

МІНІСТЕРСТВО АГРАРНОЇ ПОЛІТИКИ УКРАЇНИ
ТАВРІЙСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРОТЕХНОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

На правах рукопису

ГЕРАСЬКО ТЕТЯНА ВОЛОДИМИРІВНА

УДК 633.11: 577.12.1

**ВПЛИВ АНТИОКСИДАНТІВ НА ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ РЕАКЦІЇ
РОСЛИН ТА ПРОДУКТИВНІСТЬ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ**

03.00.12 — фізіологія рослин

Дисертація на здобуття наукового ступеня
кандидата сільськогосподарських наук

Науковий керівник:

Калитка Валентина Василівна

доктор сільськогосподарських наук, професор

Мелітополь – 2008

ЗМІСТ

Стор.

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ.....	4
ВСТУП.....	5
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	10
1.1. Вплив антиоксидантного статусу рослин на їх стійкість до стресів.....	10
1.2. Захисно-стимулююча дія синтетичних антиоксидантів на рослинні організми.....	22
1.3. Застосування антиоксидантів для передпосівної інкрустації насіння сільськогосподарських культур.....	30
РОЗДІЛ 2. УМОВИ І МЕТОДИКА ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	37
2.1. Ґрунтово-кліматичні і погодні умови.....	37
2.2. Матеріали досліджень.....	38
2.3. Методика проведення досліджень.....	41
РОЗДІЛ 3. ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ПРОЦЕСИ В РОСЛИНАХ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ ЗА ДІЇ АНТИОКСИДАНТІВ.....	47
3.1. Енергія проростання, схожість насіння і сила росту пшениці озимої	47
3.2. Перебіг процесів пероксидації ліпідів у насінні та рослинах пшениці озимої	51
3.3. Стан пігментного комплексу.....	74
РОЗДІЛ 4. ПІДВИЩЕННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ ДО АБІОТИЧНИХ ТА БІОТИЧНИХ СТРЕСІВ ЗА ДІЇ АНТИОКСИДАНТІВ.....	82
4.1. Морозостійкість проростків пшениці озимої	82
4.2. Дія негативних температур на клітинні мембрани проростків.....	84
4.3. Інтенсивність процесів ліпопероксидації та активність антиоксидантних ферментів у проростках.....	87
4.4. Вміст відновлюючих цукрів, фосфоліпідів, вітаміну Е та каротиноїдів у проростках пшениці озимої	96
4.5. Фітопатогенна мікрофлора насіння пшениці озимої за дії антиоксидантів.....	104
4.6. Ступінь ураження хворобами рослин пшениці озимої	106

РОЗДІЛ 5. ЕФЕКТИВНІСТЬ ЗАСТОСУВАННЯ АНТИОКСИДАНТНОГО ПРЕПАРАТУ АОК-М ДЛЯ ПЕРЕДПОСІВНОЇ ІНКРУСТАЦІЇ НАСІННЯ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ	109
5.1. Польова схожість та кількість рослин на час фази кущіння.....	109
5.2. Урожайність і якість зерна за умов передпосівної інкрустації насіння пшениці озимої антиоксидантами.....	110
5.3. Економічна ефективність застосування препарату АОК-М.....	114
ВИСНОВКИ.....	117
ДОДАТКИ	
А. Метеорологічні умови вегетаційних періодів 2003—04, 2004—05, 2005—06 рр.....	119
Б. Ступінь ураження рослин пшениці озимої хворобами.....	121
В. Акт впровадження результатів науково-дослідницької роботи по застосуванню препарату АОК-М при вирощуванні пшениці озимої.....	124
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	126

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

АО	— антиоксидант,
АОЗ	— антиоксидантний захист,
АОС	— антиоксидантна система,
АФК	— активні форми кисню,
ДМСО	— диметилсульфоксид,
$^3\text{КАР}$	— каротиноїд у триплетному стані,
КАТ	— каталаза,
МДА	— малоновий діальдегід,
НАДФ-Н	— нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат відновлений,
ПЕО	— поліетиленоксид,
ПОЛ	— пероксидне окиснення ліпідів,
ПР	— пероксидаза,
СОД	— супероксиддисмутаза,
ТБК	— тіобарбітурова кислота,
ФЛ	— фосфоліпіди,
NADH	— нікотинамідаденіндинуклеотид відновлений,
sm HSP	— малий білок теплового шоку,
$^3\text{O}_2$	— кисень у триплетному стані.

ВСТУП

Сучасні сорти пшениці озимої характеризуються високим потенціалом продуктивності [1, 2]. Однак забруднення оточуючого середовища радіоактивними ізотопами, важкими металами і пестицидами, глобальні зміни клімату, що спостерігаються в останні роки, еволюційні процеси у популяціях шкідливих організмів зменшують стійкість рослин до абіотичних та біотичних стресів [3], через це виробництво зерна пшениці озимої поки що нестабільне: коливання врожайності становлять понад 50 ц/га [3]. Фізіолого-біохімічні дослідження показали, що до неспецифічних реакцій рослинного організму на стрес належить посилене утворення активних форм кисню [4], які ініціюють процеси пероксидного окиснення ліпідів [5] і, як наслідок, ушкодження біомембран, порушення метаболізму, зниження стійкості рослин.

