамика изменения индекса хлорофилла и активности фотосистемы II, оценка термоустойчивости мембран по выходу электролитов, скорость старения листовой пластинке по спектральному составу полипептидного комплекса RuBisCo) также применимы для оптимизации подбора уровня концентрации известных биостимуляторов и скрининга новых препаратов, эффективных для обработки

семян перед прорастанием. Показано, что благотворное влияние биостимулятора *Реглалг* на жизнеспособность растений максимально при обработке генотипов со средней устойчивостью к этим стресс-факторам, поэтому результат влияния обработки семян пшеницы определенного генотипа биостимулятором *Реглалг* перед посевом варьирует в зависимости от метеорологических условий года. Благоприятное влияние обработки семян озимой пшеницы раствором биостимулятора *Реглалг* на полученные растения является результатом повышения жизнеспособности растений, эффективности их адаптации к экстремальным температурам благодаря эффектам избегания (уменьшения дозы), повышению первичной и адаптационной устойчивости. Выводы, основанные на результатах, полученных на этапах прорастания семян и роста проростков, подтверждены данными, характеризующими специфику функционирования растений на этапах колошения и созревания зерна в колосе. Растения пшеницы, у которых в период прохождения разных фаз образования и созревания зерна в колосе, дневная активность фотосинтеза флагового листа выше, имеют тенденцию к более длительному периоду прохождения каждой из фаз образования зерна, начиная от инициации колошения и заканчивая фазой созревания зерна в среднем по нашим исследованиям на 2 – 3 дня. Это позволяет распределять генотипы пшеницы согласно их продуктивности в данных условиях окружающей среды. В исследованиях использовали методы воздействия экстремальных температур путем инкубации растений в ультротермостате, метод оценки термоустойчивости мембран по выходу электролитов, центрифугирование, хлорофиллометрии, РАМ-флуориметрии, спектрофотометрии и др. В целом, исследования проводили с использованием теории системной аппроксимации, благодаря чему результаты, полученные с использованием разных физико-химических методов, интегрируются, а средние значения и статистический разброс данных дают возможность разделить генотипы пшеницы в соответствии с их устойчивостью к экстремальным температурам.

**Внедрение научных результатов:** методы определения *исходной устойчивости* (3), *способности к адаптации* (4), а также *первичной* (1) и *адаптивной устойчивости* (2) генотипов пшеницы к действию экстремальных температур используются в Лаборатории биохимии растений ИГФЗР для оптимизации селекции сортов пшеницы и процедур применения биостимулятора *Реглалг* в сельском хозяйстве. Практические результаты были получены при обработке семян мягкой озимой пшеницы перед посевом на опытном поле ИГФЗР и в различных сельскохозяйственных фирмах Республики Молдова (приложения 1



и 2), исследовательская работа была проделана в двух прикладных проектах 15.817.05.13А и 20.80009.7007.07

**Публикации:** по материалам диссертации опубликовано 26 научных работ, среди которых 2 статьи в национальном научном журнале (*кат. В*), 5 статей в зарубежных журналах, 5 статей в научных сборниках и 13 тезисов в национальных и международных конференциях (приложение 3 и 4).

**Объём и структура диссертации:** содержание диссертации представлено на 120 страницах основного текста (до библиографии) и содержит 32 рисунка, 11 таблиц, 324 библиографические ссылки и 5 приложений. Работа включает: введение; резюме на 3 языках (румынский, русский и английский); список сокращений; список таблиц и фигур; 4 главы, где: в главе 1 описаны знания о текущих исследованиях и перспективах, в главе 2 описаны материалы и методы исследования и главы 3 и 4 посвящены личному вкладу; общие выводы и рекомендации; библиографию; заявление об ответственности и резюме автора.

**Краткое описание содержания диссертации.** Диссертация включает в себя: аннотацию, список таблиц, список рисунков, список сокращений, введение, пять глав, общие выводы и рекомендации, библиографию, приложения, заявление о принятии на себя ответственности и автобиографию автора.

*Во введении аргументируются* актуальность и важность темы, формулируются цель и задачи исследования, гипотеза исследования, синтез методологии исследования и обоснование выбранных методов исследования. Ниже приведено краткое изложение содержания каждой главы диссертации.

**Глава 1 «Устойчивость и продуктивность растений при действии стресса, их модификация с помощью стимуляторов роста»** содержит информацию, связанную с ретроспективным анализом научных достижений в области изучения последствий влияния экстремальных отрицательных или положительных температур на растения мягкой озимой пшеницы, находящихся на разных стадиях развития. Была проанализирована научная информация о процессах, обеспечивающих устойчивость растений к действию экстремальных температур и влияние природных регуляторов роста на устойчивость к тепловому стрессу генотипов пшеницы в период прорастания семян, роста и развития растений, формирования и созревания зерна в колосе. Сделан вывод о том, что для обеспечения качества и количества урожая пшеницы необходимо исследовать особенности процессов инициации прорастания семян, а также на этапах образования колоса, цветения, формирования и созревания зерна в колосе.

**Глава 2 «Материалы и методы исследования»** включает сведения об исследуемых объектах, описание разработанных нами методов ускоренной оценки и устойчивости разных генотипов мягкой озимой пшеницы, находящихся на начальных стадиях прорастания семян, к действию шока, вызванного экстремальными температурами. Также в данной главе приведены методы оценки динамики содержания пигментов в листьях, определения активности окислительно-восстановительных процессов, оценки качества и количества урожая пшеницы, а также отмечены методы планирования экспериментов и статистической обработки данных.

**Глава 3 «Реакция проросших семян различных генотипов пшеницы на моделируемую в лабораторных условиях засуху и ее модификация при помощи биостимулятора *Реглалг*»** содержит описание полученных научных результатов, касающихся изучения влияния продолжительности погружения семян различных генотипов пшеницы в воду, или в среду с разной концентрацией сахарозы. Осмотический стресс специфично отразился на проценте прорастания, массе корней и надземной части проростков, соотношении массы корней к массе надземной части проростка, площади первичного листа, а также на других морфологических параметрах проростков разных сортов пшеницы. В зависимости от осмотической силы раствора сахарозы, у разных генотипов пшеницы активность каталазы и амилазы в эндосперме, суммарное содержание каротиноидов, хлорофилла *a* и *b*, соотношение содержания хлорофилла *a* к содержанию хлорофилла *b*, процент прорастания семян, морфологические параметры проростков у исследуемых сортов пшеницы было векторизовано в одинаковом направлении. Оно характеризовалось повышением устойчивости сортов к осмотическому стрессу, а также к экстремальным температурам. Каждый из указанных методов, отдельно или в комбинации, может быть использован для оценки устойчивости генотипов пшеницы к абиотическим стрессовым факторам. Выявленное благотворное влияние биостимулятора *Реглалг* на жизнеспособность растений пшеницы было максимальным для генотипов со средней устойчивостью к данным экстремальным условиям стрессового фактора, поэтому, как и следовало ожидать, уровень благотворного влияния обработки семян определенного генотипа пшеницы биостимулятором *Реглалг* варьировал в зависимости от метеорологических условий года.

**В главе 4 «Влияние биостимулятора *Реглалг* на устойчивость и продуктивность растений различных генотипов озимой пшеницы, выращенных в полевых условиях»** представлены экспериментальные данные, способствующие раскрытию механизмов участия БС *Реглалг* в регуляции процессов формирования устойчивости и продуктивности

растений пшеницы. Генотипы пшеницы, у которых дневная активность фотосинтеза флагового листа выше в период прохождения разных фаз образования и созревания зерна в колосе, проявляют тенденцию характеризоваться и более длительным периодом прохождения каждой из фаз образования зерна, начиная от инициации колошения и заканчивая фазой созревания зерна. В то же время показано, что на основании сравнения специфики суточной динамики активности ФС-II флагового листа растений, находящихся в одинаковой фазе развития зерна в колосе, генотипы пшеницы можно распределить согласно их продуктивности в данных условиях окружающей среды. Анализ полученных данных свидетельствует о возможности увеличения показателей, характеризующих урожай и его качество у растений пшеницы, полученных из семян, обработанных перед посевом раствором БС *Реглалг*. Благоприятное влияние обработки семян озимой пшеницы раствором биостимулятора *Реглалг* на полученные из них растения является результатом повышения жизнеспособности растений, эффективности их адаптации к экстремальным температурам, которые осуществляются благодаря эффектам избегания (уменьшения дозы) и повышению первичной и адаптационной устойчивости к абиотическим стрессовым факторам.

**Ключевые слова:** гексаплоидная пшеница, созревание зерна, урожай, фотосистема II, гипотермический шок, гипертермический шок, устойчивость, биостимулятор *Реглалг*.

## **Глава 1. УСТОЙЧИВОСТЬ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ ПРИ ДЕЙСТВИИ СТРЕССА, ИХ МОДИФИКАЦИЯ С ПОМОЩЬЮ СТИМУЛЯТОРОВ РОСТА**

В последнее десятилетие наблюдается тенденция к изменению климатических условий окружающей среды [258, 2, 17, 64], поэтому особое внимание исследователей привлекает изучение вопросов, связанных с устойчивостью растений к действию экстремальных температур. Своевременная и правильная оценка жароустойчивости и морозоустойчивости растительных организмов особенно важна для рационального ведения сельского хозяйства, поскольку от этого зависят результаты культивирования сортов и гибридов сельскохозяйственных культур [155]. Для решения этих задач перспективна разработка новых методов селекции растений, устойчивых к жаре и морозу. Также, особенно перспективны усилия по совершенствованию агротехнических приемов использования регуляторов роста растений, среди которых особую роль отводят биостимуляторам [24]. Их применение в сельском хозяйстве способствует регулированию множественных процессов, направленных на снижение вредных эффектов экстремальных температур, [119] и позволяет рационально использовать энергетические ресурсы для быстрого восстановления или изменения устойчивости растений к действию стресса [15, 120]. В работах [12, 13, 125] описаны ответные реакции растений пшеницы на действие высоких температур и механизмы изменения их устойчивости благодаря применению биологически активных веществ.

### **1.1. Основные механизмы устойчивости растений к действию абиотических стрессов**

В условиях высокой индустриальной нагрузки, на земле происходят масштабные изменения климатических условий. Это сказывается на развитии растительных организмов, которые эволюционно не приспособились к действию возросшего уровня неблагоприятных факторов среды, в особенности, экстремальных температур и засухи [47]. В естественных условиях растения чаще всего подвержены следующим биотическим и абиотическим факторам стресса: экстремальные температуры, засуха, избыток воды и соленость почвы, недостаток кислорода, присутствие вредных веществ в воздухе, ультрафиолетовая радиация, ионы тяжелых металлов, фитопатогены [259, 21]. Перечисленные стрессовые факторы могут действовать как отдельно, так и совместно. Эффект от воздействия неблагоприятных факторов на растения зависит от дозы и характера стрессового фактора [207, 244]. Под воздействием абиотических стрессовых факторов в растительных

организмах нарушаются биохимические процессы, фотосинтетическая активность, биосинтез белков и нуклеиновых кислот, что сказывается на их развитии и продуктивности [189, 259, 265, 308].

Воздействие абиотических факторов на растения пшеницы продолжается на протяжении всего периода онтогенеза [176, 212, 252]. Самыми уязвимыми фазами развития растений пшеницы к действию абиотических факторов среды являются период появления всходов, ювенильный период, фазы формирования гамет, цветения и налива зерна [134, 79, 219]. К наиболее часто встречающимся лимитирующим абиотическим факторам внешней среды следует отнести длительную экспозицию к экстремальным температурам и засуху. В работах [80, 5] показано, что под воздействием экстремальных температур наблюдается снижение процента прорастающих семян. Это приводит к сокращению густоты посевов, что, в конечном счете, неблагоприятно сказывается на общем уровне урожая. В процессе эволюции растения озимой пшеницы выработали ряд механизмов защиты от воздействия экстремальных температур [14, 9]. В осенне-зимний период они способны благополучно переносить воздействие экстремально низких температур благодаря задержке перехода к следующим этапам онтогенеза, из-за необходимости длительного периода яровизации [46]. Благодаря этому, рост проростков в период яровизации растений озимой пшеницы приостанавливается, происходит их интенсивная адаптация к действию низких положительных и отрицательных температур. В период интенсификации роста и развития, в весеннее и летнее время, чувствительность растений к действию экстремальных температур повышается [44]. Действие экстремальных температур в период интенсивного роста, от момента выхода в трубку и до цветения, приводит к резкому повреждению растений, появлению изреженности посевов и уменьшению количества семян в колосе [199, 135]. В последние десятилетия наблюдается частое воздействие высоких экстремальных температур в фазе налива зерна, что приводит к уменьшению продолжительности периода накопления сухих веществ в зерне и снижению урожая [95, 93].

Изучение влияния действия абиотических стрессовых факторов на растения пшеницы позволяет выработать стратегию по снижению рисков ее культивирования в неблагоприятные годы. Главным органом растения пшеницы, обеспечивающим семена сухим веществом, примерно на 30-50%, является флаговый лист, который во многом определяет продуктивность растений [95, 143, 238]. Влияние высоких температур сказывается на физическом, физиологическом и биохимическом состоянии листового аппарата [47], что приводит к снижению содержания хлорофилла в листьях, эффективности функционирования фотосинтетического аппарата [310, 48]. В конечном счете, это

отрицательно сказывается на продуктивности растений [169, 231, 167, 89, 186]. В многочисленных исследованиях установлено, что различные генотипы пшеницы характеризуются неодинаковой устойчивостью к действию абиотических стрессовых факторов и, в значительной степени, варьируют на разных этапах онтогенеза [270, 305]. Реакция растений на действие стрессовых факторов зависит от эффективности индукции защитных механизмов. В первую очередь, под влиянием экстремальных температур индуцируются сигнальные рецепторы (G-белки, протеиназы), затем активируются ферменты расщепления активных форм кислорода (каталазы, оксидазы и т.д.) [3].

В последние годы большое внимание уделяется не только селекции растений, устойчивых к экстремальным температурам, но также и поиску препаратов, которые благоприятно влияют на их адаптацию к абиотическим стрессовым факторам [124]. Модификация устойчивости растений к действию стресса возможна благодаря их влиянию на активность процессов биохимической и физиологической адаптации, которые могут отражаться на процессах морфогенеза и онтогенеза растений. В комплексе, эти изменения влияют на первичную и адаптационную устойчивость растений пшеницы к действию экстремальных температур и засухи [169]. Модификация устойчивости на данных уровнях дает возможность снизить вредное воздействие стрессовых факторов на растения и, тем самым, ограничить общий уровень повреждений благодаря эффектам защиты и ускорения восстановления повреждений [15, 213]. В работах [91, 290] установлено, что в результате воздействия стрессовых факторов у растений ингибируется пролиферация и рост клеток, что, в свою очередь, отражается на образовании и росте корней и листьев. Глубина этих изменений определяется дозой стрессового фактора и физиологическим состоянием растения в период его воздействия [214]. Выживание растений наблюдаются только в тех случаях, когда доза стрессового фактора не является критической и не переходит за пределы устойчивости, которая во многом зависит от фазы развития растения и специфичности генотипа [118, 147]. Это определяется тем, что растительные организмы способны приспосабливаться к изменяющимся условиям окружающей среды только в пределах доз, которые во многом зависят от специфики генотипа. Чем выше пластичность генотипа, тем шире возможность растений нормально развиваться и проявлять способность занимать новые территории или приспосабливаться к резко изменяющимся условиям среды [27]. Развитие и продуктивность растений в условиях стресса во многом зависят от способности растений к избеганию (уменьшению дозы) действия стресса. В комплексе, механизм избегания, первичная и адаптивная устойчивость [51] определяют выживание и

продуктивность растений, культивируемых в определенных климатических условиях [144, 247].

Установлено, что действие кратковременной и небольшой дозы стрессового фактора не приводит к серьезным нарушениям на биохимическом и физиологическом уровне [18]. В работе [138] показано, что при высоком уровне стрессового фактора, растения способны сохранять относительно стабильное (гомеостатическое) состояние только лишь в течение ограниченного периода времени. Как правило, потенциальная продуктивность растений проявляется при их культивировании в условиях, в которых они способны сохранять гомеостатическое состояние [122]. Иная картина наблюдается при действии более высоких доз стрессовых факторов. В этих условиях растительные организмы расходуют значительную часть энергии на восстановление нарушенного гомеостаза, что сопровождается снижением продуктивности [5]. Превышение пределов устойчивости приводит к необратимым повреждениям и к гибели растительного организма [155, 187].

Реакция организма на действие стресса начинается с изменения привычного обмена веществ, в результате чего образуются активные формы кислорода, реакционная активность которых приводит к началу необратимых повреждений, которые и служат сигналами стрессового состояния [83, 153]. В качестве сигналов стресса выступают белки теплового шока (БТШ), которые локализованы во всех клетках организма [29]. Поэтому, реакция организма на действие стресса не является локальной. В зависимости от дозы теплового шока, она приводит к физиологическим изменениям разной силы, затрагивая рост, развитие и продуктивность растений [222, 255]. Установлена закономерная связь между процессами адаптации и повышением устойчивости с процессами восстановления интенсивности роста и развития растений [300]. Продуктивность растений после воздействия определенной дозы стрессового фактора падает пропорционально чувствительности генотипа к данному фактору [301]. Наличие многочисленных механизмов, определяющих устойчивость растений к действию абиотических факторов среды, является необходимой основой их выживания в меняющихся условиях окружающей среды [123].

### ***1.1.1. Экстремальные температуры и устойчивость растений***

Французский физиолог Клод Бернар во второй половине XIX века впервые четко указал, что внутренняя среда (*milieu interieur*) живого организма должна сохранять постоянство при любых колебаниях внешней среды. Именно постоянство внутренней среды служит условием свободной и независимой жизни [72]. Основные понятия и положения учения о стрессе разработаны в 1936 г. канадцем Гансом Селье [70]. Согласно

его постулату, стресс — это совокупность всех неспецифических изменений, возникающих в организме под влиянием любых неблагоприятных и повреждающих факторов (стрессоров). Г. Селье определил комплекс ответных реакций организма на стрессоры как «*генерализованный адаптационный синдром*», для которого выделил три стадии (триады) [70, 67].

На протяжении триад формируется неспецифическая резистентность (устойчивость), но при увеличении силы эффекта и исчерпании защитных возможностей организма наступает его гибель. Ганс Селье разделил стресс на положительный стресс, стимулирующий (*эустресс*), и патологический (*дистресс*) [67]. Граница между *эустрессом* и *дистрессом* расплывчата и зависит от дозы воздействия и уровня исходной устойчивости организма [67]. На сегодняшний день изучение влияния стресса на растительный организм и механизмы его избегания остаются актуальными. В условиях стремительного изменения климата, как отмечалось ранее, в сторону глобального потепления, происходят значительные изменения, которые отражаются на онтогенезе многих сельскохозяйственных культур, в том числе и пшеницы [208, 139]. На протяжении последних лет становится заметнее тенденция к увеличению периодов с экстремальными температурами, как по интенсивности, так и по продолжительности [88]. Эти изменения сильно сказываются на годовых темпах роста и развития растений [306]. Для поддержания и повышения надежности выращивания растений необходимы радикальные изменения в способах отбора и технологий культивирования растений в зависимости от климатической зоны [285]. Для растущего населения земли [49] зерновые культуры, в частности пшеница, является стратегической культурой [240]. Температуры, выходящие за пределы оптимального диапазона, для каждого вида и сорта, способны вызывать температурный стресс, который приводит к изменениям в скорости роста и длительности стадий развития растений пшеницы [84, 225]. Среди индуцируемых изменений, можно выделить обратимые и необратимые. В зависимости от количества и природы, необратимые изменения могут вызвать гибель растений [229]. Таким образом, в зависимости от дозы, под воздействием экстремальных температур снижается не только скорость роста, но и урожай растений пшеницы [156, 217]. Как отмечается в работах [311, 73], после воздействия экстремальных температур наблюдается резкое снижение скорости накопления сухого вещества в созревающих зернах в колосе пшеницы. Данный эффект связан с изменением физиологических и биохимических процессов, проходящих на всех этапах созревания зерна в колосе [105, 291]. Локальное влияние экстремальных температур на растение, будучи воспринято им, затем последовательно передается окружающим тканям и органам



посредством различных сигналов, вызывающих сдвиги в экспрессии генов [188, 35]. Как отмечается в работе [166], у растений под воздействием экстремальных температур, индуцируются сдвиги в экспрессии многих структурных генов. Продолжительность экспрессии одних генов может наблюдаться несколько минут, а других - несколько часов после воздействия ТШ [65].

Было показано, что растительные организмы, выращиваемые в северных широтах, имеют повышенную устойчивость к действию низких экстремальных температур. Однако, они оказались более чувствительными к действию высоких температур [222]. В то же время, растения, культивируемые в южных широтах, имеют повышенную толерантность к высоким экстремальным температурам, но пониженную устойчивость к низким температурам [34].

Озимая пшеница обладает узким температурным порогом, в связи с чем, считается чувствительной к отрицательным, и к положительным экстремальным температурам. Как отмечается в работах [229, 144] это, вероятно, связано с низкой генетической изменчивостью, вызванной отбором сортов для коммерческих целей с высоко выраженной продуктивностью.

В процессе эволюции озимая пшеница выработала различные механизмы защиты от действия экстремально низких температур в зимний период [70]. Основным механизмом адаптации к зимним морозам связан с переходом растений озимой пшеницы в состояние покоя. Это состояние устраняется только после длительного воздействия на растения низких положительных температур. В этот период осуществляется комплекс биохимических и физиологических процессов, обеспечивающих яровизацию растений озимой пшеницы [9]. С наступлением весеннего периода растения пшеницы выходят из состояния покоя. Это сопровождается уменьшением их устойчивости к морозу и постепенной адаптацией к действию высоких температур [301]. В результате прохождения указанных физиологических процессов, растения пшеницы приобретают способность выдерживать воздействие температур, которые ранее вызывали необратимые повреждения [298, 66]. Согласно работе [313], указанные изменения происходят за счет индукции экспрессии новых структурных генов, расширяющих границы экстремальных температур, после воздействия которых растения сохраняют гомеостаз. Благодаря процессам адаптации, растения способны поддерживать нормальное протекание физиологических процессов в изменяющихся условиях окружающей среды [266].

Воздействие на растения пшеницы низких температур, в осенний период, обеспечивает постепенное закаливание всех органов, в том числе клеток узла кущения

растений [284, 288, 208]. Под влиянием низких температур, воздействующих на растения в зимний период, первичные листья и корни проростков пшеницы часто погибают. Однако, главный орган растения, узел кущения, остаётся жив. При наступлении благоприятных условий среды, из узла кущения регенерируются новые корни и листья [297, 145]. Адаптация растений к низким температурам в осенне-зимний период происходит благодаря уменьшению содержания воды в клетке, накоплению растворимых сахаров и других метаболитов в клетках узла кущения растений пшеницы [46], тем самым обеспечивая повышение устойчивости растений к отрицательным температурам [75].

Одним из важных показателей, определяющим выживание растений пшеницы в зимний период, является глубина залегания узла кущения в почве [77, 49, 50]. Известно, что в бесснежные зимы значение температуры в поверхностных горизонтах почвы всегда ниже по сравнению с более глубокими горизонтами. При углублении узла кущения в почву на один сантиметр разница температур между нижним и верхним горизонтом составляет 3 - 4°C [44].

В весенне-летний период развития, растения пшеницы испытывают действие экстремальных положительных температур, особенно начиная с фазы выхода в трубку и до полного созревания семян в колосе [205]. Как было отмечено выше, под воздействием экстремальных положительных температур на растения, находящиеся в фазе цветения и налива зерна, созревание зерна в колосе ускоряется. Это приводит к снижению накопления запасных веществ в зерне и к существенному снижению урожая [256]. Реакция растения на воздействие неблагоприятных факторов зависит от устойчивости генотипа пшеницы к высоким температурам. Урожай генотипов пшеницы с повышенной устойчивостью, как правило, выше в условиях жары и засухи, по сравнению с урожаем менее устойчивых генотипов пшеницы [67]. При культивировании в климатических условиях Молдовы, высокие температуры обычно начинаются в периоды выхода в трубку и колошения растений пшеницы [43]. Преимущество озимых пшениц над яровыми связаны с более быстрым переходом озимых к колошению, что позволяет им меньше подвергаться вредным воздействиям летней жары и засухи. Как отмечено в работе [175], именно поэтому, благодаря специфическим приспособлениям и особенностям селекции, яровые пшеницы характеризуется более высокой толерантностью к действию экстремальных положительных температур в течение всего онтогенеза растений. В то же время, в течение онтогенеза, растения яровой пшеницы не нуждаются в яровизации, поэтому при осеннем посеве они не переходят в покой, что обуславливает высокую чувствительность растений к зимним морозам. Из отмеченного следует, что выживание озимой и яровой пшеницы в

специфических природных условиях обусловлено их особенностями наследования механизмов избегания и функциональной адаптации к действию высоких и низких температур [274]. Как и другие виды растений, озимая пшеница проявляет низкую толерантность к экстремальным температурам в период интенсивного роста [312], но при замедлении роста увеличивает устойчивость к действию экстремальных температур за счет меньшего расхода энергии на поддержание внутреннего гомеостаза [162, 146].

В условиях глобального потепления климата [152, 64], необходимо проводить ряд мероприятий, направленных на снижение рисков, связанных с культивированием растений озимой пшеницы. При сдвиге традиционных сроков посева на более поздние, уменьшается вероятность преждевременного выхода из покоя растений, которые при длительном воздействии низких температур завершают яровизацию и переходят в активный рост, что, в свою очередь, приводит к уменьшению устойчивости растений к морозу [42, 45, 320]. Более поздние сроки посева предотвращают преждевременное завершение яровизации, и способствуют выживанию растений в период действия позднезимних морозов [9]. Успешная перезимовка позволяет растениям пшеницы быстро расти и развиваться ранней весной, когда высокая влажность почвы благоприятствует их росту и развитию до наступления действия температур, превышающих зону поддержания гомеостаза [112, 226, 171].

Растения озимой пшеницы проходят жизненный цикл в сезоны с низкими отрицательными (зима) и высокими положительными (лето) температурами [124]. Это осуществляется благодаря процессам адаптации на биохимическом, физиологическом, клеточном, тканевом и организменном уровнях [174, 196, 235]. В ходе эволюционного развития у растений сформировалось несколько функциональных механизмов адаптации, дающих им возможность выживать в климатических условиях. В настоящее время реакции сортов пшеницы и других культур на действие экстремальных погодных условий исследованы недостаточно. Глубокое понимание механизмов влияния генетических факторов на развитие, а также механизмов индукции устойчивости к экстремальным отрицательным или положительным температурам дает возможность для селекционного отбора и рекомендации для культивирования в определенных климатических зонах [320, 15]. Знания особенностей влияния на растения экстремальных положительных температур, засухи, низких температур, заморозков или морозов, необходимы для снижения рисков, связанных с их культивированием [177, 295]. Пшеница является одной из самых важных продовольственных культур, дающей высокий урожай зерна. Снижение урожая растений

пшеницы, обусловленное широкой вариацией температур, требует усовершенствования методов селекции и культивирования этой важной продовольственной культуры [15, 13].

#### ***1.1.1.1. Влияние отрицательных температур на растения***

В свете глобального потепления климата, баланс температурного режима сдвигается в сторону потепления, однако не устраняются риски резкого понижения температуры, варьирующие по интенсивности и продолжительности [85, 202], что сказывается на продуктивности растений. Как отмечено ранее, увеличение среднегодовой температуры ведет к интенсификации роста и развития растений, что приводит к преждевременному выходу из покоя растений озимой пшеницы. Это также может привести к уменьшению их устойчивости к морозу, особенно в зимне-весенний период [312]. За последние десятилетия наблюдалось существенное снижение урожайности пшеницы, вызванное действием низких температур [236, 115]. Из-за общей тенденции к потеплению климата, в настоящее время большинство исследований направлены на изучение именно его влияния [199, 233]. В то же время, исследование влияния низких температур занимает значительно меньшее внимание современных исследователей [132], хотя риски их пагубного влияния на растения озимой пшеницы сохраняются.

Повреждающее воздействие низких температур на растения во многом определяется как внеклеточным, так и внутриклеточным замерзанием влаги, и образованием кристаллов льда [153, 4]. Скорость снижения температуры определяет динамику выхода воды из цитоплазмы клеток во внеклеточное пространство. Соотношение между долей кристаллов, образованных снаружи и внутри клетки, увеличивается при быстром замерзании, что приводит к усиленному при таком режиме охлаждения окружающей среды повреждению клеточных структур [70, 289]. В случае высокой скорости снижения температуры, внутри клеток образуются кристаллы льда, и как результат, гибель ткани или целого растения [9]. Медленное снижение температуры не ведет к сильным повреждениям, благодаря образованию кристаллов льда в межклеточном пространстве. При этом уровень повреждений клеточных структур снижается. При условиях обезвоживания цитоплазмы клеток, активность метаболических процессов снижается, что приводит к нарушению гомеостаза и скорости восстановления повреждений, вызванных морозом [249, 289].

Уровень морозоустойчивости каждого генотипа пшеницы индивидуален и сильно варьирует в зависимости от сорта [76]. Указанные выше особенности влияния отрицательных температур свидетельствуют о том, что их повреждающее действие на растения пшеницы зависит не только от величины отрицательных температур, но также от скорости процессов замерзания воды в клетки и продолжительности влияния

отрицательных температур [26, 25, 114]. Закономерности адаптации растений к отрицательным температурам отличаются, и по-разному зависят от влияния каждого из указанных факторов [114]. Именно поэтому конечный эффект их совместного воздействия на растения трудно предсказать [8].

В ходе эволюции, растения пшеницы разработали адаптационные механизмы, позволяющие избегать (уменьшать) действующую дозу стресса или функционально адаптироваться к действию отрицательных или высоких положительных температур [9, 76]. Отдельные генотипы пшеницы, которые ранее выращивались в более мягких климатических зонах, успешно внедрены в более суровые условия, благодаря их постепенной акклиматизации [246, 288]. Уровень акклиматизации зависит от процессов, которые протекают постепенно и вызываются благодаря морфологическим, физиологическим и биохимическим изменениям в растениях, находящихся на разных этапах онтогенеза [235, 157, 126].

Как отмечено выше, процессы адаптации растений озимой пшеницы к морозу происходят под воздействием низких температур в осеннее время [296]. При этом их реакцию на действие низких температур принято разделять на три фазы. В первой фазе начинаются процессы акклиматизации (закалки), происходящие при низких положительных температурах [260, 30]. Во второй фазе, после закалки, происходит адаптация и значительное повышение устойчивости растений к действию отрицательных температур. В третьей фазе происходит восстановление активности метаболических процессов, инициация роста и ускорение развития растений, связанное с повышением температуры в весенний период [193]. От специфики осуществления процессов адаптации к отрицательным температурам зависит не только их выживание, но и эффективность прохождения последующих фаз развития, вплоть до созревания зерна в колосе [60, 307].

До начала адаптации, устойчивость органов растений к действию низких температур является довольно слабой, но различной. Активность физиологических процессов в корнях становится очень малой при температуре  $+4^{\circ}\text{C}$  и полностью прекращается при температуре  $+2^{\circ}\text{C}$ , в то время как клетки узла кущения способны переносить температуру  $-2^{\circ}\text{C}$  [90, 276]. Благодаря процессам адаптации, после прохождения полной закалки [13], узлы кущения растений отдельных генотипов пшеницы переносят экспозицию температуры  $-20^{\circ}\text{C}$  и ниже [9]. Как отмечалось ранее, при повышении температуры в зимний период уровень закалки растений пшеницы уменьшается, из-за этого устойчивость растений пшеницы к зимним морозам может колебаться в широких диапазонах [83]. Это подтверждается литературными данными о том, что в отдельные годы растения пшеницы способны выдерживать очень

низкие температуры, а в другие - погибают под влиянием слабых заморозков [175, 68]. Следовательно, устойчивость растений пшеницы к отрицательным температурам зависит от генотипа, сезона года, а также от вариации температур в зимний период [151, 73].

Повышение устойчивости растений к отрицательным температурам благодаря адаптации носит постепенный характер. Его темп определяется процессами, происходящими на уровне экспрессии генов, регуляции биохимических и физиологических процессов [128, 190]. Темп адаптации растений может ускоряться или замедляться в зависимости от физиологического состояния растений в период воздействия неблагоприятных факторов среды [110, 131, 309]. Поддержание уровня устойчивости к отрицательным температурам зависит от генетической специфичности и последовательности изменения температур во время перезимовки [140]. Внутри температурного диапазона от 0°C до 10°C, процессы адаптации растений озимой пшеницы к низким температурам происходят с максимальной эффективностью [150]. Интересно заметить, что в этом интервале температур с максимальной скоростью также проходят процессы яровизации озимой пшеницы [8]. В указанном выше интервале температур растения пшеницы переходят из активного состояния в состояние покоя, что является одним из основных факторов, обеспечивающим повышение их устойчивости к действию отрицательных температур.

Другими факторами, которые приводят к адаптации растений пшеницы к морозу, являются сахара и другие клеточные метаболиты, которые накапливаются в их тканях в период адаптации [286]. Следует отметить снижение скорости распада углеводов, а также увеличение содержания аскорбиновой кислоты в клетках разных органов растений [46, 116, 108]. Данные исследований, описанных в работах [283, 198], свидетельствуют о том, что максимальная скорость закалки растений пшеницы достигается при -4 - -6°C. При продолжительном воздействии температуры -6°C в растениях постепенно уменьшается содержание свободной воды и увеличивается содержание пролина, что приводит к снижению риска образования кристаллов льда внутри цитоплазмы клеток [194, 180]. Пролин и сахароза предотвращают агрегацию и дезактивацию белков клеток, что содействует сохранению их функционального состояния [173, 253, 158].

Переход растений из активного состояния в состояние покоя характеризуется заметным прекращением роста и повышением морозостойкости [8]. Весной выход из покоя и начало интенсивного роста способствуют потере морозоустойчивости растений. Поэтому ранневесенние заморозки могут привести к повреждениям отдельных клеток и тканей и, порой даже, к частичной или полной гибели растения [231].

Как показано ранее, устойчивость растений пшеницы к морозу во многом зависит от уровня их адаптации, фазы развития и специфики генотипа. Хотя специфика отдельных процессов адаптации растений к действию отрицательных температур изучена довольно подробно, сложность механизмов их интеграции требует дополнительных исследований, с применением методологии системного подхода [167, 234].

Особенно актуальными остаются исследования, посвящённые выявлению регулирования процессов роста и развития на ранних этапах онтогенеза [13]. На этих этапах закладываются многочисленные пути, которые используются растением для оптимизации энергетических расходов, необходимых для адаптации и устранения повреждений, вызванных влиянием на растения экстремальных температур.

Устойчивость тканей и органов растений озимой пшеницы к действию отрицательных температур может варьировать в довольно широких пределах [73]. Для восстановления повреждений растений, вызванных действием отрицательных температур в период перезимовки, особое значение имеет выживание клеток узла кущения. Весной, при благоприятных условиях окружающей среды, из клеток узла кущения регенерируются органы, которые были повреждены в зимнее время [251]. Наряду с изучением процессов устойчивости и механизмов устойчивости растений к действию низких температур, важно исследовать возможности повышения их устойчивости благодаря механизмам избегания действия стрессового фактора [121]. У озимой пшеницы, одним из важных путей уменьшения дозы воздействия экстремальных температур в течение зимы является уменьшение глубины залегания узла кущения в почве [43]. В связи с этим, представляется перспективным проведение исследований с целью выявления возможности регулирования глубины залегания узла кущения растений пшеницы при помощи обработки семян разными дозами биостимуляторов. При этом, важно выявить возможное влияние биостимуляторов на процессы роста и развития, а также проявление адаптивного потенциала устойчивости растений различных генотипов озимой пшеницы к морозу.

#### ***1.1.1.2. Влияние экстремально высоких температур на растения***

Высокие температуры оказывают сильное влияние на рост и развитие растений озимой пшеницы [200]. Согласно литературным данным, к концу XXI века ожидаемая среднегодовая температура повысится в среднем на +6°C [127]. На сегодняшний день известно, что повышение среднегодовой температуры на +1°C снижает урожай растений в среднем на 6% [5]. Для снижения негативного влияния высоких температур на урожай растений пшеницы подбираются генотипы с высокими показателями устойчивости к повышенным температурам [186].

Как отмечалось ранее, эффект от воздействия экстремальных температур на растение зависит от фазы онтогенеза и продолжительности их воздействия (фактор экстенсивности) и величиной температур (фактор интенсивности) [89, 44, 45]. Для формирования семян огромное значение имеет величина температуры в период прорастания семян. От ее значения зависит скорость поглощения воды, поступления минеральных веществ из почвы и потребления питательных веществ эндосперма прорастающим зародышем. Эти вещества жизненно необходимы для прорастания семян, роста и развития проростка [174, 247, 261].

Регулирование температуры тканей и органов растений происходит за счет оптимизации разницы между поглощенной солнечной радиации и охлаждением благодаря водному обмену между растением и окружающей средой [32]. Часто, в летний период времени, наблюдается заметное снижение доступной влаги в почве, в результате повышения её испарения в этот период. Как правило, в это время происходит формирование и созревание зерна в колосе. Поэтому недостаток влаги отрицательно сказывается на продуктивности растений озимой пшеницы [245, 78, 63].

Оптимальным для успешного прорастания семян пшеницы является интервал температур между +20 и +25°C. В этом интервале температур достигается максимальная всхожесть и дружный рост проростков [181]. При действии высоких положительных температур происходит быстрое усвоение прорастающим зародышем запасных веществ эндосперма [123]. Это отрицательно отражается на дальнейшем росте и развитии растения. Из этого следует, что одним из существенных механизмов вредного влияния повышенных температур на растения пшеницы является избыточное потребление запасных веществ для обеспечения метаболизма, необходимого для поддержания роста и развития проростка [59]. В работе [277, 29] отмечено, что воздействие теплового стресса в период прорастания семян может по-разному влиять на эффективность использования запасных веществ из эндосперма семян с различным уровнем устойчивости к жаре. Данная специфика реакции организмов с различной устойчивостью к высоким температурам послужила основой для разделения генотипов пшеницы согласно их устойчивости к высоким температурам уже на стадии прорастания семян [181].

Растения пшеницы проявляют способность расти в интервале температур между +6 и +40°C, но только при оптимальных температурах (+20 - +25°C) взрослые растения реализуют генетически обусловленный потенциал продуктивности [161, 173]. При температурах выше или ниже оптимальных, активируются процессы адаптации и обеспечения выживания [43], что отрицательно сказывается на зерновой продуктивности



растений. Как показывают исследования, для разных видов и сортов растений значения оптимальных температур не одинаковы. В зависимости от сорта и фазы развития растений пшеницы, эти температуры варьируют в интервале между +13 и +22°C [83]. Отклонения от оптимальных температур приводят к торможению, или даже к полному прекращению роста [108, 68, 231]. В целом, рост растений пшеницы сохраняется в интервале между +10 и +36°C, но реакция на действие высоких положительных температур у разных растений неодинакова. Иногда даже органы отдельного растения могут реагировать неодинаково на действие высоких температур [279]. В научной литературе приведены данные о том, что оптимальная температура для роста вегетативных органов растений пшеницы находится между +22 и +25°C [160], а ее повышение до +28°C приводит к существенному торможению роста листьев [63]. Дальнейшее повышение температуры до +38°C приводит к полному прекращению роста листьев [172].

Корни растений пшеницы более чувствительны к действию высоких температур, по сравнению с чувствительностью наземных органов растения [55, 222, 118]. Оптимальная температура для роста корней пшеницы не превышает +20°C [242].

В результате экспозиции высоких положительных температур в растениях индуцируются изменения процессов, проходящих на физиологическом, биохимическом и молекулярном уровне [85, 217]. При сдвиге метаболической активности [82] индуцируется снижение содержания хлорофилла [186] и преждевременное старение листьев [162]. Окислительные процессы, индуцируемые экспозицией растений при высоких положительных температурах, вызывают образование активных форм кислорода (окислительный стресс), что приводит к денатурации белков и окислению ненасыщенных жирных кислот [274, 262], а также к увеличению проницаемости клеточной мембраны [255, 34, 35]. Снижение осмотического потенциала, вызванное высокими температурами, усиливает обезвоживание клеток [269]. Описанные показатели часто используются для оценки состояния растений в условиях теплового стресса и для селекции толерантных к тепловому стрессу генотипов пшеницы [235]. Повышение температуры экспозиции растений пшеницы, находящихся в фазе цветения, на 1°C выше оптимальной приводит к снижению количества семян в колосе [205] и к снижению продуктивности растений пшеницы [282]. Оптимальным температурным диапазоном в фазе колошения и цветения растений пшеницы является температура от + 12 до +22°C [269]. Данная температура благоприятно влияет на рост зерна в колосе и замедляет потерю влаги. Это приводит к равномерному наполнению семян запасными веществами [166]. Экспозиция к высоким температурам растений пшеницы в период созревания семян в колосе приводят к быстрой

потере влаги и снижению наполненности семени запасными веществами [276]. Действие высоких положительных температур ускоряет прохождение растением жизненного цикла, что также приводит к снижению урожая растений пшеницы [107]. Вышеописанные факторы негативно отражаются не только на урожае зерна, но также и на хлебопекарных качествах муки, полученной из такого зерна [202, 243, 249].

Высокие температуры существенным образом влияют на активность процессов фотосинтеза растений пшеницы, поскольку фотосинтез является одним из самых чувствительных физиологических процессов к действию экстремальных температур [54]. Действие высоких температур на растение приводит к торможению фотосинтетической активности листьев на всех этапах их онтогенеза [31, 41, 71, 62, 303]. Для С4 растений температурный оптимум фотосинтетической активности расположен при более высоких температурах, по сравнению с С3 растениями. Эти особенности С4 и С3 растений обусловлены спецификой ареалов их происхождения [303, 62, 302]. Согласно литературным данным [299, 54, 41, 70, 71], оптимальной температурой фотосинтеза для С3 растений является температура от +15 до +35°C, а для С4 растений данный диапазон лежит в пределах от +4 до +38°C [274, 62]. Прогрев листовой пластинки растений пшеницы до температуры выше +30 - +35°C приводит к значительному снижению фотосинтетической активности листьев [45, 53]. В работах [183, 195] установлено, что высокая концентрация CO<sub>2</sub> и низкое содержание O<sub>2</sub> в окружающей среде благоприятно действует на растения пшеницы, вегетирующие при температурах +22 - +26°C. В то же время экспозиция при температурах выше +30°C приводит к снижению активности фермента рибулозобисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы (КФ 4.1.1.39) [47], ключевого фермента ассимиляции CO<sub>2</sub> у С3 растений. При повышении или понижении температуры за пределы интервала между +16 и +26°C, со скоростью изменения 1 – 2°C в минуту, наблюдался переход активности фотосинтеза на новый стационарный уровень, который осуществлялся в две фазы. Стационарный уровень сменялся депрессией и переходом к кратковременной активации (первая фаза), во второй фазе заканчивался установлением нового стационарного уровня активности фотосинтеза [37]. При действии высоких положительных температур, сопровождающихся засухой, растения реагируют закрытием устьиц, что приводит к резкому снижению поступления CO<sub>2</sub> в мезофильную ткань листа и к изменению ультраструктуры хлоропластов [67]. Также, под влиянием высоких положительных температур, в хлоропластах резко снижалось содержание хлорофилла *a* и *b* [293, 183], что отражалось на активности фотосистемы II (ФС-II) [37]. Известно, что ФС-I является более устойчивой к действию высоких температур и других неблагоприятных факторов среды, по

сравнению с ФС-II [216]. При температурах, не превышающих +35°C, изменения, происходящие в фотосинтетическом аппарате, носят обратимый характер, но после экспозиции температуры выше +45°C изменения активности ФС-II становятся необратимыми [99, 97]. Поскольку продуктивность растений пшеницы во многом зависит от активности процессов фотосинтеза, то структурное или функциональное нарушение фотосинтетического аппарата, происходящие после экспозиции экстремальных температур, отрицательно сказываются на урожайности.

Для снижения уровня стресса, вызванного влиянием высоких положительных температур, у растений пшеницы выработались различные механизмы, способствующие восстановлению повреждений [265]. Механизмы, обеспечивающие жизнеспособность растений в стрессовых условиях, можно условно разделить на две группы: механизмы, которые обеспечивают предотвращение (избегание) воздействия стрессового фактора, и механизмы, обеспечивающие восстановление повреждений, вызванных действием стрессора [243, 269, 123]. Установлено, что в растениях пшеницы, отличающихся высокой устойчивостью к действию положительных температур, происходит ускоренное накопление насыщенных жирных кислот, приводящее к повышению вязкости клеточных мембран, что способствует поддержанию гомеостаза клеток в этих условиях внешней среды [165, 267].

Анализ литературных источников показал, что влияние высоких положительных температур оказывает решающее влияние на рост, развитие и продуктивность растений пшеницы [43, 15]. Исследователями проделана колоссальная работа по изучению влияния положительных температур на растения пшеницы. Изучены механизмы защиты и восстановления повреждений, вызванных действием высоких положительных температур. Дана оценка влияния положительных температур как на растение в целом, так и на отдельные органы и ткани. Несмотря на большой объем проведенной научной работы, остается до конца неизвестным влияние положительных температур на всех этапах развития растений пшеницы. Особый интерес вызывают исследования, направленные на выявление модификации устойчивости растений пшеницы благодаря применению биостимуляторов и регуляторов роста [320]. Необходимо разработать новые методы и подходы к оценке особенностей роста и развития растений пшеницы в условиях действия положительных температур.

## **1.2. Структурно-функциональная организация и активность фотосинтетического аппарата высших растений**

Высшие растения, водоросли, цианобактерии и фотосинтезирующие бактерии осуществляют важнейший биоэнергетический процесс на Земле – фотосинтез. В процессе фотосинтеза происходит преобразование световой энергии, с участием углекислого газа, в химическую энергию органических соединений, при этом кислород выделяется в атмосферу [54]. У высших растений процессы фотосинтеза протекают в специализированных органеллах клетки - хлоропластах, содержащих хлорофилл. Под двойной оболочкой хлоропласта, состоящей из наружной и внутренней мембраны, находятся протяженные мембранные структуры, которые образуют замкнутые пузырьки, которые называются тилакоиды [62]. Внутри хлоропласта содержатся около 1000 тилакоидов [60]. Различают тилакоиды гран (граны – стопки тилакоидов) и тилакоиды стромы, выходящие за пределы гран и являющиеся продолжением тилакоидов гран. К пигментам, содержащимся в хлоропластах, относятся хлорофилл *a* (Хл *a*), хлорофилл *b* (Хл *b*), а также каротиноиды, фикобилины и антоцианы [70, 67]. Весь процесс фотосинтеза представляет собой ряд физиологических и биохимических процессов, которые подразделяются на две фазы: световая и темновая фаза фотосинтеза. В период световой (первичной) фазы, энергия поглощённых квантов используется для фотолиза воды, который индуцирует транспорт электронов с запасанием энергии в виде АТФ и НАДФ\*Н<sub>2</sub>. В период темновой (вторичной) фазы фотосинтеза, энергия, запасённая в виде АТФ и НАДФ\*Н<sub>2</sub>, используется для активации биохимических реакций, а также для биосинтеза полисахаридов из СО<sub>2</sub> и Н<sub>2</sub>О [62, 54].

### ***1.2.1. Температурный стресс и механизмы защиты ФС-II растений пшеницы***

Среди всех абиотических факторов внешней среды, влияющих на фотосинтез, лимитирующим фактором является высокая или низкая температура [53]. Температурный режим условно делится на три зоны: 1 - *минимальная температура*, при которой не наносится вред фотосинтезу, 2 - *оптимальная температура*, при которой обеспечивается максимальная активность фотосинтеза; 3 - *максимальная температура*, при которой фотосинтез полностью ингибируется [78]. У растений пшеницы активность фотосинтеза регистрируется при температуре 0°C, а максимальную активность выявляют в интервале температур между +20 и +30°C [257]. При температурах от +35 до +40°C активность РЦ ФС-II быстро падает [257]. Инкубация растений при температуре +45°C и выше приводит к блокировке нециклического транспорта электронов по ЭТЦ [11, 4]. РЦ ФС-II листа растений пшеницы необратимо прекращают активность после экспозиции при температуре

+50°C [45]. Экспозиция при температуре +55°C [1, 58] приводит к торможению обмена энергии ССК, включающих Хл *b* и *a*. В интервале температур между +60 и +65°C отмечается блокировка функций ФС-I [58, 37]. Экспозиция растений при температурах, которые незначительно превышают оптимальные значения, приводит к снижению тургора листовой пластинки и к закрытию устьиц этих растений [274]. Закрытие устьиц приводит к прекращению снабжения мезофильной ткани листа углекислым газом, что вызывает увеличение образования активных форм кислорода (АФК) [1, 9, 11]. При низком содержании углекислого газа, в листьях растений пшеницы активизируется расщепление полисахаридов [46].

Имеются сведения о том, что при действии высоких положительных температур в листьях растений пшеницы наблюдается снижение концентрации хлорофилла [130], разрушение хлоропластов и изменение молекулярной структуры тилакоидов. При этом происходит повышение отношения между содержанием липидов и белков [3, 30]. При изменении физиологических и биохимических процессов, в хлоропластах отмечается увеличение количества крахмальных зёрен. Их концентрация повышается пропорционально увеличению температуры экспозиции растений [35]. Высокие температуры, в осенне-зимний период, приводят к сильному росту растений пшеницы, а с наступлением весеннего периода растения пшеницы, из-за интенсивного кущения, сильно загущены [39]. Это может приводить к недостаточной освещенности листового аппарата, дестабилизации тилакоидных мембран и РЦ ФС-II [141]. Как следствие, фотосинтетическая продуктивность листьев падает.

В процессе эволюции, в растениях пшеницы установился ряд механизмов фотохимической активности, защищающих от действия абиотических факторов среды. Условно, механизмы защиты фотохимической активности можно разделить на две группы: быстрые и медленные [41]. Быстрые механизмы, в основном, направлены на защиту световой фазы фотосинтеза и влияют на тепловую диссипацию световой энергии, перераспределяя ее между ФС-I и ФС-II [71, 37]. К быстрым механизмам защиты относится изменение мембранного потенциала внутри тилакоидов хлоропластов, тем самым сохраняя функциональность ФС-II [37]. Медленные механизмы защиты включают синтез стрессовых белков, антиоксидантов, мембранных липидов и низкомолекулярных защитных соединений [9, 4]. Некоторые авторы [8, 40, 60] выделяет процессы адаптации и закалки растений в особую группу защитных механизмов [52, 60]. В течение осени и ранней зимы растения пшеницы проходят как адаптацию, так и закалку к действию низких положительных и отрицательных температур. В осенне-зимний период они адаптируются

к действию низких температур [8]. От эффективности процессов адаптации зависит выживание и продуктивность растений озимой пшеницы при изменяющихся температурах экспозиции в течение всего периода вегетации растений.

При повышенных температурах, в растениях индуцируется биосинтез специфических белков, в том числе и ферментов, участвующих в деградации активных форм кислорода [88]. В клетках, параллельно с возрастанием активности этих ферментов, происходит повышение содержания низкомолекулярных антиоксидантов [192]. Хлоропласты являются основным компартментом, в котором образуются активные формы кислорода, в связи с чем в них регистрируется высокая активность ферментов аскорбат-глутатионового цикла [38, 228, 9, 165], а также активность ферментов каталазы и супероксиддисмутазы (СОД) [104]. Предполагается также, что СОД и каталаза участвуют в защите от денатурации белков ФС-II [39]. В литературных источниках отмечается, что малые белки теплового шока могут быть связаны с тилакоидами гран, тем самым защищая ФС-II от теплового стресса [150].

### **1.3. Влияние биологически активных веществ на устойчивость растений к действию экстремальных температур**

В природных условиях регуляция ответа растений на действие стрессовых факторов осуществляется сложным влиянием фитогормонов, витаминов, метаболитов и других биологически активных веществ (БАВ). Они участвуют в регуляции роста и развития, а также в обеспечении оптимальной устойчивости растений к стрессовым факторам [150, 166, 116]. Данная регуляция имеет особое значение для адаптации растений к специфически меняющимся условиям фотопериода [12], температуры и влажности в течение года, а также к довольно широким вариациям этих условий в течение каждого этапа онтогенеза растений [14]. Широкая вариация уровней действия абиотических факторов внешней среды переносится растением благодаря специфическим адаптациям, которые обеспечиваются разными механизмами избегания (уменьшения действующей дозы) указанных факторов [8], а также путем индукции многочисленных процессов функциональной адаптации растений [22]. Процессы функциональной адаптации обеспечивают выживание растений в стрессовых условиях благодаря индукции биосинтеза протекторных соединений (витаминов, фенолов и др.) Усиление указанных благоприятных эффектов осуществляется также благодаря индукции биосинтеза в тканях растений белков теплового шока, ферментов обеспечивающих репарацию повреждений, регенерации клеток, тканей и органов [272]. Эффективность проявления механизмов преодоления повреждающего влияния абиотических стрессовых факторов на растения может быть повышена благодаря

их обработке биостимуляторами [320]. Применение биостимуляторов приводит к усилению механизмов избегания действия стрессовых факторов на растение, а также к своевременной индукции механизмов функциональной адаптации растений к стрессовым факторам среды [138]. Для протекания указанных процессов необходимо израсходование вещества и энергии, что неизбежно отрицательно сказывается на росте и продуктивности растений [113, 198]. Благодаря тому, что биостимуляторы оптимизируют механизмы адаптации и своевременность индукции адаптации растений к различным стрессовым факторам, их практическое применение обеспечивает оптимизацию «расходов» материалов и энергии, затраченных растением для преодоления неблагоприятных условий среды. Благодаря этим свойствам, практическое применение биостимуляторов в сельском хозяйстве не только обеспечивает защиту растений от повреждающего действия стрессовых факторов, но также приводит к повышению урожая [15, 203, 130, 178].

В тканях растений под воздействием экстремальных температур, снижается содержание соединений, стимулирующих рост и развитие растений [11, 320]. Параллельно, в клетках и тканях растений увеличивается концентрация ингибиторов роста [100]. Поскольку под влиянием биостимуляторов в тканях растений увеличивается накопление антистрессовых соединений, их применение приводит к преодолению недостатка активирующих рост соединений. Благодаря указанным свойствам биостимуляторы нормализуют рост и развитие растений в условиях стресса [60]. Обработка биостимуляторами семян перед посевом или растений в период вегетации благоприятно влияет на параметры роста, развития и устойчивости растений к экстремальным температурам. Как результат, продуктивность растений увеличивается [171, 132, 196].

После обработки семян перед посевом, биостимуляторы могут оказывать комплексное влияние на состояние растений на протяжении всех фаз онтогенеза. Следует иметь в виду, что благоприятное влияние биостимуляторов на растение связано не столько со стимуляцией их роста, сколько с повышением жизнеспособности растений [129]. Как известно, на разных фазах онтогенеза жизнеспособность растений обеспечивается адаптациями, вызванными как ускорением роста, так и их торможением [8]. В настоящее время разработано множество биостимуляторов, рекомендованных для применения в сельском хозяйстве. Они получают синтетическим путем или выделены из различных организмов [104, 10].

Более древнюю историю имеют регуляторы роста растений. Среди множества синтетических регуляторов роста и развития можно выделить ингибиторы роста, ретарданты, десиканты и др. [70]. Применение различного рода ингибиторов, влияющих на

рост, дает возможность регулировать скорость деления и удлинения клеток растений, тем самым регулируя их высоту, без вреда для растительного организма [67, 65]. Важно отметить, что регуляторы роста действуют специфически. Их экзогенное применение, по отдельности или в комбинации, может вызвать разнообразные защитные реакции растений при действии экстремальных температур [102, 176, 263]. Как и в случае биостимуляторов, применение регуляторов роста является альтернативным и более быстрым методом повышения устойчивости растений к действию экстремальных температур, по сравнению с периодом, необходимым для разработки новых сортов с повышенной устойчивостью к экстремальным температурам [63]. Селекционная и генетическая работа, направленная на увеличение устойчивости растений к тепловому стрессу, является длительной, трудоемкой и требует наличия генетически устойчивых линий, знания физиологических механизмов защиты. Для селекции перспективных сортов необходим контроль генетических признаков на разных стадиях развития многих генотипов, сопряженный с использованием современных методов скрининга и селекции [176, 188, 283].

В настоящее время из общей группы БАВ растений выделены биостимуляторы (БС), как отдельная группа соединений [105, 103, 46, 291]. Наибольшее распространение получили две группы БС. К первой группе относятся БС, содержащие гуминовые кислоты. Ко второй группе относятся БС, содержащие аминокислоты, выделенные из морских водорослей [282, 319, 250]. БС находят применение в сельском хозяйстве для обработки семян перед посевом, или растений в период вегетации [57]. Применение БС, полученных из морских водорослей, положительно влияет на развитие ризосферы корней в почве, и на устойчивость растений к абиотическим стрессовым факторам [271, 130, 190, 103]. Многие соединения, выявленные в морских водорослях, также обнаружены и в озерных водорослях [320]. Обработка семян пшеницы перед посевом [75, 48] и опрыскивание растений по вегетации БС [105, 11], выделенными из водорослей, оказывают положительное влияние на устойчивость растений к действию экстремальных температур и увеличивают их продуктивность [225, 226, 25, 114]. Из водорослей рода *Spirogyra* выделен БС *Реглалг* [46, 319]. В отличие от синтетических БАВ, БС *Реглалг* не оказывает негативного влияния на окружающую среду. Препарат рекомендован для применения в экологическом сельском хозяйстве [263, 320, 319]. Установлено, что его применение в сельском хозяйстве положительно влияет на стимуляцию роста корневой системы, усиление фотосинтеза и устойчивости растений к абиотическим стрессовым факторам [24]. БС *Реглалг* рекомендован к применению для обработки семян перед посевом отдельно, или в смеси с фунгицидами, не снижая при этом благоприятное действие на растение [15]. Часто



применение нескольких синтетических препаратов увеличивает затраты и оказывает негативное влияние на рост и развитие растений, что требует снижения концентрации активного вещества. Эту задачу можно решать обработкой растений растворами БС. Благодаря повышению жизнеспособности и устойчивости к стрессовым факторам, растения, обработанные БС, более устойчивы к бактериальным и грибковым заболеваниям. Благодаря этому их защиту от болезней можно осуществить при использовании более низких доз фунгицидов и пестицидов [16]. За счет указанных свойств применение БС приводит к снижению отрицательных эффектов синтетических препаратов на окружающую среду, позволяя культивировать растения в соответствии с требованиями органического сельского хозяйства [13]. Снижение дозы синтетических препаратов, применяемых для защиты растений, благоприятно сказывается на жизнеспособности растений, качестве и количестве урожая [320]. Благодаря комплексному составу компонентов, БС *Реглаг* благоприятно влияет не только на культивируемые растения, но и на симбиотические организмы из ризосферы растений, стимулируя их активность [122]. Комплексное влияние биостимуляторов на растения и окружающую среду приводит к повышению количества и качества урожая растений [125, 120].

При обработке растений БС индуцируют ряд физиологических процессов, благодаря которым растения быстрее реагируют на действие абиотических факторов внешней среды. Это достигается за счет активизации различных метаболических процессов и регуляции экспрессии генов. Применение БС способствует стимуляции роста корней, транспорта воды в растительном организме, запасанию и усвоению питательных веществ, регенерации мембран при действии экстремальных температур [211, 126, 119, 101, 66]. У растений при действии теплового стресса, активируются различные защитные механизмы, направленные на качественное и/или количественное изменение биосинтеза метаболитов, активацию сигнальных путей через ингибирующие вещества и вовлечение активных форм кислорода [101, 103, 11, 10]. Тепловой стресс индуцирует эмиссию некоторых распространенных органических соединений, причем, величина индуцированной эмиссии зависит от стрессоустойчивости генотипа, степени и продолжительности воздействия факторов стресса [9, 5]. Эти компоненты являются внутренними ответными сигналами на стрессоры, которые впоследствии вызывают процессы адаптации. Указанные эффекты усиливаются при обработке растений БС [122]. Существенное преимущество эффектов БС определяется тем, что под их влиянием запуск адаптационных процессов происходит в отсутствие воздействия стрессового фактора [121]. В результате инициация адаптивных процессов происходит заблаговременно, и растения реагируют быстрее и эффективнее при реальном

действии стрессовых факторов [22]. При воздействии стрессовых факторов, благодаря активации адаптационных процессов, индукция устойчивости происходит быстрее и полнее. На начальных этапах онтогенеза растений, активация адаптационных процессов может запускаться при обработке семян растворами БС [118, 131, 138]. Растения, выращенные из семян, обработанных БС, проявляют индуцированное физиологическое состояние, которое обеспечивает повышенную устойчивость к тепловому стрессу. Под влиянием биостимуляторов, физиологическое состояние растений изменяется. БС активизируют процессы прорастания, роста и развития, стимулируют фотосинтетическую активность и разложение активных форм кислорода, регулирует градиент фитогормонов, благодаря чему увеличивают устойчивость растений и восстановительную способность после действия теплового стресса [10, 129, 264, 267]. В результате воздействия БС сложным образом изменяется метаболизм, экспрессия генов, рост и развитие, устойчивость растений к абиотическим стрессорам и их продуктивность [250, 254, 244, 232]. В совокупности, эти процессы содействуют поддержанию гомеостаза, который устанавливается с активацией специфических механизмов, в зависимости от экологических ниш с их характерными изменениями условий внешней среды. Адаптация растений осуществляется за счет использования нескольких стратегий [233], включая прямое влияние факторов внешней среды на экспрессию генов и метаболизм растений, и косвенное - на полезные и вредоносные микроорганизмы, с которыми корни и стебли растений взаимодействуют [220, 215]. Динамика процессов индукции и уровень адаптации определяются внутренними сигналами, которые возникают как реакция генотипа на стрессовые условия. Как уже было сказано, эти сигналы могут быть как внутреннего, так и внешнего происхождения, вызванные веществами, входящими в состав БС. Итоговый результат применения БС будет зависеть от генотипа, стадии развития, условий окружающей среды, состава, дозировки и способа его использования [201, 15, 16].

Обладая сложным химическим составом, БС могут одновременно активировать сразу несколько биохимических процессов, которые приводят к быстрому и своевременному восстановлению повреждений, вызванных стрессовым фактором. Очевидно, что для инициации процессов адаптации затрачивается дополнительная энергия и биохимические соединения растения, расход которых не будет оправданным в случае, если впоследствии растение будет выращиваться в оптимальных условиях. В реальности такие условия трудно поддерживать. Важно заметить, что потеря энергии и веществ при относительно медленной и запоздалой реакции адаптации, инициируемой воздействием стрессовых факторов, приводит к существенно более высоким расходам веществ и энергии,

необходимых для восстановления повреждений. Результаты исследований свидетельствуют о больших перспективах использования БС различного происхождения для предпосевной обработки семян и растений в период вегетации [46, 44]. Одинаковые эффекты БС на различные виды растения, по-видимому, обусловлены их влиянием на процессы роста и адаптации растений к различным стрессовым факторам, имеющим общие механизмы у разных видов растений [119]. Проявление общих защитных эффектов БС не является неожиданным. Как известно, под воздействием различных стрессовых факторов у всех видов растений активизируется биосинтез белков, аналогичных белкам теплового шока [197, 65]. Конечная реакция на стрессовые факторы во многом определяется состоянием растения в момент их воздействия, но не обязательно зависит от специфики фактора, вызвавшего это состояние [68]. Как отмечено ранее, в отсутствие обработки БС, реакция растений на экспозицию к экстремальным температурам часто разворачивается медленнее, чем необходимо, поэтому индуцируемая адаптивная устойчивость проявляется слишком поздно. Кроме того, в течение этого лаг-периода накапливаются повреждения, вызванные воздействием стрессового фактора, что приводит к нарушению ритма развёртывания процессов адаптации. При высоком уровне накопленных повреждений, в условиях действия стрессового фактора, равновесие между процессами активации повреждений и их репарации может сдвигаться в сторону усиления повреждений, что неизбежно приведет к гибели растения. Применение БС содействует сдвигу равновесия в сторону восстановления повреждений [70, 129, 119]. Инициация процессов адаптации к экстремальным температурам у растений, обработанных БС, происходит до их экспозиции к стрессовым факторам, что содействует их ускоренному разворачиванию в случае их реальной экспозиции к стрессовым факторам [320]. Таким образом, один из важных механизмов благоприятного эффекта обработки растений БС связан с предварительной инициацией процессов адаптации к действию стрессовых факторов. Быстрая и полная активация этих процессов реализуется лишь при реальной экспозиции растения к стрессовым факторам. Под влиянием БС оптимизируются процессы адаптации, уменьшается степень повреждений, а также уменьшение веществ и энергии, затраченных растением для выживания в неблагоприятных условиях [320]. Применение БС приводит к ускорению процессов адаптации растений к действию абиотических стрессовых факторов и к повышению их продуктивности [57, 49]. Эффективность применения БС возрастает при учете генетических особенностей обрабатываемых растений. Их внедрение позволяет сократить использование синтетических препаратов, и представляет собой значимый ресурс для расширения области органического сельского хозяйства [47, 24, 10]. Благодаря

тому, что под влиянием БС адаптационные процессы лишь инициируются, а их развёртывание при действии стрессового фактора ускоряется, снижается уровень повреждений и затраты на их восстановление [7, 16, 14]. Инициация состояния адаптации (тревоги) обеспечивает быстрое и активное развитие процессов, ведущих к увеличению устойчивости растений сразу же после начала воздействия стрессоров [9, 61, 72].

Как правило, состав препаратов БС является довольно сложным. Они содержат не только вещества, стимулирующие или ингибирующие биологические процессы, но и соединения, которые входят в состав различных циклов метаболизма. Таким образом, применение БС приводит к оптимизации механизмов адаптации растений к действию абиотических стрессовых факторов. Это приводит к повышению жизнеспособности растений, что, в свою очередь, косвенно содействует повышению их устойчивости к биотическим стрессовым факторам. Комплексный химический состав биостимуляторов способствует проявлению их множественных благоприятных эффектов на растения, проявление которых зависит от сорта и фазы онтогенеза растений. Для оптимизации практического применения и скрининга БС необходимы дополнительные исследования, направленные на выявление специфических и общих закономерностей их биологического действия на растения, как особой группы БАВ.

#### **1.4. Выводы к главе**

1. Высокие дозы экстремальных температур (положительных или отрицательных) негативно влияют на рост, развитие, выживание и продуктивность растений.

2. В связи с тенденцией к глобальному потеплению климата увеличивается частота периодов и расширяются границы вариации предельных значений экстремальных температур, что отрицательно сказывается на выживании и продуктивности растений.

3. В настоящее время возрастает необходимость:

а) в совершенствовании методов определения устойчивости растений к экстремальным температурам;

б) в разработке стратегии модификации устойчивости растений к экстремальным температурам при помощи биостимуляторов;

в) в совершенствовании методов селекции новых генотипов, а также культивировании существующих сортов и гибридов в соответствии с конкретными условиями окружающей среды.

4. Для решения задач, связанных с тенденцией к потеплению климата, необходимо определять механизмы, влияющие на устойчивость растений к действию экстремальных

температур, поскольку их знание даст возможность не только подбирать сорта растений, хорошо приспособленные к изменяющимся условиям, но и рационально использовать существующие сорта для выращивания на соответствующих территориях.

5. Поскольку адаптация и устойчивость растений к экстремальным температурам зависят от специфики интеграции процессов на разных уровнях организации, особое внимание следует уделять механизмам устойчивости генотипов в период прорастания семян и во время образования и созревания зерна в колосе, наименее изученным.

6. В связи с тем, что продуктивность растений пшеницы существенно зависит от фотосинтеза и динамики старения флагового листа, особое внимание также следует уделять суточному ритму фотосинтеза флагового листа различных генотипов пшеницы, в зависимости от сорта, фазы образования и созревания зерна в колосе, а также от влияния биостимуляторов на указанные процессы.

7. Для оценки специфики адаптации растений пшеницы к действию экстремальных температур и ее модификации при помощи биостимуляторов, перспективно отдельно определять первичную и адаптивную устойчивость разных генотипа.

8. Поскольку выживание растений в условиях с их экспозицией к экстремальным температурам определяется спецификой влияния механизмов функциональной адаптации и факторов, определяющих избегание/уменьшение экспозиционной дозы стрессового фактора, при сравнении устойчивости разных генотипов пшеницы к действию экстремальных температур, а также ее модификации при помощи биостимуляторов, отдельно следует исследовать вклад факторов адаптации и избегания в суммарную устойчивость.

9. Известно, что урожай отдельных сортов пшеницы зависит от погодных условий года культивирования, для полной характеристики каждого сорта, перспективно исследование специфики развития растений и уровня урожая в различные годы культивирования, а также благоприятного влияния биостимуляторов на рост, развитие и продуктивность генотипов пшеницы в зависимости от сорта и года их культивирования.

10. Для рационального использования на практике данных о первичной и адаптивной устойчивости генотипов пшеницы, важно определить специфику вариации значений этих показателей у разных генотипов пшеницы в разные годы культивирования, а также, как они модифицируются у растений, обработанных биостимуляторами.

## Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1. Объекты исследования

Исследования проводили на 12 сортах мягкой озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), из них: 8 сортов представлены молдавской селекцией, 4-украинской селекцией и один сорт тритикале (*Triticosecale* Witt.) молдавской селекции (таб. 2.1.). Растения всех сортов пшеницы и тритикале выращивали на опытном поле Института Генетики, Физиологии и Защиты Растений (ИГФЗР) в пригороде города Кишинева.

Выбор данных генотипов пшеницы был обусловлен тем, что все они зарегистрированы в Республики Молдова (РМ) и рекомендованы к посеву. Характеризуются данные генотипы пшеницы одинаковой устойчивостью к действию неблагоприятных факторов внешней среды и незначительными различиями в сроках созревания.

**Таблица 2.1. Сорта озимой пшеницы и тритикале, использованные в исследованиях.**

Сорта пшеницы и тритикале, включенные в исследованиях		
Молдавская селекция пшеницы	Украинская селекция пшеницы	Тритикале
Молдова 5, Молдова 11, Молдова 66, Молдова 16, Молдова 614, Молдова 77, Молдова 79, Лэутар	Миссия, Куяльник, Эпоха, Писанка	Инген 40

### 2.2. Лабораторные методы определения устойчивости генотипов пшеницы к засухе

#### 2.2.1. Условия прорастания семян пшеницы в контрольных вариантах исследований

В предварительных исследованиях использовали семена пшеницы (*Triticum aestivum* L.) 4 сортов Молдова 5, Молдова 11, Куяльник и Писанка, с относительной влажностью 14%, однородные по цвету, форме и размеру. Перед проращиванием семена дезинфицировали путем погружения в раствор 0,01% перманганата калия на 2 мин, затем промывали дистиллированной водой. Для определения всхожести семян и последующего роста проростков, семена помещали в чашки Петри, на влажную фильтровальную бумагу и инкубировали в термостате, в темноте, при температуре +25°C и относительной влажности воздуха 75-85%. Каждый вариант включал по три чашки Петри, в каждую из которых помещали для прорастания по 20 семян. Учет проросших семян проводился на 3, 5, 7 и 10 сутки после начала прорастания. Семена считали проросшими после того, как первичный

корешок достигал длины 2-3 мм, а длина проростка превышала половину длины эндосперма семени. Процент всхожести ( $\Gamma$ ) семян рассчитывали по формуле:

$$\Gamma = \frac{Ч_{п}}{Ч} * 100,$$

где  $Ч_{п}$  и  $Ч$  – число проросших семян и общее число высеянных семян соответственно.

### ***2.2.2. Условия прорастания семян пшеницы в опытных вариантах исследований***

Для оценки первичной засухоустойчивости растений пшеницы использовали метод, основанный на определении процента прорастания семян в среде с растворами сахарозы, вызывающими различный уровень осмотического стресса [40]. Отбор семян и их подготовку к прорастанию проводили согласно методам, описанным в разделе 2.2.1. В отличие от контрольных вариантов, семена опытных вариантов выращивали в чашках Петри, на фильтровальной бумаге, смоченной раствором с различными концентрациями сахарозы. В экспериментах использовали растворы 1%, 3%, 5%, 8%, 10% и 16%-ной сахарозы, характеризующиеся соответственно осмотической силой 0.8, 2.4, 4.0, 6.2, 8.2 и 13.5 атмосфер. Семена опытных вариантов пшеницы проращивали совместно с контрольными семенами, в условиях, описанных в разделе 2.2.1. Кинетику прорастания семян обоих вариантов определяли по проценту семян, проросших на 3, 5, 7 и 10 сутки инкубирования в термостате.

### ***2.2.3. Определение активности амилаз в эндосперме прорастающих семян пшеницы***

Активность амилазы в эндосперме прорастающих семян пшеницы определяли согласно методу, описанному в работе [56]. Метод основывается на определении расщепления крахмала экстрактами из эндосперма прорастающих семян. Реакция гидролиза крахмала  $\alpha$ -амилазой, содержащейся в экстрактах, приводит к образованию продуктов, которые в отличие от крахмала, не дают цветную реакцию с йодом. При взаимодействии крахмала с йодом образуется окрашенный комплекс, оптическая плотность которого при 595нм пропорциональна концентрации негидролизованного крахмала. Навеску эндосперма массой 4 гр гомогенизировали в охлажденной фарфоровой ступке с добавлением кварцевого песка и 10 мл 1% раствора NaCl, размельчая до получения однообразной мелкодисперсной кашицы. Полученную суспензию количественно переносили в 50 мл коническую колбу с доведением до заданного объема 1% раствором NaCl. Экстракцию фермента проводили в течение 1 часа, при температуре раствора 3–4°C и постоянном перемешивании на мешалке type 357 (Польша) Полученный экстракт центрифугировали в течение 15 минут, при 5000 g, на центрифуге SIGMA 3K30 (Германия).

Надосадочную жидкость (1 мл) использовали в качестве ферментативного раствора для определения активности амилазы.

Для определения суммарной активности амилазы в пробирки (10 мл) вносили по 3 мл 0,2 н ацетатного буфера (рН 5,5) и по 3 мл 2% раствора крахмала. В дальнейшем, пробирки помещали в водяную баню LW-4 (Чехия), предварительно нагретую до +40°C. После достижения субстратом заданной температуры, в смесь вносили по 0,5 мл ферментативного раствора. В контрольном варианте, вместо ферментативного раствора в пробирку вносили 0,5 мл дистиллированной воды. Исследуемые растворы инкубировали в водяном термостате U-10 (Польша), в течение 30 минут, при температуре +40°C. По истечении 30 минут реакцию останавливали добавлением в пробирки по 2 мл раствора 1н HCl. В дальнейшем, из каждой пробирки отбирали по 0,5 мл исследуемого раствора и вносили в мерные плоскодонные колбы объемом 50 мл, содержащие 25 мл дистиллированной воды. В колбы добавляли по 1 мл 0,1 н раствора HCl, 5 капель 0,3% раствора йода в 3% растворе йодистого калия. Содержание колбы доводили водой до конечного объема (50 мл). Исследуемый раствор вносили в кварцевую кювету с оптическим путем, равным 1 см и определяли оптическую плотность раствора при длине волны 595 нм на спектрофотометре СФ-46 (Россия), в трехкратной повторности для каждого варианта [56]. За единицу активности амилазы экстрактов из эндосперма озимой пшеницы считали ту активность, при которой 1 мл ферментативного раствора обеспечивал гидролиз 1 мг крахмала в течение 1 ч. Её значение вычисляли по следующей формуле:

$$AA = (E_k - E_o) / E_k * 2 * 2 / 60,$$

где  $E_k$  и  $E_o$  – оптическая плотность раствора, полученного из эндосперма контрольных и опытных вариантов исследований при длине волны 595нм, 2 и 2 – пересчетные коэффициенты на 1 ч инкубации и 1 мл ферментативного раствора, 60 – пересчетный коэффициент на 1 мг крахмала (3 мл 2% раствора соответствуют 60 мг).

#### **2.2.4. Метод определения активности каталазы**

Фермент каталаза, среди остальных антиоксидантных ферментов, является одним из наиболее эффективных, на что указывает её число оборотов 108/мин [321]. В связи с чем, изменение активности фермента в модельных экспериментах является часто демонстрируемым параметром ответной реакции организма на действие различных факторов.

Определение активности каталазы проводили по методу Королюка М.А. с модификациями [5], основанному на способности  $H_2O_2$  образовывать с молибдатом



аммония окрашенный комплекс с максимумом поглощения при длине волны 410 нм. В работе [5] утверждается, что данный метод характеризуется определением суммарной активности перекись расщепляющих соединений. Навеска (100 мг) растительного материала (контрольных и экспериментальных вариантов) гомогенизировалась в охлажденной ступке с 2 мл 0,2М Tris-буфера (pH 7,4). Гомогенат центрифугировали при 12000g в течение 20 мин и температуре 4°C. Реакционная смесь включала 1 мл 0,2М Tris-буфера, 2мл 0,03% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> и 100 мкл супернатанта. В контрольном варианте вместо 100 мкл супернатанта добавляли 100 мкл дистиллированной воды. Пробирки с реакционной смесью в трехкратной повторности для каждого варианта, помещали в термостат Griocell при T=37°C на 10 мин. По достижении заданного времени реакцию останавливали добавлением 2 мл 4% молибдата аммония. Оптическую плотность раствора измеряли в кварцевой кювете 1 см при 405 нм на спектрофотометре СФ-46.

Конечную концентрацию остаточной H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> рассчитывали по линейной калибровочной кривой, предварительно полученной с использованием известных концентраций H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>. Ферментативную активность выражали в мМоль субстрата (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), расщепленного за 1 мин инкубации, на 1мг белка:

$$A = C / T \times C_1 \times V,$$

где С-концентрация перекиси водорода, мМоль, найденная по калибровочной кривой; Т-время инкубации, мин; С<sub>1</sub>-концентрация белка, мг/мл; V-объем пробы, мл.

#### ***2.2.5. Определение концентрации белка в экстрактах***

Концентрацию белка в пробах определяли методом Бредфорда [322]. К 20 мкл ферментного экстракта, см. § 2.2.4, в пробирки объемом 10 мл добавляли по 3 мл реактива Бредфорда. Оптическую плотность раствора измеряли на спектрофотометре СФ-46 при длине волны 595нм. В качестве раствора сравнения использовали аналогичное количество 0,2М Tris-буфера (pH 7,4). Содержание белка в пробах (мг/мл) определяли по калибровочному графику, предварительно построенному с использованием растворов с известной концентрацией бычьего сывороточного альбумина.

#### ***2.2.6. Определение концентрации хлорофилла в экстрактах из листьев и проростков пшеницы***

Листья проростков различных генотипов пшеницы (контрольные и экспериментальные варианты), отобранные на различных фазах онтогенеза, использовали для определения содержания хлорофиллов *a* и *b*, а также каротиноидов [274]. Перед

проведением анализа образцы промывали под струей дистиллированной воды до полного удаления грязи с поверхности, и просушивали на фильтровальной бумаге. Навеску образца (0,2 гр) переносили в фарфоровую ступку с добавлением диоксида кальция и промытого кварцевого песка, куда добавляли 3 – 5 мл 100% ацетона и размельчали до достижения однородного состояния. Экстракцию пигментов из растительной массы проводили до полного ее обесцвечивания, дробным добавлением по 3 – 5 мл ацетона. После обесцвечивания растительной массы нижнюю сторону носика ступки смазывали вазелином, экстракт осторожно сливали по стеклянной палочке в стеклянный фильтр № 3 и отсасывали при помощи водоструйного вакуумного насоса в колбу Бунзена. Конечный объем экстракции каждого образца доводили ацетоном до 25 мл. Определение концентрации пигментов без предварительного их разделения проводили на спектрофотометре СФ-46, регистрируя оптическую плотность при длинах волн 662, 644, 440,5 нм. Концентрацию пигментов (С) мг/л рассчитывали по формулам [274, 324].

$$Ca=9,784*D662-0,990*D644$$

$$Cb=21,426*D644-4,650*D662$$

$$Ca+b=5.134*D662+20.436*D64$$

$$Ccar=4,695*D440-0,268*Ca+b,$$

где  $Ca$ -концентрация хлорофилла  $a$  в мг/л;  $Cb$ -концентрация хлорофилла  $b$  в мг/л;  $Ca+b$ -концентрация хлорофилла  $a+b$  в мг/л;  $Ccar$  - концентрация каротиноидов в мг/л;  $D$  – оптическая плотность раствора вытяжки при заданных длинах волн и оптической длине кюветы 1 см.

Определение концентрации пигментов, экстрагированных из 1 г сырой массы листьев, вычисляли по формуле [274]:

$$A= (C*V) / (1000*m),$$

где  $A$  - содержание пигментов, мг/г сырой массы листьев;  $C$  - концентрация пигмента, мг/л;  $V$  – объем экстракта пигментов, мл;  $m$ –масса растительного сырья, г.

### ***2.2.7. Определение влияния биостимулятора Реглалг на реакцию различных генотипов пшеницы при воздействии засухи***

Для оценки влияния биостимулятора *Реглалг* на действие осмотического стресса, вызванного инкубацией прорастающих семян на питательной среде с концентрацией сахарозы равной 1%, 3%, 5%, 8%, 10% и 16%, в исследованиях были использованы семена четырех генотипов пшеницы (Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куяльник). Перед воздействием стрессового фактора семена предварительно калибровали через семенное

сито Фадеева № 2 (Фадеев Агро), дезинфицировали в 0,01% растворе перманганата калия в течение 1 - 2 минут и в дальнейшем обрабатывали раствором биостимулятора *Реглалг*, разбавленного водой в соотношении 1/100, 1/200, 1/600, 1/800, 1/1000 [51, 49]. Равномерное смачивание семян препаратом достигали путем погружения их в раствор *Реглалга* на 1 - 2 мин (эксперимент) и в дистиллированную воду (контроль). Для определения процента всхожести и энергии прорастания, семена в количестве 20 штук помещали в чашки Петри, на дно которых укладывали фильтровальную бумагу, смоченную раствором с определенной концентрацией сахарозы. Каждый вариант включал в себя по пять чашек Петри, в трехкратной повторности каждого опыта. Семена исследуемых вариантов помещали в термостат Fgiocell и проращивали при температуре +25°C и относительной влажности воздуха 70 – 80%, в течении 10 суток. Дальнейшие эксперименты проводили согласно методам, описанным в § 2.2 для исследований, проведенных с растениями контрольных вариантов.

### **2.3. Методы определения устойчивости растений пшеницы, выращенных в полевых условиях, к экстремальным температурам, и ее модификация с использованием биостимулятора *Реглалг***

#### **2.3.1. Структурная организация посевов пшеницы**

Исследования проводили на опытном поле ИГФЗР Республики Молдова на протяжении 2015 - 2021гг. Схема опытов представляла собой латинский квадрат, где делянки располагали в трехкратной повторности с рендомизированным распределением. Каждая делянка имела ширину 1 метр и длину от 5 до 100 метров, в зависимости от года проведения экспериментов. Посев проводили в октябре, механизированным способом, с шириной междурядья 15 см и нормой высева 5,5 млн. семян на гектар. Посев семян проводили на глубине 6 - 8 см.

#### **2.3.2. Почвенно-климатические условия в зоне исследования**

Опытное поле расположено в Юго-Восточной части Центральной зоны Республики Молдова, на окраине г. Кишинев.

##### **Основные характеристики:**

- ✓ сумма суточных температур воздуха за период выше 10°C составляет 3000-3600°C;
- ✓ вегетационный период с суммой активных температур выше 10°C составляет в среднем 175-185 дней, продолжительность безморозного периода 275-280 дней;

- ✓ последние весенние заморозки зарегистрированы в среднем 15-20 апреля, первые осенние 10-15 октября;
- ✓ среднегодовая температура воздуха составляет 11,2°C, среднемесячная температура самого холодного месяца (январь) составляет -3,1°C, а самого теплого (июль) +22,4°C;
- ✓ абсолютный минимум температуры воздуха составляет от -22 до -31°C, что наблюдается крайне редко;
- ✓ гидротермический коэффициент за теплый период составляет 0,8-1;
- ✓ относительная влажность воздуха составляет в среднем за год 70%. В зимний период она достигает до 82-86%, весной наименьшее значение – 62-64%.

**Таблица 2.2. Температура воздуха в период проведения исследований**  
(по данным Метеостанции г. Кишинев)

<i>Месяцы</i>	<i>Среднесуточная температура воздуха по годам, °C</i>							
	<b>2015</b>	<b>2016</b>	<b>2017</b>	<b>2018</b>	<b>2019</b>	<b>2020</b>	<b>2021</b>	<b>Среднегодовое</b>
Январь	-0,5	-3,3	-4,2	-0,8	-2,6	1,5	-0,5	-1,48
Февраль	0,6	4,7	-0,5	-1,3	2,3	4,4	-0,9	1,32
Март	5,2	6,3	7,8	0,8	7,4	7,8	3,4	5,52
Апрель	10,2	13,2	9,5	15,1	10,5	11,6	8,0	11,15
Май	17,7	15,8	16,4	19,4	17,0	14,4	14,8	16,54
Июнь	21,5	21,3	21,3	21,9	23,5	21,8	19,7	21,57
Июль	24,4	23,4	22,4	22,2	22,1	23,7	23,6	23,11
Август	24,7	23,1	23,6	24,6	23,8	24,0	21,3	20,72
Сентябрь	20,0	19,2	18,6	17,9	18,6	20,2	15,2	18,52
Октябрь	9,8	7,9	10,8	13,3	12,3	14,6	9,8	11,21
Ноябрь	7,1	3,5	5,6	2,1	7,9	4,8	6,4	5,34
Декабрь	3	-0,3	3,3	-0,8	3,5	1,8	0,4	1,55
Среднее за год	12,0	11,2	11,2	11,2	12,2	12,6	10,1	

Метеорологические условия за годы проведения исследований характеризовались изменчивостью температурного режима (таб. 2.2.). Среднегодовая температура воздуха за 2015 -2021 гг. оставалась одинаковой на протяжении всего периода наблюдений. Январь месяц по всем годам проведения исследований характеризовался незначительными

отрицательными температурами. Летние месяцы (июнь, июль) на протяжении всего периода исследований были теплыми и равномерными. На момент посева пшеницы, средняя температура воздуха составляла +10°C.

**Таблица 2.3. Атмосферные осадки в период проведения исследований**  
(данные метеостанции г. Кишинев)

<i>Месяцы</i>	<i>Количество осадков по годам, мм</i>							
	<b>2015</b>	<b>2016</b>	<b>2017</b>	<b>2018</b>	<b>2019</b>	<b>2020</b>	<b>2021</b>	<b>Среднемноголетнее</b>
Январь	27	47	23	32	80	8	38	36,42
Февраль	34	20	32	55	29	23	44	33,85
Март	58	41	23	103	1	20	36	40,28
Апрель	47	40	127	4	35	4	38	42,14
Май	15	99	58	18	35	66	104	56,42
Июнь	36	159	73	152	83	86	87	96,57
Июль	41	7	78	121	34	111	116	67,28
Август	9	31	22	1	48	5	112	32,57
Сентябрь	26	18	16	53	11	72	5	28,71
Октябрь	63	139	76	2	19	74	1	53,42
Ноябрь	73	37	34	48	7	26	10	33,57
Декабрь	2	11	73	21	21	74	63	37,85
Среднее за год	35,9	54,08	52,91	50,75	33,5	47,41	54,58	

В течение всего периода исследований 2015, 2019 и 2020 года характеризовались относительно меньшим количеством осадков, по сравнению с 2016, 2017, 2018, 2021 годами. Анализ распределения осадков по месяцам (таб. 2.3.) выявил общую закономерность, которая заключалась в выпадении осадков в период налива зерна в колосе (июнь, июль). В последние годы проведения исследований, в период сева (октябрь) наблюдалось снижение выпадения осадков. Данные по среднемесячной температуре воздуха и количеству осадков взяты с сайта [www.pogodaiklimat.ru](http://www.pogodaiklimat.ru)

Опытные делянки располагали на ровном рельефном участке. По механическому составу почва опытного участка, согласно классификации, [323] относится к карбонатным

черноземам, мощным, тяжелосуглинистым, на легком суглинке. Реакция почвы на НСІ стандартная с выделением пузырьков CO<sub>2</sub>. Содержание общих карбонатов в поверхностном слое почвы составляет 7% с постепенным повышением по мере углубления до 16%. Почвенный разрез показывает, что мощность гумусового горизонта (А+В) достигает 100 см, цвет почвы изменяется от черного до белесо-желтого.

### ***2.3.3. Методы определения устойчивости к экстремальным температурам растений пшеницы, выращенных в полевых условиях***

#### ***2.3.3.1. Оценка коэффициента кущения растений пшеницы***

Кустистость устанавливали в период, когда на поверхности почвы у 10% растений появлялся первый боковой побег. *Общую кустистость* определяли путем подсчета среднего количества всех стеблевых побегов на одно растение, а *продуктивную кустистость* – по числу только тех побегов, которые во время уборки являлись зрелыми и принимали участие в формировании урожая. Коэффициент кустистости определяли, исходя из нормы посева всхожих семян на 1 м<sup>2</sup> и количества стеблей на 1 м<sup>2</sup>.

#### ***2.3.3.2. Оценка длины эпикотилья растений пшеницы***

В период всходов, под землёй, из проросших семян начинают образовываться первые корни и подземный стебель (эпикотиль). При достижении фазы 2–3 розеточных листьев рост проростков приостанавливается и осуществляется закладка узла кущения, узловых корней и новых стеблевых побегов. В дальнейшем, длина первого междоузлия (эпикотилья) остается постоянной. Определение длины эпикотилья проводили у всех исследуемых генотипов пшеницы для каждого варианта на 100 растений.

#### ***2.3.3.3. Фенологические наблюдения в период вегетации растений пшеницы***

Фенологические наблюдения проводили на следующих фазах онтогенеза растений пшеницы: всходы, кущение растений, выход в трубку, появление листьев междоузлий, колошение, цветение, налив зерна и созревание зерна в колосе. Для определения фенологических фаз анализировали образцы, отобранные в пяти равномерных местах делянки. На основании анализа состояния 10-ти растений каждого варианта определяли процент растений, вступивших в следующую фазу развития.

#### ***2.3.3.4. Определение концентрации сахаров в узле кущения***

Для количественного определения содержания сахаров в растительном материале использовали 2,5 гр сырой массы каждого образца, измельчали до гомогенного состояния в фарфоровой ступке с небольшим количеством воды, нагретой до +70°C. Гомогенную массу количественно переносили в коническую колбу объемом 100 мл. Затем, объем

вытяжки доводили до 50 мл путем добавления горячей дистиллированной воды. Полученную смесь инкубировали в водяной бане Shaker type 357 (Польша), нагретой до +70°C, в течение 10 минут, при постоянном перемешивании. По истечении указанного периода, экстракт охлаждали до комнатной температуры, отфильтровывали через воронку Шотта и количественно переносили в мерную колбу объемом 50 мл.

Для определения содержания *редуцирующих сахаров* использовали раствор глицерата меди, состоящий из смеси растворов 0,8% CuSO<sub>4</sub>\*5H<sub>2</sub>O и 15% NaOH в пропорции 2:1, с добавлением 1 мл глицерина. Реакционную смесь, состоящую из 1 мл отфильтрованной вытяжки и 10 мл глицерата меди, нагревали на водяной бане U-10 (Польша) при температуре +70°C в течение 6 мин. После этого пробирки охлаждали до комнатной температуры путем погружения колб в воду. Затем исследуемую жидкость переносили в кювету с оптическим путём 1 см.

Для определения суммы *сахаров и сахарозы* к экстракту отфильтрованной жидкости, объемом 0,5 мл, добавляли 0,5 мл 1% раствора HCl. Пробирки помещали в кипящую водяную баню на 15 мин. По истечении указанного времени в пробирки добавляли 10 мл раствора глицерата меди и повторно нагревали на водяной бане при температуре +70°C, в течение 6 минут, затем охлаждали под проточной водой до комнатной температуры. Оптическую плотность исследуемых растворов регистрировали на спектрофотометре (СФ-46) при длине волны 582нм. Содержание сахаров определяли по калибровочной кривой, построенной на основании результатов данных, полученных при анализе растворов, содержащих известные концентрации глюкозы. Количество сахаров в исследуемых образцах выражали в процентах, вычисленных по формуле:

$$A = c \cdot V / m \cdot 100\%,$$

где А - содержание сахаров в исследуемом материале, %; с – содержание сахаров в пробе, определенное по калибровочной кривой; V – объем вытяжки, полученной из навески; m – масса навески в граммах [322].

#### **2.3.3.5. Изменение состояния полипептидного комплекса *RuBisCo* флагового листа пшеницы**

Изменение полипептидного комплекса *RuBisCo* (EC-4.1.1.39 рибулозо-бисфосфаткарбоксилазы) определяли методом SDS- электрофореза в полиакриламидном геле (ПААГ) в денатурирующих условиях с добавлением 10% додецилсульфата натрия (SDS) по методу Лэммли [321, 325]. Данный метод позволяет оценить изменение состава основных полипептидов, экстрагированных из тканей флагового листа растений пшеницы, находящихся на разных этапах созревания зерна в колосе.

Навеску флаговых листьев (0,2 гр) гомогенизировали в охлажденной фарфоровой ступке в 2 мл раствора 1М *Tris*-HCl буфера (pH 6,8) с добавлением на 100 мл буфера 1 гр SDS, 10 мл глицерина, 1 мл  $\beta$ -меркаптоэтанола и 6 мг бромфенолового синего. Гомогенизированный материал центрифугировали при 12000g в течение 15 мин. Супернатант переносили в эппендорфные пробирки, помещали в водяную баню, предварительно нагретую до 98°C, инкубировали в течение 8 минут. После этого образцы охлаждали в воде до комнатной температуры. После их центрифугирования при 10000g в течение 15 минут, супернатант использовали для электрофореза в ПААГ согласно методу Лэммли, в модификации [209, 99].

Для электрофоретического разделения белков флагового листа, использовали 12,5 % ПААГ с добавлением 2% раствора SDS. В каждую лунку геля вносили по 10 или 15 мкл исследуемого образца. В качестве маркеров молекулярной массы использовали стандартный набор полипептидов с молекулярными массами 71 -10 кДа (*Kit protein Market Sigma-aldrich MWGF1000*). Электрофорез проводили при силе тока 20 мА до достижения фронтом бромфенолового синего конца пластинки. После завершения электрофоретического разделения полипептидов, гель фиксировали в 10% растворе трихлоруксусной кислоты (ТХУ), при периодическом перемешивании в течение 10 мин. Окрашивание геля проводили путем его погружения в раствор красителя Кумасси R-250, при периодическом перемешивании в течение 40 минут. Отмывку геля проводили в растворе 10% уксусной кислоты и 96% этанола до выявления четких полос исследуемых полипептидов. Затем гель переносили в дистиллированную воду [321]. Визуализацию геля проводили в камере (VILBER LOURMAT), и анализировали в программе *GelAnalyzer*, определяя молекулярную массу отдельных полипептидов. При этом, особое внимание уделяли полипептидам, молекулярная масса которых соответствовала субъединицам рибулозобифосфат карбоксилазы [324].

#### **2.3.3.6. Определение активности ФС-II флагового листа пшеницы**

Активность ФС-II флагового листа определяли методом РАМ-флуориметрии с использованием флуориметра РАМ-2100 (Walz, Германия). В течение светового дня, на основании значений параметра *Yield*, оценивали активность ФС II флагового листа растений пшеницы, находящихся на разных этапах созревания зерна в колосе [9]. Значения *Yield* определяли непосредственно в полевых условиях при естественном освещении, интенсивность которого оценивали по значению PAR. Для проведения измерений, выбирали растения с хорошо развитым флаговым листом, с одинаковой формой и размером. Измерения проводили в течение всего светового дня, начиная с 8 часов утра и до



20 часов вечера. Показатели *Yield* и PAR записывали в рабочий журнал. Для исследования влияния высоких температур на активность ФС II флаговые листья растений пшеницы переносили из полевых условий в лабораторию. В дальнейшем, листья инкубировали в водяном ультратермостате U-10 (Польша), при заданной температуре, в течение 5 минут. Интервал экспозиции при экстремальных температурах распространялся между +39°C и +53°C. с шагом изменения температуры равным +1°C. Данный метод воздействия тепловым шоком позволил экспонировать флаговый лист при строго определённой дозе теплового шока. Изменение активности ФС-II оценивали по динамике показателя *Yield*, значения которого определяли непосредственно после воздействия теплового шока, а также через 24, 48, 72 и 96 часов инкубации растений в воздушном термостате, при температуре +25°C и освещенности равным 300 PAR. Во время инкубации листьев после воздействия теплового шока поддерживали значение температуры инкубации равной +25°C, уровень относительной влажности воздуха в пределах 77 – 79 %, интенсивность освещенности 300 PAR, и фотопериод, равный 16-ти часам света и 8-ми часам темноты. В каждом варианте опыта использовали по 10 листьев в трехкратной повторности.

#### **2.3.3.7. Выход электролитов из сегментов листьев пшеницы**

При деградации клеточной мембраны происходит ускоренный выход электролитов из клетки во внешнюю среду [33]. Количество вышедших электролитов можно определить при помощи кондуктометрического метода [34]. Ожидаемая скорость утечки электролитов из листьев является пропорциональной уровню повреждения клеточных мембран [44]. Измерение выхода электролитов является точным, экспрессным и универсальным методом, позволяющим проводить исследования с различными органами растений [34]. Максимальный выход электролитов из биологического материала достигается при полной деградации клеточных мембран, вызванной инкубацией растительного материала при температуре 100°C. Эта характеристика позволяет оценивать относительной уровень утечки электролитов в каждом моменте проведения измерений по отношению к максимально возможному [44].

Для проведения исследования отбирали флаговые листья растений различных генотипов пшеницы, одинаковые по форме, цвету и размеру. Перед анализом, растительный материал промывали дистиллированной водой, до удаления остатков пыли и других веществ с поверхности листа. Цилиндрическим сверлом, диаметром 7 мм, вырезали по 6 высечек из листьев и помещали в пластиковые пробирки объемом 10 мл и затем добавляли 3 мл деионизированной воды. Тепловой шок осуществляли путем инкубации пробирок в ультротермостате U-10 (Германия), с заданными параметрами теплового шока

(температура и продолжительность инкубации). В качестве контрольных вариантов выступали пробирки с растительным материалом, не подвергшимся тепловому шоку. Выход электролитов, следовательно, и проницаемость клеточных мембран, определяли по электропроводности, измеряемой с помощью кондуктометра Elwro N-5127 (Польша).

Динамику выхода электролитов в контрольном варианте опыта, определяли после инкубации сегментов листьев в течение указанных периодов времени, при температуре +25°C. О влиянии теплового шока на сегменты листьев судили по разнице в динамике и уровне выхода электролитов из сегментов, подвергнутых тепловому шоку, по сравнению с контрольными, инкубированными при +25°C. Измерения проводили в начале инкубации и затем через 15, 30 и 60 минут инкубации. Расчёт относительной утечки электролитов проводили по формуле:

$$(\mu T - \mu 25) / (\mu 100 - \mu 25),$$

где  $\mu T$  – утечка электролитов при данной дозе теплового шока в mS/m;  $\mu 25$  – утечка электролитов образцов, не подвергнутых тепловому шоку, mS/m;  $\mu 100$  – полный выход электролитов (кипячение при  $T=100^\circ\text{C}$  в течение 10 минут), mS/m.

#### **2.4. Влияние биостимулятора *Реглалг* на реакцию различных генотипов пшеницы, выращенных в полевых условиях, к воздействию экстремальных температур**

Для оценки влияния биостимулятора *Реглалг* на рост и развитие растений 12 генотипов пшеницы, семена этих сортов погружали на 1 - 2 минуты в раствор биостимулятора *Реглалг*, разведенного водой в соотношении 1/100, 1/200 или 1/800. Семена контрольных вариантов перед посевом обрабатывали путем погружения в воду в течение 1 - 2 минут. Высев семян проводили механизированным способом, описанным в § 2.3.1. В дальнейшем, изучали влияние препарата на процессы роста и развития растений методами, описанными в § 2.3.3.

#### **2.5. Методы математической обработки результатов исследований**

Статистическую обработку полученных результатов проводили при помощи в программы MS Excel и Statistica. Данные представлены как в табличной, так и в графической форме. Средние данные, полученные по оценке всех параметров у контрольных вариантов, принимали как референтные значения. Каждый эксперимент разбивали на контрольные и опытные образцы, включающие в себя либо количество семян, либо количество растений. Полученные значения всех параметров для контрольных

вариантов считали эталонными. С этими значениями сравнивали результаты, полученные в соответствующих опытных вариантах. Каждый эксперимент повторялся не менее трех раз. Определяли средние значения, стандартное отклонение и достоверность различий между вариантами [111].

## **2.6. Выводы к главе**

1. Разработаны и апробированы современные методы и подходы, позволяющие быстро и надёжно установить разницу между первичной и адаптивной устойчивостью генотипов гексаплоидной пшеницы к действию экстремальных температур.

2. Примененные методы апробированы в исследованиях, проведенными с 12 сортами озимой пшеницы и одним сортом тритикале, выращенных в течение ряда лет на территории опытного поля ИГФЗР, расположенного на окраине г. Кишинёв.

3. Эффективность методов проверяли путем определения устойчивости к экстремальным температурам растений, полученных из обычных семян, а также тех, которые перед посевом были обработаны растворами биостимулятора *Реглалг*.

4. Полученные результаты стали возможными благодаря рациональному комбинированию исследований, проведенных в лабораторных и полевых условиях, в течение всего периода онтогенеза растений, начиная от прорастания семян и заканчивая сбором урожая разных генотипов пшеницы.

### Глава 3. РЕАКЦИЯ ПРОРОСШИХ СЕМЯН РАЗЛИЧНЫХ ГЕНОТИПОВ ПШЕНИЦЫ НА МОДЕЛИРУЕМУЮ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ ЗАСУХУ И ЕЕ МОДИФИКАЦИЯ ПРИ ПОМОЩИ БИОСТИМУЛЯТОРА *РЕГЛАЛГ*

#### 3.1. Влияние обработки семян пшеницы биостимулятором *Реглалг* на суммарную активность амилазы

В Республике Молдова озимая пшеница занимает центральное место среди культивируемых злаков. Об этом свидетельствует тот факт, что более половины пропашных земель приходится на возделывание озимой пшеницы [48]. Зона ее культивирования в РМ характеризуется неравномерностью распределения тепла и влаги в течение всего периода вегетации, а также вариацией этих параметров в зависимости от специфики года [43]. Главным источником влаги в почве являются осадки, которые используются растениями пшеницы в процессе роста, развития и формирования урожая. На территории РМ дефицит влаги в период вегетации – частое явление. Период цветения озимой пшеницы, культивируемой в условиях засухи, сокращается, что часто ведет к увеличению числа бесплодных колосков [51]. В последнее время, для снижения рисков культивирования озимых культур все чаще стали применять регуляторы роста как природного, так и искусственного происхождения [10, 24, 320]. Высокий интерес к применению регуляторов роста обусловлен их широким спектром действия [24]. Как известно, залог успешного прохождения физиологических процессов на начальных этапах роста и развития растений определяет количество и качество будущего урожая [51]. Успешный рост и развитие на начальных этапах прорастания во многом зависят от качества семян, рационального использования питательных веществ эндосперма семян, активности ферментов превращения запасных веществ в метаболиты и энергию [154, 320]. В работах [46, 48, 50] отмечалось, что применение биостимулятора *Реглалг* для обработки семян пшеницы перед посевом влияет на длину эпикотиля, содержание сахаров и активность ферментов в узле кущения, рост, развитие и урожайность растений пшеницы.

С момента попадания семян во влажный субстрат запускаются различные биохимические процессы, необходимые для прорастания семян. Динамика прорастания семян и интенсивность роста проростков определяются эффективностью использования запасных веществ эндосперма семени, в основном, представленными крахмалом и запасными белками.

Для оценки специфики использования запасных веществ семени исследовали активность амилолитических ферментов,  $\alpha$ - и  $\beta$ -амилазы. Параллельно определяли влияние различных концентраций биостимулятора *Реглалг* на интенсивность расщепления крахмала, процессы прорастания семян и рост проростков. Методы обработки семян раствором биостимулятора *Реглалг* и определения суммарной активности амилаз в эндосперме прорастающих семян пшеницы описаны в разделах 2.2.2. и 2.2.6. Полученные результаты показывают, что через 48 часов после начала прорастания суммарная активность амилазы в эндосперме варьировала от 0,045 до 0,049 мг крахмала за 1ч/1мл экстракта эндосперма (рис. 3.1.A). Следует отметить, что уже в это время активность амилаз из экстрактов, полученных из эндосперма семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, проявляла тенденцию быть выше, чем в контрольном варианте, достигая максимальной активности в эндосперме семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, разбавленным водой в соотношении 1/200.

Затем, с увеличением периода прорастания, активность амилаз, выделенных из эндосперма прорастающих семян, возрастала до 0,065 и 0,109 мг крахмала за 1ч в 1мл экстракта эндосперма на 5 и 8 день после начала прорастания, соответственно (рис. 3.1.C). Важно отметить, что, независимо от продолжительности прорастания, максимальная активность амилаз наблюдалась в эндосперме семян, обработанных раствором биостимулятора *Реглалг*, разбавленным водой в соотношении 1/200. Увеличение периода роста проростков до 16 суток, привело к заметному снижению активности амилаз в эндосперме, однако, и в этот период максимальная активность наблюдалась в экстрактах из эндосперма семян, обработанных биостимулятором *Реглалг* (рис. 3.1.D). Таким образом, обработка семян растворами с различными концентрациями биостимулятора *Реглалг* (1/200, 1/600, 1/1000, 1/1500, 1/2000) приводит к увеличению уровня и длительности сохранения более высокой активности амилаз, по сравнению с активностью, наблюдаемой в контрольном варианте.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что обработка семян пшеницы раствором биостимулятора *Реглалг* приводила к более интенсивному расщеплению крахмала, проявляя высокую и продолжительную активность при использовании раствора, разбавленного водой в соотношении 1/200.

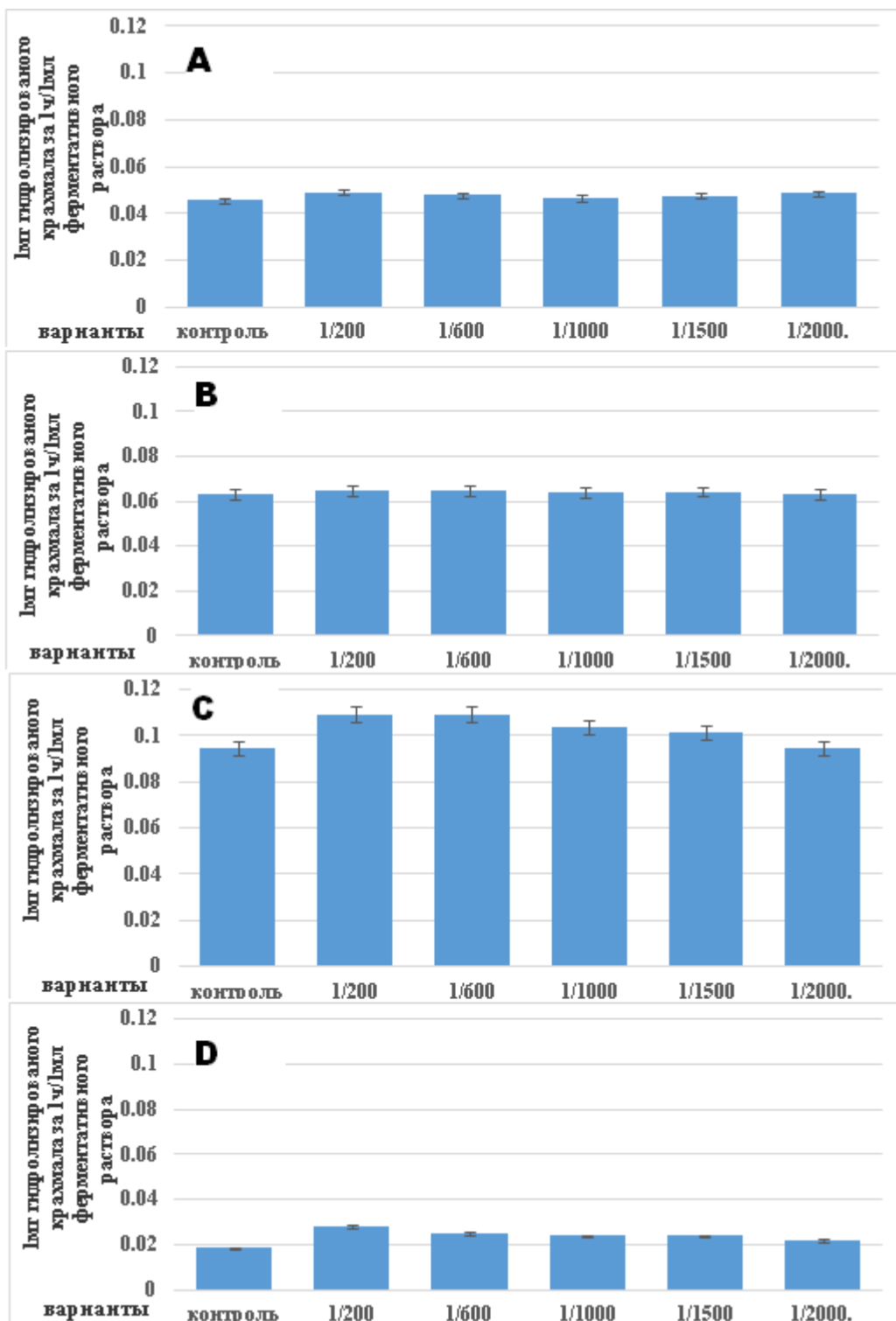


Рисунок 3.1. Суммарная активность амилаз ( $\alpha$ - и  $\beta$ -амилазы) в эндосперме семян проростков пшеницы сорта Молдова 5 на 2 (A), 5 (B), 8 (C) и 16 (D) сутки прорастания, контрольного варианта (семена обрабатывали водой), и экспериментального варианта (семена обрабатывали биостимулятором *Реглалг*, разбавленным водой в соотношении 1/200, 1/600, 1/1000, 1/1500 и 1/2000).