Актуальність теми. Введення екзогенних антиоксидантів захищає клітини, тканини і весь організм від негативних прооксидантних впливів, підвищує стійкість проти біотичних та абіотичних стресів, урожайність рослин [6—14], але разом з тим може обмежувати їхні адаптаційні можливості [15], посилювати інгібуючу дію пестицидів на ростові процеси на ранніх етапах розвитку [16]. Існуючі антиоксидантні препарати, що застосовуються з метою управління продукційним процесом рослин, мають ряд недоліків: токсичність по відношенню до тварин та гідробіонтів, високу вартість через складну технологію одержання та очищення, що висуває завдання пошуку нових антиоксидантних препаратів захисно-стимулюючої дії та вивчення їх впливу на рослинний організм.

Є проблеми із закріпленням антиоксидантів-стимуляторів росту на поверхні насіння. Плівкоутворювачі, що використовуються сьогодні у сільському господарстві, мають ряд істотних недоліків: незначну адгезивну здатність при обробці насіння різного ступеня гідрофобності, відсутність ростостимулюючих властивостей, екологічну небезпечність через тривалий утруднений розклад біологічним шляхом. Тому оптимальним має бути поєднання в одному препараті антиоксиданту і екологічно безпечного плівкоутворювача.

Кафедрою загального землеробства Таврійської державної агротехнічної академії розроблено антиоксидантну композицію для передпосівної інкрустації насіння сільськогосподарських культур АОК-М, де антиоксидант дистинол суміщений з поліетиленоксидним плівкоутворювачем Марс-1 [17].

Численні дослідні дані показують модифікуючий вплив препарату АОК-М на процеси ліпопероксидації у рослинах сої та соняшнику за передпосівної інкрустації насіння (зниження вмісту тіобарбітуратактивних продуктів, підвищення активності антиоксидантних ферментів (СОД, КАТ, ПР), підвищення вмісту низькомолекулярних антиоксидантів (каротиноїдів, вітаміну Е), що позитивно відбивається на адаптивних властивостях, продуктивності та якості зерна. Показано, що АОК-М у порівняно великих концентраціях (0,25% за дистинолом) може виявляти безпосередню антиоксидантну дію, знижуючи вміст тіобарбітуратактивних продуктів та одночасно пригнічуючи активність антиоксидантних ферментів (СОД, КАТ, ПР), що негативно відбивається на ростових процесах у рослинах соняшнику. У той час, як порівняно малі концентрації АОК-М (0,006—0,012% за дистинолом) виявляють опосередкований антиоксидантний вплив, стимулюючи активність антиоксидантних ферментів (СОД, КАТ і ПР), що приводить до зниження вмісту тіобарбітуратактивних продуктів і стимулює ростові процеси у рослинах сої та соняшнику [18—23]. Тому викликає певний науково-практичний інтерес застосування АОК-М при вирощуванні провідної зернової культури України — пшениці озимої; визначення оптимальних концентрацій АОК-М для підвищення морозостійкості і продуктивності; з'ясування характеру його впливу на процеси ліпопероксидації у рослинах протягом онтогенезу (вміст тіобарбітуратактивних продуктів, активність антиоксидантних ферментів, вміст каротиноїдів, вітаміну Е) та біохімічні показники рослин (вміст цукрів, фотосинтетичних пігментів, фосфоліпідів, білку, сирої клейковини). Сучасний рівень агротехніки неможливий без застосування засобів захисту рослин, зокрема, фунгіцидів. Разом з тим екологізація сільськогосподарського виробництва ставить на меті зниження пестицидного навантаження на агроценоз. До того ж відомо, що фунгіциди та інсектициди мають фітотоксичний ефект, який частково знімається за їх сумісного

застосування з антиоксидантами-стимуляторами росту [24—26]. Тому додатковий інтерес викликає сумісне застосування антиоксидантних препаратів зі зниженими нормами протруювачів.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконувалась на кафедрі загального землеробства за планом науково-дослідних робіт Таврійського державного агротехнологічного університету за темою: «Фізіолого-біохімічні механізми впливу антиоксидантів на якісні та кількісні показники виробництва та зберігання сільськогосподарської продукції» (державний реєстраційний № 0102U000693) згідно з державною науково-технічною програмою «Виробництво, переробка та зберігання сільськогосподарської продукції».

Мета і завдання досліджень. Метою роботи було з'ясувати вплив передпосівної інкрустації насіння пшениці озимої антиоксидантами на фізіолого-біохімічні процеси у рослинах, стійкість рослин до біотичних і абіотичних стресів, урожайність та якість зерна.

Завданням досліджень було встановити вплив різних концентрацій комплексного антиоксидантного препарату АОК-М на: інтенсивність процесів ліпопероксидації, активність антиоксидантних ферментів та вміст низькомолекулярних антиоксидантів; стан пігментного комплексу; ступінь ушкодження клітинних мембран листків та виживання проростків за дії негативних температур; зараженість фітопатогенами насіння, ступінь ураження хворобами; енергію проростання, схожість, силу росту насіння; урожайність, продовольчу та посівну якість зерна; економічну ефективність вирощування пшениці озимої.

Об'єкт досліджень — фізіолого-біохімічні процеси у рослинах пшениці озимої як основа формування стійкості проти негативних біотичних та абіотичних факторів, продуктивності та якості зерна за дії антиоксидантів.

Предмет досліджень — препарат АОК-М (комплекс антиоксидантів іонолу та диметилсульфоксиду на поліетиленоксидній матриці) та його вплив на інтенсивність процесів ліпопероксидації, активність антиоксидантних ферментів та вміст низькомолекулярних антиоксидантів; стан пігментного комплексу;

морозостійкість проростків; зараженість фітопатогенами насіння, ступінь ураження хворобами; урожайність та якість зерна пшениці озимої.

Методи досліджень — системний аналіз загальної фізіологічної реакції рослин; морфометричний, фенологічний — для дослідження росту і розвитку рослин (вегетаційні та польові досліді); біохімічні — для визначення інтенсивності перекисних процесів, активності системи антиоксидантного захисту, продовольчих якостей зерна (лабораторні досліді); статистичний — для оцінки достовірності отриманих результатів; економіко-математичний — для встановлення економічної ефективності застосування препарату АОК-М.

Наукова новизна одержаних результатів. Одержані результати поглиблюють сучасні уявлення про особливості вільнорадикального пероксидного окиснення ліпідів та функціонування систем антиоксидантного захисту у рослинах пшениці озимої в онтогенезі і у проростках за дії негативних температур та екзогенних антиоксидантів і можуть бути використані під час вивчення фізіології та біохімії сільськогосподарських рослин і створення нових синтетичних біорегуляторів. Уперше встановлено, що комплекс антиоксидантів (іонол, диметилсульфоксид) і плівкоуворювачів (поліетиленоксидів) — препарат АОК-М у концентрації 0,004% стимулює ростові процеси та підвищує продуктивність пшениці озимої, стійкість до хвороб та покращує якість зерна. Доведено, що посилення ростових процесів у рослин у разі передпосівної інкрустації насіння АОК-М обумовлено стимулюючою дією антиоксидантів на ферментативну активність супероксиддисмутази, каталази, пероксидази та зниженням інтенсивності процесів ліпопероксидації у рослинах пшениці озимої. Уперше показано, що антиоксиданти у низьких концентраціях (10^{-6} М), які не мають значного антиоксидантного ефекту за нормальних умов онтогенезу, знижують інтенсивність перекисних процесів, стимулюють активність антиоксидантних ферментів, знижують ушкодження мембран і стимулюють збільшення вмісту відновлюючих цукрів у проростках пшениці озимої за умов холодового загартування та негативних температур.

Практичне значення одержаних результатів. Розроблено спосіб передпосівної інкрустації насіння пшениці озимої препаратом АОК-М, який підвищує морозостійкість проростків; забезпечує ефективний захист рослин від комплексу хвороб при зниженні норми протруйника, підвищення інтенсивності росту на ранніх етапах онтогенезу та врожайності. Економічний ефект від використання препарату АОК-М склав 349 грн/га за рахунок зниження собівартості зерна на 61 грн/т і підвищення рентабельності вирощування пшениці озимої на 13%.

Особистий внесок здобувача полягає у формулюванні мети та завдань дослідження, проведенні польових та лабораторних дослідів, статистичній обробці матеріалів, аналізі та узагальненні отриманих даних, апробації та підготовці до друку результатів, підборі літературних відомостей, написанні та оформленні дисертації. Методологія та схема дослідження були відпрацьовані спільно з науковим керівником.

Апробація результатів дисертації. Основні положення дисертаційної роботи доповідалися на 1X Українському біохімічному з'їзді (м. Харків, 2006 р.), Міжнародній науково-практичній конференції "Методи, шляхи та способи поліпшення якості продукції рослинництва" (м. Полтава, 2004 р.), Міжнародній науково-практичній конференції "Дні науки '2005" (м. Дніпропетровськ, 2005 р.), Міжнародній науково-практичній конференції "Стан і перспективи розвитку переробної галузі АПК" (Мелітополь — Кирилівка, 2005 р.), Всеукраїнському науково-практичному семінарі "Використання агробіологічного комплексу вищого навчального закладу в системі професійної підготовки студентів" (м. Мелітополь, 2005 р.), науково-практичних конференціях Таврійського агротехнологічного університету (м. Мелітополь, 2004—2006 рр.).

Публікації. За результатами досліджень опубліковано 12 наукових праць, у тому числі 4 у наукових фахових виданнях.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Вплив антиоксидантного статусу рослин на їх стійкість до стресів

Необхідним компонентом існування рослин є здатність рослинних клітин і організмів у цілому реагувати на зовнішні впливи, пристосовуватись до несприятливих змін у навколишньому середовищі.

Неспецифічна відповідь живого організму на будь-яке подразнення Г. Сельє визначається як стрес [27]. Комплекс різноманітних реакцій захисного характеру визначено як адаптаційний синдром [28]. У розвитку адаптаційного синдрому розрізняють три стадії: I — тривоги, II — опору та III — виснаження. Стресовий стан закінчується або пристосуванням живої системи до пошкоджуючої дії стресових факторів, або виснаженням резервних сил організму та його загибеллю [28].