\*Математическая обработка данных представлена в приложении 5 таблица 1 стр.170

Если на начальных этапах инкубации семян в оптимальных для прорастания условиях активность амилазы по мере прорастания и роста проростков постепенно повышалась, то после длительного периода роста (16 суток) активность амилаз существенно падала. Это свидетельствует о том, что при инициации прорастания покоящихся семян происходит экспрессия генов амилазы [56], а затем, благодаря комплексной регуляции использования запасных веществ эндосперма для роста проростков, происходит расщепление и/или инактивация активности амилаз. Более высокая и длительная активность амилаз в экспериментальных вариантах способствует более полному и эффективному использованию запасных веществ эндосперма, вследствие чего можно ожидать проявление более высокой жизнеспособности растений опытных вариантов. При прорастании семена могут испытывать влияние различных неблагоприятных факторов среды, которые негативно отражаются на всхожести семян и росте проростков. Эти процессы зависят от эффективности и степени использования запасных веществ семени для прорастания и адаптации проростков к действию неблагоприятных факторов внешней среды.

### **3.2. Влияние искусственно индуцированной засухи на параметры роста проростков пшеницы и возможность их модификации благодаря обработке семян раствором биостимулятора *Реглаз***

Данные научной литературы свидетельствуют о том, что воздействие стресса на растения, находящиеся на ювенильном этапе развития, приводит к существенному снижению урожая у культурных и диких форм растений [206, 211]. Способность растений на начальных этапах своего развития эффективно использовать влагу в условиях недостаточного увлажнения является ценным биологическим и хозяйственным признаком. В этот период специфика их реакции на стресс во многом определяется особенностями метаболизма [206]. Анализ литературных данных позволяет заключить, что исследование роста растений на ранних этапах прорастания, особенно роста первичной корневой системы и надземных органов проростков, по комплексу количественных показателей роста, представляет особый интерес как для отбора перспективных форм, так и для исследования специфики влияния биостимуляторов на устойчивость растений к абиотическим факторам среды [239].

Для определения устойчивости растений пшеницы к действию неблагоприятных факторов среды существует ряд методов, позволяющих проводить исследования на генетическом, молекулярном, биохимическом, клеточном и организменном уровне. Как отмечалось ранее, при воздействии стресса на растения, находящиеся в ювенильной стадии

развития, продуктивность растений существенно снижается. В связи с этим, особое внимание уделяется внедрению новых подходов в агротехнике культур, в том числе и применению биостимуляторов. Из ранее приведённых результатов (глава 3.1.) следует, что применение биостимулятора *Реглалг* для обработки семян пшеницы перед посевом приводит к более активному и продолжительному расщеплению крахмала эндосперма в период прорастания семени и роста проростков. В результате этого, в проросток включается большая доля запасных веществ эндосперма, используемых для роста и развития жизнеспособных проростков. Из установленных данных стало известно, что наиболее эффективными для обработки семян пшеницы перед посевом являются концентрации, полученные при разведении препарата *Реглалг* водой в соотношении 1/200 и 1/600. Для выявления влияния биостимулятора *Реглалг* на жизнеспособность растений в условиях засухи исследовали показатели прорастания семян и роста проростков пшеницы в 3% растворе сахарозы (осмотическое давление 2,4 атм). При этом эффективность действия биостимулятора *Реглалг* на эти показатели оценивали путем предварительной обработки раствором биостимулятора *Реглалг*, разбавленного водой в соотношении 1/100, 1/200, 1/600 и 1/800. После обработки водой (контроль), или раствором препарата *Реглалг* (опыт), семена для прорастания инкубировали в воздушном термостате, в течение 5 суток. В таблице 3.1. приведены результаты влияния осмотического стресса на развитие центрального корня и стебля проростков сорта Молдова 5 (контрольный и опытный вариант) в растворе 3% сахарозы. Представленные данные свидетельствуют о существенных различиях в показателях роста корней и надземной части контрольных и опытных растений.

**Таблица 3.1. Влияние осмотического стресса, вызванного прорастанием семян пшеницы сорта Молдова 5 в растворе 3%-ной сахарозы, на рост 5-ти суточных проростков, полученных из семян, предварительно обработанных водой или раствором с различной концентрацией биостимулятора *Реглалг*.**

Варианты	Длина, % к контролю, выращенному на воде		Соотношение: длина надземная часть/центральный корень, %	
	Надземная часть	Центральный корень	Контроль	Осмотический стресс
Раствор 3%-ной сахарозы (2,4 атм)				
Без обработки биостимулятором	56,0(±0,6)	78,3(±0,5)	37,9	27,1
<i>Реглалг</i> , 1/100	76,4(±0,4)	88,1(±0,3)	67,1	58,1
<i>Реглалг</i> , 1/200	<b>82,8(±0,2)</b>	<b>93,6(±0,4)</b>	<b>42,4</b>	<b>37,5</b>
<i>Реглалг</i> , 1/600	80,9(±0,4)	89,5(±0,6)	56,8	51,3
<i>Реглалг</i> , 1/800	76,7(±0,4)	157,9(±0,8)	36,3	17,6
НСР 95	1,4	1,88		



В условиях индуцируемой осмотическим стрессом засухи, в растениях, не обработанных биостимулятором, прирост стебля и корня соответственно составляет от 56,0% и 78,3% относительно контроля (выращенные на воде). Эти данные свидетельствуют о том, что при осмотическом стрессе ингибирование роста надземной части было примерно в два раза больше, чем центрального корня  $[(100-56,0)/(100-78,3)]$ . В результате этого соотношение длины надземной части к длине центрального корня уменьшилось от 37,9% до 27,1% (таб. 3.1.).

В условиях осмотического стресса, у проростков, полученных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, увеличивалась скорость роста корней и надземной части. В результате того, что после предварительной обработки семян растворами с различными концентрациями биостимулятора *Реглалг*, при осмотическом стрессе относительная скорость роста корней и надземной части полученных растений менялась разными темпами, значения отношений длины надземной части к длине центрального корня также варьировали. Учитывая тот факт, что обработка семян раствором биостимулятора *Реглалг*, разведенного водой в соотношении 1/200, привела к максимальному ускорению роста как центрального корня, так и надземной части, эту концентрацию выбрали как оптимальную для обработки семян перед посевом.

Из литературных данных [51] известно, что рост растения является интегральной характеристикой состояния растений, которая отражает степень их адаптации к окружающей среде. Рост клеток растяжением во многом зависит от осмотического потенциала и тургора, который, благодаря растяжимости клеточной стенки и доступности воды, наряду с интенсивностью деления клеток, определяет рост растения. Подавление деления клеток в неблагоприятных условиях среды приводит к задержке роста растений. В связи с этим, скорость роста и его восстановление под влиянием биостимуляторов дает возможность судить об устойчивости генотипов, а также о благоприятном влиянии биостимуляторов на устойчивость и продуктивность растений. Данные, приведенные в таблице 3.2., демонстрируют, что условия засухи, индуцируемой осмотическим стрессом на этапах прорастания семян и роста проростков, сильно влияют на параметры первичного листа. В контрольном варианте, у проростков, полученных из семян, необработанных биостимулятором *Реглалг*, площадь первичного листа проростков пшеницы при действии индуцированной засухи снижается до 59%. В то же время у проростков, полученных из семян, обработанных различными концентрациями биостимулятора *Реглалг* (1/100, 1/200, 1/600, 1/800), наблюдается явная тенденция к увеличению площади первичного листа, как в контрольном варианте (при выращивании на воде), так и в опытном варианте (при

выращивании в присутствии раствора 3% сахарозы). При этом, выделяется вариант обработки семян биостимулятором *Реглалг*, разбавленным водой в соотношении 1/200. Площадь первичного листа растений этого опытного варианта была выше, по сравнению с таковой у растений остальных опытных вариантов.

**Таблица 3.2. Влияние осмотического стресса, на площадь первичного листа 10-ти суточных проростков пшеницы сорта Молдова 5, выросших из семян, инкубированных в среде с 3%-ной сахарозой (2,4 атм.), обработанных перед проращиванием водой (контроль) или раствором с различными концентрациями биостимулятора *Реглалг* (опыт).**

Варианты	Площадь листа, см <sup>2</sup>		
	Контроль	Сахароза, 3%; Опыт	%, опыт/контроль
Без обработки биостимулятором	3,37(±0,1)	2,00 (±0,1)	59
<i>Реглалг</i> , 1/100	3,32 (±0,06)	2,67 (±0,07)	80
<i>Реглалг</i> , 1/200	<b>3,49</b> (±0,04)	<b>2,93</b> (±0,04)	<b>83</b>
<i>Реглалг</i> , 1/600	3,01 (±0,09)	2,34 (±0,08)	77
<i>Реглалг</i> , 1/800	3,30 (±0,06)	2,68 (±0,06)	81
НСР 95	0,1	0,19	

\*Математическая обработка данных представлена в приложении 5, таблицы 5 стр.175

Таким образом, действие индуцированной засухи по-разному отразилось на накоплении биомассы как надземной, так и подземной части в различных вариантах исследований. У проростков, выращенных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг* в концентрации 1/200 перед проращиванием на воде, площадь первичного листа возрастает до 3,49 см<sup>2</sup> (увеличивается на 3,5%), в отличие от растений, полученных из семян, необработанных биостимулятором, у которых площадь листа составляет 3,37 см<sup>2</sup>. В то же время, при проращивании семян в присутствии 3% сахарозы, обработка семян биостимулятором *Реглалг* привела к увеличению площади первичного листа от 2,00 до 2,93 см<sup>2</sup> (увеличивается на 46,5%). Из этого следует, что в условиях осмотического стресса уровень благоприятного влияния биостимулятора *Реглалг* повышался.

Представляют интерес результаты исследования благоприятного влияния обработки биостимулятором *Реглалг* семян пшеницы перед проращиванием, на накопление биомассы надземной и подземной части в норме и при осмотическом стрессе. Согласно данным, приведенным в таблице 3.3., в контрольном варианте, в условиях индуцированной засухи, накопление биомассы в надземной части снижается на 34% (100 - 66%). Обработка семян раствором биостимулятора *Реглалг* в концентрации 1/200 оказала максимально благоприятное влияние на накопление биомассы у 10-суточных проростков пшеницы. При сравнении влияния осмотического стресса на семена, обработанные водой и раствором

биостимулятора *Реглалг*, видим, что в первом случае прирост биомассы надземной части уменьшился с 1,8 грамма до 1,2 грамма ( $1,2/1,8=0,66$ ), тогда как корней - от 0,8 до 0,6 грамма ( $0,6/0,8=0,75$ ). При выращивании растений в присутствии 3% сахарозы соответствующие показатели для надземной части были равными ( $2,0/1,9=0,95$ ), в то время, как для корней - ( $0,8/0,9=0,89$ ). Полученные данные указывают, что при осмотическом стрессе, отношение биомассы надземной части и биомассы подземной части (корней) опытных вариантов к соответствующей биомассе контрольного варианта, было соответственно равно 66 и 75. Обработка семян перед проращиванием биостимулятором *Реглалг* в соотношении 1/100, привела к сдвигу указанных отношений до 95 и 88, соответственно. Таким образом, обработка семян биостимулятором *Реглалг* существенно повлияла на рост корней и надземной части проростков пшеницы. Обработка семян растворами других концентраций биостимулятора *Реглалг* также производила благоприятный эффект, который, однако, был ниже, чем при обработке раствором биостимулятора с концентрацией 1/200.

**Таблица 3.3. Влияние 3% раствора сахарозы (2,4 атм.) на прирост биомассы надземной части и корней 10-ти суточных проростков пшеницы сорта Молдова 5, выращенных из семян, обработанных водой (контроль) или растворами с различными концентрациями биостимулятора *Реглалг* (опыт).**

Варианты	Прирост биомассы, граммы		
	Контроль	Опыт, Сахароза, 3%.	%, опыт/контроль
<b>Надземная часть</b>			
Без обработки биостимулятором	1,8 ( $\pm 0,014$ )	1,2 ( $\pm 0,021$ )	66
<i>Реглалг</i> , 1/100	1,9 ( $\pm 0,008$ )	1,7 ( $\pm 0,012$ )	89
<i>Реглалг</i> , 1/200	<b>2,0</b> ( $\pm 0,012$ )	<b>1,9</b> ( $\pm 0,021$ )	<b>95</b>
<i>Реглалг</i> , 1/600	1,7 ( $\pm 0,011$ )	1,6 ( $\pm 0,02$ )	94
<i>Реглалг</i> , 1/800	1,6 ( $\pm 0,014$ )	1,5 ( $\pm 0,016$ )	93
НСР 95	0,09	0,07	
<b>Корневая система</b>			
Без обработки биостимулятором	0,8 ( $\pm 0,009$ )	0,6 ( $\pm 0,03$ )	75
<i>Реглалг</i> , 1/100	0,8 ( $\pm 0,006$ )	0,7 ( $\pm 0,012$ )	87
<i>Реглалг</i> , 1/200	<b>0,9</b> ( $\pm 0,008$ )	<b>0,8</b> ( $\pm 0,008$ )	88
<i>Реглалг</i> , 1/600	0,7 ( $\pm 0,006$ )	0,6 ( $\pm 0,014$ )	85
<i>Реглалг</i> , 1/800	0,5 ( $\pm 0,007$ )	0,6 ( $\pm 0,023$ )	120
НСР 95	0,1	0,09	

\*Математическая обработка данных представлена в приложении 5, таблицы 6 стр.176

Согласно литературным данным [293], в селекционной практике основной отбор растений пшеницы на устойчивость к жаре и засухе проводился по показателю величины продуктивности надземных органов, что, в итоге, привело к созданию современных сортов, сильно уступающих в образовании корневой системы, по сравнению со старыми сортами и

дикими формами. В работе [83] отмечается, что для преодоления стресса регулирование поглощения воды корнем является более важным, чем регулирование транспирации листьев. Применение биостимулятора *Реглалг* положительно влияло на снижение неблагоприятного воздействия индуцированной засухи на рост целого растения и, в особенности, корней. Данные (таб. 3.3.) показывают, что в контрольном варианте отношение биомассы надземной части к биомассе корней равно 2,25 (1,8/0,8). У проростков, полученных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, это отношение равно 2,22 (2,0/0,9), т.е. практически не изменилось. В то же время, в условиях осмотического стресса, вызванного прорастанием в растворе 3% сахарозы, указанные отношения были соответственно равными 2,0 (1,2/0,6) и 2,38 (1,9/0,8). Таким образом, в контрольном варианте биостимулятор *Реглалг* оказал относительно большее влияние на накопление биомассы в корнях, по сравнению с ее накоплением в надземной части. В то же время, осмотический стресс, в соответствии с законом Бергонье и Трибондо [9, 125], оказал относительно большее ингибирующее влияние на рост корней, по сравнению с ростом надземной части проростков. Поэтому, высокие показатели соотношения корень/стебель проростков могут свидетельствовать о стрессоустойчивости генотипа. Согласно работе [287] такие показатели как биомасса корней и глубина укоренения, были определены как наиболее перспективные параметры при создании засухоустойчивых форм пшеницы. Применение биостимуляторов, в частности препарата *Реглалг*, как показали наши данные, дает возможность контролировать параметры роста и развития как надземной части, так и корневой системы, что позволяет снизить вредное влияние неблагоприятных факторов среды на растения пшеницы.

### **3.3. Влияние концентрации раствора сахарозы в питательной среде на прорастание семян разных генотипов пшеницы и модификация прорастания путем обработки семян биостимулятором *Реглалг***

Засухоустойчивость определяется, как наследственная способность растения противостоять периодическому дефициту влаги без существенных последствий для роста, развития и снижения урожайности [248]. Важным этапом в селекции пшеницы является первичная оценка засухоустойчивости различных генотипов с целью выбора исходного материала для культивирования и селекции. Оценка засухоустойчивости генотипов пшеницы связана с большими трудностями из-за сложности самого явления засухи. Еще в прошлом столетии учеными [241, 221] была выявлена положительная зависимость между повышенными показателями сосущей силы проростков и засухоустойчивостью генотипа. Было установлено, что, чем более засухоустойчив сорт, тем выше сосущая сила растений

[221]. Следовательно, по этому показателю можно выделить засухоустойчивые генотипы еще на ранних этапах развития растений. В растении, прорастающем на питательной среде с высоким осмотическим давлением, модифицируются многие физиологические процессы; такие как активность ферментных систем, способность структур цитоплазмы избирательно пропускать через мембраны химические соединения и, наконец, способность регулировать осмотическое давление внутри клеток [206]. Было установлено, что только 60% влаги всасывается в клетках за счет набухания биокolloидов, а остальные 40% поступают уже в результате действия осмотических механизмов [241, 206].

На сегодняшний день внедрение в производство засухоустойчивых сортов является одной из главных задач в преодолении последствий засухи. Для селекции засухоустойчивых генотипов пшеницы перспективно ускоренное определение показателей устойчивости при помощи специфических биохимических и физиологических методов. Благодаря высокой производительности они дают возможность быстро распределять генотипы по уровню их устойчивости к жаре и засухе.

Одним из перспективных тест-методов для оценки относительной засухоустойчивости генотипов является определение способности семян к прорастанию в условиях высокого осмотического давления, имитирующего почвенную засуху [185]. Осмотические растворы подбираются в таких концентрациях, под воздействием которых ответная реакция исследуемых генотипов является специфичной по величине, что дает возможность четко разделять генотипы по их относительной реакции к доступной влаге, коррелирующей с засухоустойчивостью генотипа [154]. Семена, способные прорасти в условиях с высоким осмотическим давлением, а также в этих условиях на ранних этапах онтогенеза формировать развитую первичную корневую систему, с высокой вероятностью представляют ценный исходный материал с повышенной засухоустойчивостью, или для оптимизации подбора известных сортов для культивирования в условиях с ограниченной влажностью. Способность семян к прорастанию характеризуется не только процентом их прорастания, но также и показателями скорости роста проростков, в особенности, корней. Последние характеризуется повышенной чувствительностью к жаре и недостатку влаги в почве.

В наших исследованиях использовали семена сортов озимой пшеницы Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куяльник. Прорастание семян проводили согласно методу, описанному в разделе 2.2.1. У исследованных сортов средние показатели всхожести семян составили 98 - 100%. Оценку динамики прорастания определяли по проценту проросших семян на 3, 5, 7 и 10 сутки после начала их инкубирования в растворах сахарозы с

концентрацией 1, 3, 5, 8, 10 и 16%, осмотическая сила которых составляла соответственно 0,8, 2,4, 4,0, 6,2, 8,2 и 13,5 атм. Проросшими считали семена, высота проростка которых превышала половину длины семени. На рисунке 3.2. приведены результаты процента прорастания семян сортов Молдова 5, Молдова 11. Миссия и Куяльник (по два сорта молдавской и украинской селекции). Отметим, что у исследованных сортов контрольных вариантов процент проросших семян практически не отличался и на седьмой день инкубации в термостате достигал 98,41 - 99,65%. С увеличением осмотического давления раствора сахарозы, использованного при инкубации семян для прорастания, всхожесть семян постепенно снижалась.

У исследуемых сортов резкое уменьшение процента проросших семян наблюдали при концентрации водного раствора сахарозы, равной 10%. Анализируя данные, приведенные на рисунке 3.2., можно отметить, что по устойчивости к действию осмотического стресса сорта располагаются в следующем порядке: Молдова 5 < Молдова 11 < Миссия < Куяльник. При инкубировании семян в растворе с концентрацией сахарозы 10% (осмотическая сила раствора - 8,2 атм) разница между процентом прорастания крайних вариантов (семена сорта Куяльник (Контроль) и семена сорта Молдова 5 (Контроль) составляла 33,5% (62,22% - 46,34%) (рис. 3.2. А и Д). При увеличении концентрации сахарозы до 16% (13,5 атм) разница между процентом прорастания семян указанных сортов составляла 44% (45,71%-31,74%) (рис. 3.2. А и Д). Таким образом, разделение сортов пшеницы по разнице их реакции на осмотическую силу раствора в период прорастания семян, имеет тенденцию быть выше для раствора с концентрацией сахарозы 16%.

Применение биостимулятора *Реглалг* в концентрации 1/200 приводит к значительному увеличению процента проросших семян у всех исследуемых сортов, (рис. 3.2.). Семена, инкубированные в 10% растворе сахарозы (8,2 атм), отличались по всхожести у вариантов с максимальным и минимальным процентом прорастания: Куяльник (*Реглалг*) и Молдова 5 (*Реглалг*), составляя, соответственно, 80,0% и 52,3%, (рис. 3.2. А и В). Разница между процентом прорастания семян крайних вариантов составляла 27,7% (80,0% - 52,3%). В то же время, разница между процентом прорастания семян вариантов Молдова 5 (Контроль) и Молдова 5 (*Реглалг*) на 7 сутки прорастания, составила 12% (рис. 3.2.А). Действие более высокой концентрации сахарозы 16% (13,5 атм) приводит к увеличению защитного действия препарата *Реглалг*. Так, разница между процентом прорастания семян вариантов Молдова 5 (Контроль) и Молдова 5 (*Реглалг*) составила 44%, а для вариантов Куяльник (Контроль) и Куяльник (*Реглалг*) - 29%. Таким образом, увеличение концентрации сахарозы на 6% (между вариантами, содержащими 10% и 16% сахарозы) не

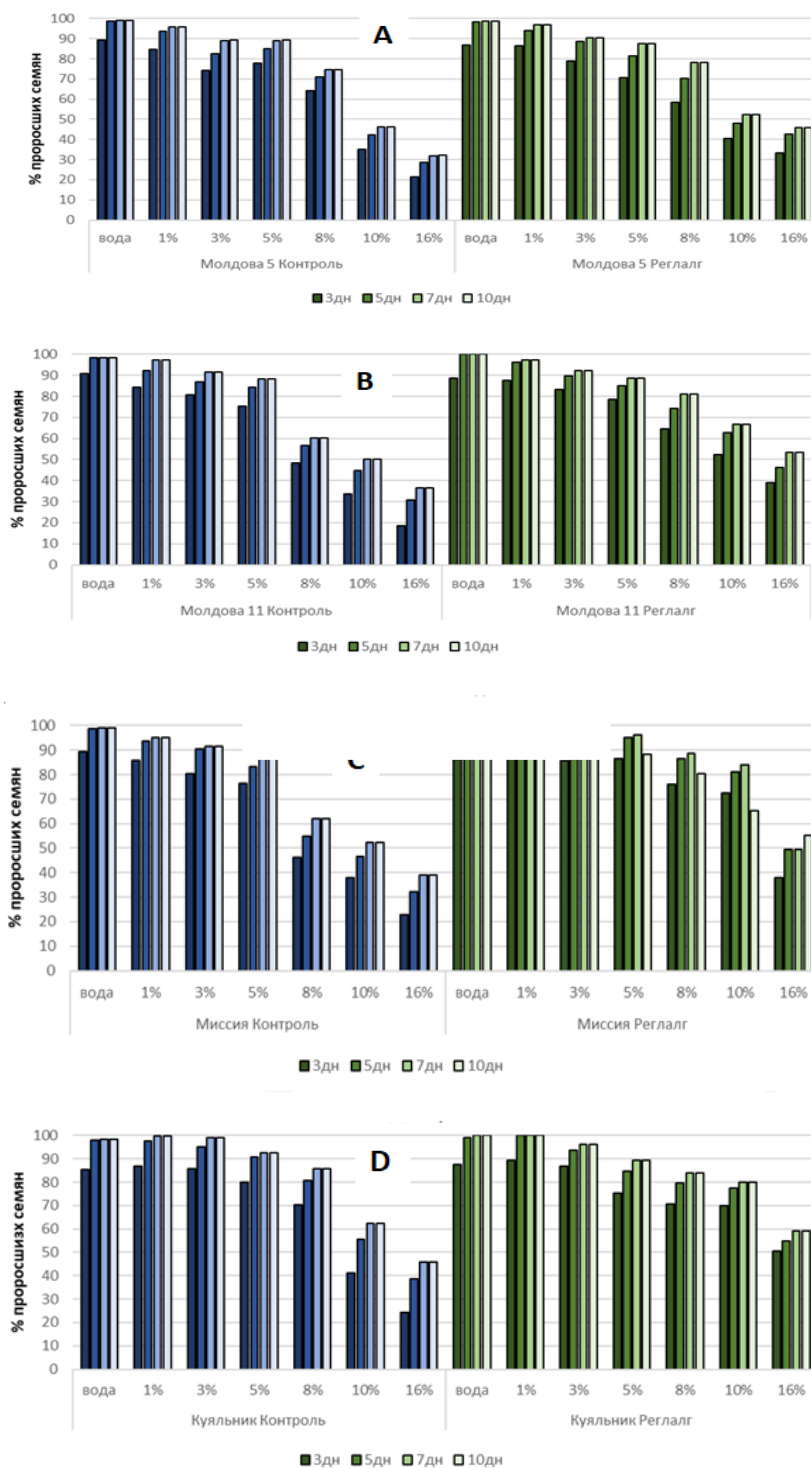
приводит к сильным изменениям в проценте прорастания семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*. Из этих данных следует вывод о том, что благоприятное влияние обработки семян биостимулятором *Реглалг* на устойчивость выращенных растений относительно выше у генотипов с пониженной устойчивостью к осмотическому стрессу.

Необходимо подчеркнуть, что в исследованиях использовали районированные в Молдове и на Украине сорта, которые считаются засухоустойчивыми. Тем не менее, приведенные на рисунке 3.2. данные свидетельствуют о том, что при помощи осмотического метода эти сорта можно четко разделить по уровню устойчивости к осмотическому стрессу. Как известно [117], данные, полученные при помощи этого метода, коррелируют с устойчивостью растений к засухе. После инкубирования семян в растворе 16% сахарозы, всхожесть семян сорта Молдова 5 на десятые сутки инкубации в термостате, снижалась от 98% до 32,06% (рис. 3.2. А). В то же время, всхожесть семян сорта Куяльник снижалась от 100% до 45,7% (рис. 3.2. D).

По реакции семян к осмотическому стрессу, среди исследуемых генотипов, сорт Куяльник оценен как самый устойчивый, а Молдова 5, как самый чувствительный сорт. В 16% растворе сахарозы, прорастание семян сорта Молдова 5, обработанных биостимулятором *Реглалг*, достигало 45,7% (рис. 3.2. А), а у семян сорта Куяльник – 59,3%, (рис.3.2. D).

Таким образом, осмотический метод позволил распределить генотипы пшеницы с близкой устойчивостью к осмотическому стрессу, а также корреляционно распределить их по устойчивости к засухе. Эти данные позволили установить, что прорастание семян сорта Молдова 11 (Контроль) на 10 сутки прорастания в 16% растворе сахарозы отличается на 5% от прорастания семян сорта Молдова 11 (Контроль), тестируемых в той же среде (рис. 3.2. А и В).

Разница между процентом прорастания семян тех же сортов, но предварительно обработанных биостимулятором *Реглалг* (Молдова 11 (*Реглалг*) и Молдова 5 (*Реглалг*)) была равной 7%, (рис. 3.2. А и В). Различия между реакцией сортов Куяльник и Миссия в аналогичных условиях были соответственно равными 6% и 5%, (рис. 3.2. С и D). Таким образом, в контрольных вариантах максимальные различия всхожести семян на 10 сутки прорастания в растворе 16% сахарозы у семян исследуемых сортов не превышали 15% (45% у сорта Куяльник и 33% у сорта Молдова 5).



**Рисунок 3.2. Процент прорастания семян пшеницы сортов Молдова 5 (А), Молдова 11 (В), Миссия (С) и Куяльник (D), обработанных перед прорастанием водой или раствором биостимулятора *Реглалг*, разбавленного водой в соотношении 1/200, проросших на фильтровальной бумаге, смоченной водой или раствором, содержащим 1, 3, 5, 8, 10 и 16% сахарозы, на 3, 5, 7 и 10-й день прорастания.**

\*Математическая обработка данных представлена в приложении 5 таблица 2 стр.171



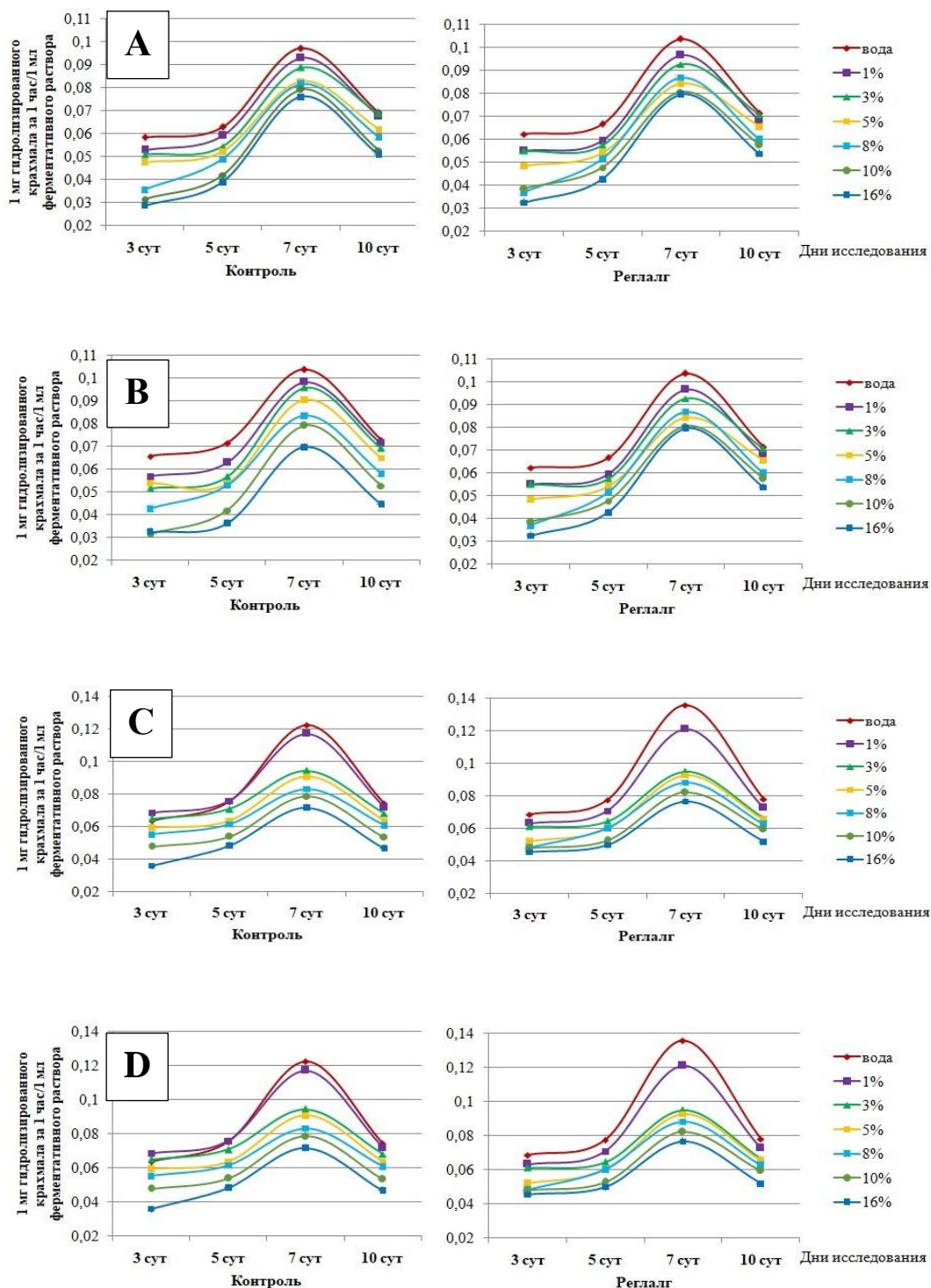
Обработка семян перед проращением раствором биостимулятора *Реглалг* не привела к изменению распределения сортов по устойчивости к осмотическому стрессу. Примерно такой же была и разница между процентом проращения семян крайних вариантов (60% проращения семян сорта Куяльник и 46% проращения семян сорта Молдова 5). В то же время, важно подчеркнуть благоприятное влияние обработки семян раствором биостимулятора *Реглалг*, которое обусловило повышение процента проращения семян сорта Молдова 5 на 13% (46% - 33%), а у сорта Куяльник на 15% (60% - 45%).

Таким образом, сорта Молдова 5 и Молдова 11 относятся к одной группе устойчивости относительно действия высоких концентраций сахарозы, а сорта Миссия и Куяльник к другой группе, с более высокими показателями устойчивости к действию высоких концентраций сахарозы. Применение биостимулятора *Реглалг* способствовало пропорциональному увеличению процента проращения семян при осмотическом стрессе у исследованных сортов пшеницы.

#### **3.4. Влияние осмотического стресса на активность ферментов амилазы в эндосперме семян различных генотипов пшеницы и её модификация при помощи биостимулятора *Реглалг***

Энергия проращения и дружность всходов проростков пшеницы во многом зависят от качества семян и окружающих условий. Интенсивность роста проростков на начальных этапах проращения определяется оптимальным использованием запасных веществ эндосперма в качестве источника пластических веществ и энергии для формирования нового растения. Наряду с запасными белками эндосперма, рост и развитие проростка во многом определяются эффективностью использования крахмала, который является одним из основных источников энергии для проращения семени и развития нового растения. Расщепление крахмала происходит благодаря индукции синтеза амилаз в прорастающих семенах пшеницы [56]. По уровню активности амилазы можно оценить жизнеспособность семян, а также потенциальную устойчивость генотипов пшеницы к экстремальным температурам [56].

В наших исследованиях определение активности амилаз проводили согласно методу, описанному в главе 2.2.2. Исследовали активность амилаз в прорастающих семенах озимой пшеницы сортов Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куяльник. Перед проращением семена предварительно инкубировали в воде (контроль) или в растворе биостимулятора *Реглалг*, разведенного водой в соотношении 1/200 (опыт) (глава 2.2.6). После этого семена проращивали в термостате на фильтровальной бумаге, смоченной водой (контроль) или растворами с разной концентрацией сахарозы, (1, 3, 5, 8, 10 и 16%) глава 2.2.1.



**Рисунок 3.3. Суммарная активность амилаз в экстрактах из эндосперма прорастающих семян пшеницы сортов Молдова 5(А), Молдова 11 (В), Миссия (С) и Куяльник (D), выращенных в водных растворах с разной концентрацией сахарозы (0, 1, 3, 5, 8, 10 и 16%), в зависимости от продолжительности периода прорастания семян.**

\*Математическая обработка данных представлена в приложении 5 таблица 3 стр. 173

Полученные результаты, приведенные на рисунке 3.3. демонстрируют, что с начала инкубации для прорастания семян активность амилаз возрастала вплоть до 7 суток. Затем она быстро падала, на 10 сутки достигая уровня, который был чуть выше, чем достигнутый на 5 сутки с начала инкубации для прорастания семян (рис. 3.3. А).

При этом, если сравнивать закономерности, выявленные у разных сортов, то легко заметить, что для каждого из вариантов инкубирования в среде для прорастания семян в целом наблюдается следующее распределение активности амилаз в экстрактах из эндосперма семян: сорт Куяльник > Миссия > Молдова 11 > Молдова 5. Например, на седьмые сутки инкубирования семян в среде для прорастания, активность амилаз в экстрактах эндосперма семян пшеницы сортов Куяльник, Миссия, Молдова 11 и Молдова 5 была соответственно равной 0,122; 0,121; 0,104 и 0,097 мг гидролизованного крахмала в течение одного часа инкубации.

Указанные выше закономерности, обнаруженные в контрольных вариантах, выявляются также и в опытных вариантах. Они характерны и для семян, обработанных перед прорастанием биостимулятором *Реглалг* (рис. 3.3. графики справа). У всех сортов наблюдается одна общая закономерность: во всех опытных вариантах (обработанных перед прорастанием раствором биостимулятора *Реглалг*) и в течение всего периода прорастания, активность амилаз в экстрактах эндосперма семян имеет тенденцию быть выше, чем соответствующие значения в эндосперме контрольных вариантов.

Например, после предварительной обработки семян раствором биостимулятора *Реглалг*, активность амилаз в экстрактах эндосперма на седьмые сутки инкубирования в среде для прорастания, в экстрактах эндосперма сортов Куяльник, Миссия, Молдова 11 и Молдова 5 была соответственно равной 0,128; 0,128; 0,105 и 0,104 мг гидролизованного крахмала в течение одного часа инкубации. Таким образом, обработка семян раствором препарата *Реглалг* привела к повышению активности амилаз в эндосперме в течение всего периода прорастания семян исследуемых сортов пшеницы, инкубированных в растворах с разной концентрацией сахарозы.

### **3.5. Влияние обработки семян биостимулятором *Реглалг* на активность каталазы в экстрактах эндосперма проростков генотипов пшеницы, выращенных на питательной среде с различной концентрацией сахарозы**

Активизация метаболизма в зародыше и в эндосперме является необходимым условием инициации прорастания семян в состоянии покоя. Она, в свою очередь, сопряжена с интенсификацией дыхания, активацией окислительно – восстановительных реакций в эндосперме и в зародыше прорастающих семян. Интенсивность окислительно –

восстановительных процессов зависит от экспрессии *de novo* и активации предшествующих оксидаз. В процессе окисления органических соединений выделяется не только энергия, необходимая для поддержания биосинтетических процессов в организме, но также образуются активные формы кислорода и перекись водорода, которые вызывают повреждение макромолекул и клеточных структур. Для уменьшения вредного влияния перекисных соединений, в живых организмах синтезируются ферменты, расщепляющие их. К таким ферментам относятся каталазы и пероксидазы.

Согласно теории А.Н. Баха, К. Унгера и В. Вида, на первом этапе биологического окисления образуются пероксиды органических соединений или перекись водорода ( $H_2O_2$ ), которые способны окислять другие органические компоненты клетки при участии фермента – пероксидазы [101]. При высокой скорости метаболизма или нехватке кислорода, избыток пероксида может нанести вред организму, отравляя цитоплазму клетки. Для предотвращения негативного влияния перекиси водорода на процессы жизнедеятельности, в растительных организмах существуют механизмы быстрой защиты, заключающиеся в распаде перекиси водорода до воды и кислорода при участии фермента каталазы. В физиологии растений большое внимание уделяется исследованию динамики активности пероксидаз и каталаз на разных этапах роста и развития, а также роли этих ферментов в преодолении повреждающего эффекта абиотического и биотического стресса на растения [103, 142]. Согласно литературным данным, особо быстрая реакция на окислительный стресс характерна для каталазы. Как правило, по активности каталазы определяют интенсивность метаболизма в неблагоприятных условиях, а также устойчивость организмов к стрессовым факторам [142].

Для определения суммарной активности каталаз применяли метод, описанный в главе 2.2.3. Объектом исследования служили десятисуточные проростки четырех сортов пшеницы: Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куяльник. Перед проращиванием семена инкубировали в воде (контроль) или в растворе биостимулятора *Реглалг*, разбавленном в соотношении 1/200 (опыт). Семена выращивали на фильтровальной бумаге, смоченной водой, или в водных растворах сахарозы с концентрацией 1, 3, 5, 8, 10 и 16%. Активность фермента каталазы выражали в  $mMольH_2O_2 \cdot 1мин / 1мг$  белка. Определение содержания белка в пробах проводили по методу, описанному в главе 2.2.4.

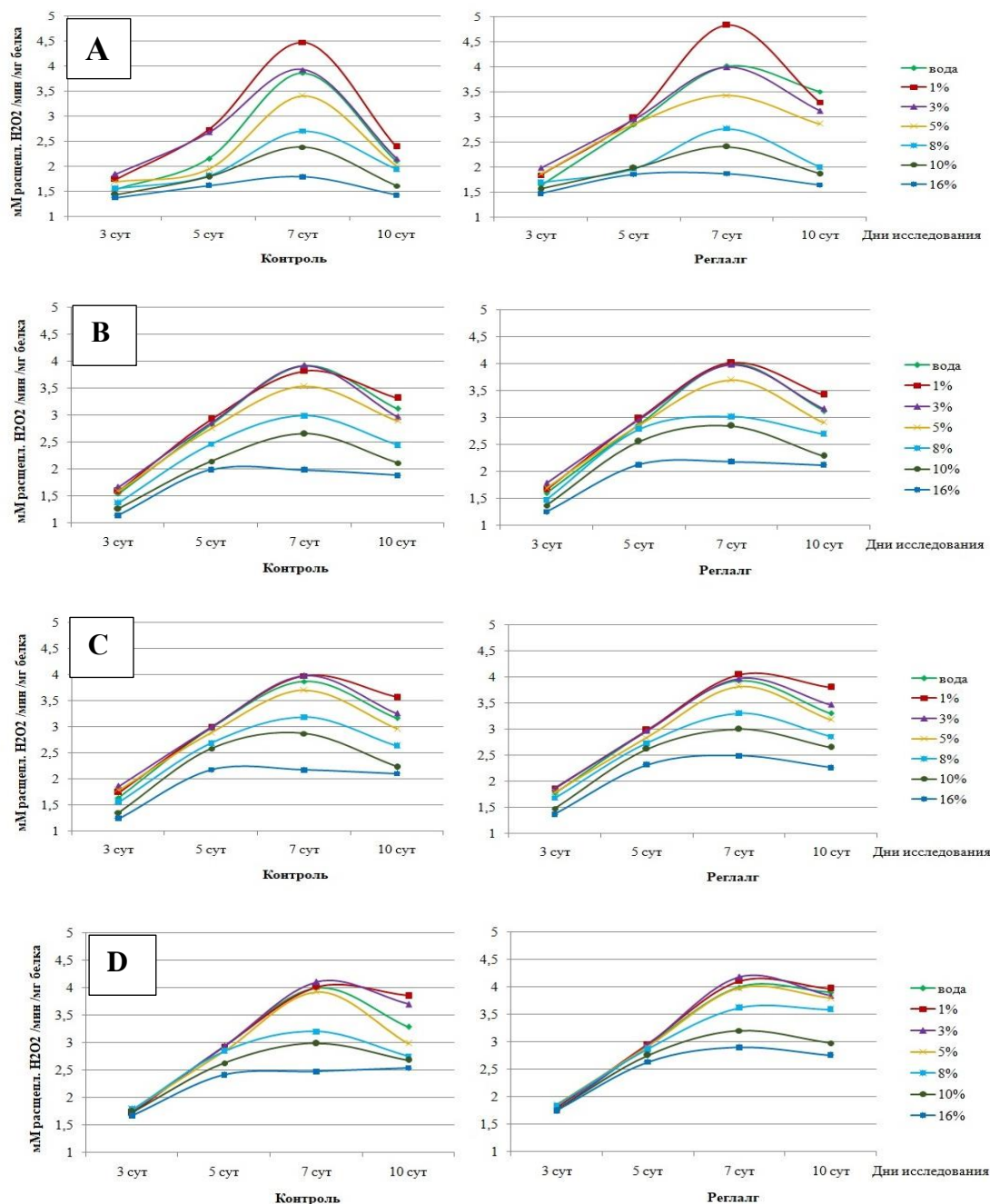
Данные, приведенные на рисунке 3.4., показывают, что уровень активности каталазы в экстрактах эндосперма зависел от концентрации сахарозы в среде для прорастания семян. С увеличением концентрации сахарозы в питательной среде активность каталазы в экстрактах эндосперма проростков падала в течение всех 12 суток с начала прорастания

семян. У исследуемых сортов пшеницы динамика изменения активности каталазы в экстрактах эндосперма проростков разного возраста была схожей, независимо от варианта опыта. После начала прорастания активность каталазы постоянно увеличивалась, достигая максимального уровня на седьмой день, затем постепенно падала. Самый высокий уровень активности каталазы был зарегистрирован в экстрактах эндосперма проростков, выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной водой. С увеличением концентрации сахарозы в среде для прорастания семян, уровень максимального значения активности каталазы в экстрактах прогрессивно падал. Отношение активности каталазы в экстрактах эндосперма семисуточных проростков пшеницы сорта Молдова 5, выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной водой, к активности фермента из проростков, выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной 16% сахарозой, было равным 3 (4,5:1,75).

Предварительная обработка семян раствором биостимулятора *Реглалг* не оказала влияние на указанные выше закономерности изменения активности каталазы в разных вариантах опыта. Следует, однако, заметить, что во всех вариантах опыта и в течение всего периода прорастания, экстракты, полученные из этих проростков, проявляли более высокую активность каталаз, по сравнению с аналогичными вариантами контроля (прорастание семян при смачивании фильтровальной бумаги водой). На седьмые сутки после начала прорастания отношение активности каталазы, выделенной из проростков сорта Молдова 5, выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной водой, к активности экстрактов эндосперма проростков, выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной 16% сахарозой, было равным 2,7 (4,82:1,80). Таким образом, обработка семян биостимулятором *Реглалг* привела к увеличению активности каталазы в течение всего периода прорастания, во всех вариантах опыта. Интересно заметить, что, по сравнению с контролем, относительный эффект обработки семян биостимулятором *Реглалг* проявляет тенденцию быть выше в эндосперме проростков, выращенных на питательной среде с увеличенным содержанием сахарозы. Динамика изменения активности каталазы в экстрактах из эндосперма проростков исследуемых сортов пшеницы опытных и контрольных вариантов проявляла следующую тенденцию: Молдова 5 > Молдова 11 ≥ Миссия ≥ Куяльник.

Уменьшение активности каталазы в экстрактах из эндосперма проростков всех исследованных сортов, по-видимому, связано с тем, что повышение концентрации сахарозы в питательной среде приводит к повышению ее доли в обеспечении энергией растущего зародыша. Параллельно с этим уменьшается суммарная активность

окислительных процессов, которые при отсутствии сахарозы в питательной среде затрагивают сложные превращения полимерных соединений (главным образом крахмала и белков). Для осуществления этих процессов необходима дополнительная энергия, следовательно, и усиление окислительных процессов.



**Рисунок 3.4. Активность каталазы в экстрактах эндосперма прорастающих семян пшеницы сортов Молдова 5 (А), Молдова 11 (В), Миссия (С) и Куяльник (D), выросших из семян, инкубированных на среде с 0, 1, 3, 5, 8, 10 и 16% -ной сахарозой. С правой стороны приведены данные, полученные из семян, обработанных водой, а с левой – из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, разбавленным водой в соотношении 1/200.**

\*Математическая обработка данных представлена в приложении 5 таблица 4 стр. 174

Обращает на себя внимание тот факт, что существенное снижение активности каталазы в экстрактах эндосперма семисуточных проростков наблюдается при превышении уровня 3% концентрации сахарозы в питательной среде для проращивания семян. У исследуемых сортов, активность каталазы в экстрактах проростков, растущих в среде с 5% сахарозой, находится в точке максимума на седьмые сутки прорастания. Разница между активностью каталазы из эндосперма проростков сортов Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куяльник, выращенных на среде с 3% и 5% сахарозой, прогрессивно падала. Это явление сохранялось и у проростков, полученных из семян, обработанных раствором биостимулятора *Реглалг*.

В целом, анализируя динамику активности каталазы можно заметить, что при осмотическом стрессе активность каталазы в экстрактах из эндосперма проростков проявляет тенденцию быть выше у сортов с меньшей устойчивостью к осмотическому стрессу. Активация метаболизма проростков, полученных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, приводит к увеличению их чувствительности к осмотическому стрессу и увеличению активности каталазы.

### **3.6. Влияние сахарозы на содержание пигментов в листьях десятисуточных проростков пшеницы**

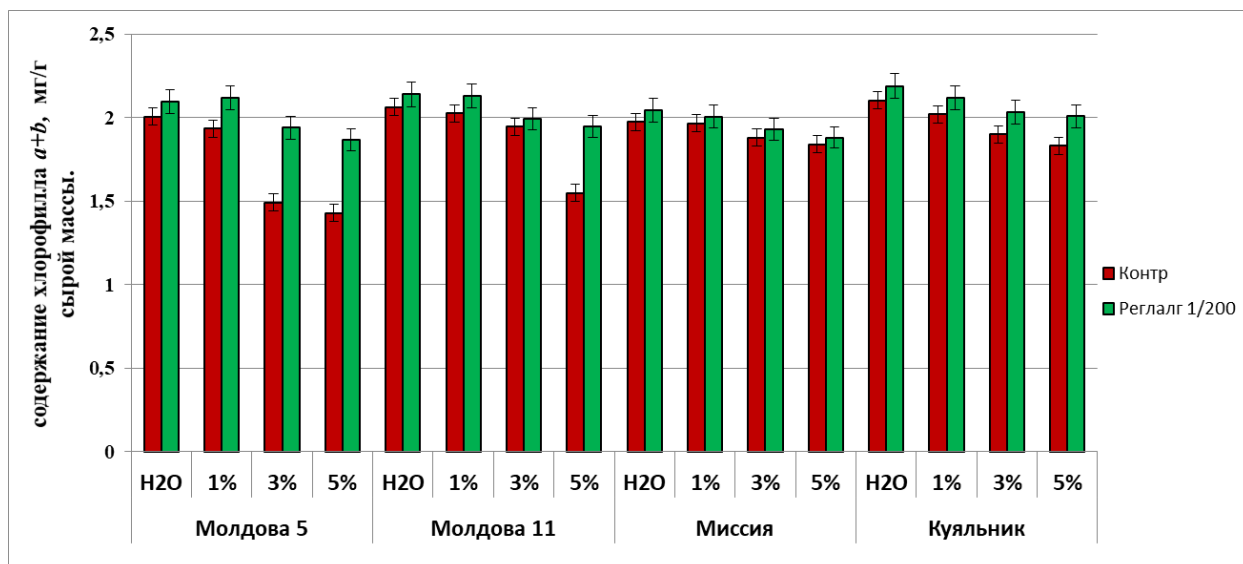
Общее содержание пигментов в листьях растений, а также относительное содержание их отдельных компонентов не является постоянным. Содержание отдельных пигментов существенно варьирует в зависимости от структурных особенностей листовых пластинок, условий окружающей среды, возраста листьев и других факторов [168]. Культивирование растений в условиях стресса приводит к снижению фотосинтетической активности из-за разрушения хлорофилл-липоидных комплексов и нарушения транспирации. В работе [3] приводятся данные о корреляции между концентрацией пигментов в листьях растений и стрессоустойчивостью генотипа. Отмечается, что разница между указанными показателями не всегда проявляется в одинаковой степени. Например, в работах [67, 68] отмечается, что при культивировании солевыносливых генотипов в условиях солевого стресса, содержание хлорофилла увеличивается в то время, как у чувствительных к засолению генотипов, наоборот, снижается [68]. Таким образом, устойчивость к засухе и другим абиотическим стрессовым факторам связана с изменением состояния пигментного комплекса, которое определяет специфику реакции растений к повышенным температурам и недостаточной влагообеспеченности. Эти факторы вызывают повышение активности хлорофиллазы в листьях [69] (к.ф. 3.1.1.14). Данный фермент

разрушает хлорофилл-белково-липоидный комплекс. Благодаря этому, состояние указанного комплекса является одним из возможных маркеров состояния растений в условиях стресса.

Мы исследовали влияние растворов с различной концентрацией сахарозы на накопление пигментов в надземной части проростков пшеницы, вплоть до десятисуточного возраста. В исследованиях использовали семена пшеницы сортов Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куяльник, предварительно обработанные в воде (контроль) или в растворе биостимулятора *Реглалг* в концентрации 1/200 (опыт), см главу 2.2.7. Содержание пигментов (хлорофилл ( $a + b$ ) и каротиноиды) в надземной части 10- дневных проростков определяли по методу, описанному в главе 2.2.6. Было установлено, что наибольшим содержанием хлорофилла характеризуются растения, выращенные на воде. В опытных вариантах, по мере возрастания концентрации сахарозы в питательной среде, скорость роста и содержание хлорофилла ( $a+b$ ) в надземной части растений снижалось у всех исследуемых сортов пшеницы (рис. 3.5.).

Данные, приведенные на рисунке 3.5. свидетельствуют о том, что осмотический стресс по-разному влияет на накопление суммы хлорофилла  $a$  и  $b$  в листьях десятидневных растений исследуемых сортов пшеницы. Если в листьях растений сорта Молдова 5, выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной раствором сахарозы, содержание хлорофилла  $a+b$  в листьях уменьшалось с увеличением концентрации сахарозы в питательном растворе, то в листьях растений сорта Куяльник, наоборот, увеличивалось. В то же время, в исследуемых вариантах опыта содержание суммы хлорофилла  $a+b$  в листьях сортов Молдова 11 и Миссия варьировало незначительно. Отметим, что у проростков, полученных из семян, инкубированных в растворе биостимулятора *Реглалг*, наблюдалось увеличение чувствительности к осмотическому стрессу, вызванному содержанием сахарозы в среде для прорастания. Если сравнивать эти данные с данными, полученными в опытах с семенами, инкубированными перед прорастанием в воде, то наблюдается «странный» эффект: с увеличением концентрации сахарозы в среде для прорастания семян, независимо от сорта, разница между этими вариантами растений, постепенно снижается.





**Рисунок 3.5. Концентрация хлорофилла ( $a + b$ ) в надземной части 10-ти суточных проростков пшеницы сорта Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куяльник, выращенных из семян, инкубированных в воде или в растворе биостимулятора *Реглалг*, разбавленного водой в соотношении 1/200, и выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной водой (контроль), или 1%, 3%, и 5% раствором сахарозы (опыт).**

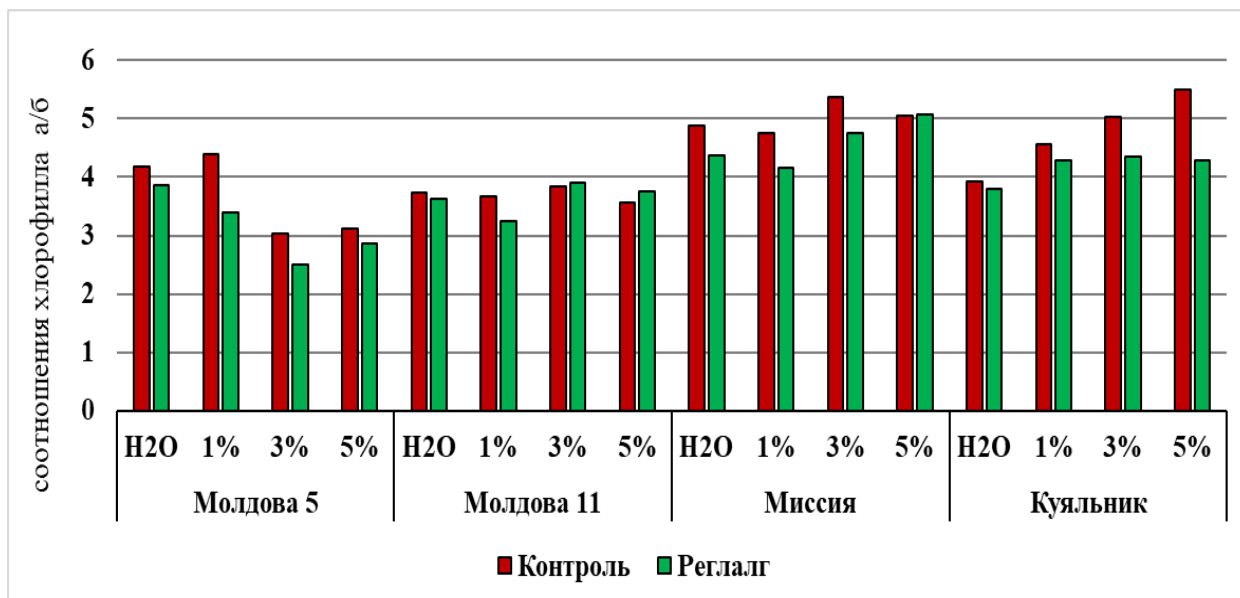
\*Математическая обработка данных представлена в приложении 5, таблицы 7.стр.176

Эти эффекты более выражены у проростков сортов Молдова 5 и Молдова 11, более чувствительных к абиотическим стрессовым факторам. Указанные результаты согласуются с теорией Бергонье и Трибондо [9], согласно которой относительный повреждающий эффект стрессового фактора обратно пропорционален пролиферативной активности клеток организма. Таким образом, в согласии с этим законом, более существенное влияние биостимулятора *Реглалг* на рост проростков сортов Молдова 5 и Молдова 11, как и следовало ожидать, сопровождалось и более заметным повышением их чувствительности к осмотическому стрессу.