П.О. Генкель [29] запровадив термін «фітострес», як реакцію саме рослинного організму на несприятливі умови існування. Процес фітостресу має такі фази: реакції — відбувається гідролітичний розпад речовин у відповідь на дію стресового фактора; адаптації — якщо дія стресору не досягає порогових значень, можуть виникнути зворотні процеси і сформуватися стійкість організму до стресу; відновлення — після припинення дії негативного фактора можливе відновлення функцій організму. При посиленні стресової дії до летальних значень настає фаза пошкодження та загибелі [30].

Деякі автори визначають термін «стрес», як фізико-хімічний фактор зовнішнього середовища, що здатний до утворення шкідливого напруження у живому організмі, спричинення негативних змін, пошкодження та загибелі клітини, підкреслюючи цим, що не всі стреси можуть бути шкідливими для рослинного організму [31, 32].

За М.М. Мусієнко та Н.Ю. Таран адаптація — це сукупність пристосувальних реакцій рослини, що підтримують їхню стійкість до різних умов зовнішнього

середовища протягом усього онтогенезу і обумовлюють можливість існування окремих видів та збереження виду у певних екологічних умовах [33].

Властивість адаптації рослин до стресів — результат поступового формування у ході еволюції складних структур, великої кількості зворотних зв'язків між підсистемами на різних рівнях організації, завдяки яким функціонує складний регуляторний механізм, що забезпечує стабільність цілісних біологічних систем шляхом відхилення утворюючих їх підсистем від стану рівноваги [34].

Адаптаційний синдром складається зі специфічних та неспецифічних реакцій організму. До неспецифічних реакцій належать ті, що виникають у рослинному організмі у відповідь на різноманітні подразнення та мають спільні ознаки. На фоні неспецифічної відповіді на стрес в організмі виникають специфічні, характерні для певного подразника зміни, які можуть проявлятися пізніше, ніж неспецифічні.

Фізіолого-біохімічні дослідження показали, що до неспецифічних реакцій рослинного організму на стрес належить посилене утворення та нагромадження активних форм кисню (АФК): синглетного кисню (O_2^*), супероксидрадикалу ($O_2^{\cdot-}$) та пероксиду водню (H_2O_2), які спроможні реагувати з ліпідами, білками та ДНК, ушкоджуючи структуру мембран та макромолекул [35—37]. Накопичення високоактивних кисневих похідних у рослинному організмі відбувається дуже швидко (за лічені хвилини) і створює ситуацію «окиснювального вибуху» [5]. «Окислювальний вибух» є частиною низки реакцій відповіді рослинної клітини на дію різноманітних стресорів: поранення і механічного ушкодження [38—40], водного дефіциту [41, 42], холоду [43], засолення [44], озону [34], ультрафіолетового випромінювання та інфекції патогенів [6, 10, 46, 47], тому його можна трактувати як оксидативний стрес.

Припускається, що розвиток оксидативного стресу має двохфазний характер [46, 47]: початковий «окислювальний вибух» відбувається у перші 15-30 хвилин, а повторний — через 2—3 години після дії стресору. При цьому перша фаза є неспецифічною відповіддю рослини на різноманітні стресори, а друга — корелює зі специфічною толерантністю («вторинний оксидний стрес») [48, 49].

Як відомо, АФК є високотоксичними інтермедіатами, однак, одночасно

вони є регуляторами метаболічних процесів і захисних реакцій. Це обумовлене тим, що окисні реакції, які протікають із залученням кисню як основного окиснювача, або акцептора електронів, є основними в енергозабезпеченні рослинних клітин. Існування рослин в атмосфері, що містить кисень, невід'ємно зв'язане з утворенням у їхніх тканинах активних форм цього елемента. Генерування вільнорадикальних інтермедіатів кисню є обов'язковим атрибутом аеробного життя [50, 51]. Функціонування рослинної клітини супроводжується постійним утворенням АФК. Через свою електрофільність АФК здатні викликати окиснювальну модифікацію різноманітних біосубстратів і здійснювати тим самим ушкоджуючу дію на клітину. Наслідком окиснення функціональних груп біологічно активних речовин може стати деградація структурних білків і ліпідів клітинних мембран, модифікація нуклеїнових кислот, інгібування ферментів, зміна структури та властивостей гормонів і їх рецепторів [52]. АФК дають початок іншим радикалам (окисненим галогенам, оксидам азоту) та ініціюють пероксидне окиснення ліпідів (ПОЛ) [7, 41]. Встановлено, що першою фазою оксидативних пошкоджень є зменшення вмісту хлорофілів, каротиноїдів та гліколіпідів — моногалактозилдіацилгліцеридів зі збільшенням кількості три- та дигліцеридів і малонового діальдегіду (МДА). Під час другої фази відбувається значна деструкція пігментів і ліпідів, яка супроводжується різким підвищенням вмісту МДА [53].