В контрольных вариантах опыта (семена прорастали на воде), а также при прорастании в среде с различной концентрацией сахарозы, существенных различий в содержании хлорофилла  $a$  и  $b$  в листьях сортов Миссия и Куяльник не наблюдалось (рис. 3.6.). Необходимо отметить, что в условиях индуцированной засухи, вызванной сахарозой в среде для прорастания, наибольшее соотношение хлорофилла  $a:b$  отмечено у сортов Куяльник и Миссия, которые, по результатам предварительного анализа, являются более устойчивыми к действию засухи.

Изменения в содержании хлорофилла  $a$  и  $b$  в листьях проростков, выращенных в условиях осмотического стресса, связаны со сдвигами в скорости их биосинтеза на

начальных этапах прорастания семени и роста растения. Из литературных источников известно, что хлорофилл *b* в процессе деградации может превращаться в хлорофилл *a* [61]. Учитывая эти данные, мы не можем исключать, что в условиях осмотического стресса часть вновь синтезируемого хлорофилла *b* превращается в хлорофилл *a* [61].

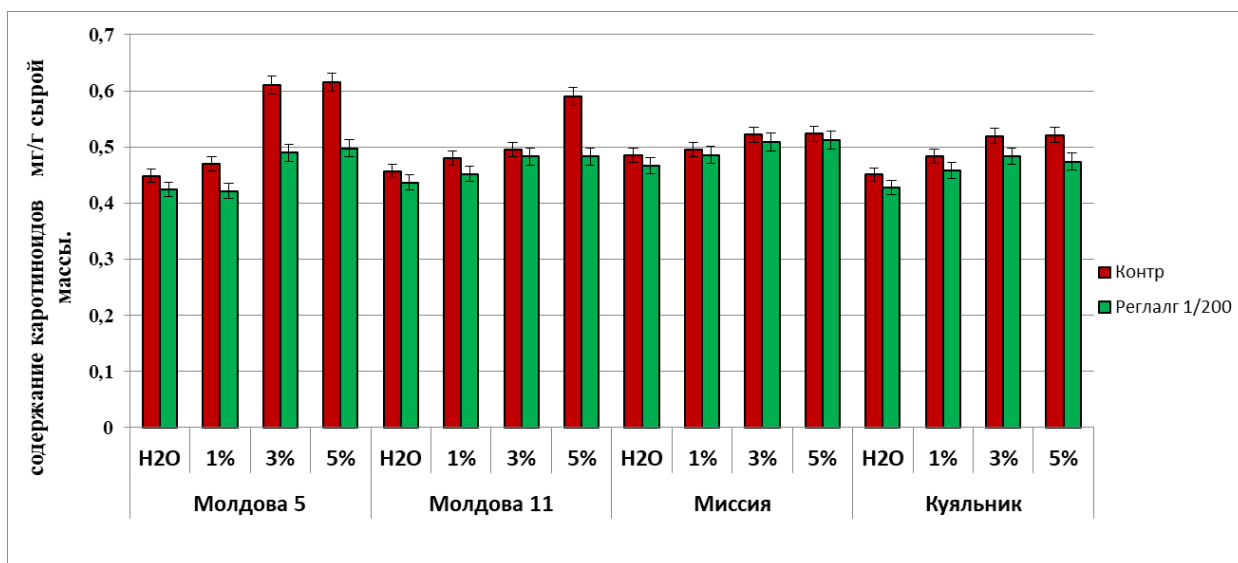


**Рисунок 3.6.** Соотношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* в экстрактах из надземной части 10-ти суточных проростков пшеницы сортов Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куюльник, выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной водой или раствором 1%, 3%, и 5%-ной сахарозы.

Известны данные о том, что сорта с низким соотношением содержания хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* проявляют более высокую приспособляемость к условиям окружающей среды [53]. Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что у всех исследуемых сортов растений пшеницы, проросших из семян, обработанных перед проращиванием биостимулятором *Реглалг*, проявились более низкие показатели соотношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b*, по сравнению с таковым соотношением у растений, полученных из семян, смоченных перед прорастанием водой. Также отмечены результаты, показывающие, что снижение соотношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* коррелирует с увеличением продуктивности растений в условиях засухи [81]. Тем не менее, наши данные демонстрируют, что у исследованных сортов пшеницы это соотношение является относительно стабильным и мало меняется при осмотическом стрессе.

Известно, что каротиноиды предохраняют различные соединения клетки, в первую очередь, молекулы хлорофилла, от фотоокисления [106]. У изученных сортов пшеницы прослеживалось закономерное замедление роста надземной части растения и возрастание

количества каротиноидов с возрастанием концентрации сахарозы в среде для прорастания семян (рис. 3.7.).

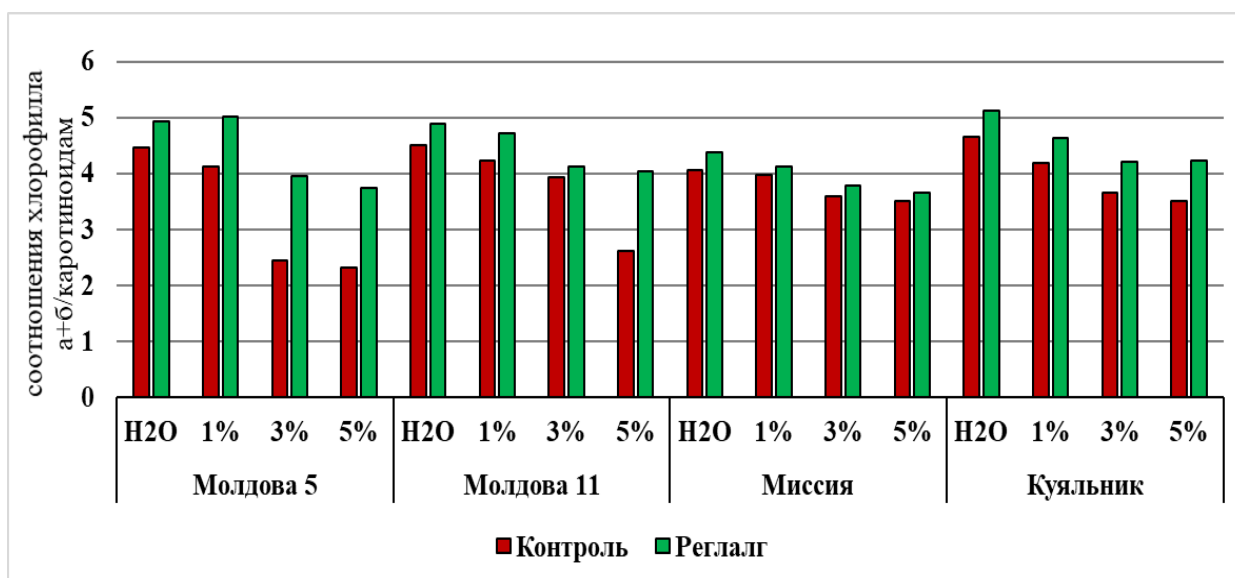


**Рисунок 3.7. Концентрация каротиноидов в надземной части 10-ти суточных проростков пшеницы сортов Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куяльник, выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной водой или 1%, 3%, и 5% раствором сахарозы.**

Указанная закономерность наблюдалась у растений всех контрольных вариантов: как у выращенных из семян, намоченных в воде, так и выращенных из семян, намоченных в растворе биостимулятора *Реглалг*. Однако, для опытных вариантов, независимо от сорта, наблюдалась общая тенденция: содержание каротиноидов у растений, выращенных из семян, предварительно намоченных в растворе биостимулятора *Реглалг*, было ниже, чем из семян, предварительно намоченных в воде. Эти результаты согласуются с ранее приведенными данными об ускорении метаболических, следовательно, и окислительных процессов в проростках, полученных из семян, намоченных перед прорастанием в растворе биостимулятора *Реглалг*. Таким образом, наблюдаемое под влиянием осмотического стресса замедление роста проростков сопровождается повышением содержания в них каротиноидов, а его ускорение под влиянием намачивания семян в растворе биостимулятора *Реглалг*, наоборот, снижением содержания каротиноидов.

Таким образом, адаптация проростков пшеницы к осмотическому стрессу проявляется в увеличении относительного содержания в листьях пигментов, хлорофилла *b* и каротиноидов. Указанное явление, как правило, тем существеннее, чем выше устойчивость растений к осмотическому стрессу. Как отмечалось ранее, повышение осмотического давления питательного раствора приводит к сдвигам в активности биосинтеза и распада пигментов в листьях. Анализ содержания хлорофилла ( $a+b$ ), а также

каротиноидов, показывает, что варианты растений, подвергнутые обработке биостимулятором *Реглалг*, характеризуются более высокими показателями сдвигов в содержании указанных соединений, по сравнению с необработанными растениями всех исследуемых сортов (рис. 3.8.). Самые высокие показатели соотношения содержания хлорофилла ( $a+b$ ) и каротиноидов отмечены у проростков сортов Куяльник и Молдова 5, полученных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной раствором 3% или 5% сахарозы. У растений сорта Молдова 11, полученных их семян, обработанных биостимулятором *Реглалг* и выращенных на растворе 5% сахарозы, наблюдаются существенные сдвиги в содержании хлорофилла ( $a+b$ ).



**Рисунок 3.8. Соотношение концентрации хлорофилла ( $a+b$ ) к каротиноидам в надземной части 10-ти суточных проростков пшеницы сортов Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куяльник, выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной водой или 1%, 3%, и 5% раствором сахарозы.**

В целом, эти данные указывают, что накопление пигментов в листьях может служить надежным показателем устойчивости генотипа пшеницы к осмотическому стрессу, а также модификации устойчивости растений к абиотическому стрессу при помощи биостимуляторов, тем самым обеспечивая продуктивность генотипов пшеницы в неблагоприятных условиях среды. В целом, полученные результаты расширяют имеющиеся представления о роли пигментного комплекса различных сортов озимой пшеницы и могут быть использованы для ранней диагностики устойчивости генотипов к засухе, по состоянию их фотосинтетического аппарата. Применение биостимулятора *Реглалг* благоприятно сказывается на функциональном состоянии пигментного комплекса

фотосинтетического аппарата при действии осмотического стресса, вызванного различными концентрациями сахарозы, что сопровождается ускоренным использованием каротиноидов у растений, находящихся в стрессовых условиях.

### 3.7. Выводы к главе

1. Ответ семян различных генотипов пшеницы к осмотическому стрессу, вызванному прорастанием семян в среде с разной концентрацией сахарозы, индивидуален.

2. В период прорастания семян пшеницы осмотический стресс специфично отражается на проценте прорастания, массе корней и надземной части проростков, соотношении массы корней к массе надземной части проростка, площади первичного листа, а также на других морфологических параметрах проростков разных сортов пшеницы.

3. На ранних этапах прорастания семян пшеницы осмотический стресс, вызванный различными растворами сахарозы, уменьшает активность амилазы и каталазы в эндосперме прорастающих семян при осмотическом давлении от 4 атм (раствор сахарозы от 5%) у разных генотипов пшеницы.

4. При прорастании семян пшеницы осмотический стресс специфически влияет на суммарное содержание каротиноидов, хлорофилла *a* и *b*, на соотношение содержания хлорофилла *a* к содержанию хлорофилла *b* в проростках разных генотипов пшеницы, однако, необходимо учитывать специфику генотипа и зоны культивирования.

5. Влияние осмотического стресса на процент прорастания семян, морфологические параметры проростков, содержание в них хлорофилла *a* и *b*, а также каротиноидов у исследуемых сортов пшеницы векторизовано в одинаковом направлении, характеризующем повышение устойчивости сортов к осмотическому стрессу в следующем ряду: Куяльник > Миссия > Молдова 11 > Молдова 5. В то же время известно, что устойчивость растений к осмотическому стрессу положительно коррелирует с их устойчивостью к повышенным температурам и засухе.

6. Обработка семян различных генотипов пшеницы раствором биостимулятора *Реглалг* приводит к сдвигам указанных выше физиологических и биохимических показателей состояния проростков, выращенных в нормальных условиях или в условиях осмотического стресса. Они свидетельствуют о повышении жизнеспособности проростков и тенденции к соответствию с предсказаниями закона Бергонье и Трибондо, согласно которому, с ускорением пролиферативной активности клеток их ожидаемая чувствительность к стрессу увеличивается.

7. Устойчивость генотипов пшеницы к абиотическим стрессовым факторам и направление ее модификации при помощи биостимулятора *Реглалг* можно оценить по всхожести семян, интенсивности накопления биомассы в проростках, полученных в условиях осмотического стресса разной интенсивности, активности каталаз, накоплению в проростках хлорофилла *a* и *b*, каротиноидов и др. Указанные методы могут быть предложены для быстрого определения первичной устойчивости генотипов пшеницы к действию экстремальных факторов среды. Простота и чувствительность этих методов позволяют использовать их отдельно или в комбинации для выявления специфики влияния отдельных характеристик генотипа на его чувствительность к специфическим абиотическим стрессовым факторам.

8. Методы, предложенные для оценки устойчивости генотипов пшеницы к абиотическим стрессовым факторам, также применимы и для оптимизации процедур подбора концентраций известных биостимуляторов и скрининга новых препаратов, эффективных при обработке семян перед прорастанием.

9. Поскольку условия репродукции семян влияют на их первичную устойчивость к действию экстремальных температур, эффективность и чувствительность методов ускоренного определения устойчивости генотипов к экстремальным температурам рекомендуется оценивать на семенах, размноженных в одних и тех же климатических условиях и воспроизведенных в том же году.

10. Выявленное благотворное влияние биостимулятора *Реглалг* на жизнеспособность генотипов пшеницы максимально для генотипов со средней устойчивостью к данным экстремальным условиям стрессового фактора, поэтому следует полагать, что уровень благотворного влияния обработки семян определенного генотипа пшеницы биостимулятором *Реглалг* перед посевом, будет варьировать в зависимости от метеорологических условий года.

## **Глава 4. ВЛИЯНИЕ БИОСТИМУЛЯТОРА *РЕГЛАЛГ* НА УСТОЙЧИВОСТЬ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ГЕНОТИПОВ ПШЕНИЦЫ, ВЫРАЩЕННЫХ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ**

### **4.1. Влияние предпосевной обработки семян биостимулятором *Реглалг* на процессы роста и развития растений озимой пшеницы**

В свете тенденции к глобальному потеплению климата, растения часто подвергаются резким колебаниям значений экстремальных температур [46]. При этом, увеличивается разница между максимальными и минимальными температурами. [86, 159]. Повышение продуктивности зерновых культур во многом определяется ростом и развитием растений на всех этапах онтогенеза, начиная с прорастания семян после посева и кончая созреванием зерна в колосе [51]. Основными факторами, вызывающими снижение жизнеспособности, или даже гибели растений озимых злаков, являются отрицательные температуры в бесснежные зимы, а также осенние и ранневесенние засухи [43]. Данные явления могут проявляться локально или на больших территориях, что сопровождается существенным снижением урожайности сельскохозяйственных культур [43].

В современных условиях развития сельского хозяйства, минимизации вредных последствий от действия абиотических стрессов достигают двумя способами. Первый способ - классический, основывается на выведении новых генотипов озимых злаков, характеризующихся высокими показателями устойчивости и урожайности в специфических условиях культивирования [44]. Второй способ основывается на применении биологически активных веществ для обработки семян перед посевом или растений в период вегетации [320]. Интерес к данной группе соединений связан с их способностью вызывать увеличение жизнеспособности, устойчивости к абиотическим стрессовым факторам и повышать продуктивность растений в варьирующих из года в год условиях окружающей среды [185, 210].

Для снижения вредного влияния неблагоприятных факторов среды на жизнеспособность и продуктивность растений разных сортов пшеницы мы испытывали влияние обработки семян перед посевом водными растворами биостимулятора *Реглалг*. Оценку специфики влияния биостимулятора *Реглалг* на растения пшеницы определяли на всех этапах онтогенеза, начиная от появления всходов и кончая созреванием зерна и сбором урожая. Исследования проводили, начиная с осени 2015 года и заканчивая осенью 2023

года. В исследованиях использовали различные сорта озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) молдавской и украинской селекции, а также тритикале. Обработку семян пшеницы проводили согласно методу, описанному в главе 2.4. В исследованиях тестировали растворы биостимулятора *Реглалг*, разведенного водой в соотношении 1/100, 1/200, 1/600, и 1/800.

Было установлено, что обработка семян озимой пшеницы биостимулятором *Реглалг* приводит к уменьшению длины подземного штамба (первого междоузлия). Фотография 4.1. демонстрирует, что у растений пшеницы сортов Молдова 5 и Миссия, полученных из семян, обработанных перед посевом биостимулятором *Реглалг* в концентрации 1/200, длина эпикотиля значительно уменьшилась.



**Фотография 4.1. 105-дневные растения озимой пшеницы сортов Молдова 5 и Миссия контрольного (растения получены из семян, обработанных водой) и опытного (растения получены из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, разбавленного водой в соотношении 1/200) вариантов.**

Известно, что воздействие на растения пшеницы низких температур в осенний период приводит к постепенному закаливанию всех органов [43, 267, 278]. Следовательно, закаливание к холоду органов растений пшеницы в этот период зависит от воздействия низких температур на каждый орган. Зимой корни и листья растений пшеницы часто отмирают, однако, ткани узла кущения, являясь более устойчивыми, остаются жизнеспособными. Позже, при благоприятных условиях, из тканей узла кущения регенерируются корни и листья [275]. Повышенная способность к адаптации клеток узла кущения пшеницы к морозу происходит благодаря снижению влажности и накоплению



растворимых углеводов в его клетках, что приводит к снижению скорости роста на этом этапе адаптации. Это обеспечивает их повышенную устойчивость к отрицательным температурам [98, 96]. Таким образом, в конечном счете, устойчивость растений пшеницы к действию отрицательных температур определяется устойчивостью ткани узла кущения. В то же время важно отметить, что зимой, в поверхностных слоях почвы, с увеличением глубины слоя почвы температура повышается экспоненциально [92, 136]. Следовательно, жизнеспособность растений пшеницы в зимний период определяется не только степенью морозостойкости тканей узла кущения, но и более высокой температурой почвы на его уровне. Следовательно, увеличение глубины залегания узла кущения растений, полученных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, дает основание считать, что благоприятное влияние этой процедуры связано не только с увеличением влажности почвы на уровне узла кущения, но и с меньшим повреждающим воздействием отрицательных температур на растения в зимнее время.

Приведенные на фотографии 4.1. данные получены при исследовании влияния биостимулятора *Реглалг*, разбавленного водой в соотношении 1/200. Данные, описанные в **главе 3**, демонстрируют, что именно эта концентрация биостимулятора является оптимальной для повышения первичной устойчивости различных сортов пшеницы к отрицательным температурам. Для того, чтобы проверить, какая именно концентрация биостимулятора является наиболее подходящей для уменьшения длины эпикотилия растений, выращенных в полевых условиях, а также вариации в разные годы культивирования, мы проводили исследования, начиная с 2015 года и заканчивая 2023 годом. Полученные результаты суммированы в таблице 4.1.

Исследования, проведенные в период вегетации 2015 - 2016 года, с растениями сортов Молдова 5, Миссия и Куяльник показали, что обработка семян раствором биостимулятора *Реглалг* вызвала уменьшение длины эпикотилия, с максимальным эффектом, достигнутым при использовании биостимулятора, разведенного водой в отношении 1/200, (таб. 4.1.). У растений всех трех исследуемых сортов уменьшение длины эпикотилия было примерно одинаковым и равнялось 1 сантиметру. Из этого следует, что температура на уровне узла кущения зимой у растений опытных вариантов была на 3 - 4°C выше, по сравнению с таковой у растений опытных вариантов [45]. Учитывая эти результаты, для выявления возможного влияния специфических условий года на длину эпикотилия растений разных сортов пшеницы, в опытных вариантах семена обрабатывали биостимулятором *Реглалг* только в одной концентрации, полученной при его разбавлении водой в соотношении 1/200.

Результаты исследований, проведенных в 2015 - 2020 годах, приведенные в таблице 4.1., свидетельствуют о том, что средняя длина первого междоузлия контрольных и опытных растений, а также разница между длиной междоузлия контрольных и опытных растений, в разные годы культивирования, у одного и того же сорта варьировала в определенных пределах. При этом, в эти годы у всех сортов сохранилась общая закономерность: длина первого междоузлия растений, полученных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг* была меньше, чем у контрольных вариантов. Из этого следует, что в зимнее время узлы кущения растений опытных вариантов располагались в слоях почвы, где температура была примерно на 3°C выше, в отличие от слоев почвы, в которой находились узлы кущения растений контрольных вариантов.

Для того, чтобы проверить, являются ли всеобщими указанные выше закономерности влияния обработки семян биостимулятором *Реглалг* на длину первого междоузлия полученных растений пшеницы, в 2019 - 2021 годах в исследования включили дополнительные сорта молдавской и украинской селекции. Среди них отметим сорта Молдова 11, Молдова 16, Молдова 66, Молдова 77, Молдова 79, Молдова 614, Лэутар, Писанка и Эпоха. Полученные данные указывают на широкое варьирование длины первого междоузлия у растений контрольных или опытных вариантов, однако, во всех случаях растения опытных вариантов проявили общую тенденцию к уменьшению длины первого междоузлия по сравнению с растениями контрольных вариантов,

Интересно отметить, что формирование узла кущения в более глубоких слоях почвы не только лучше защищает клетки от повреждающего воздействия отрицательных температур зимой, но также обладает и другими преимуществами, по сравнению с растениями контрольных вариантов, благодаря формированию узловых корней в более глубоких слоях почвы. В зоне их распространения, поздней осенью и зимой температура выше, а почва является более влажной и в сезонах, когда бывают засухи (весной и летом), более длительный период сохраняется влага. В наших исследованиях было показано [44], что в осенний период, наряду с укорочением длины эпикотила, в узле кущения опытных растений интенсивней накапливаются сахара. При этом, также проявляется более высокая активность перекиси расщепляющих ферментов [261]. Нами также установлено, что чем глубже в почве располагается узел кущения, тем быстрее в нем накапливаются сложные сахара [117, 168]. В комплексе, все указанные выше результаты свидетельствуют о том, что растения пшеницы, полученные из семян, обработанных раствором биостимулятора *Реглалг*, входят в зиму морфологически и функционально более адаптированными к действию отрицательных температур.

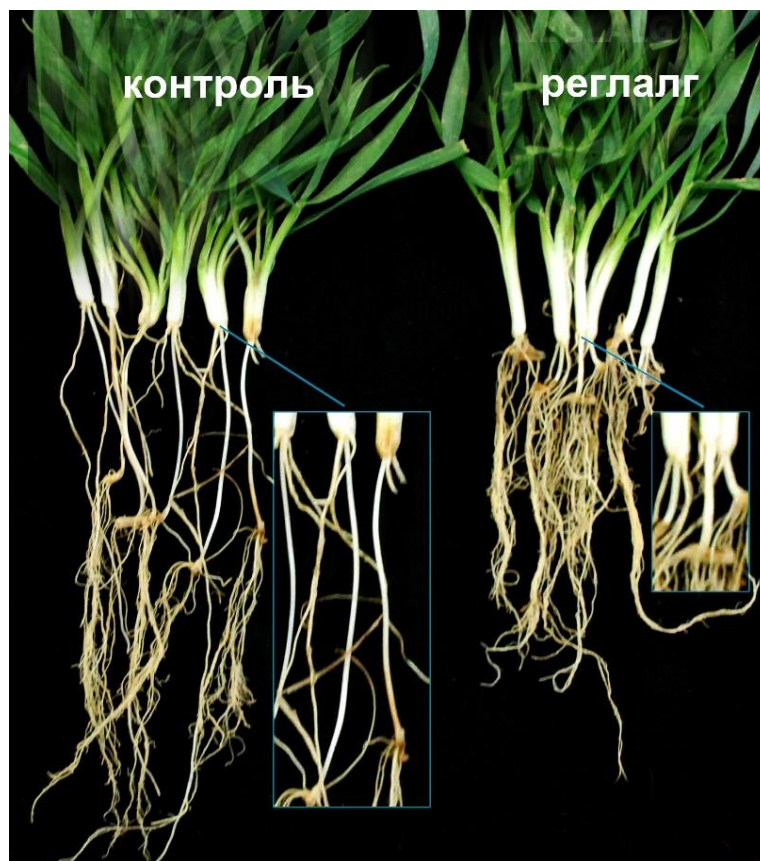
**Таблица 4.1. Длина эпикотиля растений различных генотипов пшеницы, выращенных из семян, обработанных перед посевом водой (контроль), или раствором биостимулятора *Реглалг*, разбавленным водой в соотношении 1/200, 1/600 и 1/1000 (опыт).**

Сорт	Вариант	Длина эпикотиля, см	Стандартное отклонение, см	% растений с узловыми корнями	НСР 95% длины эпикотиля
1	2	3	4	5	6
<b>2015 – 2016 гг.</b>					
Молдова 5	Контроль	2,46	0,56	22	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	1,68	0,48	26	
	<i>Реглалг</i> , 1/600	1,71	0,41	21	
	<i>Реглалг</i> , 1/1000	1,78	0,52	24	0,28
Миссия	Контроль	2,31	0,64	18	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	1,30	0,63	26	
	<i>Реглалг</i> , 1/600	1,42	0,61	21	
	<i>Реглалг</i> , 1/1000	1,57	0,74	22	0,22
Куяльник	Контроль	2,41	0,64	17	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	1,42	0,58	24	
	<i>Реглалг</i> , 1/600	1,47	0,62	22	
	<i>Реглалг</i> , 1/1000	1,46	0,54	16	0,23
<b>2016-2017 гг.</b>					
Молдова 5	Контроль	2,79	0,81	34	
	<i>Реглалг</i> 1/200	1,80	0,73	68	
	<i>Реглалг</i> , 1/1000	1,84	0,77	57	0,35
Миссия	Контроль	2,42	0,72	24	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	1,57	0,67	34	
	<i>Реглалг</i> , 1/1000	1,61	0,61	28	0,31
Куяльник	Контроль	2,47	0,76	20	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	1,63	0,71	37	
	<i>Реглалг</i> , 1/1000	1,65	0,79	29	0,33
<b>2017-2018 гг.</b>					
Молдова 5	Контроль	3,80	1,16	18	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	3,26	0,81	26	0,48
Миссия	Контроль	2,55	0,75	12	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	1,56	0,72	18	0,35
Куяльник	Контроль	2,56	0,71	10	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	1,58	0,74	11	0,32
<b>2018-2019 гг.</b>					
Молдова 5	Контроль	2,46	0,87	27	
	<i>Реглалг</i> , 1/100	2,5	0,28	18	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	1,64	0,67	36	
	<i>Реглалг</i> , 1/600	1,69	0,59	37	
	<i>Реглалг</i> , 1/800	1,65	0,69	38	0,28
<b>2019-2020 гг.</b>					
Молдова 5	Контроль	0,79	0,24	42	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	0,72	0,31	48	0,02
Молдова 11	Контроль	1,24	0,34	54	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	0,91	0,24	62	0,04
Молдова 614	Контроль	1,52	0,36	24	
	<i>Реглалг</i> . 1/200	0,34	0,11	29	0,16
Молдова 77	Контроль	0,48	0,10	18	

	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>
	<i>Реглалг</i> , 1/200	0,22	0,09	22	0,02
Лэутар	Контроль	3,99	0,18	24	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	2,76	0,08	31	0,12
Писанка	Контроль	1,33	0,21	36	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	1,07	0,10	48	0,21
Куяльник	Контроль	0,86	0,09	24	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	0,83	0,04	31	0,03
Эпоха	Контроль	0,97	0,05	27	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	0,46	0,01	33	0,04
<b>2020-2021 гг.</b>					
Молдова 5	Контроль	0,84	0,12	19	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	0,65	0,08	26	0,01
Молдова 11	Контроль	0,98	0,04	28	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	0,45	0,08	36	0,01
Молдова 614	Контроль	1,74	0,15	14	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	0,98	0,12	24	0,09
Молдова 16	Контроль	1,21	0,23	10	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	1,02	0,21	16	0,15
Молдова 66	Контроль	0,94	0,15	9	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	0,87	0,12	12	0,08
Молдова 77	Контроль	0,64	0,12	13	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	0,32	0,08	18	0,09
Молдова 79	Контроль	1,02	0,04	8	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	0,98	0,03	12	0,02
Лэутар	Контроль	2,77	0,35	12	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	1,84	0,21	17	0,18
Писанка	Контроль	1,46	0,12	23	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	0,74	0,08	31	0,12
Куяльник	Контроль	0,97	0,02	22	
	<i>Реглалг</i> , 1/200	0,72	0,04	28	0,08

#### **4.2. Специфика влияния предпосевной обработки семян тритикале раствором биостимулятора *Реглалг* на морфогенез выращенных растений**

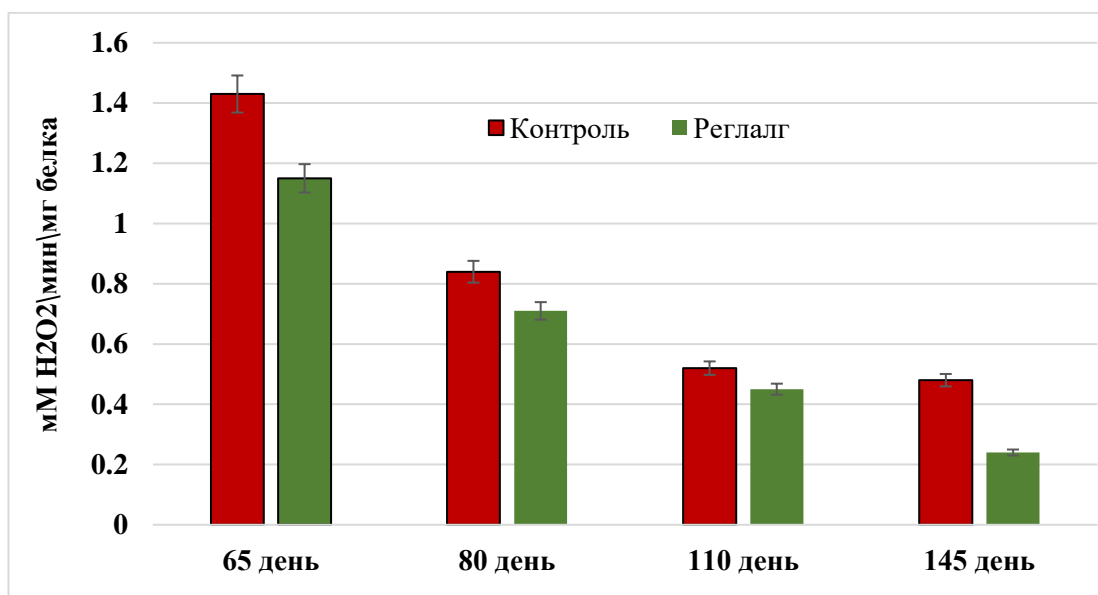
Отмеченные выше данные свидетельствуют о том, что у всех исследуемых генотипов пшеницы обработка семян перед посевом привела к уменьшению длины эпикотилия, благодаря чему узел кущения и вторичные корни подвергались меньшему стрессу, вызванному экстремальными температурами зимой и летом, а также поздневесенней и летней жарой и засухой. В связи с этим, было решено проверить, сохранится ли такой тип влияния, если перед посевом обрабатывать семена тритикале, которые, как известно, получают в результате гибридизации пшеницы и ржи. В исследованиях применяли семена тритикале сорта *Инген* 40. На фотографии 4.2. продемонстрированы 110- дневные контрольные и опытные растения тритикале.



**Фотография 4.2. Растения (*Triticosecale* Witt.) сорта *Инген 40*, полученные на 110 сутки после посева семян, обработанных перед посевом водой (контроль) или раствором биостимулятора *Реггалаг*, разбавленного водой в соотношении 1/200 (опыт).**

Установлено, что узел кущения опытных растений залегал в почве в среднем на глубине 4 - 5 см, тогда как у контрольных растений – на глубине 3 см от поверхности почвы. Этот эффект имеет исключительно важное значение для дальнейшего развития растений, поскольку, как отмечено выше, с углублением на 1 см от поверхности почвы, зимой минимальная температура повышается на 3°C [46]. Указанный благоприятный эффект обработки семян раствором биостимулятора *Реггалаг* подтверждается и такими показателями функционального состояния растений, как активность перекись расщепляющих соединений. Ранее в многочисленных исследованиях было показано, что в условиях влияния абиотических и биотических факторов стресса активность указанных соединений возрастает [46]. Данные, приведенные на рисунке 4.1., свидетельствуют о том, что с увеличением возраста растений тритикале активность перекись расщепляющих соединений в экстрактах из клеток узла кущения постоянно снижается. Важно заметить, что перекись расщепляющая активность экстрактов из клеток опытных растений,

полученных из семян, обработанных раствором препарата *Реглалг*, во всем периоде исследований, была ниже, чем в экстрактах контрольных растений.

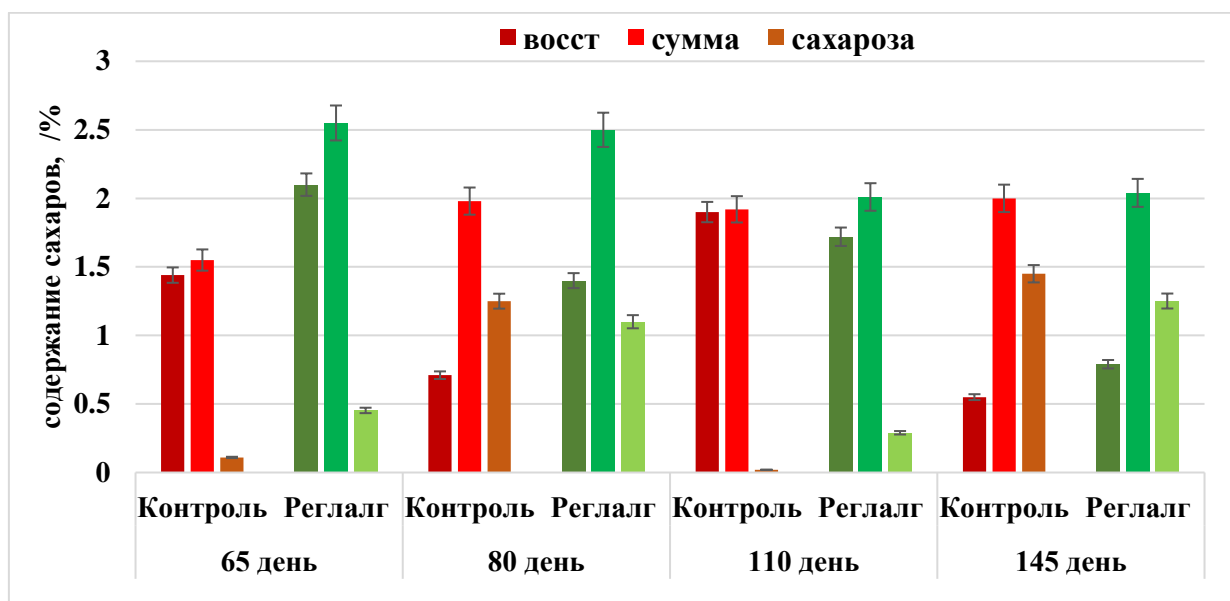


**Рисунок 4.1. Динамика изменения активности перекись расщепляющих соединений в экстрактах из узлов кущения контрольного и опытного варианта растений тритикале сорта *Инген 40*.**

Как и для пшеницы, важным показателем закалывания и морозостойкости растений тритикале может служить содержание сахаров в тканях растений. Их концентрация особенно значимо влияет на зимостойкость растений в последние дни осени и в начале зимы [179]. Как показали исследования Белкина И., закалка растений различных сортов озимой пшеницы сопровождалась смещением равновесия между синтезом и распадом сахаров в пользу их синтеза. Указанный эффект был более выражен у генотипов с более высокой зимостойкостью [12]. Данные, приведенные на рисунке 4.2., свидетельствуют о том, что в узлах кущения опытных растений тритикале разного возраста наблюдается тенденция к более высокому содержанию восстанавливающих сахаров. В то же время, содержание сахаров в экстрактах из узла кущения опытных и контрольного вариантов было сравнимым.

В целом, полученные результаты свидетельствуют о том, что в опытных растениях узлы кущения тритикале образуются глубже в почве и поэтому находятся в более «комфортных» условиях. Об этом свидетельствует меньшая активность перекись расщепляющих ферментов и тенденция к более высокому содержанию восстанавливающих сахаров в экстрактах из узлов кущения опытных растений, по сравнению с таковыми у контрольных растений. Таким образом, анатомические, физиологические и биохимические

эффекты влияния биостимулятора *Реглалг* на растения пшеницы и тритикале, полученные из семян, обработанных данным препаратом, являются сходными. Также отмечается что применение биостимулятора *Реглалг* дало прибавку к урожаю в 270 кг/га (приложение 1)



**Рисунок 4.2.** Динамика содержания сахарозы, восстанавливающих сахаров и общего содержания растворимых сахаров в экстрактах из узлов кущения контрольных и опытных растений тритикале сорта *Инген 40*.

Приведенные выше данные по уменьшению длины эпикотилия растений различных сортов пшеницы, полученных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, дали импульс для проверки предположения о влиянии данных изменений на высоту надземной части растений. Данные, полученные в исследованиях, проведенных с 2015 по 2021 год по разным сортами пшеницы, приведены в таблице 4.2. Они демонстрируют, что применение биостимулятора *Реглалг* при обработке семян пшеницы перед посевом, приводит не только к укорачиванию длины эпикотилия, но и к снижению высоты надземной части растений. Полученные данные по высоте растений полностью коррелируют с данными по длине эпикотилия растений указанных вариантов, в т е же годы на тех же сортах (таб. 4.1).

**Таблица 4.2.** Влияние обработки семян различных генотипов пшеницы перед посевом биостимулятором *Реглалг*, разбавленным водой в соотношении 1/100, 1/200, 1600, 1/800 и 1/1000 на высоту полученных из них растений, в исследованиях, проведенных в 2015 - 2021 годах.

Сорта	Варианты	Высота растений, см	Стд. откл, см	НСР 95%
1	2	3	4	5
<b>2015-2016гг.</b>				
Молдова 5	Контроль	75,9	4,1	
	<i>Реглалг</i> 1/200	69,7	3,8	
	<i>Реглалг</i> 1/600	70,3	3,7	
	<i>Реглалг</i> 1/1000	73,4	3,9	3,24

<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
Миссия	Контроль	76,1	3,2	
	Реглаг 1/200	70,2	3,7	
	Реглаг 1/600	74,5	3,2	
	Реглаг 1/1000	75,1	3,6	3,01
Куяльник	Контроль	75,7	4,4	
	Реглаг 1/200	71,2	4,3	
	Реглаг 1/600	73,4	4,2	
	Реглаг 1/1000	74,2	4,4	3,92
<b>2016-2017гг.</b>				
Молдова 5	Контроль	76,3	3,5	
	Реглаг 1/200	70,5	3,1	
	Реглаг 1/1000	73,3	3,2	4,61
Миссия	Контроль	77,1	3,2	
	Реглаг 1/200	71,5	3,7	
	Реглаг 1/1000	74,1	3,6	4,29
Куяльник	Контроль	76,4	3,3	
	Реглаг 1/200	71,1	3,1	
	Реглаг 1/1000	74,2	3,6	3,92
<b>2017-2018гг.</b>				
Молдова 5	Контроль	77,2	3,2	
	Реглаг 1/200	74,2	2,8	3,19
Миссия	Контроль	79,4	3,6	
	Реглаг 1/200	76,1	3,2	3,09
Куяльник	Контроль	78,6	2,7	
	Реглаг 1/200	75,6	3,1	4,06
<b>2018-2019гг.</b>				
Молдова 5	Контроль	57,2	3,1	
	Реглаг 1/100	59,4	3,8	
	Реглаг 1/200	53,6	3,1	
	Реглаг 1/600	55,4	4,6	
	Реглаг 1/800	56,2	3,8	3,13
<b>2019-2020гг.</b>				
Молдова 5	Контроль	56,12	2,7	
	Реглаг 1/200	54,72	3,1	2,02
Молдова 11	Контроль	64,51	2,6	
	Реглаг 1/200	<b>56,59</b>	2,2	3,98
Молдова 614	Контроль	<b>65,40</b>	2,8	
	Реглаг 1/200	61,34	2,7	3,48
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
Молдова 77	Контроль	67,73	2,1	
	Реглаг 1/200	60,65	2,3	4,78
Лэутар	Контроль	<b>53,08</b>	1,9	
	Реглаг 1/200	<b>52,28</b>	1,8	2,01
Писанка	Контроль	64,95	2,6	
	Реглаг 1/200	59,33	2,3	3,14
Куяльник	Контроль	63,14	2,9	
	Реглаг 1/200	57,57	2,2	3,21
<b>2020-2021гг.</b>				
Молдова 5	Контроль	61,23	2,9	
	Реглаг 1/200	58,23	2,1	2,13
Молдова 11	Контроль	72,36	3,4	
	Реглаг 1/200	67,45	2,7	3,86



1	2	3	4	5
Молдова 614	Контроль	63,54	3,1	
	<i>Реглалг</i> 1/200	60,24	3,6	3,36
Молдова 16	Контроль	64,23	2,4	
	<i>Реглалг</i> 1/200	61,32	2,1	3,68
Молдова 66	Контроль	61,02	2,3	
	<i>Реглалг</i> 1/200	58,62	2,4	2,47
Молдова 77	Контроль	71,35	3,2	
	<i>Реглалг</i> 1/200	68,23	3,8	3,84
Молдова 79	Контроль	<b>71,23</b>	2,4	
	<i>Реглалг</i> 1/200	<b>69,62</b>	3,9	2,36
Лэугар	Контроль	67,29	2,2	
	<i>Реглалг</i> 1/200	64,88	2,1	2,67
Писанка	Контроль	68,33	3,9	
	<i>Реглалг</i> 1/200	63,54	3,4	4,31
Куяльник	Контроль	64,32	2,1	
	<i>Реглалг</i> 1/200	61,82	2,9	2,18

Первоначально, в 2015 - 2019 годы, проводили исследования с пшеницей сортов Молдова 5, Миссия и Куяльник. Независимо от года культивирования, обработка семян перед посевом раствором биостимулятора *Реглалг* привела к снижению высоты стебля. Наибольшее влияние на этот параметр оказала обработка семян раствором биостимулятора, разбавленного водой в отношении 1/200. Уменьшение длины стебля растений, полученных после обработки семян биостимулятором *Реглалг* в оптимальной концентрации, наблюдалось во всех экспериментах. При этом у разных сортов и в разные годы культивирования, степень уменьшения колебалась в широких пределах (от 6,2 см, для растений сорта Молдова 5, 2015 - 2016 года культивирования, до 2,2 см – для растений этого же сорта, 2018 - 2019 года культивирования).

Определив оптимальную концентрацию биостимулятора, необходимую для обработки семян, в 2019 – 2021 годах испытывали влияние этой концентрации биостимулятора *Реглалг* на семена других сортов пшеницы. Данные (таб. 4.2.) показывают, что обработка семян исследованных сортов пшеницы привела к качественно одинаковому эффекту: у полученных растений опытных вариантов длина стебля, независимо от сорта и года культивирования, была ниже, чем у контрольных вариантов.

Отметим, что, независимо от года проведения исследований, растения сортов Куяльник, Миссия, Молдова 77 и Писанка характеризовались более высокими показателями длины стебля, чем у растений других сортов. Обработка семян этих сортов перед посевом раствором биостимулятора *Реглалг* привела к снижению высоты растений в среднем на 3 – 5 см. При этом важно заметить, что это снижение было главным образом обусловлено уменьшением длины эпикотилия и нижних междоузлий стебля. Именно

морфологические особенности нижних междоузлий, их крепость, являются существенными для предотвращения полегания растений пшеницы.

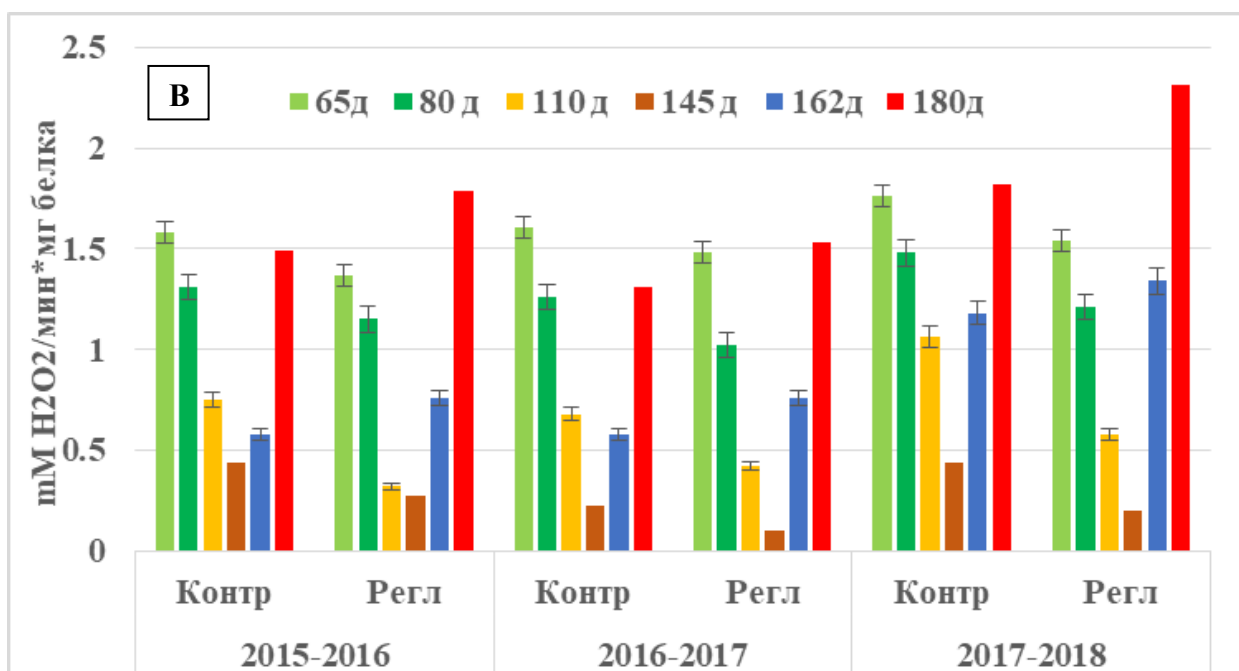
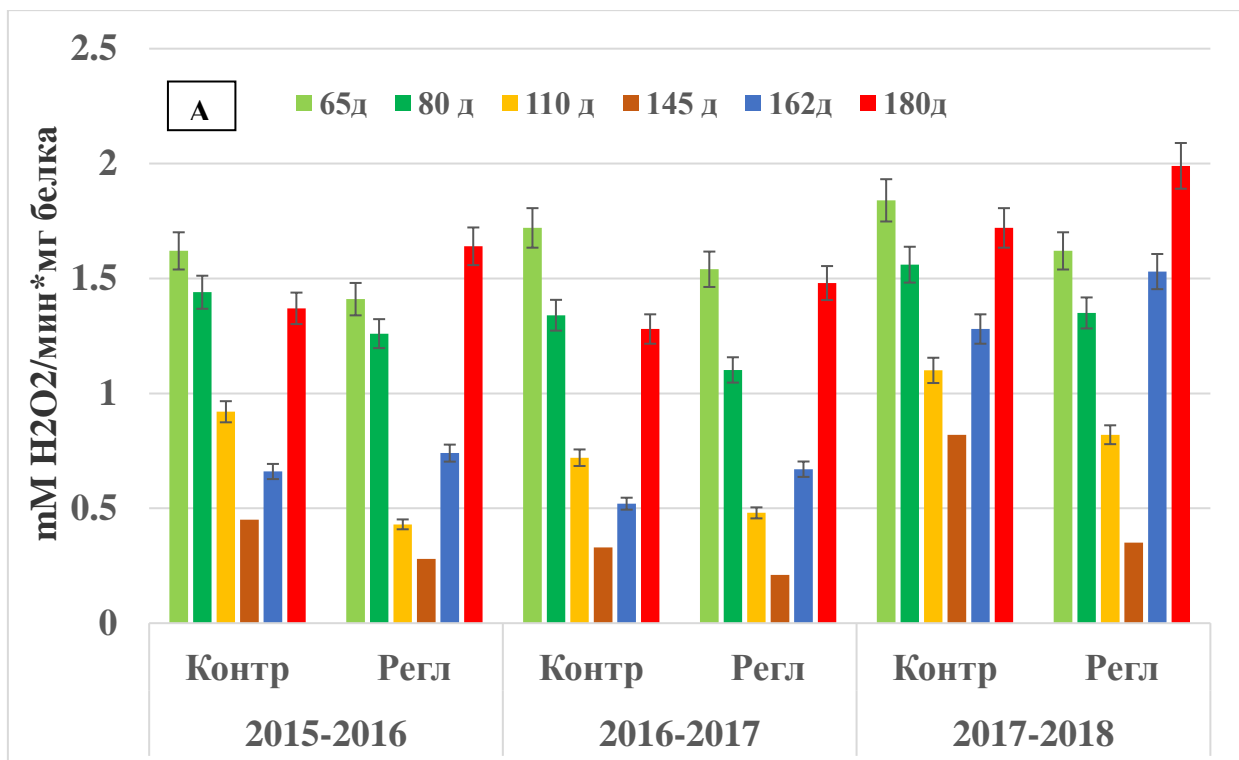
Среди исследуемых генотипов, более низкими показателями высоты растений характеризовались сорта Молдова 5, Молдова 614 и Лэутар. Интересно заметить, что опытные растения этих сортов, полученные из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, также проявляли тенденцию к снижению высоты на 2 – 4 см (таб.4.2.). О важности длины эпикотилия и нижних междоузлий растений пшеницы свидетельствует тот факт, что в разные годы культивирования, у исследуемых сортов наблюдалась положительная корреляция между длиной эпикотилия и общей высотой растения. В зависимости от сорта и года культивирования она колебалась между 0,38 и 0,75. В целом анализ данных по наименьшей существенной разнице (НСР) между контрольными и опытными вариантами показал, что, с достоверностью 95%, различия в длине эпикотилей существенны (таб. 4.1.). В то же время, различия между общей высотой растений контрольных и опытных вариантов не всегда достоверны (таб. 4.2.). Из этого следует, что степень влияния обработки семян биостимулятором *Реглалг* на высоту растений, в опытных вариантах исследований, снижалась по мере формирования новых междоузлий в процессе роста растения.

Известно, что для успешного роста и развития растения озимой пшеницы должны пройти первую и вторую фазу закаливания, в осенний и зимний периоды [9]. В Молдове зимний период характеризуется частыми бесснежными зимами и порой ранними и поздними заморозками, что может негативно сказаться на выживании растений. Повреждение или гибель узла кущения озимой пшеницы наблюдается при промораживании верхнего горизонта почвы со снижением критических температур до -12 -21°C, в зависимости от суточной вариации температур и генотипа пшеницы [9]. Данные литературы свидетельствуют о том, что закаливание растений озимой пшеницы в осеннее и зимнее время во многом зависит от накопления в узлах кущения растворимых сахаров [150], а также от активности ферментов каталазы и пероксидазы [9]. Мы исследовали специфическую активность каталазы в экстрактах из узлов кущения сортов Молдова 5 и Миссия, выращенных из семян, обработанных водой (контроль) или раствором биостимулятора *Реглалг* (опыт) (рис. 4.3.). Было установлено, что активность каталазы в экстрактах из узлов кущения растений сортов Молдова 5 и Миссия в динамике времени, определяемая согласно методу, описанному в главе 2.2.4. в течение нескольких лет исследований сохраняется более высокой у опытных вариантов.

Эти исследования были проведены в период, начиная с 2015 и кончая 2018 годом. Диаграммы, приведенные на рисунке 4.3. А и В, независимо от варианта, сорта, года

культивирования и обработки семян перед посевом раствором биостимулятора *Реглалг*, в общем сходны. В то же время, можно заметить существенные количественные различия между отдельными вариантами опыта, как у растений разного возраста, так и у исследованных сортов. В экстрактах из узлов кущения обоих сортов пшеницы, с увеличением возраста растений и углублением их зимнего покоя, активность каталазы постепенно снижалась. Её значение достигало минимума в экстрактах, выделенных из узлов кущения 145-дневных растений (в феврале месяце). Затем, в конце зимы и ранней весной, активность каталазы резко возрастала, достигая уровня, сравнимого с тем, который отмечен в экстрактах из 60-дневных проростков. Хотя качественно, данные, которые получены в разные годы, практически сходны, следует обратить особое внимание на несколько существенных различий между результатами, полученными в опытных и контрольных вариантах, независимо от года культивирования и сорта пшеницы.

Во-первых, минимальное значение активности каталазы во всех вариантах опыта наблюдалось в экстрактах из узла кущений растений 145-дневного возраста. Во-вторых, активность каталазы в экстрактах из узла кущения опытных вариантов обоих сортов пшеницы была ниже, чем в соответствующих экстрактах из узла кущений контрольных растений. В-третьих, у растений опытных вариантов активность каталазы в экстрактах из узлов кущения в период осенне-зимней адаптации к низким температурам падала круче, а ее повышение в зимне-весенний период (142-й и 160-й день) осуществлялось быстрее. Вследствие этого, конечный уровень активности каталазы (на 160-й день) у опытных растений был выше, по сравнению с растениями контрольного варианта. Дополнительно следует обратить внимание на тот факт, что у сорта Миссия, в период с наименьшей активностью каталазы в экстрактах из узла кущения контрольного и опытного вариантов (на 145-й день), ее величина была ниже, а на 180-й день выше, чем ее значения в соответствующих экстрактах из узла кущения сорта Молдова 5. Данные научной литературы свидетельствуют о том, что для адаптации растений к отрицательным температурам, необходимо усиление метаболизма [159, 142, 117]. Активация метаболизма происходит благодаря экспрессии новых структурных генов [168].



**Рисунок 4.3.** Динамика активности каталазы в экстрактах из узлов кушения растений пшеницы сорта Молдова 5 (А) и Миссия (В) разного возраста (65, 80, 110, 145, 162 и 160 дней), полученных из семян, обработанных водой (контроль), или раствором биостимулятора *Реглалг*, разбавленного водой в соотношении 1/200 (опыт).

В комплексе, указанные процессы вызывают индукцию образования активных форм кислорода [206, 204]. Как следствие, для гашения активных форм кислорода, реализуется

активация каталаз, пероксидаз и других перекись расщепляющих соединений [211]. В свете отмеченного, можно сделать следующие заключения:

1. На этапе специфической адаптации растений пшеницы к низким положительным или отрицательным температурам, в переходный период осень-зима или зима-весна, процессы адаптации к окружающим температурам у растений более морозоустойчивого сорта Миссия проходят быстрее и на более высоком уровне, по сравнению с аналогичными процессами, проходящими в клетках узлов кущения менее морозостойкого сорта, Молдова 5.

2. Адаптация к осенне-зимним и зимне-весенним условиям растений, полученных из семян обоих сортов пшеницы, обработанных биостимулятором *Реглалг*, происходит быстрее и более эффективно, по сравнению с теми, которые характерны для растений контрольных вариантов.

#### **4.3. Динамика содержания растворимых сахаров в клетках узла кущения пшеницы в осенне-зимний и в зимне-весенний периоды**

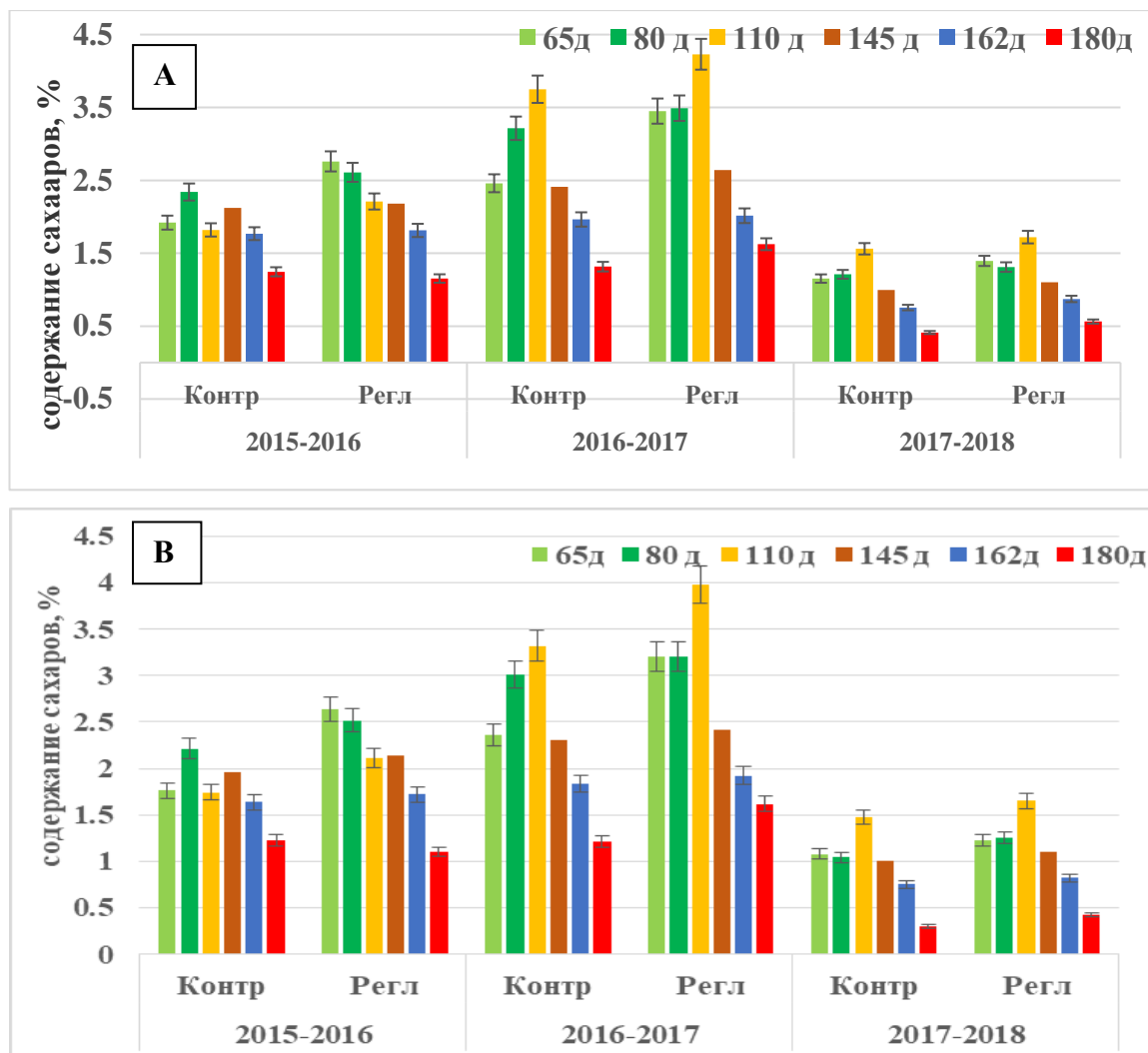
Согласно многочисленным данным научной литературы [168, 117, 169], адаптация и устойчивость растений к низким температурам и морозу существенно зависит от содержания растворимых сахаров в их органах. Более того, шведский селекционер и физиолог Акерман В., на основе результатов исследований с озимой пшеницей, выявил тесную корреляционную связь между содержанием сахаров в тканях и морозоустойчивостью растений [16]. Также известно, что перезимовка растений озимой пшеницы определяется выживанием клеток узла кущения, из которых в полевых условиях, в случае отмирания корней и листьев возможно восстановление целого растения [16]. В связи с этим, мы исследовали влияние обработки раствором биостимулятора *Реглалг* семян пшеницы перед посевом на содержание растворимых сахаров в клетках узла кущения на разных этапах перезимовки выращенных растений пшеницы сорта Молдова 5 и Миссия, полученные данные приведены на рисунке 4.4.

Динамика изменения содержания сахарозы в клетках узла кущения растений сорта Молдова 5 и Миссия, в осенне-зимнее время, имеет некоторые общие и специфические тенденции. Общей является тенденция к существенному снижению содержания сахаров в клетках узла кущения растений, начиная с 145-суточного возраста. В отличие от каталазы, активность которой в экстрактах узла кущения растений 162-дневного и 180-дневного возраста повышалась, (рис. 4.3.), содержание сахаров в эти периоды продолжало падать, (рис. 4.4.). По-видимому, это связано с тем, что в зимне-весенний выход из покоя растения

для своей жизнедеятельности используют преимущественно растворимые сахара, в связи с чем их содержание продолжает падать, хотя при этом, из-за активации метаболизма, наблюдается повышение активности перекись расщепляющих соединений, (рис. 4.3.). Из этого следует, что для того, чтобы сделать обоснованные выводы о регуляции активности метаболизма в растениях пшеницы, в период осенне-зимнего и зимне-весеннего роста, следует одновременно анализировать быстрые и медленно реагирующие процессы. К быстро регулируемым процессам относятся сдвиги в активности каталаз и других перекись расщепляющих соединений. Более инерционными являются реакции превращения полимерных соединений в мономеры, необходимые для образования новых клеточных структур и энергии.

Другой важной специфической особенностью метаболизма сахаров является влияние предпосевной обработки семян раствором биостимулятора *Реглалг* на процессы адаптации исследуемых сортов пшеницы к низким положительным температурам и к морозу. У обоих сортов пшеницы, при анализе растений каждого возраста, содержание растворимых сахаров проявило ярко выраженную тенденцию быть выше в клетках узла кущения опытных растений, по сравнению с таковым содержанием у контрольных растений. Если учитывать приведенные выше данные о более низкой активности каталаз в экстрактах из узлов кущения 145-дневных растений (рис. 4.3.), а также данные о более полном использовании запасных веществ эндосперма для роста и адаптации к зимним условиям растений генотипов пшеницы с более высокой устойчивостью к морозу [13], можем заключить, что наши данные свидетельствуют о более интенсивном превращении в сахара запасных веществ эндосперма опытных растений.

Определение суммы сахаров в клетках узла кущения пшеницы проводили согласно методу, описанному в главе 2.3.3.4. На рисунке 4.4. приведена динамика накопления суммы сахаров в клетках узла кущения контрольных (необработанных) и опытных (обработанных биостимулятором *Реглалг* в концентрации 1/200) семенах, растениях пшеницы сорта Миссия (В) и сорта Молдова 5 (А). В зимний период содержание сахаров в узлах кущения накапливается, но с наступлением весеннего периода их содержание резко падает. Различия между сортами являются незначительными. У сорта Молдова 5 (рис. 4.4. А) содержание сахаров в среднем по всем годам было на 0,24 – 0,46% выше, по сравнению с их содержанием у сорта Миссия (рис. 4.4. В).



**Рисунок 4.4.** Динамика изменения суммы сахаров в клетках узлов кущения растений пшеницы сорта Молдова 5 (А) и Миссия (В), выращенных из семян, обработанных перед посевом водой (контроль) или биостимулятором *Реглалг*, разбавленным водой в соотношении 1/200 (опыт).

Согласно исследованиям, описанным в работе [12], в процессе закаливания растений синтез сахаров снижается тем сильнее, чем выше зимостойкость сорта. В наших исследованиях данная закономерность подтвердилась. Благодаря этому, мы можем утверждать, что метаболические процессы в растениях сорта Миссия происходят интенсивнее, поэтому накопление сахаров в клетках узла кущения ниже, по сравнению с тем, который наблюдался в клетках узла кущения растений сорта Молдова 5. Установлено, что применение биостимулятора *Реглалг* положительно влияет на скорость и количество накопления сахаров в клетках узла кущения озимой пшеницы в среднем на 5 – 8%, если усреднить данные, полученные в разные годы исследований. Сахара являются высокоэнергетическими углеводами, что отражается на скорости индукции

метаболических процессов при выходе растений пшеницы из зимнего покоя. Успешная перезимовка и ускоренный рост в весенний период является первым шагом на пути к увеличению продуктивности растений.

Проведение экспериментов на протяжении нескольких лет, с использованием биостимулятора *Реглалг*, дало возможность установить, что из семян, которые подверглись обработке этим биостимулятором, образовались растения, у которых весенняя кустистость была выше, чем у растений контрольных вариантов. Кустистость растений пшеницы варьировала в осеннее время, но в весеннее время она устанавливалась на постоянном уровне. В среднем, по всем исследуемым сортам, степень кустистости растений, полученных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг* достигала 1,3 – 1,8, тогда как у растений контрольных вариантов степень кустистости варьировала между 1,1 – 1,6. Четкой закономерности различий между сортами по степени кустистости в разные годы не наблюдалось, так как весенняя кустистость разных генотипов варьировала из года в год. Несомненно, однако, что во все годы проведения исследований с разными сортами пшеницы, применение биостимулятора *Реглалг* позволяло увеличить кустистость в среднем на 20%.

**Таблица 4.3. Термофилокрон генотипов пшеницы Молдова 5 и Миссия с обработкой семян биостимулятором *Реглалг* (опыт) в концентрации 1/200 и без обработки (контроль) за 2017г.**

Сорта	Варианты	Дни развития, дн.	Средняя температура за период роста, °С
<b>Период между развитием первого и второго листа</b>			
Молдова 5	Контроль	22	11,8 (±0,3)
	<i>Реглалг</i> 1/200	20	11,6 (±0,2)
Миссия	Контроль	21	11,9 (±0,3)
	<i>Реглалг</i> 1/200	19	11,7 (±0,3)
<b>Период между развитием второго и третьего листа</b>			
Молдова 5	Контроль	15	15,2 (±0,8)
	<i>Реглалг</i> 1/200	14	14,9 (±0,7)
Миссия	Контроль	14	15,7 (±0,9)
	<i>Реглалг</i> 1/200	14	14,8 (±0,8)
<b>Период развития между третьим и четвертым листом</b>			
Молдова 5	Контроль	7	20,8 (±0,7)
	<i>Реглалг</i> 1/200	5	20,2 (±0,8)
Миссия	Контроль	6	20,5 (±0,9)
	<i>Реглалг</i> 1/200	5	20,2 (±0,9)
<b>Период между развитием четвёртого и фланговым листом</b>			
Молдова 5	Контроль	6	19,3 (±0,9)
	<i>Реглалг</i> 1/200	5	19,6 (±1,1)
Миссия	Контроль	6	20,1 (±0,9)
	<i>Реглалг</i> 1/200	5	20,4 (±0,9)



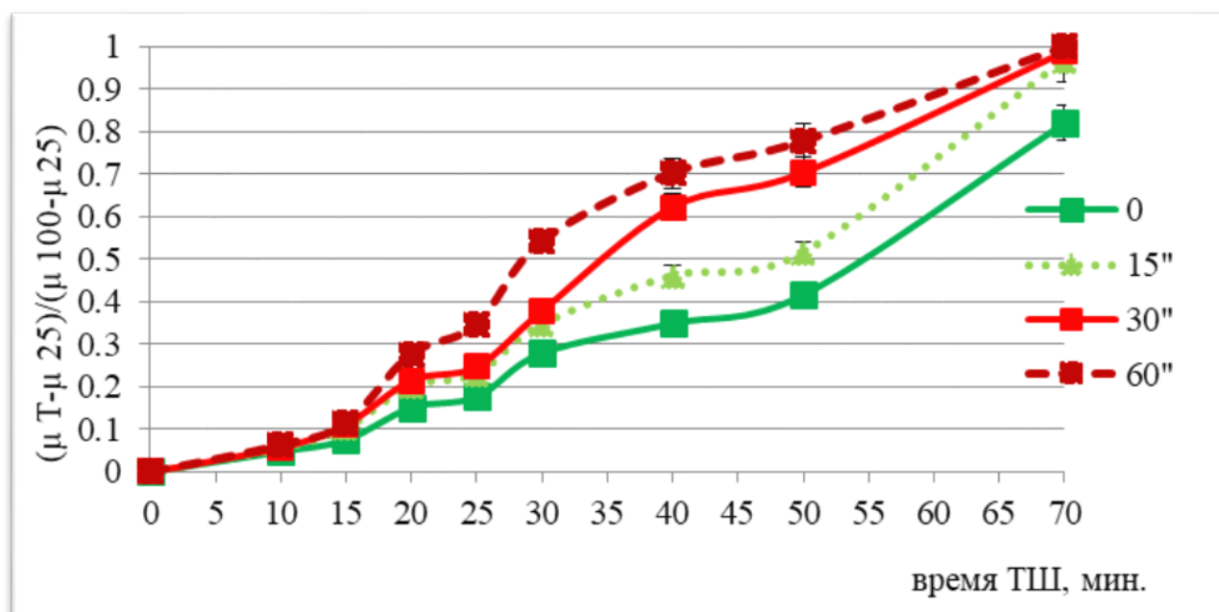
Данные, приведенные в таблице 4.3. демонстрируют, что усиленный рост растений пшеницы сортов Молдова 5 и Миссия начинается сразу после их выхода из зимнего покоя. У сорта Миссия отслеживалась тенденция к ускоренному росту и развитию растений, в результате чего отдельные фазы развития завершались на 1 - 2 дня раньше, по сравнению с их прохождением у растений сорта Молдова 5 (таб. 4.3.). Приведенные в таблице данные положительно коррелируют с теми, которые выявлены для активности каталазы и содержания сахаров в клетках узла кущения растений указанных сортов пшеницы (рис. 4.4.). Таким образом, обработка семян биостимулятором *Реглалг* приводит к ускорению фаз развития растений пшеницы в среднем на 1 - 2 дня. Анализ данных, приведённых в таблице 4.3., свидетельствует о том, что при средней температуре окружающей среды 11°C формирование второго листа занимает в среднем 20 дней. В этих же условиях у растений, полученных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, его образование завершается на 2 дня раньше. В последующие периоды температура окружающей среды возрастала, что привело к ускорению формирования следующих листьев. При этом у растений, полученных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, их образование происходило раньше.

#### **4.4. Устойчивость листьев пшеницы к высоким температурам**

Для оценки жизнеспособности растений после их выхода из зимнего покоя после перезимовки отбирали листья второго яруса одинаковой толщины и размера и определяли их устойчивость к высоким температурам. Как известно, цитоплазма клетки растений содержит электролиты - анионы, катионы и клеточные метаболиты. Удерживание электролитов внутри клеток обеспечивается клеточными мембранами. В результате воздействия теплового шока, мембраны теряют функциональную целостность, что приводит к выходу электролитов. Скорость и уровень выхода электролитов увеличиваются пропорционально степени деградации клеточных мембран, которая, в свою очередь, зависит от дозы теплового шока, теплоустойчивости мембран, а также от способности клеток восстанавливать тепловые повреждения мембран [65, 133]. При полной деградации клеточных мембран процесс выхода электролитов происходит до уравнивания градиента по обе стороны мембран. Электропроводность (количество электролитов) в среде инкубации определяется кондуктометрическим методом [34].

Данные, приведенные на рисунке 4.5., свидетельствует о том, что динамика и уровень выхода электролитов зависят от продолжительности воздействия теплового шока (ТШ), вызванного экспозицией при 48°C и времени измерения электропроводности после

воздействия ТШ. В контрольном варианте (рис. 4.5.) экспоненциальная фаза выхода электролитов начинается после воздействия ТШ продолжительностью больше 10 минут. В этом интервале кривая увеличения утечки электролитов тем круче, чем длительнее интервал инкубации дисков при 25°C после воздействия ТШ. Повышение продолжительности инкубации фрагментов листьев при 25°C вызывало увеличение скорости выхода электролитов тем более существенно, чем больше до этого была продолжительность воздействия ТШ. Указанные закономерности свидетельствуют о том, что уровень и скорость восстановления повреждений, вызванных экспозицией листовых дисков при 48°C в течение 10 минут, достаточны для увеличения утечки электролитов на уровне выше контроля. При увеличении продолжительности теплового шока более 10 минут уровень необратимых повреждений возрастает пропорционально повышению периода воздействия ТШ. В связи с этим, угол наклона кривой, описывающей зависимость уровня утечки электролитов от периода инкубации при 25°C после воздействия ТШ, увеличивается с увеличением температуры ТШ.

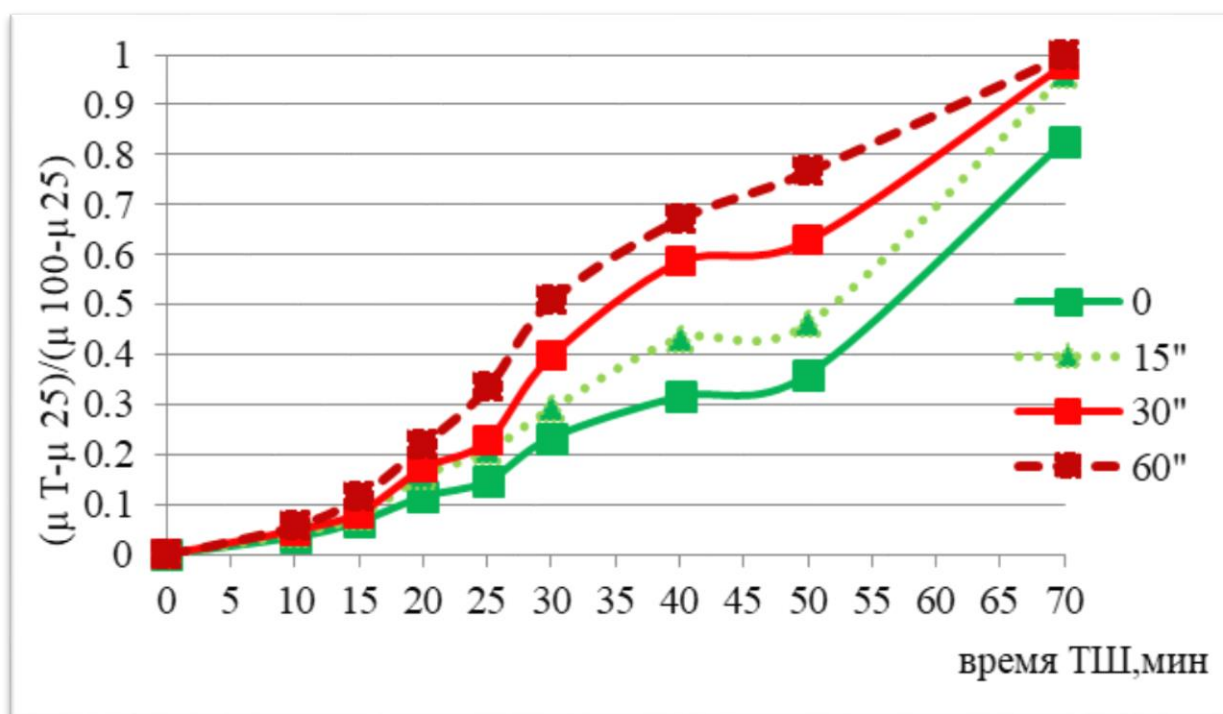


**Рисунок 4.5. Влияние продолжительности ТШ при температуре 48°C в течение 0, 15, 30 и 60 минут на относительную утечку электролитов в разные периоды после его воздействия на сегменты листьев растений пшеницы сорта Молдова 5, полученных из семян, необработанных препаратом *Регалг* (контроль).**

При увеличении продолжительности инкубации при температуре 25°C больше 50 минут, повреждение сегментов листьев становится необратимым. Об этом свидетельствует снижение расстояния между кривыми, измеряемыми через 70 минут после воздействия разными дозами ТШ. При продолжительности инкубации сегментов листьев менее 50

минут эффективность восстановления повреждений уменьшается пропорционально увеличению температуры ТШ.

Динамика кривых утечки электролитов из сегментов листьев растений, полученных из семян, обработанных *Реглалгом*, свидетельствует о благоприятном воздействии препарата на теплоустойчивость растений (рис. 4.6.). Доза ТШ и время после ее воздействия, при которых выход электролитов достигает 50%, являются базовыми для определения термоустойчивости растений. Если после воздействия ТШ в течение 0 и 60 минут при температуре 48°C через 40 мин инкубации при 25°C, из сегментов листьев контрольных растений вытекло 34% и 70% электролитов (рис. 4.5.), тогда из сегментов листьев опытных растений, в подобных вариантах опыта (рис. 4.6.), вытекло соответственно лишь 31% и 68% электролитов. Это указывает на большую способность сегментов листьев опытных растений удерживать электролиты. Следовательно, листья опытных растений характеризуются большей устойчивостью к тепловому стрессу, по сравнению с листьями контрольных растений.



**Рисунок 4.6.** Влияние продолжительности ТШ при температуре 48°C в течение 0, 15, 30 и 60 минут на относительную утечку электролитов в разные периоды после его воздействия на сегменты листьев растений пшеницы сорта Молдова 5, полученных из семян, обработанных препаратом *Реглалг* (опыт).

В целом, полученные результаты свидетельствуют о том, что предпосевная обработка семян препаратом *Реглалг* способствует как увеличению начальной

теплоустойчивости растений, так и их способности восстанавливать повреждения, что обеспечивает их более высокую жизнеспособность в условиях экстремальных температур. Это дает опытным растениям дополнительные преимущества к тем, которые связаны с избеганием вредного воздействия стрессовых температур, благодаря более глубокому погружению в почву узла кущения растений, полученных из семян, обработанных перед посевом препаратом *Реглалг* (см. параграф 4.1), что содействует избеганию вредного влияния на растения зимних морозов, летней жары и засухи.

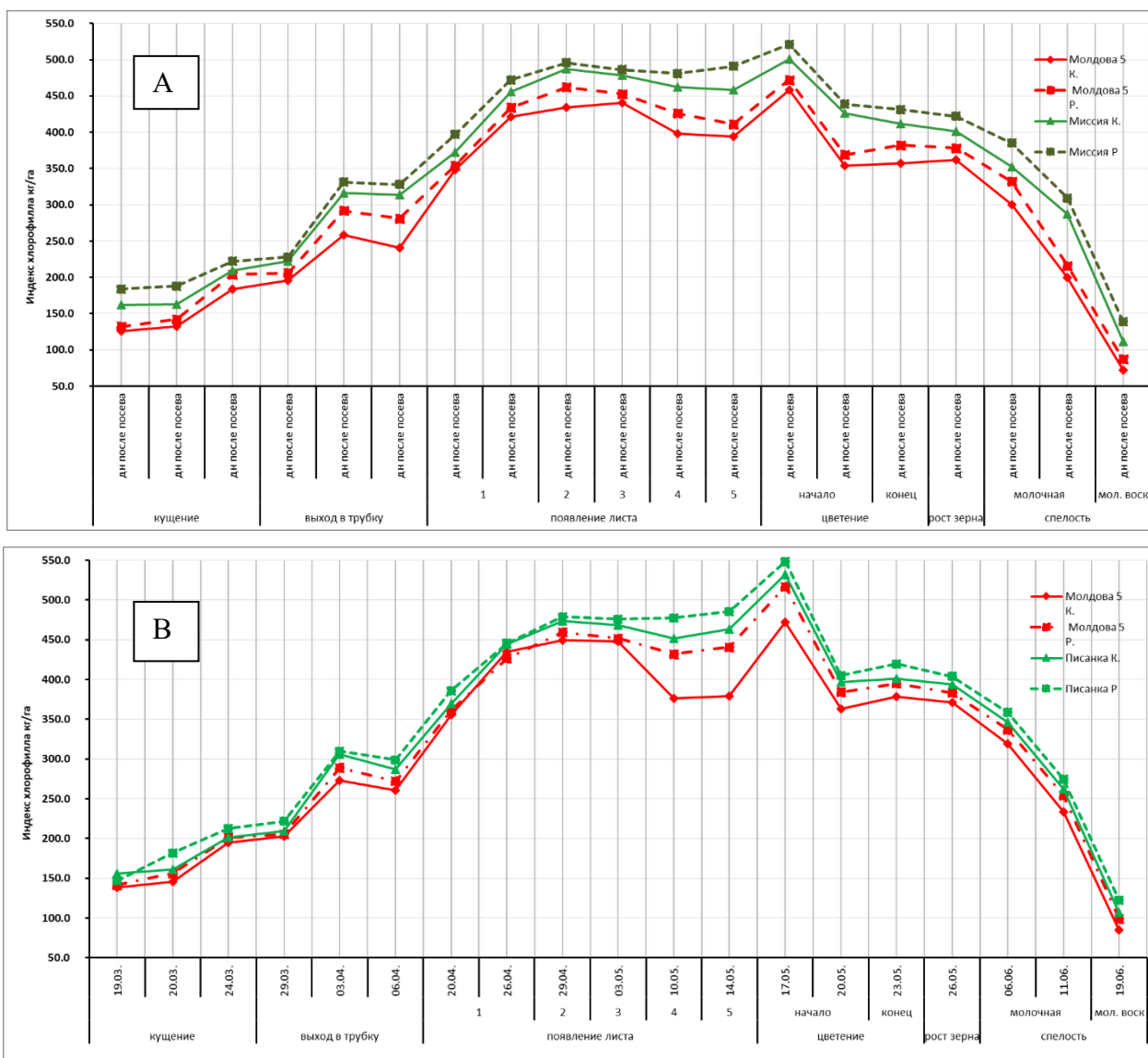
Таким образом, суммарный эффект от одновременного влияния препарата *Реглалг* на устойчивость растений к высоким температурам и морфологических изменений, содействующих избеганию влияния этих температур, обеспечивает их более высокую жизнеспособность и продуктивность в изменяющихся условиях окружающей среды. В целом, под влиянием препарата *Реглалг* создаются более благоприятные условия для развития растений в осенний (холодный) период года [164, 44] и для более продуктивного использования влаги в весенний и летний (засушливый) периоды, по сравнению с контрольными растениями. Это все можно выразить в таких показателях, как рост и развитие листовой поверхности, накопление хлорофилла в динамике развития растений, более эффективное функционирование фотосинтетического аппарата и т.д.

#### **4.5. Влияние биостимулятора *Реглалг* на динамику изменения индекса хлорофилла посевов растений пшеницы в различные периоды вегетации**

Для оценки состояния посевов пшеницы и определения влияния биостимулятора *Реглалг*, проводились измерения индекса хлорофилла посевов в течение всего периода вегетации. После выхода растений из зимнего покоя было выявлено, что независимо от сорта, наибольшие показатели накопления индекса хлорофилла были характерны для растений, полученных из семян, которые перед посевом были обработаны биостимулятором *Реглалг* (рис. 4.7.). Между сортами установлены четкие различия по величине индекса хлорофилла посева в каждый период проведения измерений. Можно также заметить, что у каждого из исследуемых сортов индекс хлорофилла растений, полученных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, превосходил по величине значение того, который был характерен для контрольного посева.

Из приведенных на рисунке 4.7. данных видно, что в обоих годах проведения исследований, начиная с марта месяца, с начала интенсивной вегетации, и вплоть до наступления фазы цветения и колошения в июне месяце, наблюдалось повышение индекса хлорофилла посевов. С наступлением фазы формирования и роста зерна в колосе замечено

быстрое снижение индекса хлорофилла, которое продолжалось вплоть до полной гибели растений – в конце фазы молочно-восковой спелости зерна. Сравнивая динамику значений индекса хлорофилла посевов в период вегетации растений исследуемых сортов в 2018 и в 2021 году, обнаружено, что у исследуемых сортов она сходна. В то же время, в течение всего периода вегетации, индекс хлорофилла посевов пшеницы сорта Молдова 5 был ниже, чем у пшеницы сортов Миссия и Писанка. Важно отметить, что индекс хлорофилла опытных растений проявлял тенденцию быть выше, чем у контрольных растений, независимо от сорта пшеницы.



**Рисунок 4.7.** Динамика значений индекса хлорофилла посевов у сортов пшеницы Молдова 5 и Миссия, выращенных в 2018 году (А), и сортов пшеницы Молдова 5 и Писанка, выращенных в 2021 году (В) из семян, обработанных водой (контроль) или биостимулятором *Реглалг*, разбавленным водой в соотношении 1/200 (опыт)

Мониторинг значений индекса хлорофилла в период развития растений позволяет оценить состояние посевов в течение всего времени вегетации растений пшеницы, что дает возможность своевременно принимать агротехнические меры для предотвращения последствий от воздействия неблагоприятных факторов окружающей среды на растения. Определение индекса хлорофилла является быстрым, доступным и мало затратным методом. Он дает возможность оценить не только состояние посева, но и различие между сортами по устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды и скорости созревания растений. Полученные данные свидетельствуют о перспективности применения этого метода для скрининга и оптимизации применения биостимуляторов в растениеводстве, с целью повышения количества и качества урожая.

#### **4.6. Влияние биостимулятора *Реглаз* на динамику содержания полипептидного комплекса RuBisCo в флаговом листе пшеницы**

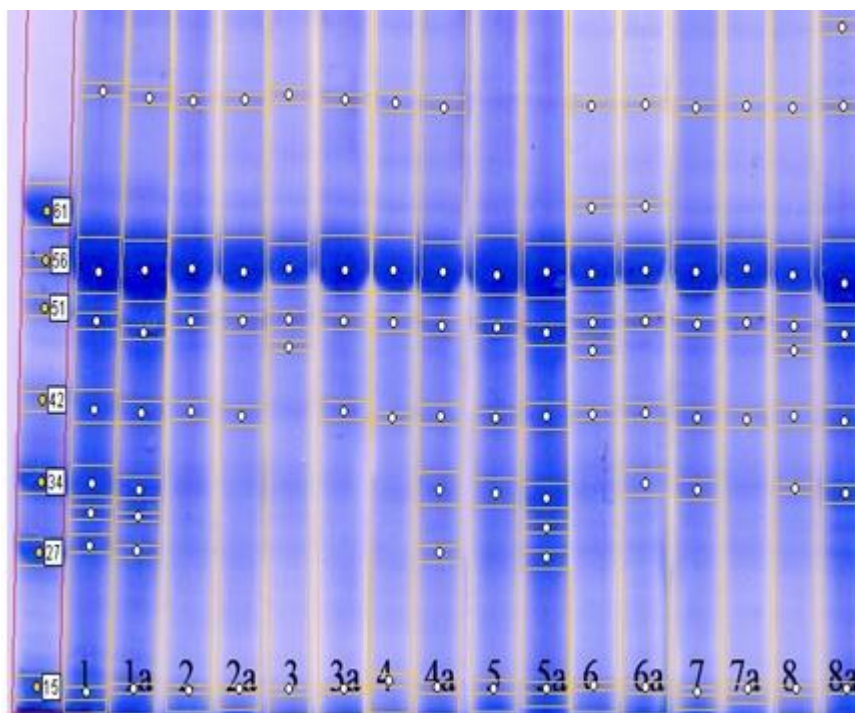
Фотосинтез является одним из наиболее чувствительных процессов к изменениям температуры окружающей среды. Интенсивность фотосинтеза зависит от сложных взаимодействий между хлоропластами и цитоплазмой клетки, которые варьируют в зависимости от интенсивности стрессовых факторов и возраста растений. Указанные факторы влияют на количественные и качественные показатели состояния одного из главных ферментов фотосинтеза, D-рибулозо-1,5дифосфат карбоксилазы / оксигеназы (КФ 4.1.1.39 RuBisCo). Этот компонент занимает до 60% от общего содержания растворимых белков растительной клетки [218, 209]. Благодаря этому, по его содержанию можно судить об изменениях, которые происходят в клетке в связи с воздействием биотических и абиотических стрессовых факторов на протекание процессов метаболизма, биосинтеза белка и общего состояния растений [197, 117, 137].

Действие неблагоприятных факторов на растения приводит к изменению экспрессии многих структурных генов [99, 65], что, в свою очередь, отражается на функциональном состоянии клетки. Физиологическое состояние клетки меняется благодаря многочисленным перестройкам ультраструктуры мембран клетки и клеточных органелл, в том числе и хлоропластов. Согласно литературным данным, воздействие теплового шока приводит к количественным изменениям макромолекул в хлоропластах пшеницы [61], а также к изменению ультраструктуры хлоропластов [149].

Процессы старения растительных организмов усиливаются по мере воздействия на растение неблагоприятных температур. Для снижения их воздействия широко применимы различные агротехнические приемы, задачей которых является снизить пагубное влияние

неблагоприятных факторов среды. В связи с этим, было исследовано изменение содержания полипептидов RuBisCo в флаговом листе в период созревания зерна в колосе различных сортов озимой мягкой пшеницы.

В экспериментах использовали 8 сортов озимой мягкой пшеницы молдавской и украинской селекции (Молдова 5, Молдова 11, Молдова 77, Молдова 614, Лэутар, Писанка, Куяльник, Эпоха). Результаты электрофореза экстрактов из флагового листа растений пшеницы, в денатурирующих условиях, приведены на рисунке 4.3. На электрофореграммах выявлены полипептиды с молекулярной массой от 15 до 60 килодальтон (кДа). Особое внимание уделялось содержанию именно этих полипептидов, поскольку они представляют большую и малую субъединицу RuBisCo.

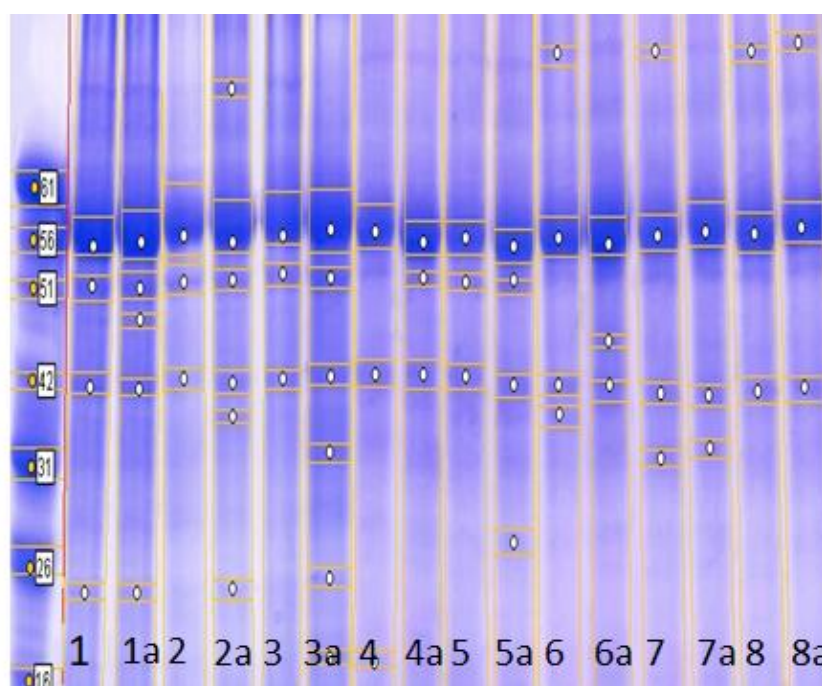


**Фотография. 4.3. Электрофореграмма полипептидов, экстрагированных из флагового листа контрольных и опытных растений пшеницы, находящихся в фазе колошения. 1 - 8 и 1a - 8a, соответственно представляют экстракты из контрольных и опытных вариантов растений пшеницы сортов Молдова 5, Молдова 77, Молдова 11, Лэутар, Молдова 614, Писанка, Куяльник и Эпоха. С левой стороны приведена электрофореграмма молекулярных маркеров от 61 до 15 кДа.**

Из фотографии 4.3. видно, что интенсивность полос, характеризующих содержание большой и малой субъединицы RuBisCo (с молекулярными массами 15 и 56 кДа) проявила общую тенденцию быть выше в экстрактах, выделенных из флагового листа растений, которые получены из семян, обработанных перед посевом раствором биостимулятора

*Реглалг.* Очевидно, с этим связан более высокий индекс хлорофилла посевов опытных растений по сравнению с контрольными, см. раздел 4.5. Подчеркнем, что отмеченная выше тенденция была характерна для всех исследованных сортов пшеницы.

Электрофореграмма полипептидов, выделенных из флагового листа растений, которые находились в стадии восковой спелости зерна в колосе, приведена на фотографии 4.4. Отметим, что в этот период развития растений пшеницы, флаговый лист терял свою зеленую окраску. Именно поэтому интенсивность полос малой и большой субъединицы RuBisCo на электрофореграммах стала существенно слабее. Как и для предыдущей фазы развития, интенсивность полос, характеризующих большую субъединицу RuBisCo (56 кДа) на электрофореграммах экстрактов из флагового листа опытных растений, как правило, была выше, по сравнению с той, которая была характерна для электрофореграмм экстрактов из флагового листа контрольных растений.



**Фотография. 4.4.** Электрофореграмма полипептидов, экстрагированных из флагового листа контрольных и опытных растений пшеницы, находящихся в фазе молочной спелости зерна в колосе. 1 - 8 и 1a - 8a, соответственно представляют экстракты из контрольных и опытных вариантов растений пшеницы сортов Молдова 5, Молдова 77, Молдова 11, Лэутар, Молдова 614, Писанка, Куяльник и Эпоха. С левой стороны приведена электрофореграмма молекулярных маркеров от 61 до 15 кДа.

В целом, приведенные данные подтверждают сделанные ранее выводы о том, что растения, полученные из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, являются более



жизнеспособными, благодаря чему они позже переходят в фазу созревания зерна в колосе и гибели растений. Указанные выше данные дают основание считать, что, благодаря большому содержанию белков, определяющих интенсивность фотосинтеза, и большому периоду их активности в листьях, ожидаемый урожай растений опытных вариантов будет выше, чем у растений контрольных вариантов.

#### **4.7. Роль флагового листа и активности фотосистемы II в формировании урожая растений пшеницы, выращенных из семян, обработанных биостимулятором** *Реглалг*

Продуктивность растений пшеницы оценивают по накоплению общей биомассы (преимущественно в надземной части) и биомассы зерна. С годами, благодаря достижениям селекции, увеличился не только урожай сортов пшеницы, но и его доля от общей биомассы надземной части растения. У современных сортов пшеницы она достигает 0,55 [191, 224]. Согласно результатам исследований [280], до 90 - 95% сухой биомассы зерна создается благодаря процессу фотосинтеза, проходящего во всех листьях растений и только 5 - 10% их биомассы образуется благодаря фотосинтезу в стебле, колосе, влагалище листьев и осях. Именно по этой причине, как правило, величину ассимилирующей поверхности растений зачастую характеризуют только площадью листовой поверхности. Об этом свидетельствуют работы, посвященные изучению влиянию площади листьев на урожайность, продуктивность и ее элементы [227, 281]. В результате этих исследований была установлена сопряженность между урожаем и площадью листовой поверхности. Учитывая это, специалисты рекомендуют создавать такие посевы и условия агротехники растений озимой пшеницы, при которых показатель индекса листовой поверхности достигает 40 - 60 тысяч м<sup>2</sup>/га [317, 315]. В то же время, имеются сведения [183] о том, что в результате интенсивного испарения воды через устьица, большая площадь листьев может приводить к падению засухоустойчивости и жаростойкости растений. Кроме того, согласно данным В.В. Маймистова [182], засухоустойчивые генотипы пшеницы в период налива зерна имеют повышенные, но не самые высокие показатели облиственности [170]. В этот период высокую ассимилирующую активность имеют только верхние листья, размер которых тесно коррелирует с продуктивностью колоса.

Коэффициент корреляции между площадью листьев и такими показателями, как масса зерна в колосе, количество зерен в колосе, и масса 1000 зерен составляет +0,65 - 0,97, +0,48 - 0,97 и +0,22 - 0,96. соответственно [170, 159]. В связи с этим, автор сделал вывод о необходимости селекции сортов с высокой продолжительностью периода сохранения

жизнеспособности именно этих листьев. Согласно работам В.И. Лукьянюка и В.Е. Долгодворова [61], суточные приросты сухого вещества в период после инициации фазы колошения, в значительной мере обусловлены продуктивностью фотосинтеза на единицу листовой поверхности. В то же время, по мнению некоторых авторов [170], увеличение площади листьев не всегда влияет положительно на урожай злаков. По их данным фотосинтез листьев злаков играет ведущую роль в определении продуктивности растений только в первой половине вегетации, тогда как, начиная с фазы колошения, все большее значение имеет фотосинтез в таких органах, как колос и стебель [51]. Согласно данным некоторых исследователей, доля фотосинтеза колоса в снабжении зерновок пластическими веществами составляет 10 - 40%, 50 - 60% или даже 90% [170, 184, 318, 316].

Указанные выше данные свидетельствуют о том, что единого мнения о роли различных органов в определении продуктивности злаковых культур пока нет. В то же время, не вызывает сомнения, что именно фотосинтез листьев играет основную роль в обеспечении пластическими веществами растений пшеницы, находящихся на разных этапах формирования и созревания зерна в колосе. С практической точки зрения, особый интерес представляет выявление специфической роли активности фотосинтеза в флаговом листе пшеницы, который появляется последним и сохраняет высокую активность в фазе формирования и налива зерна в колосе.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что для повышения эффективности выращивания растений необходимы радикальные изменения не только в их селекции, но и в технологиях выращивания в условиях, специфичных для каждой местности. Некоторые из указанных проблем можно решить при помощи биостимуляторов [10, 320, 263]. Обработка семян перед посевом и растений в период вегетации биостимуляторами [16, 48] оказывает благотворное влияние на устойчивость к экстремальным температурам и продуктивность растений. В отличие от синтетических средств защиты растений, они не оказывают негативного воздействия на окружающую среду. Следовательно, они совместимы с требованиями органического сельского хозяйства [319]. Хотя устойчивость растений к действию стресс-факторов генетически детерминирована, процессы их адаптации можно оптимизировать, обрабатывая растения биостимуляторами [320]. В свете указанного мы исследовали влияние предпосевной обработки семян пшеницы раствором биостимулятора *Реглалг*, а также активность фотосинтеза в флаговом листе растений на урожай трех сортов озимой пшеницы, в зависимости от специфики условий года.

Исследования проводили с растениями озимой пшеницы сортов Молдова 5, Миссия и Куяльник. Численные значения морфологических параметров флагового листа растений

указанных сортов пшеницы, выращенных в 2016, 2017 и 2018 году, приведены в таблице 4.4. Они свидетельствуют, что независимо от года культивирования, по величине площади и длине листьев, сорта закономерно имеют тенденцию располагаться в следующем порядке: Молдова 5 > Миссия > Куяльник. Следует отметить исключения из этого правила. У сорта Миссия, по сравнению с двумя остальными сортами пшеницы, относительная ширина и длина флагового листа не всегда соответствовала указанной закономерности. Так, у растений, выращенных в 2016 году, длина и ширина флагового листа растений этого сорта достоверно не отличались от параметров, характерных для сорта Куяльник. В то же время, в 2018 году ширина флагового листа растений этого сорта проявила тенденцию быть ниже, чем у сорта Куяльник.

**Таблица 4.4. Влияние предпосевной обработки семян озимой пшеницы водой (контроль) или биостимулятором *Реглалг*, разбавленным водой в соотношении 1/200 (опыт), на параметры, характеризующие площадь флагового листа растений пшеницы сортов Молдова 5, Миссия и Куяльник, выращенных в 2015 – 2018 годах.**

Сорта	2015 – 2016			2016 – 2017			2017 – 2018		
	Площадь, см <sup>2</sup>	Длина, см	Ширина, см	Площадь, см <sup>2</sup>	Длина, см	Ширина, см	Площадь, см <sup>2</sup>	Длина, см	Ширина, см
<b>Контроль</b>									
Молдова 5	18,9(±0,2)*	21,8*	<i>1,14*</i>	20,2(±0,2)*	28,3*	<i>1,18*</i>	21,8(±0,1)*	29,0*	1,21*
Миссия	15,8(±0,1)*	18,4	1,16*	19,3(±0,1)*	23,3*	1,27*	19,5(±0,1)*	24,3*	1,15*
Куяльник	14,7(±0,2)*	17,2*	1,12*	18,9(±0,2)*	20,0*	1,14*	<i>19,1(±0,3)*</i>	20,5*	<u>1,17*</u>
НСР (0,5)	1,82	0,64	0,017	0,38	1,26	0,02	1,14	0,98	0,032
<b>Опыт</b>									
Молдова 5	20,1(±0,3)*	22,8*	1,20*	22,4(±0,1)*	29,9*	<i>1,31*</i>	22,9(±0,3)*	30,5*	1,29*
Миссия	<i>16,8(±0,2)*</i>	<i>19,3*</i>	1,22*	20,9(±0,2)	25,5*	1,37*	21,3(±0,3)*	27,4*	<i>1,25*</i>
Куяльник	<i>15,4(±0,2)*</i>	<i>18,8*</i>	1,16*	19,6(±0,3)*	20,8	<i>1,29*</i>	19,7(±0,1)*	21,1*	<i>1,26*</i>
НСР (0,5)	1,21	0,51	0,012	0,32	1,32	0,031	1,02	1,12	0,028

Примечания: 1. - \* отмечены варианты, между которыми различия достоверны на уровне 95%; 2. – в случае если в колонке все цифры отмечены звездочками, цифровые значения двух вариантов, между которыми различия не достоверны на уровне 95%, записаны шрифтом италик. Математическая обработка данных представлена в приложении 5, таблицы 9.

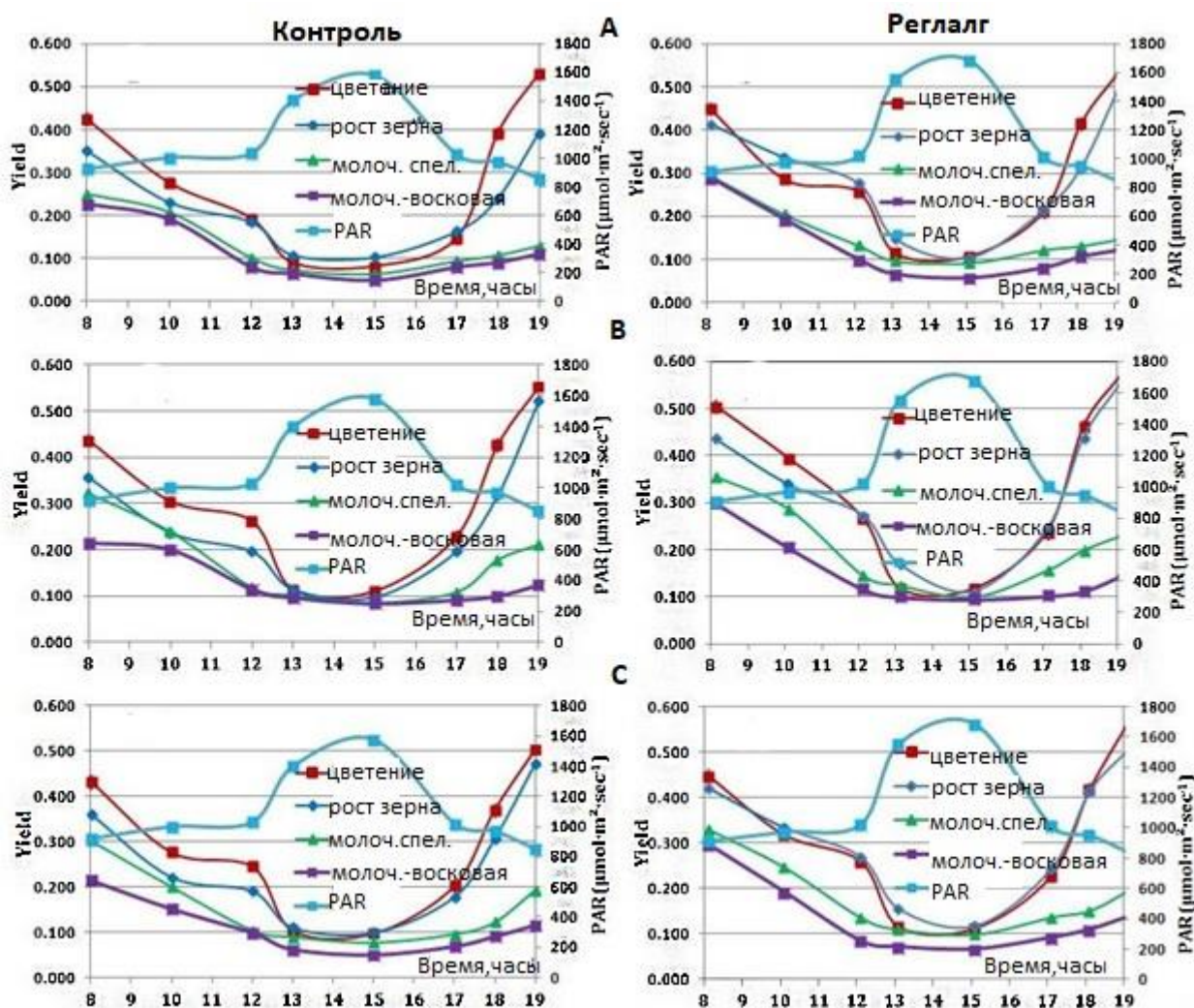
Несмотря на это, в 2018 году, благодаря достоверно большей длине флагового листа, у растений сорта Миссия его площадь оставалась выше, по сравнению с той, которая была у растений сорта Куяльник. Необходимо также отметить, что ширина флагового листа у растений сорта Молдова 5, выращенных в 2016 и 2017 году была достоверно ниже, чем у сорта Миссия. Таким образом, указанное выше распределение сортов сохранялось только

при сравнении площади флагового листа, независимо от года проведения опытов. Интересно отметить, что закономерности, выявленные у контрольных вариантов, ещё более выражены у растений, полученных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*. Более того, независимо от года культивирования, у опытных вариантов растений всех трех сортов ширина, длина и площадь флагового листа проявили тенденцию быть выше, по сравнению с растениями контрольных вариантов.

Для характеристики фотосинтетической активности флагового листа растений исследуемых сортов пшеницы, находящихся на разных этапах созревания семян в колосе, определяли динамику изменения квантового выхода (*Yield*) фотосистемы II на основании флюоресценции хлорофилла листьев, измеряемой при помощи флуориметра РАМ-2100 (Walz, Германия). Флуоресценцию определяли в течение всего светового периода, при разной интенсивности дневного освещения. Данный метод позволяет определить показатели дневной динамики фотосинтетической активности флагового листа растений, находившихся на разных этапах формирования и созревания зерна. Метод дал возможность избежать повреждения листьев при определении фотосинтетической активности. Благодаря этому можно было проводить измерения фотосинтетической активности флагового листа одних и тех же отобранных растений, находившихся на разных этапах формирования и созревания зерна в колосе. Полученные данные приведены на рисунке 4.8., который демонстрирует, что с увеличением освещения в утренние часы, значения показателя *Yield* последовательно падали от максимального уровня, выявляемого в 8 часов утра, PAR 860  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , и до достижения PAR значения 1100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , в 12 часов дня. Затем, с увеличением уровня PAR до 1400  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , в 13 часов дня, значения *Yield* резко падали до 100 и ниже, оставаясь на низком уровне вплоть до 15 часов, после чего показатель *Yield* увеличивался с падением уровня PAR ниже 1000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

Важно отметить, что по мере созревания зерна в колосе, максимальное значение показателя *Yield* последовательно снижалось от 0.420, у флагового листа в фазе инициации колошения, до 0.210, у флагового листа растений, находившихся в фазе молочно-восковой спелости. В вечернее время, независимо от сорта пшеницы, с понижением уровня PAR, повышение показателя *Yield* по мере старения листа проходило медленнее. Как отмечено выше, старение флагового листа и созревание зерна в колосе сопровождалось постепенным снижением значений *Yield*, определяемых в 8 часов утра. По мере созревания зерна, независимо от сорта пшеницы, разница между максимальным значением *Yield* флагового листа, достигаемая в 19 часов вечера и той, которая выявлялась в 8 часов утра, последовательно менялась от положительной, в фазах цветения и роста зерна в колосе, до

отрицательной, в фазах молочной и молочно-восковой спелости зерна. Эти данные свидетельствуют о том, что по мере старения флагового листа, динамика фотохимического восстановления ингибированных центров снижалась быстрее, чем динамика их ингибирования в утренние часы. В результате этого, разница между уровнем *Yield* флагового листа в 19 часов вечера и в 8 часов утра по мере созревания зерна в колосе постепенно менялась от положительного до отрицательного значения.



**Рисунок 4.8.** Динамика активности фотосистемы II флагового листа растений сортов Молдова 5 - А, Миссия - В, Куяльник - С, полученных из семян, обработанных водой (контроль) или биостимулятором *Реглаг* 1/200 (опыт).

Количественно, у исследованных сортов пшеницы, дневная динамика изменения значений *Yield*, по мере созревания зерна в колосе существенно отличалась. В утреннее время, падение показателя *Yield* флагового листа растений сорта Молдова 5, находящихся в фазе цветения, проходило быстрее, а в вечернее время восстанавливалось медленнее, чем в флаговом листе двух остальных сортов. Указанные различия сохранялись после 12 часов

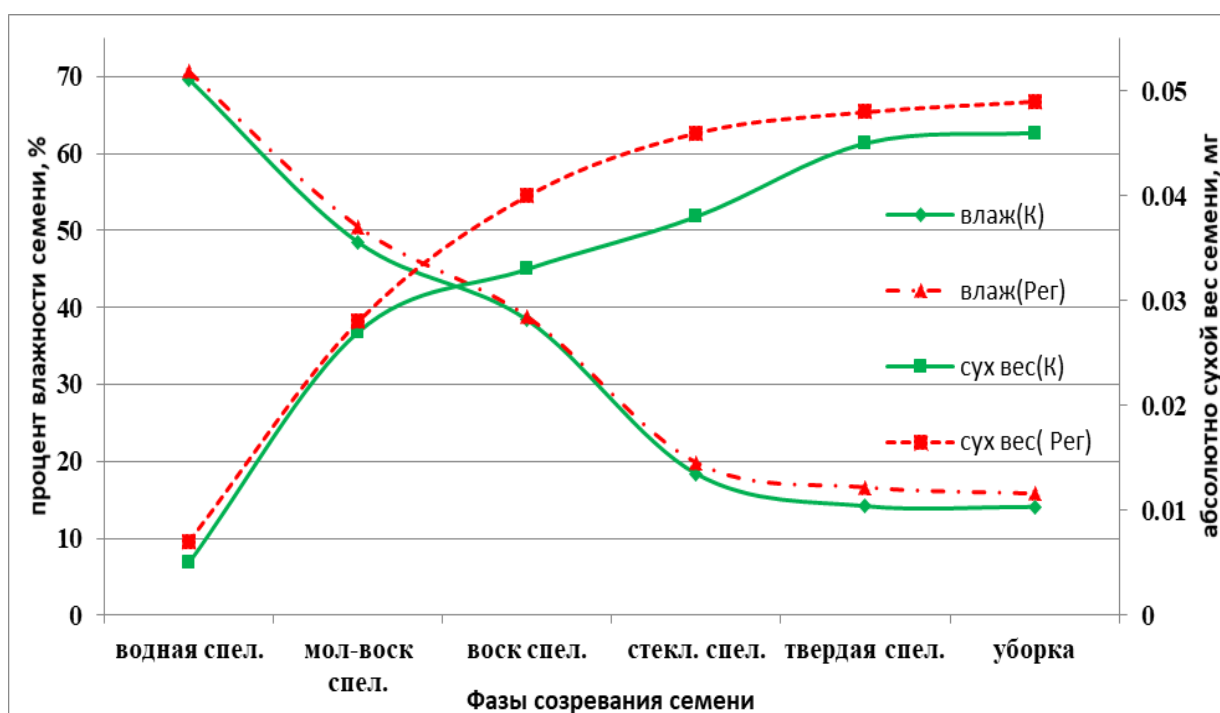
только у растений, находившихся в фазе роста зерна и молочной спелости. Они практически исчезали у растений, перешедших к фазе молочно-восковой спелости. В целом, данные, приведённые на рисунке 4.8., свидетельствуют о том, что в утреннее время, с увеличением освещения, ингибирование фотосинтетической активности флагового листа у растений сорта Молдова 5 проходило более интенсивно, по сравнению с тем, которое было характерно для флагового листа растений сорта Миссия и Куяльник. В послеобеденное время, по мере уменьшения значений PAR, в динамике *Yield* выявилась следующая тенденция: скорость и уровень восстановления фотосинтетической активности флагового листа снижались по мере созревания зерна в колосе.