Пероксидне окиснення ліпідів супроводжується окисненням тіолових груп мембранних білків [42]. Це призводить до ушкодження мембран клітин та мітохондрій. Через утворені пори до клітини потрапляють іони натрію, а до мітохондрій — іони калію, що викликає їх набухання. Це призводить до ще більшого ушкодження мембран, зумовлює інактивацію іонотранспортних ферментів [54]. Внаслідок чого транспорт іонів Ca^{2+} з клітини уповільнюється, вони накопичуються і паралізують її метаболізм. Крім того, ушкоджені мітохондрії втрачають здатність до синтезу АТФ і клітина опиняється в умовах «енергетичної кризи» [36, 55].

Характерною рисою АФК є кількісно-залежний ефект їхньої дії: у малій кількості АФК індукують синтез антиоксидантних ферментів, наприклад, глутатіон-S-трансферази, тоді як великі їх кількості ведуть до старіння і програмованої загибелі клітини (апоптозу) [56—58]. АФК відіграють важливу роль у захисних механізмах рослин. Вони мають безпосередньо антимікробну дію, каталізують механічне зміцнення клітинних стінок, є вторинними месенджерами у суперосиддисмутазній сигнальній системі і запуску «надчутливої реакції». «Окисний вибух» необхідний також для активації захисних генів і синтезу антибіотичних сполук [59]. Таким чином АФК відіграють подвійну роль — з одного боку, вони є високотоксичними і шкодочинними для клітини, з іншого — беруть участь у захисті рослини.

Докази підвищення рівня АФК у рослинах за дії низькотемпературного стресу мають переважно непрямий характер і базуються на дослідженні змін рівня різноманітних антиоксидантів. Лише декілька експериментів безпосередньо підтверджують зростання рівня АФК протягом низькотемпературного стресу. Наприклад, визначення електронно-спінового резонансу показало значне підвищення рівня АФК у мікросомах летально промороженої пшениці озимої порівняно з рослинами, що не проморожувалися або проморожувалися при сублетальній температурі [60]. Відмічалось також підвищення рівня вільних радикалів у голках шотландської сосни при поступовому зниженні температури [61, 62].

Показано, що при охолодженні тилакоїди чутливих до холоду рослин продукують АФК у більшій кількості, ніж тилакоїди холодостійких рослин [63]. Виявлено, що охолодження теплолюбивих рослин веде до різкого зростання продукції АФК [64]. Вплив низької температури може підвищити кількість АФК не тільки у холодочутливих, але також і у холодостійких рослинах. В озимих зернових була знайдена кореляція між розвитком морозостійкості та оксидативним стресом, яка передбачає, що здатність знешкоджувати активні форми кисню може вплинути на морозостійкість на субклітинному рівні [65]. Відомо, що ушкодження рослинних клітин за дії низьких температур частково обумовлено дією АФК через активацію

ПОЛ [66]. Проте природа окиснювального ушкодження за дії низькотемпературного стресу залишається вивченою недостатньо [67].

Є дані, що морозостійкість рослин може бути пов'язана зі здатністю клітин чинити опір розвитку ПОЛ у мембранах. Так, показаний безпосередній зв'язок між вмістом антиоксидантів у листках та морозостійкістю злакових рослин. Причому до зміни ступеню загартування рослин найбільш чутливою виявилася АОА фракції жирних кислот та фосфоліпідів: при підвищенні загартованості АОА підвищувалась, а при втраті — знижувалась [68, 69]. Заморожування-відтаювання викликало в листках гороху руйнування поліненасичених жирних кислот та пігментів, а також накопичення МДА. При цьому у рослин після загартування інтенсивність ПОЛ була нижча, ніж у незагартованих [70]. Показана участь ПОЛ в ушкодженні морозостійких рослин при критичних негативних температурах [71]. Досліджено зв'язок між морозостійкістю озимих зернових і активністю пероксидази [72]. Разом з тим, практично відсутні системні дані щодо перебігу процесів ПОЛ у рослинах пшениці озимої під час загартування, проморожування, відтаювання та відрощування. Особливо це стосується твердої пшениці озимої, зимостійкість і морозостійкість якої нижча, ніж у м'якої.

У нормальних умовах процес пероксидного окиснення ліпідів знаходиться під суворим контролем ферментативних і неферментативних систем клітини, від чого швидкість його невелика [73, 74]. Для протидії високореактивним кисневим інтермедіатам рослини мають захисні системи в усіх субклітинних компартментах, що складаються з ферментів та низькомолекулярних біоантиоксидантів [37]. Ці речовини або є «пастками» вільних радикалів, або руйнують пероксидні сполуки. Крім того, у рослинній клітині існують також системи, що усувають ушкодження, які виникають у результаті взаємодії активованого кисню з фізіологічно важливими молекулами. До таких систем можна віднести процеси репарації ДНК, гідролітичні ферменти, що здійснюють «вищіплення» окиснених ліпідів з мембрани, протеоліз ушкоджених білків, а також комплекс реакцій, зв'язаний з метаболізмом продуктів пероксидного окиснення ліпідів. Характерною рисою рослин є наявність у них специфічних ферментів, гідропероксидліаз, що розкладають гідропероксидази з

утворенням летких вуглеводнів, відповідальних за запах багатьох рослин (огірок, томати, бобові, чай і ін.) [75—77]. Чинником, що обмежує інтенсивність вільнорадикальних процесів у мембранних структурах є також так званий «структурний чинник», під яким розуміють організацію ненасичених ліпідів у білково-ліпідних комплексах і мембранах, що перешкоджає самовільному окисненню [74, 78]. Хоча сам процес пероксидного окиснення проходить у вигляді ланцюгових реакцій у ліпідній фазі мембран і ліпопротеїнів, початкові стадії цієї складної системи реакцій проходять у водяній фазі [79]. Частина захисних систем клітини також локалізується у ліпідній фазі, а частина — у водній. У залежності від цього можна говорити про водорозчинні та гідрофобні антиоксиданти [73, 74, 79]. Та обставина, що одна частина тканинних антиоксидантів має гідрофільний, а інша — гідрофобний характер, робить можливим одночасний захист від окиснення функціонально важливих молекул як у водній, так і у ліпідній фазах. Разом з тим, деякі антиоксиданти, переважно розчинні в одній з фаз, можуть бути занурені частиною своєї молекули в іншу фазу, що, очевидно, забезпечує такій речовині функціональну активність. До антиоксидантів водної фази відносяться: глутатіон, аскорбінова кислота, ферменти супероксиддисмутаза, каталаза і глутатіонпероксидаза. До антиоксидантів, які гальмують розвиток ланцюгових реакцій у ліпідній фазі відносяться: токофероли, каротиноїди, феноли, фермент глутатіонпероксидаза.

Таким чином, активній дії вільних радикалів і утворенню при їх хімічних перетвореннях переокисних сполук перешкоджає складна багатокomпонентна система антиоксидантного захисту (АОЗ) або антиоксидантна система (АОС), яка перетворює радикали у малоактивні продукти, перериваючи ланцюгові реакції, руйнує пероксиди. У рослинній клітині ці функції здійснюють:

а) антиоксиданти — низькомолекулярні гідрофільні і ліпофільні органічні речовини з відновлювальними властивостями (донори електронів), які утворюють неферментну частину антиоксидантної системи, до них відносяться глутатіон, аскорбат і жиророзчинні вітаміни А, Е (α -токоферол), убіхінон, біофлавоноїди [35, 80—83];

б) ферменти, за участю яких забезпечується збереження гомеостазу деяких з цих речовин (головним чином HS-глутатіону); до них відносяться дегідрогенази пентозофосфатного циклу, глутатіонредуктаза та низка інших ензимів [84];

в) антиоксидантні, антиперекисні ферменти: супероксиддисмутаза, каталаза, пероксидаза, глутатіонпероксидаза [85—87].

Загальний пул антиоксидантів органів і тканин формує «буферну антиокисну систему», яка має певну ємність, а співвідношення прооксидантних та антиоксидантних факторів, показником якого є величина окисно-відновлювального потенціалу середовища, визначає «антиоксидантний статус організму» [88].

Розглядаючи властивості антиоксидантів як *in vitro*, так і *in vivo*, треба враховувати окиснювальне середовище, в якому проводиться дослідження. Через те, що всі біологічні системи є відкритими, завжди можна створити окиснювально-відновні умови або ситуації, в яких антиоксиданти будуть виявляти прооксидантні властивості. Відоме також явище «антиоксидантного парадоксу» [89], коли від застосування антиоксидантів не виявляється ані позитивного, ані негативного ефекту. Припускають, що в основі неоднозначної дії антиоксидантів може бути зсув окисно-відновної рівноваги у клітинах і тканинах у результаті введення антиоксидантів. Перекисні радикали і АФК, як правило, є окислювачами, у той час, як антиоксиданти — відновниками. За нормальних умов життєдіяльності внутрішньоклітинне середовище сильно відновлене: так, відношення окисленої форми глутатіону до відновленої не перевищує 1/10 [90]. Однак, для протікання деяких біологічних процесів необхідна присутність окислювачів. Наприклад, для формування третинної структури новосинтезованих білків потрібне утворення дисульфідних зв'язків, і процес ефективно йде у присутності окислювачів.

До складової неферментативного антиоксидантного захисту можна віднести каротиноїди. Завдяки наявності в їхній будові кон'югованих подвійних зв'язків вони поглинають світло у діапазоні 350—500 нм. При фотосинтезі вони виконують подвійну роль: як допоміжні пігменти світлозбиральної антени уловлюють світло певного спектрального складу та приймають на себе надлишкову енергію збуджених молекул хлорофілу (при дії надінтенсивного світла) і розсіюють її у

вигляді теплової енергії [91—93]. Також каротиноїди видаляють надлишок АФК, захищаючи пігменти та ненасичені жирні кислоти ліпідів від окиснювального ушкодження [94]. Каротиноїди можуть взаємодіяти з вільними радикалами кількома способами: перенесення електрону, перенесення атому гідрогену або його приєднання [95]. Основний механізм захисту від синглетного кисню полягає у гасінні шляхом обмінного перенесення електрону, що переводить каротиноїд у триплетний стан ($^3\text{КАР}$). $^3\text{КАР}$, що утворюється при такому перенесенні електрону, легко повертається до основного стану, втрачаючи енергію у вигляді тепла, або ж його гасіння може відбутися фізичним шляхом внутрішньосистемної взаємодії з $^3\text{O}_2$. Однак може відбуватися і хімічне гасіння, що призводить до руйнування каротиноїду.