Следует отметить, что динамика изменения уровня *Yield* флагового листа растений сорта Миссия и Куяльник была сходной. У растений сорта Миссия, во всех фазах созревания зерна, наблюдалась тенденция к превышению уровня этого показателя, по сравнению с тем, который был характерен для растений сорта Куяльник. Важно указать, что уровень значений *Yield* флагового листа, отмеченный в 8 часов утра у исследуемых сортов пшеницы, находившихся на разных фазах созревания зерна, практически был одинаков. Это обозначает то, что в ночное время эффективность восстановления ингибирования фотосинтетических центров у исследуемых сортов пшеницы была одинаковой. При этом важно обратить внимание, что у растений, находившихся в фазах цветения, роста зерна, молочной спелости и молочно-восковой спелости, значения *Yield* последовательно снижались, соответственно достигая 0.430; 0.350; 0.310 и 0.210. Очевидно, что указанные снижения значений показателя *Yield* были обусловлены последовательным старением флагового листа и целого растения.

Приведенные выше закономерности изменения показателя *Yield* при старении флагового листа сохранились и у растений, полученных из семян, обработанных перед посевом раствором биостимулятором *Реглалг* (рис. 4.8.). При этом наблюдалось, что для всех фаз созревания семян в колосе, в течение всего светового дня, значения *Yield* флагового листа растений опытного варианта проявляли тенденцию быть выше, по сравнению с флаговым листом контрольных растений. Таким образом, следует предполагать, что ожидаемое накопление биомассы зерна в колосе у растений, полученных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, будет также выше.

При оценке биологических особенностей сортов пшеницы следует иметь в виду, что продуктивность растений может зависеть не только от скорости старения флагового листа, но и от продолжительности прохождения фаз формирования и созревания зерна в колосе. По нашим данным, продолжительность фаз цветения, роста зерна, молочной и молочно-

восковой спелости у растений сортов Миссия и Куяльник, культивированных в 2018 году, была одинаковой, и соответственно равнялась 7, 12, 8 и 6 дням, тогда как у сорта Молдова 5 они были соответственно равны 6, 10, 6 и 4 дням. Эти данные указывают на то, что у растений сорта Молдова 5, по сравнению с растениями сорта Миссия и Куяльник, наблюдалось не только более быстрое старение флагового листа, но и более быстрое прохождение фаз формирования и созревания зерна в колосе. Общая продолжительность этих фаз у растений сорта Молдова 5 была равной 26 дням, а у двух остальных сортов – 33 дня. Таким образом, если учитывать, что у перечисленных сортов степень кущения растений пшеницы, полученных после посева 5,5 млн семян на гектар, была практически одинаковой (равной 1,15) и полагать, что фотосинтетическая активность флагового листа играет важную роль в формировании урожая растений пшеницы, то ожидаемый урожай сортов Миссия и Куяльник может превосходить урожай растений сорта Молдова 5. Соответственно, у растений опытных вариантов, полученных из семян, обработанных раствором биостимулятора *Реглалг*, по сравнению с растениями контрольного варианта, на всех фазах созревания зерна в колосе наблюдалась не только более высокая интенсивность фотосинтеза, но и удлинение периода созревания колосьев на 2 - 5 дней, в зависимости от сорта и условий года.



**Рисунок 4.9.** Динамика снижения влажности и накопления сухого вещества в зернах в период созревания семян растений пшеницы сорта Молдова 5, выращенных из семян, обработанных водой (контроль) или биостимулятором *Реглалг* 1/200 (опыт).

Указанные закономерности, приведенные на рисунке 4.8., косвенно подтверждаются данными об интегральном содержании хлорофилла в опытных и контрольных вариантах растений пшеницы сортов Молдова 5 и Миссия. Отмечено, что растения сорта Миссия, по сравнению с растениями сорта Молдова 5, характеризуются не только более высоким периодом вегетации, но и более высоким содержанием хлорофилла в листьях. Независимо от сорта, обработка семян раствором биостимулятора *Реглалг* привела к более высокому содержанию хлорофилла в листьях в течение всего периода вегетации. Это свидетельствует о положительном влиянии биостимулятора *Реглалг* на жизнеспособность обоих сортов растений пшеницы.

Дополнительным подтверждением того, что благотворное влияние биостимулятора *Реглалг* на урожай растений пшеницы связано со стимулированием жизнеспособности растений, служат данные, приведенные на рисунке 4.9. Из этих данных следует, что в течение всего периода формирования и созревания зерна в колосе опытных растений, влажность семян проявляла тенденцию быть на уровень выше, чем у семян контрольных растений. Параллельно, средний абсолютно сухой вес зерна опытных растений проявлял еще более выраженную тенденцию быть выше, чем характерный для растений контрольного варианта. Как известно, с понижением жизнеспособности организма, его старением, содержание воды в его тканях уменьшается. В согласии с этим общим правилом, данные, приведенные на рисунке 4.9., как и все приведенные ранее, указывают на то, что растения, полученные из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, являются более жизнеспособными и проявляют тенденцию к замедлению процессов старения.

#### **4.8. Влияние обработки семян биостимулятором *Реглалг* на урожай растений пшеницы**

Данные о структуре и уровне урожая растений сортов пшеницы Молдова 5, Миссия и Куяльник приведены в таблице 4.5. Они свидетельствуют о том, что у сорта Молдова 5, несмотря на большую величину флагового листа, все показатели продуктивности, в том числе расчетная продуктивность на 1 гектар, проявляли общую тенденцию быть ниже, по сравнению с соответствующими показателями у растений сортов Миссия и Куяльник. В первую очередь, обращает на себя внимание тот факт, что в разные годы культивирования, несмотря на одинаковую густоту посева, число главных растений на квадратный метр у сорта Молдова 5 было ниже, чем соответствующее значение у двух остальных сортов. Из этого следует, что прорастание семян и/или выживание растений этого сорта было ниже, независимо от года культивирования. Дополнительно, на продуктивность растений этого



сорта отрицательно повлияло сравнительно меньшее число зерен, образованных в главном колосе. Следует также учитывать отрицательное влияние на урожай растений пшеницы сорта Молдова 5 таких физиологических особенностей растений, как короткий период вегетации, сравнительно низкое содержания хлорофилла в листьях, а также пониженные значения *Yield* в течение всего светового дня. В целом, указанные факторы привели к тому, что расчетный урожай с гектара растений сорта Молдова 5 был на 40 - 100 килограмм с гектара меньше, чем характерный для сортов Миссия и Куяльник.

Данные, приведенные в таблице 4.5., свидетельствуют о том, что обработка семян исследуемых сортов пшеницы раствором биостимулятора *Реглалг*, как правило, привела к уменьшению числа колосьев на один квадратный метр. Несмотря на это, благодаря увеличению числа больших колосьев, числа зерен в колосе, и массы 1000 зерен, расчетный урожай зерна с одного гектара у опытных вариантов растений всегда был достоверно выше, по сравнению с урожаем контрольных вариантов. В зависимости от сорта и года культивирования, обработка семян перед посевом привела к повышению расчётного урожая зерна пшеницы от 140 до 310 кг с одного гектара. Обработка семян пшеницы биостимулятором *Реглалг* и дальнейшем их высевание в агрофирме «Izvoras» дало прибавку к урожайности до 500кг/га (приложение 2).

**Таблица 4.5. Влияние предпосевной обработки семян озимой пшеницы водой (контроль) или биостимулятором *Реглалг*, разбавленным водой в соотношении 1/200 (опыт) на параметры, характеризующие структуру урожая растений пшеницы сортов Молдова 5, Миссия и Куяльник, выращенных в 2015 - 2018 годах.**

Параметры	2015 – 2016			2016 – 2017			2017 – 2018		
	Молдова 5	Миссия	Куяльник	Молдова 5	Миссия	Куяльник	Молдова 5	Миссия	Куяльник
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Контроль</b>									
Урожай, т/га	3,76	3,82	3,80	3,93	3,99	3,96	4,20	4,30	4,25
Количество колосьев на м <sup>2</sup>	585	535	531	554	528	528	514	520	512
Колосьев длиной (>7 см) на м <sup>2</sup>	115	118	116	136	140	142	124	132	133
Колосьев длиной (<7 см) на м <sup>2</sup>	470	417	415	418	388	386	390	388	379
Зерен в колосе длиной (>7 см)	25,4	28,6	28,8	26,1	28,4	27,9	29,3	29,9	30,1
Зерен в колосе длиной (<7 см)	18,2	18,6	18,7	19	18,9	18,8	19,7	19,5	19,6
Масса 1000 зерен, г	32,2	34,4	34,2	34,2	35,3	35,6	36,7	37,4	37,2

Опыт (Реглаз)									
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Урожай, т/га	3,81 *	3,93*	3,92*	4,35*	4,48*	4,39*	4,73*	4,80*	4,76*
НСР (95) между урожаем опыта и контроля	0,04	0,09	0,09	0,12	0,16	0,15	0,21	0,22	0,26
Количество колосьев на м <sup>2</sup>	534	522	488	569	564	579	481	520	534
Колосьев длиной (>7 см) на м <sup>2</sup>	121	124	122	144	144	143	172	184	186
Колосьев длиной (<7 см) на м <sup>2</sup>	413	398	366	425	420	436	309	336	348
Зерен в колосе длиной (>7 см)	28,1	29,6	29,8	29,4	29,9	28,1	40,5	30,3	30,3
Зерен в колосе длиной (<7 см)	19,1	19,1	19,4	19,4	19,2	19,6	19,6	21,1	20,6
Масса зерна с колоса, г	1,16	1,24	1,22	1,24	1,26	1,25	1,26	1,29	1,26
Масса 1000 зерен, г	33,8	34,9	34,7	34,9	36,2	35,2	36,3	38,1	37,2

Примечание: - \* отмечены варианты, между которыми различия достоверны на уровне 95%; Математическая обработка данных представлена в приложении 5, таблицы 10.

Приведённые в таблице 4.5. данные отличаются от результатов исследований других авторов [149, 170, 224], которые показали, что с увеличением ширины флагового листа растений пшеницы увеличивается размер главного колоса, общее число продуктивных колосков, озёрность и продуктивность колоса, снижается высота растений и число непродуктивных колосков. В наших исследованиях было показано, что относительная ширина флагового листа исследуемых сортов пшеницы варьирует, а повышение её значения не сопровождается повышением относительной продуктивности. Например, в 2018 году растения сорта Молдова 5 имели самую большую ширину флагового листа (таб. 4.4.) и, в то же время, самую низкую продуктивность (таб. 4.5.). Непредсказуемое и разное направление вариации относительной ширины флагового листа из года в год у разных генотипов пшеницы дает основание полагать, что ее ширина не может служить надежным показателем, используемым для селекции высокопродуктивных сортов пшеницы.

По нашим данным, продолжительность фаз цветения, роста зерна, молочной и молочно-восковой спелости у растений сортов Миссия и Куяльник, культивированных в 2018 году, была одинаковой, и соответственно равнялась 7, 12, 8 и 6 дней, тогда как у сорта Молдова 5 она соответственно равнялась 6 и 4 дням. Эти данные указывают на то, что у растений сорта Молдова 5, по сравнению с растениями сортов Миссия и Куяльник, наблюдалось не только более быстрое старение флагового листа, но и более быстрое прохождение фаз формирования и созревания зерна в колосе. Общая продолжительность

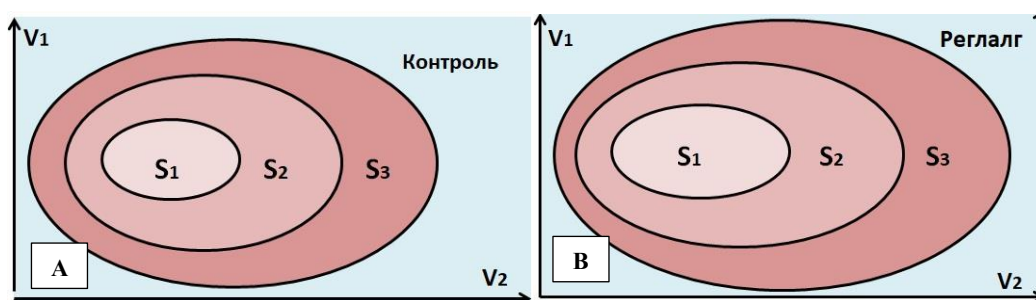
этих фаз у растений сорта Молдова 5 была равной 26 дням, а у двух остальных сортов – 33 дням. О важности длины указанных периодов в определении уровня урожая свидетельствует и тот факт, что у растений, полученных из семян, обработанных раствором биостимулятора *Реглап*, увеличение периода образования и созревания зерна в колосе, сопровождалось увеличением урожая (таб. 4.5. и рис. 4.9.).

Урожай растений пшеницы существенно зависит от погодных условий в период колошения и созревания зерна. Именно в этот период в колосе проходят процессы, которые определяют количество зерен и число клеток в эндосперме зерна. Общее содержание сухого вещества в зерне зависит от количества клеток в эндосперме, а также от уровня накопления запасных веществ в каждой клетке [280]. Интенсивное образование клеток в эндосперме происходит в фазе цветения и роста зерна. Затем, в фазах молочной и молочно-восковой спелости, происходит наполнение клеток запасными веществами [49]. Таким образом, урожай растений пшеницы в определенной степени зависит от нормальной реализации процессов, характерных для всех четырех фаз образования зерна. Наши данные подтверждают указанные выводы. Общий период от формирования зерна до его созревания у пшеницы сорта Молдова 5 был равным 26 дням, а у сорта Миссия и Куяльник - 33 дням. Как следствие, учетный урожай зерна с одного гектара у растений пшеницы сорта Молдова 5 составлял 2,1, а у растений двух остальных сортов – 2,4-3,1 центнера (таб. 4.5.). Следует иметь в виду, что отмеченные выше различия в урожайности пшеницы сорта Молдова 5 и сортов Миссия и Куяльник могут также зависеть и от различий в динамике интенсивности фотосинтеза в течение дня. У пшеницы сорта Молдова 5, интенсивность фотосинтеза, измеренная по показателю *Yield* ФС-II, во всех фазах формирования и созревания зерна проявляла тенденцию быть ниже, чем у двух остальных сортов (рис. 4.8.). Важно также подчеркнуть, что количество и качество урожая пшеницы существенно зависит от специфики процессов, проходящих во всех фазах образования и созревания зерна в колосе.

Влияние высоких температур и засухи на образование и деление клеток эндосперма исследовалось менее полно, по сравнению с их влиянием на процессы, проходящие в фазах накопления запасных веществ и созревания зерна [22, 86]. Было показано, что в условиях жары и засухи ускоряются такие процессы, как созревание зерна в колосе, ингибирование биосинтеза крахмала, апоптоз клеток в тканях эндосперма, достижение физиологической зрелости зерна [109]. Под влиянием высоких температур в период налива зерна в колосе пшеницы ускорялась экспрессия генов биосинтеза глютена. Вследствие указанных изменений наблюдалось ускорение созревания зерна, что приводило к уменьшению периода от начала колошения до созревания зерна в колосе [159, 163]. Вероятно, указанные

явления связаны с тем, что засуха и жара ускоряют процессы, проходящие в зародыше и эндосперме, благодаря чему ускоряется созревание зерна. Указанные данные подтверждаются результатами, приведенными в таблице 4.3. и на рисунке 4.9. Увеличение периода формирования и созревания зерна в колосе, а также увеличение фотосинтетической активности флагового листа в течение светового дня у растений, полученных из семян, обработанных перед посевом раствором биостимулятора *Реглалг*, приводит к достоверному увеличению урожая растений пшеницы.

В свете указанных выше результатов, нельзя исключать вероятность того, что выявленная нами более низкая расчетная продуктивность растений сорта Молдова 5, по сравнению с характерной для двух других сортов (таб. 4.5.), связана не только с более низкой потенциальной продуктивностью сорта. На продуктивность растений оказывают влияние окружающие условия, которые в 2016 году для сорта Молдова 5 оказались более критическими, чем для растений сорта Миссия и Куяльник. Косвенно эти соображения подтверждаются тем фактом, что именно в 2016 году у растений, полученных из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, прибавка урожая исследуемых сортов была наименьшей (колебалась между 40 и 120 кг/га), будучи минимальной у растений сорта Молдова 5 (40 кг/га). Именно поэтому, конечный вывод об устойчивости и продуктивности сортов пшеницы можно делать только после анализа результатов культивирования сорта в различных климатических зонах [195, 204].



**Рисунок 4.10. Блок-схема общей ответной реакции на действие экстремальных температур растений, выращенных из семян, обработанных водой (А-контроль) или раствором биостимулятора *Реглалг* (В-опыт).**

Растения адаптируются к окружающей среде в соответствии с программой, заложенной в геноме. При этом модулируются внутренние и внешние функции в соответствии с факторами внешней среды. Общая блок-схема ответной реакции растений на действие двух стрессовых факторов ( $V_1$  и  $V_2$ ) схематически показана на рисунке 4.10. Существует относительно узкий диапазон ( $S_1$ ) значений  $V_1$  и  $V_2$ , при которых происходит оптимальное функционирование организма. При расширении значений  $V_1$  и  $V_2$  за пределы

этой зоны, растения переходят в стрессовое состояние, в область ( $S_2$ ). В этих условиях, для поддержания гомеостаза растение расходует дополнительную энергию и соединения. Дальнейшее повышение значений  $V_1$  и  $V_2$  приводит к переходу растений в область ( $S_3$ ), где их жизнеспособность может поддерживаться только в течение ограниченного периода времени. В то же время, переход условий за пределы зоны ( $S_3$ ) приводит к быстрой гибели растений.

Важно отметить, что требования к условиям окружающей среды достаточны для поддержания жизнеспособности растений на более низких уровнях функционирования, но недостаточны для их поддержания на более высоких уровнях (уровень  $S_3$  и за его пределами). Это означает, что для поддержания жизнеспособности в неблагоприятных условиях, растения постепенно отказываются от низких уровней и переходят на поддержание цели более высокого уровня, что связано с дополнительной затратой ресурсов. Когда условия становятся благоприятными, биосистема постепенно отходит от цели высокого уровня затраты энергии и средств для поддержания жизнеспособности к более экономным (низким) уровням.

Данные, полученные в наших исследованиях свидетельствуют о том, что благоприятное действие биостимуляторов на растения обусловлено расширением площади каждой из трех указанных выше зон (рис. 4.10. В). Благодаря этому снижаются энергетические и материальные расходы, связанные с их адаптацией к меняющимся условиям окружающей среды, что приводит к повышению продуктивности растений.

Применение биостимулятора *Реглалг* в производственных условиях (приложение 1 и 2) также подтвердило выше изложенные результаты о благоприятном его эффекте за счет увеличения первичной адаптационной устойчивости, которая приводит к более быстрой и качественной адаптации к изменению условий окружающей среды. Итоговым результатом в применении биостимулятора *Реглалг* оказалась прибавка урожайности на 10 – 20%

#### **4.9. Выводы к главе**

1. Растения пшеницы, у которых в период прохождения разных фаз образования и созревания зерна в колосе дневная активность фотосинтеза флагового листа выше, проявляют тенденцию характеризоваться и более длительным периодом прохождения каждой из фаз образования зерна, начиная от инициации колошения и заканчивая фазой созревания зерна.

2. На основании сравнения специфики суточной динамики активности ФС-II флаговых листьев растений, находящихся в одинаковой фазе развития зерна в колосе,

генотипы пшеницы можно распределять согласно их продуктивности в данных условиях окружающей среды.

3. В связи с тем, что у растений пшеницы продолжительность фаз роста и созревания зерна в колосе изменяется в зависимости от условий среды (главным образом температуры и влажности), для точного определения потенциальной продуктивности сорта тестирование следует проводить с учетом климатической зоны культивирования.

4. Благоприятное влияние обработки семян озимой пшеницы раствором биостимулятора *Реглаг* на полученные растения является результатом повышения жизнеспособности растений, эффективности их адаптации к экстремальным температурам благодаря эффектам избегания (уменьшения дозы), повышению первичной и адаптационной устойчивости.

## ОБЩИЕ ВЫВОДЫ И РЕКОМЕНДАЦИИ

### ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

1. Инкубация семян пшеницы в растворах сахарозы, вызывающая разный осмотический стресс, оказывает специфическое влияние на следующие физиологические показатели состояния растений разных генотипов пшеницы:

- а) приводит к снижению процента прорастания, которое выше у генотипов с более низкой устойчивостью к высоким температурам и засухе;
- б) приводит к снижению биомассы корней и листьев проростков, проявляя тенденцию к более выраженному ингибированию накопления биомассы корней и, как следствие, приводит к снижению соотношения биомассы корней к биомассе листьев;
- в) приводит к понижению суммарной активности каталазы и амилазы в эндосперме прорастающих семян;
- г) приводит к снижению содержания хлорофилла *a* и *b*, а также каротиноидов в листьях.

2. Предпосевная обработка семян пшеницы растворами с различной концентрацией биостимулятора *Реглалг* приводит к стимулированию формирования узла кущения в более глубоких слоях почвы (в среднем на 1,5 – 2 см), что содействует повышению уровня избегания действия экстремальных температур на клетки узла кущения и корней в зимний и летний периоды;

3. Благоприятные эффекты использования биостимулятора *Реглалг* для обработки семян перед посевом тем выше, чем устойчивость генотипа к действию неблагоприятных температур ниже.

4. Благоприятное влияние предпосевной обработки семян озимой пшеницы раствором биостимулятора *Реглалг* на полученные из них растения, является результатом повышения их жизнеспособности и устойчивости к экстремальным температурам (на 1 – 2°C), за счет положительного воздействия на эффекты избегания (уменьшения действующей дозы), а также повышения первичной и адаптационной устойчивости.

5. Растения пшеницы, у которых дневная активность фотосинтеза флагового листа в период прохождения фаз образования и созревания зерна в колосе выше, также проявляют тенденцию характеризоваться более длительным периодом прохождения каждой из фаз

образования зерна (в среднем на 2 – 3 дня), начиная от инициации колошения и заканчивая фазой его созревания.

6. На основании сравнения специфики суточной динамики активности фотосистемы II флагового листа растений, находящихся в одинаковой фазе развития зерна в колосе, генотипы пшеницы можно распределить согласно их продуктивности в данных условиях окружающей среды.

7. Растения пшеницы, у которых активность ФС-II в течение всего светового дня проявляет тенденцию быть выше, также характеризуются более высоким уровнем зерновой продуктивности (прибавка урожайности составляет от 200 до 400кг/га).

## РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Для оценки устойчивости генотипов пшеницы к абиотическим стрессовым факторам и оптимизации ее модификации при помощи биостимулятора *Реглалг*, предлагается комплексный подход, основанный на:

а) оценке влияния биостимулятора на всхожесть семян и интенсивности накопления биомассы проростками, полученными в условиях осмотического стресса различной интенсивности. В литературных источниках часто рекомендуют использовать показатель прорастания семян при действии осмотического стресса и тем самым оценивать сорта по устойчивости к засухе, нами рекомендуется наряду с процентом прорастания (параграф 3.3.) проводить и оценку физиологических показателей роста и развития растений, выращенных на осмотических растворах сахарозы (параграф 3.2.), что дает возможность оценить первичную устойчивость и сделать вывод о дальнейшей адаптационной устойчивости.

б) определении влияния биостимулятора на суммарную активность каталазы, накоплении в проростках хлорофилла *a* и *b*, а также каротиноидов (параграф 3.4 – 3.6);

с) использовании других методов, описанных в методических рекомендациях автора [320].

2. Для сравнения устойчивости различных генотипов пшеницы к действию высоких и низких температур, а также влияния биостимуляторов на эти показатели, рекомендуем отдельно оценить их первичную и адаптивную устойчивость согласно работам, описанными в параграфах 3.2; 3.3; 4.4; 4.5 и 4.7;



3. Поскольку растения, полученные из семян, репродуцированных в годы с необычно низкими температурами зимой, или высокими температурами и засухой весной и летом, характеризуются повышенной чувствительностью к экстремальным температурам и засухе, для хранения в запасном фонде рекомендуем закладывать семена, собранные в годы с благоприятными погодными условиями.

4. В связи с тем, что у растений пшеницы продолжительность фаз образования и созревания зерна в колосе меняется в зависимости от условий среды (главным образом температуры и влажности), для корректного определения устойчивости к неблагоприятным факторам и потенциальной продуктивности, тестирование генотипов пшеницы рекомендуется проводить в разных климатических зонах.

5. Для распределения генотипов пшеницы согласно конститутивной (начальной) и адаптационной устойчивости к экстремальным температурам, а также для оптимизации методов оценки влияния биостимуляторов на устойчивость и продуктивность растений в условиях с экстремальными температурами, рекомендуем применять методы, основанные на использовании изложенных выше принципов (определение суточной динамики активности ФС-II флагового листа параграф 4.7., мониторинг изменения индекса хлорофилла параграф 4.5., определения термоустойчивости клеточных мембран параграф 4.4.).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. АЛИЕВА, М.Ю., МАММАЕВ, А.Т., МАГОМЕДОВА, М.Х., ПИНЯСКИНА, Е.В. Изучение параметров флуоресценции хлорофилла древесных растений в условиях различной транспортной нагрузки. В: *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2014, том 16, №1(3), с.701-704.
2. АНИСИМОВ, О.Ф. Глобальное потепление и вечная мерзлота в северном полушарии. Тез. Докл. науч. конф, по результатам исследований в области гидрометеорологии и мониторинга загрязнения природной среды. М.: 1996, с.197
3. БОРОВСКИЙ, Г.Б. Реакция растительной клетки на неблагоприятные температурные условия. В: *Факторы устойчивости у растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде*. 2013, Иркутск, СИФИБР СО РАН, с. 3-4. ISBN 978-5-91344-512-4.
4. ВЕНЖИК, Ю. В., ТИТОВ, А. Ф., ТАЛАНОВА, В. В. и др. Влияние пониженной температуры на устойчивость и функциональную активность фотосинтетического аппарата растений пшеницы. В: *Известия РАН*. 2011, Серия биологическая, № 2, с.171–177.
5. ВЕЛИЧКО, А.К., СОЛОВЬЕВ, В.Б., ГЕНГИН, М.Т. Методы лабораторного определения общей перекись разрушающей активности ферментов растений. В: *Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского*. 2009, №14(18), с.44-48.
6. ВОЗИАН, В. И., ПОСТОЛАТИ, А.А., СЕРГЕЙ, Т.Д., ГЭИНЭ, Л.В. Продукционный и адаптивный потенциал различных сортов пшеницы мягкой озимой и влияние условий среды на его уровень. В: *Научно производственный журнал «Зернобобовые и крупяные культуры»*. 2014, №1(9), с.100-105. ISSN 2309-348X.
7. ГАЗЕ, В. Л., ИОНОВА, Е. В., ЛИХОВИДОВА, В. А., СКРИПКА, О. В. Роль верхних листьев в формировании урожайности и элементов ее структуры сортов и линий интенсивной озимой мягкой пшеницы. В: *Зерновое хозяйство в России*. 2020, № 3(69), с. 16–20. ISSN 2079-8725. Рабочая: [DOI: 10.31367/2079-8725-2020-69-3-16-20](https://doi.org/10.31367/2079-8725-2020-69-3-16-20)
8. ГУБАНОВА, Т. Б., ПАЛИЙ, А. Е. Физиолого-биохимические аспекты морозостойкости *Olea europaea* L. In: *Физиология растений*. 2020, том 67, № 4, с. 428–437. Рабочая: [DOI: 10.31857/S0015330320030100](https://doi.org/10.31857/S0015330320030100)
9. ДАСКАЛЮК, А.П. *Яровизация: итоги, проблемы, перспективы*. АНРМ. Кишинёв моногр. 1993, с.152. ISBN 5-376-01689-7.
10. ДАСКАЛЮК, А., РАЛЯ, Т., КУЗА, П. Влияние теплового шока на флуоресценцию хлорофилла листьев белого дуба (*Quercus pubescens* Willd.). В: *Фотосинтетика* 45, 2007, с. 469–471. Рабочая: [DOI: 10.1007/s11099-007-0079-0](https://doi.org/10.1007/s11099-007-0079-0)
11. ДЕРЕНДОВСКАЯ, А., МИХОВ, Д., СЕКРИЕРУ, С., КАРА, С. Применение препарата Gobbi Gib 2LG (GA3) на столовых сортах винограда в условиях Республики Молдова. В: *Виноградарство и виноделие «Магарач»*. 2015, Numărul 3, р. 64-65. ISSN 2312-3680.

12. ДЕРЕНДОВСКАЯ, А., ГРИБКОВА, А. Использование флуоресцентного метода в экологических исследованиях растений винограда. В: *Simpozionul "Sectorul agroalimentar – realizări și perspective"*. 2022, p. 60-62. ISBN: 978-9975-165-51-8.
13. ЖЕЛЕВ, Н., ЗДИОРУК, Н., РАЛЯ, Т., ГОРЯ, А., ДАСКАЛЮК, А. Ускоренное определение термоустойчивости генотипов пшеницы, основанное на закономерностях влияния теплового шока на прорастание семян. В: *Изв. АН Молдовы. Науки о жизни*. 2015, № 3(327), с. 60–66. ISSN 1857-064X.
14. ЖЕЛЕВ, Н. Снижение влияния абиотических факторов стресса на растения *Triticum aestivum L.* использованием природного регулятора роста реглалг. В: *Изв. АН Молдовы. Науки о жизни*. 2016, № 3(330). p.72–79. ISSN 1857-064X.
15. ЖЕЛЕВ, Н., ДАСКАЛЮК, А., РАЛЯ, Т. И др. Сравнительная оценка первичной устойчивости генотипов пшеницы (*Triticum aestivum L.*) к положительным и отрицательным температурам. В: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei, Științele vieții*. 2018, vol. 334, nr. 1, 61-70с. ISSN 1857-064X.
16. ЖЕЛЕВ, Н. Н., ДАСКАЛЮК А. П. Влияние природного регулятора роста реглалг на устойчивость растений озимой пшеницы (*Triticum aestivum L.*) к низким экстремальным температурам. В: *Агрехимия*. 2019, № 6, 34–43с. ISSN: 0002-1881. Рабочая: [DOI: 10.1134/S0002188119040136](https://doi.org/10.1134/S0002188119040136) IF: 0,621
17. ЖЕРЕБЦОВ, Г. А., КОВАЛЕНКО, В. А., МОЛОДЫХ, С. И. Роль солнечной и геомагнитной активности в изменении климата Земли. В: *Оптика атмосферы и океана*. 2008, Т. 21, № 1. 59 с. ISSN (print): 0869-5695. ISSN (online): 2949-1630.
18. ИГНАТЕНКО, А. А., РЕПКИНА, Н. С., ТАЛАНОВА, В. В. Участие каталазы и пероксидазы в повышении устойчивости пшеницы к низкой температуре. В: Труды Карельского научного центра РАН, 2018. №4. 74–83 с. Рабочая: [DOI: 10.17076/them804](https://doi.org/10.17076/them804)
19. ИОНОВА, Е.В., ГАЗЕ, В.Л., ЛИХОВИДОВА, В.А. Фотосинтетическая активность и динамика накопления сухой массы растений озимой мягкой пшеницы в зависимости от условий выращивания. В: *Зерновое хозяйство в России*. 2020, № 1(67), 23–27с. (печатный) ISSN 2079-8725. (онлайн) ISSN 2079-8733. Рабочая: [DOI: 10.31367/2079-8725-2020-67-1-23-27](https://doi.org/10.31367/2079-8725-2020-67-1-23-27)
20. ИЛЛАРИОНОВА, Е.А., СЫРОВАТСКИЙ, И.П. *Флуориметрия теоретические основы метода практическое применение метода*. Учебное пособие, 2013. 60с.
21. КАЛИНИНА, А., ЛЯЩЕВА, С., ЗАВОРОТИНА, А., ЛАРИОНОВА, Н. Оценка холодостойкости проростков озимой мягкой пшеницы по степени восстановления скорости роста корня. В: *Зерновое хозяйство России*. 2017, № 3. 11-14 с. ISSN 2079-8725.
22. КАРШИБОЕВ, Х.Х., СИДДИКОВ, Р.Э., ПОКРОВСКАЯ, М.Н. Устойчивость содержания общей воды в листьях и температуры коагуляции белков листьев сортов твердой пшеницы в богарных условиях. В: *Аграрная наука Общее земледелие*. 2018. 54-55 с. Рабочая: [DOI 10.32634/0869-8155-2018-320-11-54-55](https://doi.org/10.32634/0869-8155-2018-320-11-54-55)
23. КАТАН, П., ПАРМАКЛИ, Д. Нестабильность сельскохозяйственного производства в районах неустойчивого ведения сельского хозяйства. В: *Vector European*. 2019, Numărul 1, p. 80-84. ISSN 2345-1106. ISSNе 2587-358X.

24. КИНТЯ, П.К. Природные биорегуляторы стероидного типа в сельском хозяйстве. Регуляторы роста и развития растений. тез. Докл. 2-я международная конф. Москва, 1993, Ч.1 с.97
25. КЛИМОВ, С.В. Биоэнергетические аспекты адаптации и устойчивости зимующих злаков к морозу. В: *Успехи соврем. биологии*. 1987. Т. 104. Вып. 2. 251–264с.
26. КЛИМОВ, С.В., АСТАХОВА, В.Н., ТРУНОВА, Т.И. Связь холодоустойчивости растений с фотосинтезом. В: *Физиология растений*. 1997. Т. 44. № 6. 879–886с.
27. КОЛОМИЕЦ, И., ПЛАТОВСКИЙ, Н., КОДРЯНУ, А., УРМАН, Н. Использование ретроспективного метода при оценке состояния прибрежных фитоценозов р. Реут. В: *Transboundary Dniester river basin management: platform for cooperation and current challenges*. Tiraspol Oct. 2017, pp.203-206. ISBN 978-9975-66-591-9.
28. КОНЕВАЛОВА, Н.Ю. *Биохимия*: пособие Витебск: ВГМУ (4-е издание), 2017. 690 с. ISBN 978-985-466-881-9.
29. КОРОТАЕВА, И.Г. ГЕТТЕ, И.В. КОСОВ, Н.В. ПАХАРЬКОВА, Г.Б. Белки теплового шока и фотосинтетическая активность хвои сосны обыкновенной в постпирогенный период. В: *Вестник КрасГАУ*. 2017, №10, с.79-87
30. КОШКИН, Е.И. *Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур*: учебник для вузов. М.: ДРОФА, 2010. 638 с
31. КОШКИН, Е.И., АНДРЕЕВА, И.В., ГУСЕЙНОВ, Г.Г. Влияние глобальных изменений климата на продуктивность и устойчивость сельскохозяйственных культур к стрессорам In: *АГРОХИМИЯ*, 2019. №12. стр. 83-96. ISSN: 0002-1881.
32. КРЕСЛАВСКИЙ, В.Д., ЗОРИНА, А.А., ЛОСЬ, Д.А., АЛЛАХВЕРДИЕВ, С.И., *Современные проблемы фотосинтеза*. Т. 2 Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2014. 333-376с. ISBN 978-5-4344-0183-8.
33. КУЗА, П. А. Сравнительная оценка воздействию теплового шока на листья дуба черешчатого и дуба красного. В: *Лесоведение*. 2020, № 3, с.231–238. Рабочая: [DOI: 10.31857/S0024114820030067](https://doi.org/10.31857/S0024114820030067)
34. КУЗА, П.А. Оценка термоустойчивости дуба черешчатого и дуба скального и степени их адаптации к влиянию теплового шока. В: *«Лесной журнал»*. 2019, №4 ИВУЗ, с.187-199. ISSN 0536–1036. Рабочая: [DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.4.187](https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.4.187)
35. КУЛАЕВА О.Н. Как регулируется жизнь растений. В: *Соросовский Образовательный Журнал*. 1995, №1, с.20-27.
36. ЛУТОВА, Л.А., ЕЖОВА, Т.А., ДОДУЕВА, И.Е., ОСИПОВА, М.А. *Генетика развития растений*. уч. пос. для студентов Изд. Санкт-Петербург, 2010. 432с. ISBN 978-5-94869-104-6
37. ЛЫСЕНКО, В.С. ВАРДУНИ, Т.В. СОЙЕР, В.Г., КРАСНОВ, В.П. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода. В: *Fundamental research*, 2013, №4, с.112-120. ISSN 1812-7339.
38. МАТОРИН, Д.Н., ПОГОСЯН, С.И., ОСИПОВ, В.А., РУБИН. А.Б. Флуоресценция хлорофилла для мониторинга водоемов. В: *Доклады МОИП*. 2005. Том 36 (ред. А.П.Садчиков). – М.: Изд-во «Графикон-принт», с.85-88.

39. МАКАРОВ, А.А., МАМСИРОВ, Н.И. Влияние предыдущих посевов на продуктивность сортов озимой пшеницы. В: *Новые технологии*. 2021, Vol. 17, No. 2. P. 84–92. ISSN(Print) 2072-0920. ISSN(Online) 2713-0029. Рабочая: [DOI: 10.47370/2072-0920-2021-17-2-84-92](https://doi.org/10.47370/2072-0920-2021-17-2-84-92)
40. НЕКРАСОВ, Е.И., ИОНОВА, Е.В. Влагодерживающая способность сортов озимой мягкой пшеницы в различных условиях выращивания. В: *Таврический вестник аграрной науки*. 2020. №3 (23), 122-129 с. ISSN 2079-8725 (Print). ISSN 2079-8733 (Online) DOI 10.31367/2079-8725-2018-57-3-57-59
41. НИЛОВА, И. А. *Устойчивость растений пшеницы к высокотемпературным воздействиям разной интенсивности: физиолого-биохимические и молекулярно-генетические аспекты*. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Петрозаводск, 2019 с.163
42. ОРЛОВА, А.Г., ОЛЮНИНА, Л.Н., ФРАНЦУЗОВА, В.П., ВЕСЕЛОВ, А.П. Влияние гипертермии на активность пероксидазы и иук-оксидазы проростков пшеницы. В: *Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского*, 2007, № 3, с.116–118.
43. ПАРМАКЛИ Д. и др. Сравнительный анализ состояния растениеводства в Республике Казахстан и Республике Молдов. В: *Vector European*. 2019, Numărul 2., P.114-121. ISSN 2345-1106. ISSNе 2587-358X.
44. ПЛАТОВСКИЙ, Н.Н. Влияние биостимулятора реглалг на термоустойчивость растений пшеницы (*Triticum aestivum l.*). В: *Buletinul AȘM. Științele vieții*. Nr. 1(340), 2020. p.63-69 Cat В. ISSN 1857-064X
45. ПЛАТОВСКИЙ, Н., ЗДИОРУК, Н., РАЛЯ, Т. Применение метода флуориметрии для оценки первичной теплоустойчивости флаговых листьев гексаплоидной пшеницы в зависимости от температуры теплового шока. In: *Buletinul AȘM. Științele vieții*. 2020, Nr. 2(341).., p.67-72 (Cat В). ISSN 1857-064X.
46. ПЛАТОВСКИЙ, Н., ЗДИОРУК, Н., РАЛЯ, Т. Применение биологического регулятора роста реглалг для увеличения устойчивости гексаплоидной пшеницы к действию абиотических факторов среды. В: *Селекційно – генетична наука і освіта*. Мат.кон. Умань, 2021, с.185-190
47. ПЛАТОВСКИЙ, Н., ЗДИОРУК, Н., РАЛЯ, Т. Возрастные изменения полипептидного комплекса RuBisCo в флаговых листьях пшеницы под воздействием БАВ. В: *Conferinta stiintifica nationala cu participare international*. Balti, 2021. p.85-88. ISBN 978-9975-62-432-9.
48. ПЛАТОВСКИЙ, Н., ЗДИОРУК, Н., РАЛЯ, Т., ГОРЕ. А. Влияние предпосевной обработки семян БАВ на фотосинтетическую деятельность флаговых листьев пшеницы. В: *Экспериментальная биология растений и биотехнология: история и взгляды в будущее*. Москва, 2021, с. 81. ISBN 978-5-4465-3388-6.
49. ПЛАТОВСКИЙ, Н.Н., ЗДИОРУК, Н.В., РАЛЯ, Ф.Х., ГОРЕ. А.В. Влияние БАВ реглалг на скорость созревания различных генотипов озимой пшеницы (*triticum aestivum l.*). В: *Agrophysics Trends: from actual challenges in arable farming and crop production towards advanced technologies Agrophysical Research Institute, St. Petersburg, Russia*, 2021. p.402-406. ISBN 978-5-905200-46-5.

50. ПЛАТОВСКИЙ, Н. Динамика накопления хлорофилла в листьях *Triticum aestivum* L. В зависимости от глубины залегания узла кушения. В: *Genetica, Fiziologia Şi Ameliorarea Plantelor conferință științifică internațională* 2021. ISBN 978-9975-56-912-5. Рабочая: [DOI: 10.53040/gppb7.2021.21](https://doi.org/10.53040/gppb7.2021.21)
51. ПОЛТОРАЦКИЙ, С. и др. “Рост и продуктивность озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в зависимости от параметров посева”. В: *Украинский экологический журнал*. 2020, 10 (2), с.81-87. Рабочая: [DOI: 10.15421/2020\\_68](https://doi.org/10.15421/2020_68)
52. РАДЧЕНКО, С.И. *Температурные градиенты среды и растения*. М.: Наука. 1966. С.390
53. РЕЗНИЧЕНКО, И. О. *Флуоресцентные показатели листьев растений в условиях теплового стресса*. Москва, 2018. с.48
54. РУБИН, А. Б., ШИНКАРЕВ, В. П. *Транспорт электронов в биологических системах*. издательство «НАУКА» МОСКВА. 1984. с.320
55. СЕКРИЕРУ, С., ДЕРЕНДОВСКАЯ, А., МИХОВ, Д. Влияние препарата Экостим на параметры фотосинтетической деятельности и продуктивность сортов озимого ячменя. В: *Știință, educație, cultură* 2021. Vol.1, p.255-260. ISBN: 978-9975-3496-2-8. ISBN: 978-9975-3496-1-1.
56. СИМОНОВА, Е. Н., КРАВЧЕНКО, Н. С. Активность ферментов в прорастающих семенах мягкой озимой пшеницы в условиях смены светового режима при УФ-облучении семян. В: *Зерновое хозяйство России*. 2019, № 1(61), с.18-21. (Print)SSN 2079-8725, (Online)ISSN 2079-8733. Рабочая: [DOI: 10.31367/2079-8725-2019-61-1-18-21](https://doi.org/10.31367/2079-8725-2019-61-1-18-21)
57. СКОЛОТНЕВА, Е.С., САЛИНА, Е.А. Разнообразие механизмов устойчивости, вовлеченных в многоуровневый иммунитет пшеницы к ржавчинным заболеваниям. В: *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019, №23(5), с.542-550. Рабочая: [DOI 10.18699/VJ19.523](https://doi.org/10.18699/VJ19.523)
58. СКРИПНИКОВА, М.К., ЧИРКИН, А.М., СКРИПНИКОВА, Е.В. Использование метода оценки медленной индукции флуоресценции хлорофилла для характеристики холодостойкости отдельных плодовых культур. В: *Современное садоводство*. 2021. Электронный журнал. №2, с. 1-6. ISSN: 2218-5275, eISSN: 2312-6701.
59. СПИРИН, А.С., *Молекулярная биология: Рибосомы и биосинтез белка*. Лаборатория знаний. 2019. с.575. ISBN 978-5-906828-28-6.
60. УДОВЕНКО, Г. В. *Механизмы адаптации растений к стрессам*. Физиология и биохимия культурных растений. 1979. с. 99-107.
61. ФАРХУТДИНОВ, Р.Г., ВЕСЕЛОВА, С.В., ВЕСЕЛОВА, С.В., ВЕСЕЛОВ, Д.С., и др. Регуляция скорости роста листьев пшеницы при быстром повышении температур. В: *Физиология растений*. 2003, Т. 50, № 2. с.275 – 279.
62. ФЕДУЛОВ, Ю. П., ПОДУШИ, Ю. В. *Фотосинтез и дыхание растений*: учеб. пособие. Краснодар: КубГАУ, 2019. с. 101. ISBN 978-5-00097-980-8.
63. ХАРЧУК, О., КИРИЛЛОВ, А., КЛЕЙМАН, Э., СКУРТУ, Г., БАШТОВА, С., ПЛАТОВСКИЙ, Н., и др. Устьичная проводимость и транспирационный коэффициент листьев растений сои при комплексном стрессе. В: *Buletin ASM. Stiintele vietei*. 2019. № 1(337), p.62-72. ISSN 1857-064X.

64. ХЛЕБНИКОВА, Е. И., АКЕНТЬЕВА, Е. М., ГАВРИЛОВА, С. Ю. и др. *Доклад о научно-методических основах для разработки стратегий адаптации к изменениям климата в Российской Федерации (в области компетенции Росгидромета)*. Санкт-Петербург; Саратов: Амирит, 2020. 120 с. ISBN 978-5-00140-565-8
65. ХОХЛОВА, Л. П., ВАЛИУЛЛИНА, Р. Н., МИДЕР, Д. Р. АКБЕРОВА, Н. И Термостабильность мембран, и экспрессия генов низкомолекулярных белков теплового шока (мБТШ) при действии на растения повышенных температур и водного дефицита. В: *Биологические мембраны*. 2015, Том. 32, №1, с. 59-71. Рабочая: [DOI: 10.7868/S0233475515010065](https://doi.org/10.7868/S0233475515010065)
66. ЧИКАЛОВА, В.А., ДАСКАЛЮК, А.П. Ростовая реакция корней на действие теплового шока как показатель теплоустойчивости гексаплоидной пшеницы. В: *Физиология И Биохимия Культ. Растений*. 2013.т. 45. №1. 70-77 с. ISSN: 2310-8479.
67. ЧИРКОВА, Т.В. *Физиологические основы устойчивости растений: Учебное пособие для студентов биологических факультетов*. СПбГУ, 2002. 244 с. ISBN 5-288-02413-8.
68. ШАКИРОВА, Ф.М. *Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция*. Уфа: Гилем, 2001.160 с. ISBN 5-75-01-0215-7.
69. ШЕШЕГОВА, Т.К., ВОЛКОВА, Л.В., ЩЕКЛЕИНА, Л.М. Источники комплексной устойчивости яровой мягкой пшеницы из коллекции Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР). Вестник В: Воронежского государственного аграрного университета. 2023, Vol. 16, no. 2(77), P.49–58. ISSN 2071-2243. Рабочая: [DOI: 10.53914/issn2071-2243\\_2023\\_2\\_49-58](https://doi.org/10.53914/issn2071-2243_2023_2_49-58)
70. ЯКОВЕЦ, О.Г. *Физиология стресса*. Минск 2009 с. 101
71. ЯКОВЛЕВ, А. Г., ТАЙСОВА, А. С., ФЕТИСОВА, З. Г. Перенос энергии в светособирающих аппаратах природного фотосинтеза. In: *Успехи современной биологии*. 2020, Т. 140, № 2. стр. 166-182. (print) ISSN: 0042-1324. Рабочая: [DOI: 10.31857/S0042132420020088](https://doi.org/10.31857/S0042132420020088)
72. ABHINANDAN, K., SKORI, L., STANIC, M., et al. Abiotic stress signaling in wheat – an inclusive overview of hormonal interactions during abiotic stress responses in wheat. In: *Frontiers Plant Science*. 2018, vol. 9, pp. 1-25. ISSN: 1664-462X. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00734>
73. ADEEL. K., MUNIR, A., MUKHTAR, A. M., IFTIKHAR, H. Rising Atmospheric Temperature In: *Impact on Wheat and Thermotolerance Strategies Plants* 2021. 10, 43, Disponibil: [DOI: 10.3390/plants10010043](https://doi.org/10.3390/plants10010043)
74. Bikash, A., Omolayo, J., Olorunwa, B., Thomas, E., et al. Bheemanahalli Seed priming attenuates the impact of salt stress and enhances lettuce yields. In: *Journal of Agriculture and Food Research*, 2023, 100947. ISSN 2666-1543. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.jafr.2023.100947](https://doi.org/10.1016/j.jafr.2023.100947)
75. AHMAD, N., ABDULQADIR, S., ALI, S., et al. Response of European bread wheat to different vernalization treatments under the environmental conditions of kurdistan-iraq.

- In: *Applied Ecology and Environmental Research*. 2020, vol. 18, nr. 5, pp. 6121-6136. ISSN 1785-0037. Disponibil: [DOI: 10.15666/aeer/1805\\_61216136](https://doi.org/10.15666/aeer/1805_61216136)
76. AHMAD, P., PRASAD, M. Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change. In: *New York, Dordrecht, Heidelberg, London: Springer*, 2012. 515 p. ISBN 978-1-4614-0815-4. Disponibil: [DOI: 10.1007/978-1-4614-0815-4](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0815-4)
  77. AKHTAR, M., IQBAL, R., JAMIL, M., AKHTAR, L., Effect of sowing date on emergence, tillering and grain yield of different wheat varieties under Bahawalpur conditions. In: *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*. 2012, vol. 49, nr. 3, pp. 255-259. ISSN 0552-9034.
  78. AKTER, N., ISLAM, M. Heat stress effects and management in wheat. A review. In: *Agronomy for Sustainable Development.*, 2017. vol. 37, nr. 5, pp. 1-17. ISSN: 17730155. Disponibil: [DOI: 10.1007/s13593-017-0443-9](https://doi.org/10.1007/s13593-017-0443-9)
  79. ALMAGHRABI, O. Impact of drought stress on germination and seedling growth parameters of some wheat cultivars. In: *Life Science Journal*. 2012, vol. 9, pp. 590-598. ISSN: 2372-613X.
  80. ALMANSOURI, M., KINET, J., LUTTS, S. Effect of salt and osmotic stresses on germination in durum wheat (*Triticum durum Desf.*). In: *Plant and Soil*. 2001, vol. 231, pp. 243–254. ISSN 1573-5036. Disponibil: [DOI: 10.1023/A%3A1010378409663](https://doi.org/10.1023/A%3A1010378409663)
  81. ALMESELMANI, M., VISWANATHAN, C., DESHMUKH, P. Effects of prolonged high temperature stress on respiration, photosynthesis and gene expression in wheat (*Triticum aestivum* L) varieties differing in their thermotolerance. In: *Plant Stress*. 2012, vol. 6, nr. 1, pp. 25-32. ISSN: 2667-064X.
  82. ALEXANDER, I., TUZHIKOV, BORIS B., VARTAPETIAN, ANDREY B., VARTAPETIAN NINA V., Abiotic Stress-Induced Programmed Cell Death in Plants: A Phytaspase Connection. In: *Abiotic Stress Response in Plants – Physiological, Biochemical and Genetic Perspectives*. 2011. p.183-196. ISBN 979-953-307-195-3
  83. ARMONIENĚ, R., LIATUKAS, Ž., BRAZAUSKAS, G. Evaluation of freezing tolerance of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) under controlled conditions and in the field. In: *Zemdirbyste-Agriculture*. 2013, vol. 100, nr. 4, pp. 417–424. ISSN 1392-3196. Disponibil: [DOI: 10.13080/z-a.2013.100.053](https://doi.org/10.13080/z-a.2013.100.053)
  84. ASSENG, S., EWERT, F., MARTRE, P., et al. Rising temperatures reduce global wheat production. In: *Nature Climate Change*. 2015, vol. 5, no. 2, pp. 143–147. ISSN 1758-678X. Disponibil: [DOI: 10.1038/nclimate2470](https://doi.org/10.1038/nclimate2470)
  85. AUGSPURGER, C., Reconstructing patterns of temperature, phenology, and frost damage over 124 years: spring damage risk is increasing. In: *Ecology*. 2013, vol. 94, nr. 1, pp. 41–50. ISSN 1939-9170.
  86. BABOEVA, S.S., MATKARIMOV, F.I., USMANOV, R.M., TURAEV, O.S., TOGAEVA, M.A., BABOEV, S.K. Climate change impact on chlorophyll content and grain yield of bread wheat (*triticum aestivum* l.) In: *SABRAO Journal of Breeding and Genetics* 2023, 55 (6) 1930-1940, pISSN 1029-7073; eISSN 2224-8978 Disponibil: [DOI: 10.54910/sabrao2023.55.6.7](https://doi.org/10.54910/sabrao2023.55.6.7).
  87. BAKER, N.R. *Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo* Annu. Rev. Plant Biol. Vol. 59. 2008. P. 89–113



88. BALKOVIČ, J., SKALSKÝ, R., FOLBERTH, C., et al. Impacts and uncertainties of +2 °C of climate change and soil degradation on European crop calorie supply. In: *Earth's Future*. 2018, vol. 6, nr. 3. pp. 373–395. ISSN 2328-4277. Disponibil: [DOI:10.1002/2017EF000629](https://doi.org/10.1002/2017EF000629)
89. BALLA, K., KARSAI, I., BONIS, P., et al. Heat stress responses in a large set of winter wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) depend on the timing and duration of stress. In: *PLOS ONE*. 2019, vol. 14, nr. 19, pp. 1-20. ISSN 1932-6203. Disponibil: [DOI:10.1371/journal.pone.0222639](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222639)
90. BARLOW, K.M., CHRISTY, B.P., O'LEARY, G. J., et al. Simulating the impact of extreme heat and frost events on wheat crop production: A review. In: *Field Crops Research*. 2015, vol. 171, pp. 109–119. ISSN: 0378-4290. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.fcr.2014.11.010](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.11.010)
91. BECK, E., FETTIG, S., KNAKE, C., et al. Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress. In: *Journal of Biosciences*. 2007, vol. 32, nr. 3, pp. 501–510. ISSN 0973-7138.
92. BIAO HAN, BOQIANG TONG, JILIANG ZHANG, ZIHENG BU, et.al. Genomic divergence and demographic history of *Quercus aliena* populations. In: *BMC Plant Biology*. 2024, volume 24, Article number:39. p.2-11. ISSN: 1471-2229. Disponibil: [DOI: 10.1186/s12870-023-04623-y](https://doi.org/10.1186/s12870-023-04623-y)
93. BISWAL, A., KOHLI, A. Cereal flag leaf adaptations for grain yield under drought: knowledge status and gaps. In: *Molecular Breeding*. 2013, vol. 31, nr. 4, pp. 749–766. ISSN 1572-9788. Disponibil: [DOI: 10.1007/s11032-013-9847-7](https://doi.org/10.1007/s11032-013-9847-7)
94. BODYŁ, A. Did some red alga-derived plastids evolve via kleptoplastidy A hypothesis. In: *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. February 2018. V.93 (1). Pp.201–222. Disponibili: [DOI:10.1111/brv.12340](https://doi.org/10.1111/brv.12340)
95. BORRILL, P., FAHY, B., SMITH, A., ANDUAUY, C. Wheat grain filling is limited by grain filling capacity rather than the duration of flag leaf photosynthesis: a case study using NAM RNAi plants. In: *PLOS ONE*. 2015, vol. 10, nr. 8, pp. 1-14. ISSN 1932-6203. Disponibil: [DOI: 10.1371/journal.pone.0134947](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134947)
96. BOTNARI, V., CHILINCIUC, Al. Yield of softneck garlic depending on the quality of planting material. In: *Biotehnologii avansate – realizări și perspective Editia a VI-a*, 2022, Pag. 265-267. ISBN: 978-9975-159-81-4. Disponibil: [DOI: 10.53040/abap6.2022.88](https://doi.org/10.53040/abap6.2022.88)
97. BUSSI, Y., SHIMONI, E., WEINER, A., KAPON, R., CHARUVI, D. et. al. Fundamental helical geometry consolidates the plant photosynthetic membrane. In: *Proc Natl Acad Sci USA*. 2019. V.116 (44). Pp. 22366–22375. Bibcode:2019PNAS..11622366B. Disponibil: [DOI:10.1073/pnas.1905994116](https://doi.org/10.1073/pnas.1905994116)
98. BYRNS, B., GREER, K., FOWLER, D. Modeling winter survival in cereals: An interactive tool. In: *Crop Science*. 2020, vol. 60 nr. 5, pp. 2408-2419. ISSN 1435-0653. Disponibil: [DOI: 10.1002/csc2.20246](https://doi.org/10.1002/csc2.20246)
99. CAPÓ-BAUÇA, S., IÑIGUEZ, C., AGUILÓ-NICOLAU, P. et al. Correlative adaptation between Rubisco and CO<sub>2</sub>-concentrating mechanisms in seagrasses. In: *Nat. Plants*, 2022. V. 8. Pp. 706–716. EISSN: 2055-0278. Disponibil: [DOI: 10.1038/s41477-022-01171-5](https://doi.org/10.1038/s41477-022-01171-5)

100. CASE, A., SKINNER, D., GARLAND-CAMPBELL, K., et al. Freezing tolerance-associated quantitative trait loci in the brundage × coda wheat recombinant inbred line population. In: *Crop Science*. 2014, vol. 54, nr. 3, pp. 981- 992. ISSN 1435-0653. Disponibil: [DOI: 10.2135/cropsci2013.08.0526](https://doi.org/10.2135/cropsci2013.08.0526)
101. CAUȘ Maria, DASCALIUC Alexandru, BOROZAN Pantelimon *Influence of heat shock and reglalg on the mobilization of seed reserves for the germination and growth of the plantlets of the maize hybrid P. 427*. Агрофизический институт: 90 лет на службе земледелия и растениеводства Санкт-Петербург, Rusia, 14-15 aprilie 2022 218-223с. ISBN: 978-5-905200-48-9
102. CAUȘ Maria, DASCALIUC Alexandru, BOROZAN Pantelimon Responses of seed germination and seedling growth of different maize hybrids to low positive temperature stress In: *Annals of the university of Craiova*. 2022, Vol. 27 No. 63 p.113-118 ISSN 1435-1275. [DOI: 10.52846/bihpt.v27i63.19](https://doi.org/10.52846/bihpt.v27i63.19)
103. CAUȘ Maria, DASCALIUC Alexandru. Influența biostimulatorului reglalg asupra reacției plantelor de castravete (cucumis sativus l.) La șocul termic In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții Numărul*. 2019, 2(338), Pag. 85-95. ISSN 1857-064X.
104. CHAKRABORTY, U., PRADHAN, D. High temperature-induced oxidative stress in *Lens culinaris*, role of antioxidants and amelioration of stress by chemical pre-treatments. In: *Journal Plant Interactions*. 2011, vol. 6, nr. 1, pp. 43–52. ISSN 1742-9153. Disponibil: [DOI: 10.1080/17429145.2010.513484](https://doi.org/10.1080/17429145.2010.513484)
105. CECCARELLI, S., GRANDO, S. Evolutionary plant breeding as a response to the complexity of climate change. In: *iScience*. 2020, vol. 23, nr. 12. pp. 1-14. ISSN 2589-0042. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.isci.2020.101815](https://doi.org/10.1016/j.isci.2020.101815)
106. CHEN Li-li, ZHANG Kai, GONG Xiao-chen, WANG Hao-ying, et al. Effects of different LEDs light spectrum on the growth, leaf anatomy, and chloroplast ultrastructure of potato plantlets in vitro and minituber production after transplanting in the greenhouse. CHEN Li-li et al. In: *Journal of Integrative Agriculture*, 2020, 19(1): p.108–119. Disponibil: [DOI: 10.1016/S2095-3119\(19\)62633-X](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(19)62633-X)
107. CHILLING, F., ICE C., HEAT Stress Tolerance and Stress-Induced Injury in Crop Plants Measured by Chlorophyll Fluorescence In: *Vivo Plant Physiol*. 72, 1983. p.1043-105. [DOI: 10.1007/978-1-60761-702-0\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-60761-702-0_3)
108. CHINNUSAMY, V., ZHU, J-K., SUNKAR, R. Plant stress tolerance: Methods and Protocols. Gene regulation during cold stress acclimation in plants. In: *Methods in molecular biology*. Springer; 2010, vol. 639, p. 39–55. ISSN 1940-6029. Disponibil: [DOI: 10.1007/978-1-60761-702-0\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-60761-702-0_3)
109. CHOVANCEK, E.; ZIVCAK, M.; BOTYANSZKA, L.; HAUPTVOGEL, P.; YANG, X.; MISHEVA, S.; HUSSAIN, S.; BRESTIC, M. *Transient heat waves may affect the photosynthetic capacity of susceptible wheat genotypes due to insufficient photosystem I photoprotection*. *Plants* 2019, 8, p.282
110. CLAY, D., CARLSON, C., DALSTED, K. I Grow Wheat: Best Management Practices for Wheat Production. In: *Agronomy, Horticulture, and Plant Science Books*. South Dakota State University, 2012, 330 p. ISBN 978-0-9856309-0-4.

111. CLEWER, A.G., SCARISBRICK, D.H. *Practical statistics and experimental design for plant crop science*. Chichester, New York: John Wiley & Sons, LTD. 2001. 332 pp. SBN 0 471 89908 9
112. COOK, J., NUCCITELLI, D., GREEN, S., et al. Quantifying the consensus on anthropogenic global warming in the scientific literature. In: *Environmental Research Letters*. 2013, vol. 8, nr. 2, pp. 1-8. ISSN 1748-9326.
113. COSSANI, C., REYNOLDS, M. Physiological traits for improving heat tolerance in wheat. In: *Plant Physiology*. 2012, vol. 160, nr. 4, pp. 1710-1718. ISSN 1532-2548. Disponibil: [DOI: 10.1104/pp.112.207753](https://doi.org/10.1104/pp.112.207753)
114. CRAUFURD, P., VADEZ, V., JAGADISH, S., et.al. Crop science experiments designed to inform crop modeling. In: *Agriculture Forest Meteorology*. 2013, vol. 170, nr. 6, pp. 8–18. ISSN 0168-1923. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.agrformet.2011.09.003](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.09.003)
115. CRIMP, S., ZHENG, B., KHIMASHIA, N., et al. Recent changes in southern Australian frost occurrence: implications for wheat production risk. In: *Crop Pasture Sci*. 2016, vol. 67, nr. 8, pp. 801–811. ISSN 1836-5795. Disponibil: [DOI: 10.1071/CP16056](https://doi.org/10.1071/CP16056)
116. DAHAL, K., KANE, K., GADAPATI, W., et al. The effects of phenotypic plasticity on photosynthetic performance in winter rye, winter wheat and Brassica napus. In: *Physiology Plantarum*. 2012, vol. 144, nr. 2, pp. 169–188. ISSN 1399-3054. Disponibil: [DOI: 10.1111/j.1399-3054.2011.01513.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01513.x)
117. DARYANTO, S., WANG, L. *Global synthesis of drought effects on maize and wheat production*. PLoS ONE 11, 2016. e0156362. Disponibil: [DOI:10.1371/journal.pone.0156362](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156362)
118. DASCALIUC, A. *Accelerated Methods of Determining Wheat Genotypes Primary Resistance to Extreme Temperatures*. Plant Stress Physiology - Perspectives in Agriculture December 21st, 2021 pp. 1-17. Disponibil: [DOI: 10.5772/intechopen.101341](https://doi.org/10.5772/intechopen.101341)
119. DASCALIUC, A.P. Systemic approach in determining the biological role of natural products. In: *Advanced biological technologies or their capitalization in agriculture, medicine and food industry*. – Kychyneu. Tate III. R.L. – 2005. – p.24 – 37,
120. DASCALIUC, A.P. *Stimulator of growth*. Institute of plant physiology of the Academy of Sciences (RM). The Certification AA No. 0448. Kishinev, 19 February, 2003
121. DASCALIUC, A. The use of systemic approach for obtaining and practical application of biostimulants in agriculture. In: *Биологически активные препараты для растениеводства* Минск. 2020, 61-63с. ISBN 978-985-566-566-4.
122. DASCALIUC, A., IVANOVA, R., ARPENTIN, GH. Systemic Approach in Determining the Role of Bioactive Compounds. In: *Advanced Bioactive Compounds Countering the Effects of Radiological, Chemical and Biological Agents*. In: *NATO Science for Peace and Security Series A: Chemistry and Biology*. Springer, Dordrecht, 2013, pp. 121-131. ISBN: 978-94-007-6512-2.
123. DASCALIUC, A., JELEV (HADÎRCA) N., RALEA, T., PARIÎ, Y., PARIÎ, Y. Mobilization of reserve substances of seeds for germination and growth of seedlings in wheat varieties with different frost resistance. In: *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii* 2020, № 2(341), pag. 67-72 ISSN 1857-064X

124. DASCALIUC, A., VOINEAC, V., RALEA, T., JELEV(HADÎRCA) N. The influence of biostimulant *Reglalg* on plants resistance to abiotic and biotic stress factors In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*, 2018, №3 (336), pp.76-82, ISSN 1857-064X
125. DASCALIUC, A., ZDIORUC, N., RALEA, T. Determination of *Triticum aestivum* L. primary resistance to high temperature. In: *Plant Physiology and Genetics*. 2021, vol. 53, nr. 4, pp. 336-345. ISSN 2308-7099. Disponibil: [DOI: 10.15407/fg2021.04.336](https://doi.org/10.15407/fg2021.04.336)
126. DAVID L. FERGUSON AND JOHN J. BURKE *Influence of Water and Temperature Stress on the Temperature Dependence of the Reappearance of Variable Fluorescence following Illumination*. *Plant Physiol.* 976, 1991. p.188-192
127. DE COSTA, W.A. Reviewa review of the possible impacts of climate change on forests in the humid tropics. In: *Journal of the National Science Foundation*. 2011, vol. 39, nr. 4, pp. 281-302. ISSN:2362-0161. Disponibil: [DOI: 10.4038/jnsfsr.v39i4.3879](https://doi.org/10.4038/jnsfsr.v39i4.3879)
128. DEMIDCHIK, V. Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology. In: *Environmental and Experimental Botany*. 2015, vol. 109, pp. 212–228. ISSN 988472. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.envexpbot.2014.06.021](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.06.021)
129. DERENDOVSKAY, A., SECRIERU, S., ROTARI, A. The influence of growth regulators and type of predecessor on the productivity and quality of winter barley. In: *International congress on oil and protein crops*. Moldova, 2018, Pag. 151-151. ISBN: 978-9975-3178-5-6.
130. DERENDOVSKAY, AN., GRIBKOVA, A. Influence of Ecological conditions on the Physiological Parameters of Leaves and the Productivity of the Grapevine Bianca Variety. In: *Uluslararası Tarım Kongresi Editöya 3*, 2020. Pag. 45-45. ISBN: 978-605-80128-2-0.
131. DHILLON, T., PEARCE, S., STOCKINGER, E., et al. Regulation of freezing tolerance and flowering in temperate cereals: the VRN-1 connection. In: *Plant Physiology*. 2010, vol. 153, nr. 4, pp. 1846–1858. ISSN 1532-2548. Disponibil: [DOI: 10.1104/pp.110.159079](https://doi.org/10.1104/pp.110.159079)
132. DING, T., QIAN, W., YAN, Z. Changes in hot days and heat waves in China during 1961–2007. In: *International Journal Climatology*. 2010, vol. 30, nr. 10, pp. 1452–1462. ISSN 1097-0088. Disponibil: [DOI: 10.1002/joc.1989](https://doi.org/10.1002/joc.1989)
133. DJANAGUIRAMAN, M., NARAYANAN, S., ERDAYANI, E., et al. Effects of high temperature stress during anthesis and grain filling periods on photosynthesis, lipids and grain yield in wheat. In: *BMC Plant Biology*. 2020, vol. 20, nr. 268, pp. 1-12. ISSN 1471-2229. Disponibil: [DOI: 10.1186/s12870-020-02479-0](https://doi.org/10.1186/s12870-020-02479-0)
134. DOLFERUS, R., JI, X., RICHARDS, R. Abiotic stress and control of grain number in cereals. In: *Plant Sciences*. 2011, vol. 181, nr. 4, pp. 331–341. ISSN 1873-2259. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.plantsci.2011.05.015](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.05.015)
135. DONG, B., ZHENG, X., LIU, H., et al. Effects of drought stress on pollen sterility, grain yield, abscisic acid and protective enzymes in two winter wheat cultivars. In: *Frontiers Plant Sciences*. 2017, vol. 8, nr. 1008, pp. 1-14. ISSN 1664-462X. Disponibil: [DOI: 10.3389/fpls.2017.01008](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01008)
136. DUCA, M., CLAPCO, S., A NEDEALCOV,M., DENCICOV, L. Influence of environmental conditions on the virulence and distribution of *Orobanche cumana* Wallr.

- in the Republic of Moldova. In: OCL. 2019, Volume 26, 3, p.10. ISSN: 2272-6977, eISSN: 2257-6614. Disponibil: [DOI: 10.1051/ocl/2018049](https://doi.org/10.1051/ocl/2018049)
137. DUCA, MARIA, PORT, ANGELA, BURCOVSCHI, ION Environmental response in sunflower hybrids: a multivariate approach In: *Romanian Agricultural Research*, 2022, Numărul 39 Pag. 1-14. ISSN 1222-4227, ISSNe 2067-5720.
  138. DUQUE, A., ALMEIDA, A., SILVA, A., et.al. *Abiotic Stress Responses in Plants: Unraveling the Complexity of Genes and Networks to Survive*. Chapter 3. INTECH, 2013, 418 p. ISBN 978-953-51-1024-8. Disponibil: [DOI: 10.5772/52779](https://doi.org/10.5772/52779)
  139. DURGUN, Y., GOBIN, A., DUVEILLER, G., TYCHON, B. A study on trade-offs between spatial resolution and temporal sampling density for wheat yield estimation using both thermal and calendar time. In: *International Journal Applied Earth Observation Geoinformation*. 2020, vol. 86, pp. 1-10. ISSN 0303-2434. Disponibil; [DOI: 10.1016/j.jag.2019.101988](https://doi.org/10.1016/j.jag.2019.101988)
  140. DURGUN, Y., GOBIN, A., GILLIAMS, S., et al. Testing the contribution of stress factors to improve wheat and maize yield estimations derived from remotely-sensed dry matter productivity. In: *Remote Sensing*. 2016, vol. 8, nr. 3, pp. 1-24. ISSN 2072-4292. Disponibil: [DOI: 10.3390/rs8030170](https://doi.org/10.3390/rs8030170)
  141. DUSHAN. P., KUMARATHUNGE, BELINDA E., MEDLYN, JOHN E., DRAKE, MARK G., et.al. Acclimation and adaptation components of the temperature dependence of plant photosynthesis at the global scale. In: *New Phytologist*. 2019, № 222, p.768–784. ISSN 0028-646X, eISSN1469-8137. Disponibil: [DOI:10.1111/nph.15668](https://doi.org/10.1111/nph.15668)
  142. FAROOQ, M., AZIZ, T., BASRA, S., et al. Chilling tolerance in hybrid maize induced by seed priming with salicylic acid. In: *Journal Agronomy Crop Sciences*. 2008, vol. 194, nr. 2, pp. 161–168. ISSN 0931-2250. Disponibil: [DOI: 10.1111/j.1439-037X.2008.00300.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2008.00300.x)
  143. FAROOQ, M., HUSSAIN, M., SIDDIQUE, K. Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. In: *Critical Reviews Plant Sciences*. 2014, vol. 33, nr. 4, pp. 331–349. ISSN 1549-7836. Disponibil: [DOI: 10.1080/07352689.2014.875291](https://doi.org/10.1080/07352689.2014.875291)
  144. FAROOQ, M., WAHID, A., KOBAYASHI, N. et.al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In: *Agronomy for Sustainable Development*. 2009, vol. 29, nr. 1, pp. 185-212. ISSN 1774-0746. Disponibil; [DOI: 10.1051/agro:2008021](https://doi.org/10.1051/agro:2008021)
  145. FAROOQ, M., IRFAN, M., AZIZ, T., AHMAD, I., AND CHEEMA, S. A. *Seed priming with ascorbic acid improves drought resistance of wheat*. J. Agron. Crop Sci. 199, 2013. p.12–22. Disponibil: [DOI: 10.1111/j.1439-037X.2012.00521](https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2012.00521)
  146. FENG, B., LIU, P., LI, G., DONG, S. T., WANG, F. H., KONG, L. A. Effect of Heat Stress on the Photosynthetic Characteristics in Flag Leaves at the Grain-Filling Stage of Different Heat-Resistant Winter Wheat Varieties. In: *J Agro Crop Sci*, 2013. p.143-155 ISSN 0931-2250. Disponibil: [DOI:10.1111/jac.12045](https://doi.org/10.1111/jac.12045)
  147. FERGUSON, J., HUMPHRY, M., LAWSON, T., et al. Natural variation of life-history traits, water use, and drought responses in Arabidopsis. In: *Plant Direct*. 2018, vol. 2, nr. 1, pp. 1-16. ISSN 2475-4455. Disponibil: [DOI: 10.1002/pld3.35](https://doi.org/10.1002/pld3.35)
  148. FOWLER, D., LIMIN, A. Interactions among factors regulating phenological development and acclimation rate determine low-temperature tolerance in wheat. In:

- Annals of Botany*. 2004, vol. 94, nr. 5, pp. 717–724. ISSN 1095-8290. Disponibil: [DOI: 10.1093/aob/mch196](https://doi.org/10.1093/aob/mch196)
149. FILHO A.J.C., COSTA A.C., ALVES F.R.R., BATISTA P.F., et al. *Deficiency in phytochromobilin biosynthesis enhances heat-stress-induced impairments to the photosynthetic apparatus in tomato*. *Biologia Plantarum*, 63, 2019. P. 134-143. Disponibil: [DOI: 10.32615/bp.2019.016](https://doi.org/10.32615/bp.2019.016)
  150. FOWLER, D., N'DIAYE, A., LAUDENCIA-CHINGCUANCO, D., POZNIAK, C. Quantitative trait loci associated with phenological development, low-temperature tolerance, grain quality, and agronomic characters in wheat (*Triticum aestivum* L.). In: *PLOS ONE*. 2016, vol 11, nr. 3, pp. 1-21. ISSN 1932-6203. Disponibil; [DOI: 10.1371/journal.pone.0152185](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152185)
  151. FOWLER, D., BYRNS, B., GREER, K. Over winter low-temperature responses of cereals: analyses and simulation. In: *Crop Science*. 2014, vol. 54, pp. 2395–2405. ISSN 1435-0653. Disponibil: [DOI: 10.2135/cropsci2014.03.0196](https://doi.org/10.2135/cropsci2014.03.0196)
  152. FRANCIS, J., SKIFIC, N. Evidence linking rapid Arctic warming to mid-latitude weather patterns. In: *Phil. Trans. R Soc.* 2015, vol. 373, nr. 2015, pp. 1-12. ISSN 1471-2962. Disponibil: [DOI: 10.1098/rsta.2014.0170](https://doi.org/10.1098/rsta.2014.0170)
  153. FREDERIKS, T.M., CHRISTOPHER, J.T., HARVEY, G.L., et al. Current and emerging screening methods to identify post-head-emergence frost adaptation in wheat and barley. In: *Journal of Experimental Botany*. 2012, vol. 63, nr. 15, pp. 5405–5416. ISSN 1460-2431. Disponibil: [DOI: 10.1093/jxb/ers215](https://doi.org/10.1093/jxb/ers215)
  154. GÎSCĂ, A., POPOVICI, A., ȘIȘCANU G. Cercetări privind influența biostimulatorului reglag în combinație cu microelemente asupra activității peroxidazei și catalazei în frunzele unor soiuri de prun In: *Universitatea de Stat din Moldova Studia Universitatis Moldaviae*. 2023, Nr. 6 p.87-92. ISSN 1814-3237. Disponibil: [DOI: 10.59295/sum6\(166\)2023\\_11](https://doi.org/10.59295/sum6(166)2023_11)
  155. GOMAA, M., KHALED, A., ESSAM, E., et al. Evaluation performance of some wheat varieties under drought conditions. In: *Egypt. Acad. J. Biolog. Sci.* 2020, vol. 11, nr. 2, pp. 1- 9. ISSN 2090-3812. Disponibil: [www.eajbsh.journals.ekb.eg](http://www.eajbsh.journals.ekb.eg)
  156. GOUACHE, D., LE BRIS, X., BOGARD, M., et al. Evaluating agronomic adaptation options to increasing heat stress under climate change during wheat grain filling in France. In: *European Journal of Agronomy*. 2012, vol. 39, pp. 62–70. ISSN 1161-0301. Disponibil; [DOI: 10.1016/j.eja.2012.01.009](https://doi.org/10.1016/j.eja.2012.01.009)
  157. GUSTA, L., WISNIEWSKI, M. Understanding plant cold hardiness: an opinion. In: *Physiologia Plantarum*. 2013, vol. 147, nr. 1, pp. 4–14. ISSN 0031-9317. Disponibil: [DOI: 10.1111/j.1399-3054.2012.01611.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01611.x)
  158. HARDING, SA, GUIKEMA JA, PAULSEN GM. Photosynthetic decline from high temperature stress during maturation of wheat: II. Interaction with source and sink processes. In: *Plant Physiol*. 1990; 92: 654–658. Disponibil: [DOI: 10.1104/pp.92.3.654](https://doi.org/10.1104/pp.92.3.654)
  159. HATFIELD, J.L., BOOTE, K.J., KIMBALL, B.A., ZISKA, L.H., IZAURRALDE, R.C. Climate impacts on agriculture: implications for crop production. In: *Agron. J.* 2011, Vol. 103, Is. 2. p. 351 – 370.
  160. HATFIELD, J.L., PRUEGER, J.H. *Temperature extremes: Effect on plant growth and development*. Weather and climate extremes. 2015. Vol. 10. p. 4 – 10

161. HAQUE, M., KJAER, K., ROSENQVIST, E., et al. Heat stress and recovery of photosystem II efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars acclimated to different growth temperatures. In: *Environmental and Experimental Botany*. 2014, vol. 99, pp. 1-8. ISSN 1873-7307. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.envexpbot.2013.10.017](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.10.017)
162. HEIL, K., LEHNER, A., SCHMIDHALTER, U. Influence of climate conditions on the temporal development of wheat yields in a long-term experiment in an area with pleistocene loess. In: *Climate*. 2020, vol. 8, no. 9, pp. 1-17. ISSN 2225-1154. Disponibil: [DOI: 10.3390/cli8090100](https://doi.org/10.3390/cli8090100)
163. HEMANTARANJAN, A., MALIK, C., BHANU, N. Physiology of heat stress and tolerance mechanisms - an overview. In: *The Journal of Plant Science Research*. 2018, vol. 33, nr. 1, pp. 55-68. ISSN 0976-3880. Disponibil: [DOI: 10.32381/JPSR.2018.34.01.7 H.E.](https://doi.org/10.32381/JPSR.2018.34.01.7 H.E.)
164. HIGASHI, Y., OKAZAKI, Y., MYOUGA, F., et al. Landscape of the lipidome and transcriptome under heat stress in *Arabidopsis thaliana*. In: *Scientific Reports*. 2015, vol. 5, nr. 1, pp. 1-11. ISSN 2045-2322. Disponibil: [DOI: 10.1038/srep10533](https://doi.org/10.1038/srep10533)
165. HLAVÁČOVÁ, M., KLEM, K., SMUTNÁ, P., et al. Effect of heat stress at anthesis on yield formation in winter wheat. In: *Plant Soil Environment Journal*. 2017, vol. 63, nr. 3, pp. 139–144. ISSN 1214-1178. Disponibil: [DOI: 10.17221/73/2017-PSE](https://doi.org/10.17221/73/2017-PSE)
166. HOOSHMANDI, B. Evaluation of tolerance to drought stress in wheat genotypes. In: *IDESIA*. 2019, vol. 37, nr. 2, pp. 37-43. ISSN 0718-3429.
167. HOSSAIN, A., SARKER, M., SAIFUZZAMAN, M., et al. Evaluation of growth, yield, relative performance and heat susceptibility of eight wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes grown under heat stress. In: *International Journal of Plant Production*. 2013, vol. 7, nr. 3, pp. 615-636. ISSN 1735-8043.
168. IBRAHIM, M., ALSAHLI, A., AL-GHAMDI, A. Cumulative abiotic stresses and their effect on the antioxidant defense system in two species of wheat, *Triticum durum* desf and *Triticum aestivum* L. In: *Archives of Biological Sciences*. 2013, vol. 65, nr. 4, pp. 1423-1433. ISSN 0354-4664. Disponibil: [DOI: 10.2298/ABS13044231](https://doi.org/10.2298/ABS13044231)
169. IHSAN, M., EL-NAKHLAWY, F., ISMAIL, S., et al. Wheat phenological development and growth studies as affected by drought and late season high temperature stress under arid environment. In: *Frontiers in Plant Science*. 2016, vol. 7, nr. 795, pp. 1-14. ISSN 1664-462X. Disponibil: [DOI: 10.3389/fpls.2016.00795](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00795)
170. İRFAN, ÖZTÜRK *Flag Leaf of Bread Wheat (Triticum aestivum L.) Genotypes and Relation with Yield Component under Rainfed Conditions*. *International Journal of Innovative Approaches in Agricultural Research* Vol. 7 (1), 2023, p.114-125. ISSN(Online):2602-4772. Disponibil: [DOI: 10.29329/ijjaar.2023.536.8](https://doi.org/10.29329/ijjaar.2023.536.8)
171. IQBAL, M., RAJA, NI., YASMEEN, F., HUSSAIN, M., EJAZ, M., SHAH, MA. *Impacts of heat stress on wheat: a critical review*. In: *Adv Crop Sci Tech* 2017. 5, P. 251–259. Disponibil: [DOI:10.4172/2329-8863.1000251](https://doi.org/10.4172/2329-8863.1000251)
172. IQBAL, M., RAJA, N.I., MASHWANI, Z.U.R., HUSSAIN, M., EJAZ, M., YASMEEN, F. *Effect of silver nanoparticles on growth of wheat under heat stress*. *Iran J Sci Technol Trans Sci.*, 2017. [DOI: 10.1007/s40995-017-0417-4](https://doi.org/10.1007/s40995-017-0417-4)
173. JANSKA, A, MARIK, P, ZELENKOVA, S, OVESNA, J. Cold stress and acclimation – what is important for metabolic adjustment. In: *Plant Biol*. 2010, vol. 12,

- nr. 3, pp. 395–405. ISSN 1435-8603. Disponibil: [DOI: 10.1111/j.1438-8677.2009.00299.x](https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00299.x)
174. JOHKAN M, ODA M, MARUO T, SHINOHARA Y. Crop production and global warming. In: *Casalegno S (ed) Global warming impacts-case studies on the economy, human health, and on urban and natural environments. Rijeka, Croatia, 2011.* pp 139–151
  175. KAHILUOTO, H., KASEVA, J., BALEK, J., et al. Decline in climate resilience of European wheat. In: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2019*, vol. 116, nr. 1, pp. 123–128. ISSN 1091-6490. Disponibil: [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1804387115](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1804387115)
  176. KANDIL, E., SCHULZ, R., MÜLLER, T. Response of some wheat cultivars to salinity and water stress. In: *Journal of Applied Sciences Research.* 2013, vol. 9, nr. 8, pp. 4589-4596. ISSN 1819-544X.
  177. KARIMI, V., KARIMI, E., KESHAVARZ, M. Climate change and agriculture: Impacts and adaptive responses in Iran. In: *J. Integr. Agric.* 2018, vol. 17, nr. 1, pp. 1–15. ISSN 2095-3119. Disponibil: [DOI: 10.1016/S2095-3119\(17\)61794-5](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(17)61794-5)
  178. KARIMZADEH1, G., SHARIFI-SIRCHI1, G. R., JALALI-JAVARAN1, M., DEHGHANI, H. Proteins induced by low temperature treatment in the leaves of spring and winter wheat cultivars. In: *Pak. J. Bot.*, 2006. 38(4), P.1015-1026,
  179. KE XU, YONG ZHAO, SIHANG ZHAO, HAODONG LIU, WEIWEI WANG, SHUHUA ZHANG Genome-Wide Identification and Low Temperature Responsive Pattern of Actin Depolymerizing Factor (ADF) Gene Family in Wheat (*Triticum aestivum L.*). In: *Front Plant Sci.* 2021; vol.12: art. 618984. pp. Disponibil: [DOI: 10.3389/fpls.2021.618984](https://doi.org/10.3389/fpls.2021.618984)
  180. KHAN, H., SHAH, S., UDDIN, N., et al. Biochemical and physiological changes of different plants species in response to heat and cold stress. In: *ARPN Journal of Agricultural and Biological Science.* 2015, vol. 10, nr. 6, pp. 213–216. ISSN 1990-6145
  181. KHATUN S., AHMED J., MOLLAH M., et al. Physiological mechanism of thermotolerance in wheat (*Triticum aestivum L.*) seedlings. In: *American Journal of Plant Sciences.* 2018, vol. 9, nr. 13, pp. 2719-2727. ISSN 2158-2750. Disponibil: [DOI: 10.4236/ajps.2018.913198](https://doi.org/10.4236/ajps.2018.913198)
  182. KINOSHITA, T., SEKI, M. Epigenetic memory for stress response and adaptation in plants. In: *Plant and Cell Physiology.* 2014, vol. 55, nr.11, pp. 1859–1863. ISSN 1471-9053. Disponibil: [DOI: 10.1093/pcp/pcu125](https://doi.org/10.1093/pcp/pcu125)
  183. KOHILA, S. and GOMATHI. R. Adaptive physiological and biochemical response of sugarcane genotypes to high-temperature stress. In: *Indian Journal of Plant Physiology*, 2018. V. 23. Pp.245 - 260. (Online) ISSN: 0974-0252, (Print) ISSN: 0019-5502. Disponibil: [DOI: 10.1007/s40502-018-0363-y](https://doi.org/10.1007/s40502-018-0363-y)
  184. KOU, YU, LEI LI, HONG LI, YUHUI TAN, BIN LI, KUN WANG, AND BIAOYAN DU. “SC.” *Biochemical and Biophysical Research Communications.* Elsevier Ltd. 2016. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.bbrc.2016.09.061](https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2016.09.061)
  185. KRASENSKY, J., JONAK, C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. In: *Journal Experimental Botany.* 2012, vol. 63, nr. 4, pp. 1593–1608. ISSN 1460-2431. Disponibil: [DOI: 10.1093/jxb/err460](https://doi.org/10.1093/jxb/err460)



186. KRISZTINA BALLA, ILDIKÓ KARSAI, PÉTER BŐNIS, TIBOR KISS, ZITA BERKI, et al. Heat stress responses in a large set of winter wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) depend on the timing and duration of stress. In: *PLOS ONE*. 2019, 14(9) Sep. 20, art.0222639. Disponibil: [DOI: 10.1371/journal.pone.0222639](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222639)
187. KUMAR, S. Abiotic stresses and their effects on plant growth, yield and nutritional quality of agricultural produce. In: *International Journal of Food Science and Agriculture*. 2020, vol. 4, nr. 4, pp. 367-378. ISSN 2578-3475. Disponibil: [DOI: 10.26855/ijfsa.2020.12.002](https://doi.org/10.26855/ijfsa.2020.12.002)
188. KUMAR, S. Environmental stress, food safety, and global health: biochemical, genetic and epigenetic perspectives. In: *Medical Safety Global Health*. 2018, vol. 7, nr. 2, pp. 1-5. ISSN 2574-0407. Disponibil: [DOI: 10.4172/2574-0407.1000145](https://doi.org/10.4172/2574-0407.1000145)
189. LANDI, S., HAUSMAN, J., GUERRIERO, G., ESPOSITO, S. Poaceae vs. abiotic stress: focus on drought and salt stress, recent insights and perspectives. In: *Frontiers Plant Science*. 2017, vol. 8, nr. 1214, pp. 1-9. ISSN 1664-642X. Disponibil: [DOI: 10.3389/fpls.2017.01214](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01214),
190. LAUDENCIA-CHINGCUANCO D., GANESHAN S., YOU F., et al. Genome-wide gene expression analysis supports a developmental model of low temperature tolerance gene regulation in wheat (*Triticum aestivum* L.). In: *BMC Genomics*. 2011, vol. 12, nr. 1, pp. 1-19. ISSN 1471-2164. Disponibil: [DOI: 10.1186/1471-2164-12-299](https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-299)
191. LAZAR, D. Chlorophyll a fluorescence rise induced by high light illumination of dark-adapted plant tissue studied by means of a model of photosystem II and considering photosystem II heterogeneity In: *J. Theoretical Biology*. 2003, V.220. P.469–503
192. LEUSCHNERA, C., FUCHSA, S., WEDDEA, P., RÜTHERA, E., SCHULDT, B. A multi-criteria drought resistance assessment of temperate. *Acer*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Quercus*, and *Tilia* species Perspectives in Plant Ecology, In: *Evolution and Systematics*. March 2024, Volume 62, art.125777 (Print) ISSN: 1433-8319, (Online) ISSN: 1618-0437. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.ppees.2023.125777](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2023.125777)
193. LI, X., PU, H., LIU, F., et al. Winter wheat photosynthesis and grain yield responses to spring freeze. In: *Agronomy Journal*. 2015, vol. 107, nr. 3, pp. 1002–1010. ISSN 0002-1962
194. LI, Q.; WANG, W.; WANG, W.; ZHANG, G.; LIU, Y.; WANG, Y.; WANG, W. Wheat F-box protein gene TaFBA1 is involved in plant tolerance to heat stress. In: *Front. Plant Sci*. 2018, 9, e00521
195. LIHUA, H., LILI, G., RENQIANG, LI., YAO, CH., LEI HUANG, H. Z., MING, XU, FEI LI, XIXI. ZH., YUNPU Z., Responses of photosynthesis to high temperature stress associated with changes in leaf structure and biochemistry of blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.). In: *Scientia Horticulturae*, 2019, Volume 246, p. 251-264, ISSN 0304-4238. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.scienta.2018.11.007](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.11.007).
196. LIPIEC, J., DOUSSAN, C., NOSALEWICZ, A., KONDRACKA, K. Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a review. In: *Int Agrophys* 27, 2013. P.463–477. Disponibil: [DOI:10.2478/intag-2013-0017](https://doi.org/10.2478/intag-2013-0017)
197. LINGY, J., WENJING, HU., YEXIONG, Q., and e.t. Genome-wide identification, classification and expression analysis of the Hsf and Hsp70 gene families in maize. In:

- Journal Elsevier Gene.* 2021, p. 770. IP.145348 Disponibil; [DOI: 10.1016/J.gene.2020.145348](https://doi.org/10.1016/J.gene.2020.145348)
198. LISSARRE, M., OHTA, M., SATO, A., MIURA, K. Cold-responsive gene regulation during cold acclimation in plants. In: *Plant Signaling Behavior*. 2010, vol. 5, nr. 8, pp. 948–952. ISSN 1559-2324. Disponibil: [DOI: 10.4161/psb.5.8.12135](https://doi.org/10.4161/psb.5.8.12135)
199. LIU, B., LIU, L., TIAN, L., et al. Post-heading heat stress and yield impact in winter wheat of China. In: *Global Change Biology*. 2014, vol. 20, nr. 2, pp. 372–381. ISSN 1365-2486. Disponibil: [DOI: 10.1111/gcb.12442](https://doi.org/10.1111/gcb.12442)
200. LIU, B., ASSENG, S., MÜLLER, C., et al. Similar estimates of temperature impacts on global wheat yield by three independent methods. In: *Nature Climate Change*. 2016, vol. 6, nr. 12, pp. 1130-1136. ISSN 1758-6798
201. LIZANA, X., CALDERINI, D. Yield and grain quality of wheat in response to increased temperatures at key periods for grain number and grain weight determination: Considerations for the climatic change scenarios of Chile. In: *The Journal of Agriculture Science*. 2013, vol. 151, nr. 2, pp. 209-221. ISSN 1469-5146. Disponibil: [DOI: 10.1017/S0021859612000639](https://doi.org/10.1017/S0021859612000639)
202. LOBELL, D., GOURDJI, S. The influence of climate change on global crop productivity. In: *Plant Physiology*. 2012, vol. 160, nr. 4, pp. 1686-1697. ISSN 1532-2548. Disponibil: [DOI: 10.1104/pp.112.208298](https://doi.org/10.1104/pp.112.208298)
203. LOBELL, D. B., SCHLENKER, W., AND COSTA-ROBERTS, J. Climate trends and global crop production since 1980. *Science* 333, 2011. P.616–620. Disponibil: [DOI: 10.1126/science.1204531](https://doi.org/10.1126/science.1204531)
204. LUKAC, M., GOODING, M., GRIFFITHS, S., JONES, H. Asynchronous flowering and within-plant flowering diversity in wheat and the implications for crop resilience to heat. In: *Annals of Botany*. 2012, vol. 109, nr. 4, pp. 843–850. ISSN 1095-8290. Disponibil: [DOI: 10.1093/aob/mcr308](https://doi.org/10.1093/aob/mcr308)
205. LÜTTGER, A., FEIKE, T. Development of heat and drought related extreme weather events and their effect on winter wheat yields in Germany. In: *Theoretical and Applied Climatology*. 2018, vol. 132, nr.1-2, pp. 15–29. Disponibil: [DOI: 10.1007/s00704-017-2076-y](https://doi.org/10.1007/s00704-017-2076-y)
206. MAAZ, K., MUHAMMAD, M.A., NAWAB, A., SAEED, K., FAIQ, AHMAD AND ZIA, UD DIN Effect of seed Priming techniques and different durations on germination and seedling growth of Wheat (*Triticum aestivum* L.). In: *PLANT SCIENCE JOURNAL*, 2021. V.10(1). pp. 17-27. (Print) ISSN: 2227-5614, (Online) ISSN: 2227-5630.
207. MAHALINGAM, R. Consideration of combined stress: a crucial paradigm for improving multiple stress tolerance in plants. In: *Combined Stresses in Plants*. Springer International Publishing, 2015. pp. 1–25. ISBN 978-3-319-07899-1.
208. MÄKINEN, H., KASEVA, J., TRNKA, M., et al. Sensitivity of European wheat to extreme weather. In: *Field Crops Research*. 2018, vol. 222, pp. 209–217. ISSN: 0378-4290. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.fcr.2017.11.008](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.11.008)
209. MAŁGORZATA POPKO, IZABELA MICHALAK, et al. *Molecules* 23, 2018. P.470 [DOI:10.3390/molecules23020470](https://doi.org/10.3390/molecules23020470)

210. MALHI, G., KAUR, M., KAUSHIK, P. Impact of Climate Change on Agriculture and Its Mitigation Strategies: A Review. In: *Sustainability*. 2021, vol. 13, nr. 3, pp.1-21. ISSN 2071-1050. Disponibil: [DOI: 10.3390/su13031318](https://doi.org/10.3390/su13031318)
211. MATCOVIC STOJSIN, et al. Stress resistance indicators as the tool for selecting drought-tolerant wheat genotypes. In: *XIV International Scientific Agriculture Symposium "AGROSYM 2023"*, 2023. P.318-323. ISBN 978-99976-816-1-4.
212. MAQBOOL, M., ALI, A., HAQ, T., Response of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) to induced water stress at critical growth stages. In: *Sarhad Journal of Agriculture*. 2015, vol. 31, nr. 1, pp. 53-58. ISSN 1016-4383.
213. MARCIŃSKA, I., CZYCYŁO-MYSZA, I., SKRZYPEK, E., et al. Impact of osmotic stress on physiological and biochemical characteristics in drought-susceptible and drought-resistant wheat genotypes. In: *Acta Physiologiae Plantarum*. 2013, vol. 35, nr. 2, pp. 451-461. ISSN 0137-5881. Disponibil: [DOI: 10.1007/s11738-012-1088-6](https://doi.org/10.1007/s11738-012-1088-6)
214. MCKERSIE B.D., LESHEM Y.Y. *Heat stress*. Stress and Stress Coping in Cultivated Plants. Springer, Dordrecht. 1994 pp. 181-193. ISBN 978-90-481-4400-6. Disponibil: [DOI: 10.1007/978-94-017-3093-8\\_8](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3093-8_8)
215. MICHALETTI, A., NAGHAVI, M., TOORCHI, M., et al. Metabolomics and proteomics reveal drought-stress responses of leaf tissues from spring-wheat. In: *Scientific Reports*. 2018, vol. 8, nr. 5710, pp. 1-19. ISSN 2045-2322. Disponibil: <https://www.nature.com/articles/s41598-018-24012-y>
216. MICHAEL, MOUSTAKAS, ÁNGELES, CALATAYUD, LUCIA. Guidi Editorial: Chlorophyll Fluorescence Imaging Analysis in Biotic and Abiotic Stress Front. In: *Plant Sci.*, 2021. Volume 12. ISSN: 1664-462X. Disponibil: [DOI: 10.3389/fpls.2021.658500](https://doi.org/10.3389/fpls.2021.658500)
217. MIRZA HASANUZZAMAN, KAMRUN NAHAR, MD. MAHABUB ALAM, RAJIB ROYCHOWDHURY, MASAYUKI FUJITA *Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants* International Journal of Molecular Sciences 14, 2013. p.9643-9684. ISSN 1422-0067.
218. MIRINDI, E., DUSENGE, A., GALVAO D. and DANIELLE, A. Way Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO<sub>2</sub> and temperature affects photosynthesis, photorespiration and respiration. In: *New Phytologist*, 2019. №221. p.32–49 ISSN0028-646X, eISSN1469-8137. [DOI:10.1111/nph.15283](https://doi.org/10.1111/nph.15283)
219. MITTLER, R., VANDERAUWERA, S., SUZUKI, N., et al. ROS signaling: The new wave In: *Trends Plant Science*. 2011, vol. 16, nr.6, pp. 300–309. ISSN 1878-4372. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.tplants.2011.03.007](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.03.007)
220. MOHAMMADI, R., KAMALI, M., GATHALA, M. Performance of rained bread and durum wheat cultivars under different tillage options in wheat-based dryland cropping systems. In: *International Journal of Plant Production*. 2021, vol. 15, nr. 2, pp. 273-289. ISSN 1735-8043. Disponibil: [DOI: 10.1007/s42106-021-00135-7](https://doi.org/10.1007/s42106-021-00135-7).
221. MOHAMMED, A. R., AND TARPLEY, L. *Effects of high night temperature and spikelet position on yield-related parameters of rice (Oryza sativa L.)*. plants.Eur. J. Agron. 33, 2010. P.117–123. [DOI: 10.1016/j.eja.2009.11.006](https://doi.org/10.1016/j.eja.2009.11.006)

222. MONNEVEUX, P., JING, R., MISRA, S. Phenotyping for drought adaptation in wheat using physiological traits. In: *Frontiers in Physiology*. 2012, vol. 3, 1-12. ISSN 1664-042X. Disponibil: [DOI: 10.3389/fphys.2012.00429](https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00429)
223. MOMAYYEZI, Mina, DEVIN A. Rippner, FIONA V. DUONG, Pranav V. RAJA, PATRICK J. BROWN, et al. Structural and functional leaf diversity lead to variability in photosynthetic capacity across a range of *Juglans regia* genotypes Plant, In: *Cell & Environment*. 2022, Volume 45, Issue 8, P. i-ii, 2227-2532. ISSN 0140-7791, eISSN1365-3040. Disponibil: [DOI: 10.1111/pce.14370](https://doi.org/10.1111/pce.14370)
224. MNATSAKANYAN, A. A. Productivity and biometric parameters of winter wheat depending on application of a silicon-based produc. In: *Soil Fertility* 2020. № 4 (115), P. 44-47. ISSN 9288-0349.
225. MUHAMMAD, IGBAL, NAVEED, IGBAL RAJA, FARHAT, YASMEEN, AND E.T. Impacts of heat stress on wheat: a critical review. In: *Adv. Crop. Sci. Tech.* 2017. 5: 251, p.2-9. ISSN: 2329-8863. Disponibil: [DOI:10.4172/2329-8863.1000251](https://doi.org/10.4172/2329-8863.1000251)
226. NARDI, S.; PIZZEGHELLO, D.; SCHIAVON, M.; ERTANI, A. Plant biostimulants: physiological responses induced by protein hydrolyzed-based products and humic substances in plant metabolism. In: *Sci. Agric.* 2016, 73, p.18–23
227. NEIL R. Baker and Eva Rosenqvist Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. In: *Journal of Experimental Botany*, 2004, Vol. 55, No. 403, pp. 1607–1621. [DOI: 10.1093/jxb/erh196](https://doi.org/10.1093/jxb/erh196)
228. NELE, I.I, BONCIU, E., PĂUNESCU, G., ROȘCULETE, E., Osmotic adjustment and drought resistance of wheat (*triticum aestivum l.*). short review In: *Analele Universității din Craiova, seria Agricultură – Montanologie – Cadastru (Annals of the University of Craiova - Agriculture, Montanology, Cadastre Series)* Vol. 53(1), 2023. p.1
229. NIEVOLA, C., CARVALHO, C., CARVALHO, V., et. al. Rapid responses of plants to temperature changes. In: *Temperature*. 2017, vol. 4, nr. 4, pp. 371–405. ISSN 2332-8959. Disponibil: [DOI: 10.1080/23328940.2017.1377812](https://doi.org/10.1080/23328940.2017.1377812)
230. NIDHI RAI, SHASHI PANDEY RAI Prospects for abiotic stress tolerance in crops utilizing phyto- and bio-stimulants. In: *Frontiers in Sustainable Food System*. 2021. Vol. 5, Article 754853. [DOI: 10.3389/fsufs.2021.754853](https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.754853)
231. NURUNNAHER, A., RAFIQI, I.M. Heat stress effects and management in wheat. A review. In: *Agron. Sustain. Dev.* 2017. 37:37. [DOI 10.1007/s13593-017-0443-9](https://doi.org/10.1007/s13593-017-0443-9)
232. OMKAR, M. LIMBALKAR, V., SINGH, M., et al. Genetic improvement of wheat for biotic and abiotic stress tolerance. In: *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.* 2018, vol. 7, nr. 12, pp. 1962-1971. ISSN: 2319-7706. Disponibil: [DOI: 10.20546/ijemas.2018.712.226](https://doi.org/10.20546/ijemas.2018.712.226)
233. PADAM BAHADUR POUDEL, MUKTI RAM POUDEL Heat Stress Effects and Tolerance in Wheat: A Review. In: *J Biol Today's World*. 2020. 9(3):217, p.1-6
234. PANDEY, G., MEHTA, G., SHARMA, P., SHARMA, V. Terminal heat tolerance in wheat: An overview. In: *Journal Cereal Research*. 2019, vol. 11, nr. 1, pp. 1-16. ISSN 2582-2675.
235. PEARCE, S., ZHU, J., BOLDIZSÁR, Á., et al. Large deletions in the CBF gene cluster at the Fr-B2 locus are associated with reduced frost tolerance in wheat. In:

- Theoretical and Applied Genetics*. 2013, vol.126, nr. 11, pp. 2683–2697. ISSN 1432-2242. Disponibil: [DOI: 10.1007/s00122-013-2165-y](https://doi.org/10.1007/s00122-013-2165-y)
236. PEINGS, Y., CATTIAUX, J., DOUVILLE, H. Evaluation and response of winter cold spells over western Europe in CMIP5 models. In: *Climate Dynamics*. 2013, vol. 41, nr. 11–12, pp. 3025–3037. ISSN 1432-0894. Disponibil; [DOI: 10.1007/s00382-012-1565-z](https://doi.org/10.1007/s00382-012-1565-z)
237. PENFIEL, D.S. Seed dormancy and germination. In: *Current Biology*. 2017, vol. 27, nr. 17, pp. R853–R909. ISSN 0960-9822. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.cub.2017.05.050](https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.050)
238. PIREIVATLOU, A. Evaluation of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under pre-and post-anthesis drought stress conditions. In: *Journal Agriculture*. 2010, vol. 5, nr. 20, pp. 2829–2836. ISSN 1991-637X. Disponibil: <http://www.academicjournals.org/AJAR>
239. POROTNIKOV, I.V., ANTONOVA, O.Yu., and MITROFANOVA, O.P. Molecular markers in genetic analysis of crossing bread wheat with rye. In: *Vavilovskii Zhurnal Genet Seleksii*. 2020 Oct; 24(6): c.557–567. ISSN 2500-0462 (Print) ISSN 2500-3259, (Online) Disponibil: [DOI: 10.18699/VJ20.649](https://doi.org/10.18699/VJ20.649)
240. PORTER, J., XIE, L., CHALLINOR, A., et al. Food security and food production systems. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press: Cambridge, UK and New York, NY, USA, 2014, pp. 485–533. ISBN 9780128126875.
241. PORTER, J.R., GAWITH, M. Temperatures and the growth and development of wheat: a review. In: *Eur J Agron*. 1999. Vol. 10., P. 23 – 36.
242. POUDEL, P., POUDEL, M. Heat stress effects and tolerance in wheat: A Review. In: *Journal Biology Today's World*. 2020, vol. 9, nr. 3, pp. 1-6. ISSN 2322-3308
243. PUTHUR, J. Antioxidants and cellular antioxidation mechanism in plants. In: *South Indian Journal Biology Science*. 2016. Vol. 2, nr. 1, pp. 14-17. ISSN 2454-4787.
244. PRASAD, P., RISIPATI, S., MOMCILOVIC, I., et al. Independent and combined effects of high temperature and drought stress during grain filling on plant yield and chloroplast EF-Tu expression in spring wheat. In: *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2011, vol. 197, nr. 6, pp. 430-441. ISSN 1439-037X. Disponibil: [DOI: 10.1111/j.1439-037X.2011.00477.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2011.00477.x)
245. PRASAD, P., BHEEMANAHALLI, R., JAGADISH, S. Field crops and the fear of heat stress-Opportunities, challenges and future directions. In: *Field Crop. Res*. 2017, vol. 200, nr. 8, pp. 114–121. ISSN 0378-4290. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.fcr.2016.09.024](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.024)
246. RAPACZ, M., GASIOR, D., ZWEIRZYKOWSKI, Z. et al. Changes in cold tolerance and the mechanisms of acclimation of photosystem II to cold hardening generated by another culture of *Festuca pratensis* x *Lolium multifolium* cultivars. In: *N. Phytol*. 2004. V. 162. № 1, P. 105–114.
247. REYNOLDS, M., BONNETT, S., CHAPMAN, R., et al. Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies. In: *Journal of*

- Experimental Botany*. 2011, vol. 62, nr. 2, pp. 439–452. ISSN 1460-2431. Disponibil: [DOI: 10.1093/jxb/erq311](https://doi.org/10.1093/jxb/erq311)
248. RIAZ, M., YANG, L., YOUSAF, M., et.al. Effects of heat stress on growth, physiology of plants, yield and grain quality of different spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. In: *Sustainability*. 2021, vol. 13, nr. 5, pp. 2-18. ISSN 2071-1050. Disponibil: [DOI: 10.3390/su13052972](https://doi.org/10.3390/su13052972)
249. RIHAN, H., AL-ISSAWI, M., FULLER, M. Advances in physiological and molecular aspects of plant cold tolerance. In: *Journal of Plant Interactions*. 2017, vol. 12, nr. 1, pp. 143-157, ISSN: 1742-9145. Disponibil: [DOI: 10.1080/17429145.2017.1308568](https://doi.org/10.1080/17429145.2017.1308568)
250. RUELLAND, E., VAULTIER, M., ZACHOWSKI, A., HURRY, V. Cold signalling and cold acclimation in plants. In: *Adv. Bot. Res.* 2009, vol. 49, nr. 8, pp. 36–150. ISSN 0065-2296. Disponibil: [DOI: 10.1016/S0065-2296\(08\)00602-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(08)00602-2)
251. RUELLAND, E., ZACHOWSKI, A. How plants sense temperature. In: *Environmental and Experimental Botany*. 2010, vol. 69, nr. 3, pp. 225–232. ISSN 0098-8472. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.envexpbot.2010.05.011](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.05.011)
252. SALLAM, A., ALQUDAH, A. M., DAWOOD, M. F., et al. Drought stress tolerance in wheat and barley: advances in physiology, breeding and genetics research. In: *International journal of molecular sciences*. 2019, vol. 20, nr. 13, pp. 1-36. ISSN 1422-0067. Disponibil: [DOI: 10.3390/ijms20133137](https://doi.org/10.3390/ijms20133137)
253. SALVUCCI, ME, CRAFTS-BRANDNER, SJ. Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. In: *Physiol Plant*. 2004; 120: 179–186. PMID: 1503285. Disponibil: [DOI: 10.1111/j.0031-9317.2004.0173.x](https://doi.org/10.1111/j.0031-9317.2004.0173.x)
254. SAVICKA, M., ŠKUTE, N. Effects of high temperature on malondialdehyde content, superoxide production and growth changes in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.). In: *Ekologija*. 2010, vol. 56, nr. 1, pp. 26-33. ISSN 2029-0586. Disponibil: [DOI: 10.2478/v10055-010-0004-x](https://doi.org/10.2478/v10055-010-0004-x)
255. SAREEN, S., TYAGI, B., SARIAL, A., et al. Trait analysis, diversity, and genotype x environment interaction in some wheat landraces evaluated under drought and heat stress conditions. In: *Chilean Journal Agriculture Research*. 2014, vol. 74, nr. 2, pp. 135–142. ISSN 0718-5839. Disponibil: [DOI: 10.4067/S0718-58392014000200002](https://doi.org/10.4067/S0718-58392014000200002)
256. SARTO, M., SARTO, J., RAMPIM, L., et al. Wheat phenology and yield under drought: a review. In: *Australian Journal of Crop Science*. 2017, vol. 11, nr. 08, pp. 941–946. ISSN:1835-2707. [DOI: 10.21475/ajcs17.11.08.pne351](https://doi.org/10.21475/ajcs17.11.08.pne351)
257. SATISH, C., BHATLA, MANJU, A. LAL. *Plant Physiology, Development and Metabolism*. Springer Singapore, 2023. ISBN:978-981-99-5735-4 Disponibil: [DOI: 10.1007/978-981-99-5736-1](https://doi.org/10.1007/978-981-99-5736-1)
258. SCHNEIDER S.H. The greenhouse effect: Science and Policy. Science. 1989. №243. p.771 – 778
259. SEHGAL, A., SITA, K., SIDDIQUE, K., et al. Drought or/and heat-stress effects on seed filling in food crops: Impacts on functional biochemistry, seed yields, and nutritional quality. In: *Frontiers in Plant Science*. 2018, vol. 9, nr. 1705, pp. 1-19. ISSN 1664-462X. Disponibil: [DOI: 10.3389/fpls.2018.01705](https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01705).