Поряд з гасінням триплетного стану хлорофілу і видаленням надлишку АФК каротиноїди можуть захищати рослини від стресів, що викликані надлишковим світлом або охолодженням, модулюючи фізичні властивості мембран. Так, наприклад, каротиноїди викликають розрідження мембран, що знаходяться у стані гелю і роблять більш жорсткими мембрани у рідинно-кристалічній фазі, розширюючи таким чином діапазон фазового переходу [96]. Найбільше значення при взаємодії каротиноїдів з мембранами має жорстка структура молекули каротиноїду і наявність полярних груп, що утримують кисень. Зміна рідинності мембран має важливу регуляторну роль у деепоксидзації віолаксантину до антраксантину, впливаючи на швидкість ксантофілового циклу і утворення зеаксантину за світлового стресу. Досліди на озимій пшениці різної посухостійкості показали, що підвищення пулу β -каротину та стабільний вміст компонентів віолаксантинового циклу у стійких рослин є адаптивною реакцією каротиноїдної групи пігментів до дії посухи [97].

Вітамін Е (α -токоферол) у рослинній клітині локалізований переважно у багатих на ненасичені ліпіди мембранах мітохондрій [98]. Висока антирадикальна активність α -токоферолу обумовлена його унікальною хімічною будовою. У молекулі α -токоферолу метильні орто-замісники не створюють суттєвих перешкод для підходу активних радикалів до гідроксильної групи, у той же час чотири

алкільних замісники у фенольному фрагменті, а також атом кисню хроманового ядра ефективно посилюють електронну густину в ароматичному ядрі. Константа швидкості взаємодії α -токоферолу з ОН-радикалами може досягати $5 \times 10^8 \text{ M}^{-1}\text{s}^{-1}$ [99]. Вітамін Е також ефективно інгібує синглетний кисень (константа швидкості реакції α -токоферолу з $^1\text{O}_2^*$ — $10^8 \text{ M}^{-1}\text{s}^{-1}$ [100]. У мікросомах вітамін Е однаково ефективно інгібує утворення пероксидів, як у реакціях NADPH-залежного ПОЛ, так і за аскорбат-залежного окиснення, причому зберігаються цілісність мембранних ліпідів та активність ферментативних систем гідроксилування [83].

Як ліпофільні сполуки токоферолу мають мембранотропні властивості і здатні стабілізувати клітинні мембрани, причому бічний ізопреноїдний ланцюг важливий для орієнтації хроманового ядра у бік гідрофільного середовища [101]. У рослинній клітині у нормальних умовах токоферолу функціонують у комплексі з іншими жир- і водорозчинними відновниками (аскорбатом, флавоноїдами).

Неферментативна та ферментативна системи антиоксидантного захисту знаходяться у взаємно компенсаторному відношенні. Зниження концентрації або активності одних антиоксидантів приводить до відповідної зміни інших, завдяки чому зберігається загальна активність радикальних окисних процесів, життєво важливих для гомеостазу. Показано, що практично для будь-якого тканинного антиоксиданта можна створити умови, при яких він буде виступати як прооксидант [102]. Але, за яких умов біоантиоксиданти набувають властивостей прооксидантів, вивчено недостатньо.

Ферментативна антиоксидантна система рослин характеризується високою специфічністю і використанням як каталізаторів Cu, Zn, Mn, Fe, Se. У зв'язку з тим, що реакції дисмутації і розкладання пероксиду екзотермічні, то каталізатори цих реакцій супероксиддисмутаза (СОД) і каталаза (КАТ) можуть працювати автономно, незалежно від функціонування інших біорегуляторів [51].

Супероксиддисмутаза (КФ 1.15.1.1) є металопротеїдом, що каталізує перетворення супероксидних радикалів до пероксиду водню та кисню [103]. Таким чином, фермент СОД обриває ланцюг вільнорадикальних реакцій ще на стадії їх ініціювання АФК [104]. У рослинах СОД вважають одним із важливіших

ферментів, які зумовлюють стійкість до дії стресових факторів [105]. Найпоширеніший тип СОД вищих рослин — Cu/Zn-СОД. [104].

Експериментальні дані щодо зміни активності СОД під впливом різноманітних стресових чинників досить суперечливі. Так, показано, що в листках пшениці [106] при дефіциті Zn^{2+} активність Cu/Zn-СОД знижувалася на фоні посилення процесів ПОЛ. Токсичні речовини в атмосфері індукували підвищення активності СОД [107]. За дії високої температури активність СОД в листках пшениці підвищувалася при температурі 30—35°C у різних за жаростійкістю сортів, але знижувалася при 40°C [108, 109]. В експериментах, виконаних на хлоропластах, ізольованих з листків проростків двох сортів твердої пшениці різної посухостійкості, було показано, що активність СОД у посухостійкого сорту знижувалася за водного дефіциту, однак за нормальних умов була вищою, ніж у непосухостійкого сорту [110]. При ураженні пшениці видами гриба, близького до *Fusarium proliferatum*, змін активності СОД не спостерігали [111]. Відмічена кореляція активності СОД і холодостійкості рослин [112]. За іншими даними активність СОД в листках рослин при охолодженні не змінюється [113].