260. SEPPANEN, M., ALITALO, V., BACSTROM, H., et al. Growth, freezing tolerance, and yield performance of alfalfa (*Medicago sativa* L.) cultivars grown under controlled and field conditions in northern latitudes. In: *Can. J. Plant Sci.* 2018, vol. 98, nr. 5, pp. 1109–1118. ISSN 0008-4220. Disponibil: [DOI: 10.1139/cjps-2017-0305](https://doi.org/10.1139/cjps-2017-0305)
261. SAMOTA, M.K. Defense induced by jasmonic acid: a review. In: *Int. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci.* 2017. Vol. 6 (5), p. 2467–2474.
262. SARIEVA, G.E., KENZHEBAEVA, S.S. & LICHTENTHALER, H.K. Adaptation potential of photosynthesis in wheat cultivars with a capability of leaf rolling under high temperature conditions. In: *Russ J Plant Physiol.* 2010, №57, p.28–36 (Electronic) ISSN 1608-3407, (Print) ISSN 1021-4437. Disponibil: [DOI: 10.1134/S1021443710010048](https://doi.org/10.1134/S1021443710010048)
263. SECRIERU, S.; DERENDOVSKAIA, A.; MASHCHENKO, Na. Comparative action of steroid glycosides for barley plants. In: *Research Journal of Agricultural Science.* 2022, Vol 54, Issue 3, p152 ISSN 2066-1843
264. SEMENOV, M., STRATONOVITCH, P., ALGHABARI, F., GOODING, M. Adapting wheat in Europe for climate change. In: *Journal Cereal Science.* 2014, vol. 59, nr. 3, pp. 245–256. ISSN 1095-9963. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.jcs.2014.01.006](https://doi.org/10.1016/j.jcs.2014.01.006)
265. SHABALA, S., MUNNS, R. Salinity stress: physiological constraints and adaptive mechanisms. In: *Shabala, S. (ed). Plant stress physiology.* CAB International, Oxford, 2012, pp. 59–93. ISBN 9781845939953. Disponibil: [DOI: 10.1079/9781845939953.0059](https://doi.org/10.1079/9781845939953.0059),
266. SHAH FAHAD, ALI A. BAJWA, USMAN, NAZ., SHAKEEL, A. ANJUM, AYESHA FAROOQ, ALI ZOHAIB, SEHRISH SADIA, et al. Crop Production under Drought and Heat Stress. In: *Plant Responses and Management Options Frontiers in Plant Science* 2017. Volume 8., Article 1147 [DOI: 10.3389/fpls.2017.01147](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01147)
267. SHARMA, M. A., LAXMI JASMON. Emerging players in controlling temperature stress tolerance In: *Front Plant Sci.* 2016, Vol. 6. P. 1129
268. SHARMA, D., SINGH, R., TIWARI, R., et al. Wheat responses and tolerance to terminal heat stress: a review. In: *Wheat Production in Changing Environments; Hasanuzzaman*, Springer: Singapore, 2019, pp. 149–173. ISBN 978-981-13-6883-7. Disponibil: [DOI: 10.1007/978-981-13-6883-7](https://doi.org/10.1007/978-981-13-6883-7)
269. SHARMA, P., JHA, A., DUBEY, R., PESSARAKLI, M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. In: *Journal of Botany.* 2012, vol. 2012, pp. 1-26. ISSN. Disponibil: [DOI: 10.1155/2012/217037](https://doi.org/10.1155/2012/217037)
270. SHATABDI, G., SHAHED, M., ROBIN, A. Polyethylene glycol induced osmotic stress affects germination and seedling establishment of wheat genotypes. In: *Plant Breed. Biotech.* 2020, vol. 8, nr. 2, pp. 174-185. ISSN: 2287-9366. Disponibil: [DOI: 10.9787/PBB.2020.8.2.174](https://doi.org/10.9787/PBB.2020.8.2.174).
271. SKINNER, D., BELLINGER B. Exposure to subfreezing temperature and a freeze-thaw cycle affect freezing tolerance of winter wheat in saturated soil. In: *Plant Soil.* 2010, vol. 332, nr. 1, pp. 286–297. ISSN 1573-5036. Diponibil: [DOI: 10.1007/s11104-010-0293-6](https://doi.org/10.1007/s11104-010-0293-6)

272. SKINNER, D., BELLINGER, B. Differential response of wheat cultivars to components of the freezing process in saturated soil. In: *Crop Science*. 2011, vol. 51, nr. 1, pp. 69–74. ISSN 0011-183X
273. SIRHINDI, G. Jasmonic acid modulates the physio-biochemical attributes, antioxidant enzyme activity, and gene expression in Glycine max under nickel toxicity. In: *Front Plant Sci*. 2016, Vol. 7. Article 591. Disponibil: DOI: [10.3389/fpls.2016.00591](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00591)
274. ȘIȘCANU, GH., SCURTU, GH., TITOVA N. *Fitomonitorizarea intensității fotosintezei, respirației și transpirației la pomii de păr*. Conferința *Genetica, fiziologia și ameliorarea plantelor 7* Chișinău, Moldova, 4-5 octombrie 2021. Pag. 105-107. ISBN: 978-9975-56-912-5. DOI: [10.53040/gppb7.2021.27](https://doi.org/10.53040/gppb7.2021.27)
275. SONG, W., Zhao, L., Zhang, X., et al. Effect of timing of heat stress during grain filling in two wheat varieties under moderate and very high temperature. In: *Indian. J Genet*. 2015, vol. 75, nr. 1, pp. 121–124. ISSN 0019-5200. Disponibil: DOI: [10.5958/0975-6906.2015.00018.8](https://doi.org/10.5958/0975-6906.2015.00018.8)
276. SORAYA MAHDAVIA, AHMAD ARZANI, S.A.M. *Mirmohammady Maibody1 and Mahdi Kadiva Grain quality of wheat genotypes under heat stress* ORCID ID: 0000-0001-5297-6724
277. SOYEMA, K., AHMED, J., MOHI-UDDIN, M. Variation of wheat cultivars in their response to elevated temperature on starch and dry matter accumulation in grain. In: *International Journal of Agronomy*. 2016, vol. 16, pp. 1-6. ISSN 1687-8167. Disponibil; DOI: [10.1155/2016/9827863](https://doi.org/10.1155/2016/9827863) H.E.
278. SRUTHI, N. Effects of high temperature stress and traits associated with tolerance in wheat. *J. His Arch. & Anthropol Sci*. 1(3), 2018. p.177-186. Disponibil; DOI: [10.15406/oajs.2018.02.00067](https://doi.org/10.15406/oajs.2018.02.00067)
279. ȘTEFÎRȚĂ, Anastasia A. BOTNARI, Vasile F. BRÂNZĂ, Lilia M. BULHAC, Ion I. COROPCEANU, et. al. Possibilities of Increasing the Antioxidant Properties of Garlic Plants (*Allium sativum*, L.) In: *Acta Chemica Iasi*. 2020, Volume 25, Issue 2, p.208-231. ISSN 2067-2446.
280. ȘTEFÎRȚĂ, A., BOTNARI, V. BRÂNZĂ, L., BULHAC, I., CHILINCIUC, A.L. Agronomical biofortification of garlic plant (*Allium sativum* L.) in aspect of increasing selenium content and antioxidant properties. In: *Advancement in Medicinal Plant Research*. August 2016, Vol. 4(3), pp. 99-105, ISSN: 2354-2152
281. STRATONOVITCH, P., SEMENOV, M. Heat tolerance around flowering in wheat identified as a key trait for increased yield potential in Europe under climate change. In: *Journal of Experimental Botany*. 2015, vol. 66, nr. 12, pp. 3599–3609. ISSN 1460-2431. Disponibil: DOI: [10.1093/jxb/erv070](https://doi.org/10.1093/jxb/erv070)
282. SURIYASAK CH. HARANO K., TANAMACHI K., MATSUO K., TAMADA A., IWAYA-INOUE M., ISHIBASHI Y. Reactive oxygen species induced by heat stress during grain filling of rice (*Oryza sativa* L.) are involved in occurrence of grain chalkiness. *Plant Physiol*. 2017. Vol. 216. P. 52 – 57.
283. TAKAHASHI, D., LI, B., NAKAYAMA, T., et al. Plant plasma membrane proteomics for improving cold tolerance. In: *Frontiers Plant Science*. 2013, vol. 4, nr. 90, pp. 1-5. Disponibil; DOI: [10.3389/fpls.2013.00090](https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00090)



284. TAO, F., XIAO, D., ZHANG, SH., et al. Wheat yield benefited from increases in minimum temperature in the Huang-Huai-Hai Plain of China in the past three decades. In: *Agricultural and Forest Meteorology*. 2017, vol. 239, pp. 1-14. ISSN 0168-1923  
Disponibil: [DOI: 10.1016/j.agrformet.2017.02.033](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.02.033)
285. TAO, F., RÖTTER, R., PALOSUO, T., et al. Designing future barley ideotypes using a crop model ensemble. In: *European Journal of Agronomy*. 2017, vol. 82, pp. 144–162. ISSN 1161-0301. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.eja.2016.10.012](https://doi.org/10.1016/j.eja.2016.10.012)
286. TARKOWSKI, L., VAN DEN ENDE, W. Cold tolerance triggered by soluble sugars: a multifaceted countermeasure. In: *Front Plant Science*. 2015, vol. 6, nr. 203, pp. 1-7. [DOI:10.3389/fpls.2015.00203](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00203)
287. TENG, Y., XU, W. & MA, M. *cGMP is required for seed germination in Arabidopsis thaliana*. *Journal of Plant Physiology*, 167, 11, 2010. P. 885-889, ISSN 0176-1617
288. THEOCHARIS, A., CLEMENT, CH., BARKA, E. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures. In: *Planta*. 2012, vol. 235, nr. 6, pp. 1091–1105. ISSN 1432-2048. Disponibil: [DOI: 10.1007/s00425-012-1641-y](https://doi.org/10.1007/s00425-012-1641-y)
289. VALLURU, R., LINK, J., CLAUPEIN, W. Consequences of early chilling stress in two Triticum species: plastic responses and adaptive significance. In: *Plant Biology*. 2012, vol. 14, nr. 4, pp. 641–651. ISSN 1438-8677. Disponibil: [DOI: 10.1111/j.1438-8677.2011.00540.x](https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00540.x)
290. VIBHUTI, V., SHAHI, Ch., BARGALI, K., BARGALI, S. Seed germination and seedling growth parameters of rice (*Oryza sativa*) varieties as affected by salt and water stress. In: *Indian Journal of Agricultural Sciences*. 2015, vol. 85, nr. 1, pp. 102–108. ISSN 0019-5022.
291. WANG, J., GAO, X., DONG, J., TIAN, X., WANG, J., PALTA, J.A., XU, S., FANG, Y., WANG, Z. Over-expression of the heat-responsive wheat gene TaHSP23.9 in transgenic Arabidopsis conferred tolerance to heat and salt stress. In: *Front. Plant Sci.* 2020, 11, e00243
292. WANG, X., CAI, J., JIANG, D., et al. Pre-anthesis high temperature acclimation alleviates damage to the flag leaf caused by post-anthesis heat stress in wheat. In: *Journal of Plant Physiology*. 2011, vol. 168, nr. 6, pp. 585-593. ISSN 1618-1328. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.jplph.2010.09.016](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.09.016)
293. WANG, W., MAULEON, R., HU, Z., CHEBOTAROV, D., TAI, S., WU, Z., et al. Genomic variation in 3,010 diverse accessions of Asian cultivated rice. In: *Nature* 2018, № 557. pp.43–49. [DOI:10.1038/s41586-018-0063-9](https://doi.org/10.1038/s41586-018-0063-9)
294. WEIDONG PAN, XIAODONG CHENG, RONGYU DU, XINHUA ZHU, WENCHUAN GUO *Detection of chlorophyll content based on optical properties of maize leaves*. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy* Volume 309, 15 March 2024, ID:123843 (Print) ISSN: 1386-1425, (Online) ISSN: 1873-3557. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.saa.2024.1238](https://doi.org/10.1016/j.saa.2024.1238)
295. WENKEL, K.O. MIRSCHEL, W. TOPAJ, A.G. From crop growth models to model-based dss for sustainable agriculture and land use – trends and perspectives. In: *Тенденции развития агрофизики: от актуальных проблем земледелия и*

- растениеводства к технологиям будущего. Санкт-Петербург. ФГБНУ АФИ., 2017. 22-40 с. ISBN 978-5-905200-34-2.
296. WINFIELD, M., LU, C., WILSON, I., et al. Plant responses to cold: transcriptome analysis of wheat. In: *Plant Biotechnology Journal*. 2010, vol. 8, nr. 7, pp. 749–771. ISSN 1467-7652. Disponibil: [DOI: 10.1111/j.1467-7652.2010.00536.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2010.00536.x)
  297. WU, Y., ZHONG, X., HU, X., et al. Frost affects grain yield components in winter wheat. N. Z. In: *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*. 2014, vol. 42, nr. 3, pp. 194–204. ISSN 0114-0671. Disponibil: [DOI: 10.1080/01140671.2014.887588](https://doi.org/10.1080/01140671.2014.887588)
  298. YADAV, S. Cold stress tolerance mechanisms in plants. A review. In: *AGRIS*. 2010, vol. 30, nr. 3, pp. 515–527. ISSN 1804-1930.
  299. YADAV, S., MODI, P., DAVE, A. et al. *Effect of abiotic stress on crops*. In: Sustainable Crop Production eds. Mirza Hasanuzzaman, et al., Intech Open, 2020. pp. 1-21. ISBN 978-1-83880-899-0 DOI: [10.5772/intechopen.88434](https://doi.org/10.5772/intechopen.88434).
  300. YANG, W., Li, Y., Yin, Y., et al. Involvement of ethylene and polyamines biosynthesis and abdominal phloem tissues characters of wheat caryopsis during grain filling under stress conditions. In: *Scientific Reports*. 2017, vol. 7, nr. 1, pp. 1-13. ISSN 2045-2322. Disponibil: [DOI: 10.1038/srep46020](https://doi.org/10.1038/srep46020)
  301. YANG, T., YAO, S., HAO, L., et al. Wheat bHLHtype transcription factor gene TabHLH1 is crucial in mediating osmotic stresses tolerance through modulating largely the ABA-associated pathway. In: *Plant Cell Rep*. 2016, vol. 35, nr. 11, pp. 2309–2323. ISSN 1432-203X. Disponibil: [DOI: 10.1007/s00299-016-2036-5](https://doi.org/10.1007/s00299-016-2036-5)
  302. YANG, D., PENG, S. AND WANG, F. Response of Photosynthesis to High Growth Temperature Was Not Related to Leaf Anatomy Plasticity in Rice (*Oryza sativa* L.). In: *Front. Plant Sci*. 2020, 11:26. DOI:10.3389/fpls.2020.00026
  303. YANG YANG, DIHUA CAI, HONG ZHAO, YIHAO MA, HELING WANG, RUNYUAN WANG. Responses of spring wheat growth to climate change in different climatic regions of northwest. In: *China Crop Science*, 2023. Volume 63, Issue 2 P.351-986. ISSN:0011-183X, eISSN:1435-0653. Disponibil: [DOI: 10.1002/csc2.20863](https://doi.org/10.1002/csc2.20863)
  304. YUTING, W., ZHEHAO, J., WENXIANG, LI, XIAOLONG, Y., CHENGMING, LI, DUNXU, C., et al. Supplementary low Far-red light promotes proliferation and photosynthetic capacity of blueberry in vitro plantlets. In: *International Journal of Molecular Sciences*. 2024. 25, P.688. ISSN: 1422-0067. Disponibil: [DOI: 10.3390/ijms25020688](https://doi.org/10.3390/ijms25020688)
  305. YILDIRIM, M. The effect of drying of bread wheat seeds following first water uptake on germination rate. In: *Turkish Journal of Agriculture - Food Science and Technology*. 2018, vol. 6, nr. 1, pp. 28-33. ISSN 2148-127X. Disponibil: [DOI: 10.24925/turjaf.v6i1.28-33.1465](https://doi.org/10.24925/turjaf.v6i1.28-33.1465)
  306. ZAMPIERI, M., TORETI, A., CEGLAR, A., et al. Climate resilience of the top ten wheat producers in the Mediterranean and the Middle East. In: *Regional Environmental Change*. 2020, vol. 20, nr. 41, pp. 1-9. ISSN 1436-378X. Disponibil: [DOI: 10.1007/s10113-020-01622-9](https://doi.org/10.1007/s10113-020-01622-9)

307. ZHAO, C., LANG, Z., ZHU, J. Cold responsive gene transcription becomes more complex. In: *Trends Plant Sci.* 2015, vol. 20, nr. 8, pp. 466–468. ISSN 1878-4372. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.tplants.2015.06.001](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.06.001)
308. ZHANG, J., ZHANG, S., CHENG, M., et al. Effect of drought on agronomic traits of rice and wheat: a meta-analysis. In: *Int. J. Environ. Res. Public Health.* 2018, vol. 15, nr. 5, pp. 1-14. ISSN 1660-4601. Disponibil: [DOI: 10.3390/ijerph15050839](https://doi.org/10.3390/ijerph15050839)
309. ZHANG, F., Jiang, Y., Bai, L., et al. *The ICE-CBF-COR pathway in cold acclimation and afps in plants.* Middle-East Journal Scientific Research. 2011, vol. 8, nr. 2, pp. 493–498. ISSN 1990-9233.
310. ZHENG, Y., WANG, Z., SUN, X., et al. Higher salinity tolerance cultivars of winter wheat relieved senescence at reproductive stage. In: *Environ. Exp. Bot.* 2008, vol. 62, pp. 129–138. ISSN 0098-8472. Disponibil: [DOI: 10.1016/j.envexpbot.2007.07.011](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.07.011)
311. ZHENG, Y., ZHANG, M., ZHANG, X., et al. Mapping winter wheat biomass and yield using time series data blended from PROBA-V 100- and 300-m S1 products. In: *Remote Sens.* 2016, vol. 8, nr. 10, pp. 1-23. ISSN 2072-4292. Disponibil: [DOI: 10.3390/rs8100824](https://doi.org/10.3390/rs8100824)
312. ZHENG, B., CHAPMAN, S., CHRISTOPHER, J., et al. Frost trends and their estimated impact on yield in the Australian wheat belt. In: *J. Exp. Bot.* 2015, vol. 66, nr. 12, pp. 3611–3623. ISSN 1460-2431. [DOI: 10.1093/jxb/erv163](https://doi.org/10.1093/jxb/erv163)
313. ZHENG, D., YANG, X., MÍNGUEZ, I., et al. Tolerance of Different Winter Wheat Cultivars to Prolonged Freezing Injury at their Critical Temperatures. In: *Crop Science* 2018, vol.58, nr. 4, pp. 1740-1750. Disponibil: [DOI: 10.2135/cropsci2018.01.0014](https://doi.org/10.2135/cropsci2018.01.0014)
314. ZROBEK-SOKOLNIK, A. Temperature stress and responses of *plants*. In: *Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change.* Ahmad P, Prasad MN V, editors. New York, NY: Springer. New York, 2012
315. <https://www.fao.org/faostat/ru/#data/QV> disponibil: [citat: 20.12.2021]
316. <https://www.fao.org/faostat/ru/#data/QCL> disponibil: [citat: 15.12.2023]
317. <https://stats.oecd.org/> disponibil: [citat: 20.12.2021]
318. <https://www.ipcc.ch/documentation/> disponibil: [citat: 20.11.2022]
319. **The Certification AA No.0448** for utilization of the biostimulator *Regalg 1* in Moldova for seeds treatment was obtained at 12 February 2003 from The State Centre for Certification of Chemical and Biological Means of Plant Protection and Growth Regulators
320. **Metode de apreciere și modificare a rezistenței genotipurilor de grâu:** (*Triticum aestivum* L.) la acțiunea temperaturilor extreme: (recomandări metodice)/ Institutul de Genetica, Fiziologie și Protecție a Plantelor al Univirsității de Stat din Moldova; elaborate JELEV, N., RALEA, T., ZDIORUK, N., **PLATOVSCII, N.** Chisinau:[editura USM], 2023. 45p. ISBN 978-9975-62-622-4
321. **Методы определения редокс – статуса культивируемых клеток растений:** (Экологическая генетика/Генетическая токсикология) / Казанский (Приволжский) федеральный университет. СИБГАТУЛИНА, Г.В. Казань, 2011. 61с.
322. **Методы определения белков и ферментов:-**(Методическое пособие) / Казанский (Приволжский) Федеральный университет: НЕВМЕРЖИЦКАЯ, Ю.Ю. Казань, 2012. 36с.

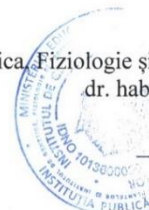
323. **Общее почвоведение:** (Методические рекомендации) / Министерство науки и высшего образования Российской Федерации: ВАСИЛЬЕВ, А.А., ГИЛЁВ, В.Ю. ФГБОУ ВО Пермский ГАТУ. Пермь, 2023. с.43
324. **Photosynthesis Research Protocols:** Methods in Molecular Biology Humana Totowa, NJ. Editors: ROBERT CARPENTIER.2014. XIV, p.395. eBook ISBN 978-1-60761-925-3, ISSN 1064-3745, E-ISSN 1940-6029. Disponibil: [DOI: 10.1007/978-1-60761-925-3](https://doi.org/10.1007/978-1-60761-925-3)

## ПРИЛОЖЕНИЕ

## Приложение 1.

Акт о внедрении исследований в производственный участок Института Генетики,  
физиологии и защиты растений РМ. За 2021 – 2022гг.

Aprob:  
Directorul Institutului de Genetica, Fiziologie și Protecție a Plantelor  
dr. hab. ANDRONIC Larisa

  
„22” iulie 2022

### Act

care vizează rezultatele testării eficacității regulatorului natural de creștere *Reglalg*, utilizat pentru tratarea semințelor de triticale înainte de semănat. Testarea a fost realizată pe câmpul IGFP, în anul 2021- 2022.

Noi, subsemnații, membrii comisiei în componența:

Președintele comisiei agronom coordonator Ch. Vatamanu, șeful laboratorului Biochimia Plantelor, dr. în științe biologice, Tatiana Călugăru-Spătaru, șeful baze științifice experimentale dr. Tiofil Sandu, dr. hab. prof., Alexandru Dascaluic, directorul proiectului 20.80009.7007.07 „**Determinarea parametrilor ce caracterizează rezistența plantelor cu nivel diferit de organizare la acțiunea temperaturilor extreme în scopul diminuării efectelor schimbărilor climatice**”, dr. cer. șt. coordonator T. Ralea și cer. șt. Nicolai Platovschii au întocmit prezentul act care confirmă, că pe câmpul experimental al IGFP în anul 2021-22 a fost efectuată testarea experimental-tehnologică a influenței asupra productivității plantelor de triticale, soiul Ingen-40, obținute din semințele tratate cu biostimulatorul *Reglalg*, diluat cu apă în raportul 1/200.

Comisia a constatat că de pe terenul experimental cu suprafața totală de 1 ha s-au recoltat 1540 kg/ha de triticale, iar de pe parcela martor (suprafața totală de 1 ha) s-au recoltat 1270 kg/ha. Adăusul la recolta a constituit 270 kg/ha în favoarea plantelor tratate cu biostimulatorul *Reglalg*.

22 iulie 2022

Președintele comisiei

Ch. Vatamanu

Membrii comisiei

T. Călugăru-Spătaru

T. Sandu

T. Ralea

A. Dascaluic

N. Platovschii

Акт о проведении исследований на производственном поле фирмы Izvoraș в 2016г.

Aprob:  
Directorul Institutului de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor  
dr.hab.Vasile Botnari

„ 10 „, august 2016

### Act

care vizează rezultatele testării eficacității regulatorului natural de creștere *Reglalg*, utilizat pentru tratarea plantelor de grâu comun de toamnă, pe vegetație, soiul Cuialnic în faza de formare a paiului. Testarea a fost realizată la gospodăria țărănească "Izvoraș" din satul Balabanu, raionul Taraclia, în anul 2016.

Noi, subsemnații, membrii comisiei în componență:

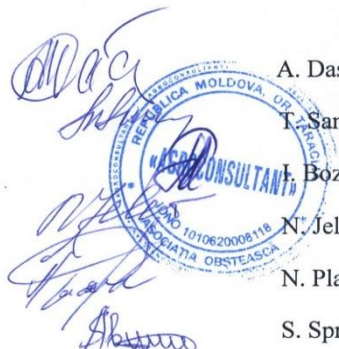
Președintele dr.hab., **Alexandru Dascaluic**, șeful laboratorului Biochimia Plantelor, dr. în științe agricole, inginer coordonator, transfer tehnologic, **Tiofil Sandu**, cerc.șt. **Natalia Jelev**, doctorand, Sabina Sprânceană și doctorandul Nicolai Platovschii pe de o parte, președintele gospodăriei țărănești "Izvoraș" din raionul Taraclia, domnul **Dornea Grigore** și agroconsultantul, **Bozbei Ion Ion** pe gospodăriile din raioanele Taraclia și Vulcănești, pe de altă parte, au întocmit prezentul act care confirmă, că pe terenul gospodăriei țărănești "Izvoraș" din satul Balabanu, raionul Taraclia, în anul 2016 a fost efectuată testarea experimental – tehnologică a influenței asupra productivității plantelor grâului comun de toamnă, soiul Cuialnic, obținute din plantele tratate cu regulatorul natural de creștere *Reglalg*.

Comisia a constat că de pe terenul experimental cu suprafața totală de 10 ha s-au recoltat 42 tone de grâu comun de toamnă, sau 4,2 t/ha, iar de pe parcela martor (suprafața totală de 10 ha) s-au recoltat 37 tone sau 3,7 t/ha. Adausul la recoltă a constituit 5 tone sau 0,5 tone de la fiecare hectar în favoarea plantelor tratate cu regulator de creștere natural *Reglalg*.

10.08.2016.

Președintele comisiei

Membrii comisiei



A. Dascaluic  
T. Sandu  
I. Bozbei  
N. Jelev  
N. Platovschii  
S. Sprânceană

### Приложение 3.

Диплом за участие в конкурсе по отбору лучших исследовательских работ среди аспирантов.





Участие с докладом в международных конференциях.



**Приложение 5.**

Статистическая обработка данных, представленных в графиках и таблицах диссертационной работы

**Таблица 1. Суммарная активность амилаз ( $\alpha$ - и  $\beta$ -амилазы) в эндосперме семян проростков пшеницы сорта Молдова 5 на 2 (А), 5 (В), 8 (С) и 16 (D) сутки прорастания, контрольного варианта (семена обрабатывали водой), и экспериментального варианта (семена обрабатывали биостимулятором Реглалг, разбавленным водой в соотношении 1/200, 1/600, 1/1000, 1/1500 и 1/2000).**

Варианты	Медиана	коэф. вар	<i>p</i>	НСР 95
48 часов				
Контроль (без обработки)	0,045625	0,046496	0,000209	
Реглалг 1/200	0,04896	0,115540	0,000520	
Реглалг 1/600	0,04763	0,118763	0,000535	
Реглалг 1/1000	0,04658	0,063758	0,000287	
Реглалг 1/1500	0,04747	0,065542	0,000295	
Реглалг 1/2000	0,048564	0,013832	0,000062	0,013
5 сутки				
Контроль (без обработки)	0,062248	0,212833	0,009960	
Реглалг 1/200	0,064525	0,227109	0,003273	
Реглалг 1/600	0,065277	0,106011	0,004529	
Реглалг 1/1000	0,064063	0,102650	0,000462	
Реглалг 1/1500	0,063845	0,375708	0,003042	
Реглалг 1/2000	0,062623	0,456798	0,004307	0,017
8 сутки				
Контроль (без обработки)	0,094695	0,2704	0,002118	
Реглалг 1/200	0,109716	0,3956	0,002231	
Реглалг 1/600	0,108709	0,2444	0,002451	
Реглалг 1/1000	0,058798	0,22208	0,00100	
Реглалг 1/1500	0,101216	0,19751	0,00178	
Реглалг 1/2000	0,097193	0,248574	0,01642	0,019
16 сутки				
Контроль (без обработки)	0,018858	0,28673	0,008405	
Реглалг 1/200	0,029042	0,05012	0,015758	
Реглалг 1/600	0,024985	0,084	0,000382	
Реглалг 1/1000	0,023424	0,26957	0,012134	
Реглалг 1/1500	0,024230	0,38239	0,008210	
Реглалг 1/2000	0,021977	0,1942097	0,004241	0,021

**Таблица 2. Процент прорастания семян пшеницы сортов Молдова 5 (А), Молдова 11 (В), Миссия (С) и Куяльник (D), обработанных перед прорастанием водой или раствором биостимулятора *Реглалг*, разбавленного водой в соотношении 1/200, проросших на фильтровальной бумаге, смоченной водой или раствором, содержащим 1, 3, 5, 8, 10 и 16% сахарозы, на 3, 5, 7 и 10-й день прорастания.**

Сорта	Варианты	%, прорастания на:					
		3дн	5дн	7дн	10дн	CV	<i>p</i>
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>
Варианты без обработки биостимулятором							
Молдова 5	Вода	89.5	98.7	99.04	99.04	8.3	0,0034
	1%	84.7	93.6	95.8	95.8	9.6	0,0021
	3%	74.2	82.5	88.8	89.2	9.2	0,0038
	5%	77.7	85.07	88.8	89.5	8.9	0,0037
	8%	64.1	71.1	74.6	74.6	12.3	0,0043
	10%	35.2	42.2	46.3	46.3	19.4	0,0072
	16%	21.5	28.5	31.7	32.06	13.6	0,0077
	НСР 95	3,38	5,43	5,49	4,87		
Молдова 11	Вода	90.7	98.4	98.4	98.4	6.4	0,0032
	1%	84.4	92.3	97.1	97.1	12.1	0,0087
	3%	80.6	86.9	91.4	91.4	11.8	0,0088
	5%	75.2	84.4	88.2	88.2	8.6	0,0061
	8%	48.2	56.5	60.3	60.3	12.3	0,0094
	10%	33.6	44.7	50.1	50.1	14.1	0,0098
	16%	18.4	30.7	36.5	36.5	9.4	0,0043
	НСР 95	4,21	3,87	4,85	4,12		
Миссия	Вода	89.2	98.7	99.04	99.04	14.1	0,0094
	1%	85.7	93.6	95.2	95.23	8.4	0,0065
	3%	80.3	90.4	91.4	91.42	12.3	0,012
	5%	76.5	83.1	88.5	88.5	9.6	0,0061
	8%	46.03	54.9	61.9	61.9	11.2	0,00978
	10%	38.09	46.6	52.3	52.3	11.8	0,01101
	16%	22.85	32.06	39.04	39.04	10.6	0,00998
	НСР 95	3,16	2,96	4,23	3,84		
Куяльник	Вода	85.3	98.09	98.4	98.4	16.2	0,01301
	1%	86.9	97.7	99.6	99.6	14.2	0,0123
	3%	85.7	95.2	99.04	99.04	15.2	0,01452
	5%	80	90.7	92.6	92.6	14.9	0,0152
	8%	70.4	80.6	85.7	85.7	14.6	0,0143
	10%	41.2	55.5	62.2	62.2	12.7	0,0135
	16%	24.4	38.7	45.7	45.7	14.4	0,01426

	2	3	4	5	6	7	8
	НСР 95	2,22	3,56	4,16	4,09		
Варианты, обработанные биостимулятором <i>Реглаг</i> в концентрации 1/200							
		3дн	5дн	7дн	10дн	CV	<i>p</i>
Молдова 5	контроль	86.9	98.4	98.7	98.7	9.4	0,00312
	1%	86.3	93.9	96.8	96.8	12.3	0,00985
	3%	79.04	88.5	90.4	90.4	8.8	0,00265
	5%	70.7	81.5	87.6	87.6	11.2	0,0087
	8%	58.4	70.4	78.09	78.09	12.6	0,00942
	10%	40.3	47.9	52.3	52.3	14.2	0,0102
	16%	33.3	42.5	45.7	45.7	16.3	0,0241
	НСР 95	2,46	3,15	3,27	2,89		
Молдова 11	контроль	88.5	100	100	100	8.7	0,00342
	1%	87.6	96.1	97.1	97.1	9.1	0,00365
	3%	83.4	89.8	92.3	92.3	10.3	0,00562
	5%	78.4	85.07	88.5	88.5	11.5	0,00842
	8%	64.7	74.2	80.9	80.9	12.6	0,00799
	10%	52.3	62.8	66.6	66.6	13.1	0,00942
	16%	39.04	46.03	53.3	53.3	14.2	0,00998
	НСР 95	2,45	3,10	3,74	2,42		
Миссия	контроль	86.6	96.1	98.09	98.09	9.1	0,00764
	1%	87.6	96.1	99.04	99.04	6,3	0,00541
	3%	85.7	93.3	95.2	95.2	6,6	0,00456
	5%	86.6	95.2	96.1	96.1	6,4	0,00432
	8%	76.1	86.6	88.5	88.5	7,1	0,00471
	10%	72.3	80.9	83.8	83.8	7,2	0,00436
	16%	38.09	49.5	49.5	49.5	9,8	0,00492
	НСР 95	2,85	2,16	3,64	2,87		
Куяльник	контроль	87.6	99.04	100	100	4,8	0,00384
	1%	89.5	100	100	100	3,7	0,00248
	3%	86.9	93.6	96.1	96.1	4,1	0,00314
	5%	75.2	84.7	89.5	89.5	5,2	0,00384
	8%	70.7	79.6	83.8	83.8	6,8	0,00488
	10%	69.8	77.4	80	80	9,9	0,00537
	16%	50.4	54.9	59.3	59.3	11,2	0,0097
	НСР 95	4,25	4,10	2,98	3,45		

**Таблица 3. Суммарная активность амилаз в экстрактах из эндосперма прорастающих семян пшеницы сортов Молдова 5(А), Молдова 11 (В), Миссия (С) и Куяльник (D), выращенных в водных растворах с разной концентрацией сахарозы (0, 1, 3, 5, 8, 10 и 16%), в зависимости от продолжительности периода прорастания семян.**

Варианты	Анализ на 7 сутки прорастания				
	Медиана	<i>p</i>	Медиана	<i>p</i>	НСР 95
	Молдова 5, без обработки,		Молдова 5, Реглалг 1/200		
Контроль (на воде)	0,094213	0,003452	0,1034	0,009209	
1%	0,091356	0,00235	0,09456	0,005120	
3%	0,0881	0,004523	0,09136	0,0055	
5%	0,081634	0,00353	0,08513	0,003287	
8%	0,08234	0,00410	0,0874	0,00219	
10%	0,0803256	0,00362	0,08001	0,003162	
16%	0,07612	0,00463	0,07869		0,03
	Молдова 11, без обработки		Молдова 11, Реглалг 1/200		
Контроль (на воде)	0,10035	0,00698	0,10762	0,009960	
1%	0,09634	0,00856	0,09231	0,003213	
3%	0,09456	0,00652	0,09643	0,006529	
5%	0,09135	0,00752	0,09136	0,004462	
8%	0,0834	0,00672	0,088421	0,00232	
10%	0,078965	0,00423	0,080136	0,005607	
16%	0,06845	0,00401	0,07831		0,06
	Миссия, без обработки		Миссия, Реглалг 1/200		
Контроль (на воде)	0,169023	0,00974	0,07689	0,00438	
1%	0,132456	0,009634	0,07136	0,006231	
3%	0,100123	0,009012	0,06862	0,005451	
5%	0,086120	0,00842	0,060234	0,00490	
8%	0,084698	0,008012	0,0628	0,004458	
10%	0,083452	0,00736	0,0601	0,003642	
16%	0,07564	0,006985	0,05072	0,00386	0,05
	Куяльник, без обработки		Куяльник, Реглалг 1/200		
Контроль (на воде)	0,18921	0,00985	0,251	0,03421	
1%	0,187234	0,009466	0,24923	0,012758	
3%	0,15103	0,00988	0,20163	0,035382	
5%	0,117235	0,00982	0,18496	0,01034	
8%	0,09214	0,00856	0,1163	0,009810	
10%	0,08764	0,00793	0,09821	0,007241	
16%	0,0761	0,00863	0,09231	0,008102	0,05

**Таблица 4 Активность каталазы в экстрактах эндосперма прорастающих семян пшеницы сортов Молдова 5 (А), Молдова 11 (В), Миссия (С) и Куяльник (D), выросших из семян, инкубированных на среде с 0, 1, 3, 5, 8, 10 и 16% -ной сахарозой. С правой стороны приведены данные, полученные из семян, обработанных водой, а с левой – из семян, обработанных биостимулятором *Реглалг*, разбавленным водой в соотношении 1/200.**

Варианты	Анализ на 7 сутки прорастания				
	Медиана	p	Медиана	p	НСР 95
	Молдова 5, без обработки,		Молдова 5, Реглалг 1/200		
Контроль (на воде)	3.8585992	0,03452	4.009855	0,09009	
1%	4.472105	0,23265	4.830645	0,05120	
3%	3.9285975	0,04523	3.9880128	0,05125	
5%	3.408889	0,30503	3.4317485	0,32287	
8%	2.705744	0,04010	2.766821507	0,21239	
10%	2.383727262	0,03462	2.4101245	0,03162	
16%	1.7927825	0,04163	1.871587379	0,09164	0,12
	Молдова 11, без обработки		Молдова 11, Реглалг 1/200		
Контроль (на воде)	3.91108	0,0618	3.99895	0,09160	
1%	3.817845	0,0816	4.0167923	0,32313	
3%	3.91699	0,0652	3.98129105	0,06129	
5%	3.532797	0,0752	3.693208345	0,04462	
8%	2.988809	0,0617	3.0185615	0,23602	
10%	2.6545117	0,0423	2.84876605	0,05607	
16%	1.9837646	0,0401	2.1810075	0,06273	0,16
	Миссия, без обработки		Миссия, Реглалг 1/200		
Контроль (на воде)	3.869888	0,09704	3.9286105	0,04638	
1%	3.97641	0,09634	4.0404368	0,06231	
3%	3.9811935	0,09012	3.96879316	0,05451	
5%	3.697443	0,08332	3.812186	0,04920	
8%	3.186957	0,08132	3.3006875	0,04158	
10%	2.8719005	0,07136	2.99635	0,03642	
16%	2.17108315	0,06985	2.4911095	0,03486	0,11
	Куяльник, без обработки		Куяльник, Реглалг 1/200		
Контроль (на воде)	3.9980989	0,09185	3.99112684	0,03421	
1%	4.01233	0,09466	4.1006375	0,12758	
3%	4.10243495	0,09828	4.1752632	0,03532	
5%	3.917787845	0,09862	3.9721125	0,02334	
8%	3.200681	0,08536	3.62125	0,09810	
10%	2.987093	0,07913	3.2012593	0,07241	
16%	2.47545566	0,08693	2.8977185	0,08102	0,12

**Таблица 5 Влияние осмотического стресса, на площадь первичного листа 10-ти суточных проростков пшеницы сорта Молдова 5, выросших из семян, инкубированных в среде с 3%-ной сахарозой (2,4 атм.), обработанных перед прорастанием водой (контроль) или раствором с различными концентрациями биостимулятора Реглалг (опыт).**

Варианты	Медиана	Мода	CV	Асимметрия	Экссесс
<b>Контроль</b>					
Контроль (без обработки)	3,37	3,36	0.376770	0,26003	-0,70019
Реглалг 1/100	3,33	-	0.866024	0,38096	-1,10956
Реглалг 1/200	3,48	-	0.048074	0,11376	-0,44204
Реглалг 1/600	3	3	0.056150	0,92865	-0,13907
Реглалг 1/800	3,3	3,3	0.077621	-2,05985	5,52565
<b>Опыт (р-р 3% сахароза)</b>					
Контроль (без обработки)	2	-	4,407307	-0,02915	-1,70142
Реглалг 1/100	2,67	-	2,711467	-0,81869	-0,04818
Реглалг 1/200	2,93	-	2,748793	1,12420	-0,3584
Реглалг 1/600	2,38	2,38	4,428357	-1,22008	0,72598
Реглалг 1/800	2,67	2,67	2,055662	-0,00726	-1,07954

**Таблица 6 Влияние 3% раствора сахарозы (2,4 атм.) на прирост биомассы надземной части и корней 10-ти суточных проростков пшеницы сорта Молдова 5, выращенных из семян, обработанных водой (контроль) или растворами с различными концентрациями биостимулятора Реглалг (опыт).**

Варианты	Медиана	Мода	CV	Асимметрия	Экссесс
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>
<b>Надземная часть</b>					
<b>Контроль</b>					
Контроль (без обработки)	1,8	-	0,77564	0,146355	-1,06006
Реглалг 1/100	1,91	1,92	1,08603	-0,552564	-1,04132
Реглалг 1/200	2	2	5,98183	1,236011	0,71922
Реглалг 1/600	1,8	-	6,64458	0,121924	-0,73422
Реглалг 1/800	1,62	-	3,12063	1,264228	1,64214
<b>Опыт (р-р 3% сахароза)</b>					
Контроль (без обработки)	1,22	1,2	19,95128	2,94477	8,75256
Реглалг 1/100	1,7	-	1,95407	0,910523	-0,50422
Реглалг 1/200	1,9	-	2,78012	-0,096902	-1,29063
Реглалг 1/600	1,61	-	2,8123	-0,210131	2,23183
Реглалг 1/800	1,51	-	1,93198	0,674016	-1,56961
<b>Корневая система</b>					
<b>Контроль</b>					
Контроль (без обработки)	0,82	-	4,780876	0,480469	-1,71010
Реглалг 1/100	0,81	,82	1,144061	-0,2632	-2,01754
Реглалг 1/200	0,91	-	1,198070	0,188470	-1,23217
Реглалг 1/600	0,71	,71	1,973321	0,41668	-1,08929
Реглалг 1/800	0,51	,51	2,900451	2,168782	5,47580
<b>Опыт (р-р 3% сахароза)</b>					

1	2	3	4	5	6
Контроль (без обработки)	0,61	,6	1,909091	0,339858	-1,57863
Реглалг 1/100	0,71	,7	1,716932	0,233285	-1,55556
Реглалг 1/200	0,81	,81	0,963784	-0,21597	-1,04132
Реглалг 1/600	0,61	,61	3,82747	2,635655	7,420894
Реглалг 1/800	0,61	,61	3,163638	0,565401	-1,25025

**Таблица 7. Концентрация хлорофилла (а + б) в надземной части 10-ти суточных проростков пшеницы сорта Молдова 5, Молдова 11, Миссия и Куяльник, выращенных из семян, инкубированных в воде или в растворе биостимулятора Реглалг, разбавленного водой в соотношении 1/200, и выращенных на фильтровальной бумаге, смоченной водой (контроль), или 1%, 3%, и 5% раствором сахарозы (опыт).**

Варианты	Медиана	Мода	Ниж. кв.	Верх. кв.	Cv	Стд. ошибка	Асимметрия
<i>Молдова 5 без обработки Реглалгом</i>							
Вода	2	М	1,9	2,1	0.628	0.057	0
1%	1,92	М	1,88	1,94	0.192	0.017	-0.9
3%	1,51	М	1,49	1,52	0.096	0.008	-0.93
5%	1,45	М	1,43	1,46	0.096	0.008	-0.93
<i>Обработанные Реглалгом</i>							
Вода	2,14	М	2	2,15	0.527	0.048	-1.7
1%	2,18	М	2,10	2,19	0.310	0.028	1.62
3%	1,88	М	1,87	1,9	0.096	0.008	0.93
5%	1,73	М	1,72	1,74	0.068	0.005	0



### **Декларация об ответственности**

Нижеподписавшийся, Платовский Николай заявляю под личную ответственность, что материалы, представленные в докторской диссертации, являются результатом личных научных исследований и разработок. Осознаю, что в противном случае, буду нести ответственность в соответствии с действующим законодательством.

Платовский Николай



**21.08.2024**

## INFORMAȚII PERSONALE



Platovschii Nicolai

📍 R. Moldova c. Chisinau str. N. Milescu-Spataru 25/5 ap. 60

☎ + (373) 69 844 504

✉ [nik.plat@hotmail.com](mailto:nik.plat@hotmail.com)

Sexul M | Data nașterii 04/04/1988 | Naționalitatea Ucrainean

## LOCUL DE MUNCA

Institutul de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor al USM

## EXPERIENȚA PROFESIONALĂ

04/06/2011 – 01/09/2014 Agronom  
2014-present Cercetător Științific

## EDUCAȚIE ȘI FORMARE

01/09/2006-22/06/2011 Horticultura  
Universitatea Agrară de Stat din Moldova  
01/09/2012-11/12/2013 Horticultura Științei  
Universitatea Agrară de Stat din Moldova  
01/09/2014-31/10/2017 Fiziologia Vegetale (școla doctorală)  
Universitatea Academice de Știință a Moldovei

## COMPETENȚE PERSONALE

### LIMBA MATERNĂ

rusă, ucraineană

### ALTE LIMBI STRĂINE CUNOSCUTE

Română	ÎNȚELEGERE A2	VORBIRE A1	SCRIERE A2
Engleză	ÎNȚELEGERE A2	VORBIRE A1	SCRIERE A1

### Competențe informatice

O bună cunoașterea a Microsoft Office: Word, Excel, Power Point. Statistica, Adobe Photoshop, Adobe Premier Pro, Biopython

## INFORMAȚII ADIȚIONALE

### Proiecte

#### *proiecte fundamentale:*

2020 – 2023

- proiect 20.80009.7007.07 - Determinarea parametrilor ce caracterizează rezistența plantelor cu nivel diferit de organizare la acțiunea temperaturilor extreme în scopul diminuării efectelor schimbărilor climatice;
-

- 2015 – 2019 • proiect 15.817.05.13A - Influența proceselor de inițiere și reglare a transformărilor speciilor reactive de oxigen (SRO) asupra dezvoltării plantelor și rezistenței lor față de factorii de stres abiotic;

- Semenare**
1. Formarea Formatorial privind Implementarea GLOBAL G.A.P.
  2. Tehnici de Cercetare in Biologie Moleculara
  3. Consolidarea cadrului institutional al RM in domeniului magratiei si dezvoltarii
  4. Proprietatea intelectuala-instrument de valorificare a rezultatelor cercetarii.
  5. Rolul informatiei de brevet in societate moderna

## Publicații

### Articole în reviste științifice

1. ПЛАТОВСКИЙ, Н; ЗДИОРУК, Н; РАЛЯ, Т. Применение метода флуориметрии для оценки первичной теплоустойчивости флаговых листьев гексаплоидной пшеницы в зависимости от температуры теплового шока. In: Buletinul Academiei de Științe a Moldovei, Științele vieții; Chișinău, 2020, Nr 2(341); p. 67-72. ISSN 1857-064X Categoria B [https://ibn.idsi.md/ro/vizualizare\\_articol/121095](https://ibn.idsi.md/ro/vizualizare_articol/121095)
2. ZDIORUK, N; DASCALIUC, A; RALEA, T; ПЛАТОВСКИЙ, N. The effectiveness of physiological methods for optimizing work on the arrangement and restoration of oak forests; In: Book of proceedings XII International Scientific Agriculture Symposium October 07 - 10, "Agrosym 2021", Jahorina, 2021, p. 118-125. <https://www.researchgate.net/publication/356253948>
3. ХАРЧУК ОЛЕГ, КИРИЛОВ АЛЕКСАНДР, КЛЕЙМАН ЭМИЛЬ, СКУРТУ ГЕОРГИЙ, БАШТОВАЯ СВЕТЛАНА, ПЛАТОВСКИЙ НИКОЛАЙ, КИСТОЛ МАРЧЕЛА Устьичная проводимость и транспирационный коэффициент листьев растений сои при комплексном стрессе / Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții Numărul 1(337) / 2019 / ISSN 1857-064X p.63-72
1. ПЛАТОВСКИЙ НИКОЛАЙ. Влияние биостимулятора реглалг на термоустойчивость растений пшеницы (*Triticum aestivum* L.) / Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții Numărul 1(340) / 2020 / ISSN 1857-064X p. 63 - 69
2. ПЛАТОВСКИЙ, Н; ЗДИОРУК, Н; РАЛЯ, Т. Применение биологического регулятора роста Реглалг для увеличения устойчивости гексаплоидной пшеницы к действию абиотических факторов среды. In: Материалы X международной научной конференции «Селекционно-генетическая наука и образование» (Парийские чтения) 19 марта, Уман, 2021, с.185-190 <https://www.researchgate.net/publication/356147492>
3. ПЛАТОВСКИЙ, Н; ЗДИОРУК, Н; РАЛЯ, Т; ГОРЕ, А. Влияние БАВ Реглалг на скорость созревания различных генотипов озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.); In: Материалы III международной научной конференции «Тенденции развития агрофизики: от актуальных проблем земледелия и растениеводства к технологиям будущего» 14-15 сентября, ФГБНУ АФИ, Санкт-Петербург, 2021, с. 402-406, ISBN 978-5-905200-46-5 [http://www.agrophys.ru/Media/Default/Conferences/2021/Agrophysics\\_trends/Sbornik\\_TRENDS%20IN%20AGROPHYSICS.pdf](http://www.agrophys.ru/Media/Default/Conferences/2021/Agrophysics_trends/Sbornik_TRENDS%20IN%20AGROPHYSICS.pdf)
4. ЗДИОРУК, Н; РАЛЯ, Т; ПЛАТОВСКИЙ, Н. Реакция листьев самшита вечнозеленого (*Vixus sempervirens* L.) на воздействие теплового шока как критерий оценки теплоустойчивости растений. In: Материалы III

международной научной конференции «Тенденции развития агрофизики: от актуальных проблем земледелия и растениеводства к технологиям будущего» 14-15 сентября, ФГБНУ АФИ, Санкт-Петербург, 2021, с. 325-329, ISBN 978-5-905200-46-5

[http://www.agrophys.ru/Media/Default/Conferences/2021/Agrophysics\\_trends/Sbornik\\_TRENDS%20IN%20AGROPHYSICS.pdf](http://www.agrophys.ru/Media/Default/Conferences/2021/Agrophysics_trends/Sbornik_TRENDS%20IN%20AGROPHYSICS.pdf)

**5. ПЛАТОВСКИЙ, Н; ЗДИОРУК, Н; РАЛЯ, Т.** Влияние БАВ на формирование урожайности и качества зерна озимой пшеницы; In: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием «Вклад агрофизики в решение фундаментальных задач сельскохозяйственной науки» 01-02 октября. СПб.:ФГБНУ АФИ, Санкт-Петербург, 2020, с. 210-218. ISBN 978-5-905200-43-4  
**în lucrările conferințelor științifice internaționale (Republica Moldova)**

1. ZDIORUK, N., PLATOVSCII, N., RALEA, T. Biological aspects of the methodology for obtaining *Quercus robur* L. In: *Biotehnologii avansate – realizări și perspective*, Ed. 6, 3-4 octombrie 2022, Chișinău. Chișinău, Republica Moldova: Centrul Editorial-Poligrafic al USM, 2022, Editia a VI-a, pp. 244-246. ISBN 978-9975-159-81-4. DOI: [10.53040/abap6.2022.82](https://doi.org/10.53040/abap6.2022.82)

2. RALEA, T; ZDIORUK, N; PLATOVSCII, N. Activitatea proceselor fiziice și redox la frunzele de cimișir de vârste diferite ca indicatori ai rezistenței lor la șocul cu temperaturi negative. In: Conferința științifică internațională (Ediția a VII-a) "Genetica, Fiziologia și Ameliorarea Plantelor" 4-5 octombrie; Chisinau, 2021, p.91-93; ISBN 978-9975-56-912-5; <https://doi.org/10.53040/gppb7.2021.23>

3. CAUȘ MARIA, PLATOVSCII NICOLAI, RALEA TUDOR, BOROZAN PANTELIMON, DASCALIUC ALEXANDRU. / Efectele șocului de temperatură suboptimală și a preparatului regal la cultura porumbului cultivat în condiții de câmp. Conferința "Știința în Nordul Republicii Moldova: realizări, probleme, perspective"7, Bălți, Moldova, 19-20 mai 2023. P.36-41

#### **în lucrările conferințelor științifice naționale cu participare internațională**

**1. НИКОЛАЙ ПЛАТОВСКИЙ, ЗДИОРУК НИНА, РАЛЕА ТУДОР.** Исследование защитных свойств регуляторного биорегулятора роста на *Triticum aestivum* L. Передовые биотехнологии – достижения и перспективы. 6-е издание, 2022 г. Симпозиум «Передовые биотехнологии – достижения и перспективы», Кишинев, Молдова, 3-4 октября 2022 г. Страница 114-116, DOI: <https://doi.org/10.53040/abap6.2022.38> .

2. ZDIORUK NINA, PLATOVSCII NICOLAI, RALEA TUDOR. Biological aspects of the methodology for obtaining *Quercus robur* L. *Biotehnologii avansate – realizări și perspective* Editia a VI-a, 2022, Simpozionul "Biotehnologii avansate – realizări și perspective", Chișinău, Moldova, 3-4 octombrie 2022, Pag. 244-246, CZU: 582.632.2:57.08 DOI: <https://doi.org/10.53040/abap6.2022.82>

3. ЗДИОРУК НИНА, ПЛАТОВСКИЙ НИКОЛАЙ, РАЛЯ ТУДОР. Оценка первичной теплоустойчивости листьев сеянцев бука (*Fagus Sylvatica* L.) к влиянию теплового шока. Наука на Севере Республики Молдова: достижения, проблемы, перспективы, Выпуск 6, 2022 г., Конференция «Наука на Севере Республики Молдова: достижения, проблемы, перспективы», Бельцы, Молдова, 20-21 мая 2022 г. Pag. 159-163

4. ЗДИОРУК, Н., ПЛАТОВСКИЙ, Н., РАЛЯ, Т. Оценка первичной теплоустойчивости листьев сеянцев бука (*Fagus Sylvatica* L.) к влиянию теплового шока. In: *Știința în Nordul Republicii Moldova: realizări, probleme,*

*perspective*, Ed. 6, 20-21 mai 2022, Bălți. Balti, Republic of Moldova: Tip. Indigou Color, 2022, Ediția 6, pp. 159-163.

5. ПЛАТОВСКИЙ, Н; ЗДИОРУК, Н; РАЛЯ, Т. Возрастные изменения полипептидного комплекса Rrubisco в флаговых листьях пшеницы (*Triticum aestivum* L.) под воздействием БАВ. In: Conferința științifică națională cu participare internațională „Știința în Nordul Republicii Moldova: realizări, probleme, perspective” (ediția a cincea) Bălți, 29-30 iunie, 2021, p.85-88  
<https://www.researchgate.net/publication/354076737>

6. ЗДИОРУК НИНА, ПЛАТОВСКИЙ НИКОЛАЙ, РАЛЯ ТУДОР. Термотолерантность разных пород дуба в зависимости от зоны их происхождения в Республике Молдова. Генетика и селекция в современном агропромышленном комплексе Выпуск 6, 2021г. Конференция «Генетика и селекция в заметном агрокомплексе», Умань, Украина, 15 октября 2021 г. Страница 68-70