Каталаза (КФ 1.11.1.6) — антиоксидантний фермент, що сприяє швидкій утилізації пероксиду водню — каталізує реакцію диспропорціонування пероксиду водню, перетворюючи дві молекули H_2O_2 на O_2 та H_2O . КАТ — гемопротеїд, що складається з чотирьох субодиниць, кожна з яких містить протопорфірин ІХ. Амінокислотна послідовність КАТ включає у себе 505 амінокислот. Порфірин у білковій глобулі знаходиться у гідрофобному оточенні. Вважають, що п'ятим лігандом гемового заліза є одна з карбоксильних груп, а у шостому положенні може бути вода, яка легко замінюється іншими лігандами. Молекулярна маса КАТ від 225 кД до 251 кД. КАТ добре розчинюється в воді і стійка в інтервалі рН 2 — 11 без пептизації білка [114]. КАТ завжди присутня у системах, де відбуваються процеси клітинного дихання з участю цитохромів, тобто, коли утворюється токсичний для клітини пероксид водню. Тому КАТ локалізована переважно у пероксисомах, де її концентрація досягає 10^{-6} М, і у гліоксисомах. Велика молекулярна маса ферменту перешкоджає його проникненню через мембрани [115].

КАТ є синергістом СОД, між активністю цих ферментів виявлено високу кореляційну залежність. Співвідношення СОД/КАТ дозволяє оцінювати збалансованість АО процесів [116]. Біологічну роль КАТ з'ясовано недостатньо. Так, при охолодженні декількох видів теплолюбивих рослин виявлене різке зниження активності каталази [113, 117]. Ступінь холодостійкості рослин прямо корелювала з активністю каталази [112]. У період після охолодження у холодостійких рослин відмічено відновлення активності цього ферменту, а у теплолюбивих — зниження активності [117]. Але відмічено, що у різних за холодостійкістю сортів огірка у період після охолодження активність каталази зростала однаково [113]. Було показано, що, чим більшою холодостійкістю характеризується рослина, тим у більшій мірі збільшується активність каталази під впливом знижених температур і, навпаки, чим менш холодостійка рослина — тим менше підвищується активність, а у найменш стійких рослин вона знижується [118, 119]. Як вказує І. В. Борзаківська [120], підвищення активності ферментів каталази та пероксидази у тканинах зимостійких видів можна розглядати як захисну реакцію рослинного організму на зниження температури. У досліджах О. І. Колоші [121], було показано, що морозостійкі сорти пшениці характеризуються більш високою активністю каталази, а у ряді випадків — і пероксидази.

Пероксидаза (КФ 1.11.1.7) контролює рівень пероксиду водню у клітинах шляхом окиснення різних сполук пероксидом водню [122]. Через наявність великого набору ізоферментів (від 3 до 42) у багатьох рослинних пероксидаз, пероксидазу вважають родиною ферментів із подібними фізіолого-біохімічними властивостями [123]. Всі ізоферменти містять як простетичну групу протогемін IX і мають майже однакову каталітичну активність, дещо відрізняючись своїми фізико-хімічними характеристиками. ПР має молекулярну масу біля 40 кД, до складу ферменту входять 16 різних амінокислот і вуглеводи, припускається наявність уронової кислоти. Іон заліза має шість координаційних місць, чотири з яких зайняті атомами азоту порфіринового кільця, п'яте — азотом гістидину апоферменту, шосте місце припускають, що займає вода, яка може бути обміняна на інші ліганди — Cl⁻, F⁻, азид та ін. [104]. У залежності від локалізації у рослинній клітині розрізняють

розчинні (вакуоль, цитоплазма), іоннозв'язані (мембрани, клітинна стінка) і ковалентнозв'язані (клітинна стінка) форми пероксидази [124]. У рослинах існують дві родини пероксидаз: аскорбатпероксидази і фенолпероксидази. Аскорбатпероксидази інактивують H_2O_2 у цитозолі та хлоропластах. Фенолпероксидази мають високу активність у клітинній оболонці, де феноксильні радикали інкорпорується в лігнін і підсилюють лігніфікацію клітинної стінки (стресова лігніфікація). Останнім часом активно вивчається участь цього ферменту у регуляторних процесах, зокрема, у передачі сигналів відповіді рослинної клітини на дію різноманітних факторів середовища [10].

З точки зору будови молекули і механізму функціонування пероксидаза подібна до каталази. Обидва ферменти можуть існувати у п'яти окисно-відновних станах, що формуються протягом каталітичного процесу [114]. Ферипорфіринові простетичні групи пероксидази і каталази тотожні [51]. Важливу роль у функціонуванні обох ферментів відіграє залишок гистидину, що входить до координаційної сфери заліза [114]. Субодиноця з біядерним активним центром виявляє каталазну активність, у той час, як субодиноці з одним лише атомом заліза властива пероксидазна активність [125]. Відомо, що між каталазними і пероксидазними центрами ферментів можливі взаємні переходи і пероксидаза за певних умов може виявляти каталазну активність [51]. КАТ проявляє помірну пероксидазну активність, каталізуючи реакції окиснення пероксидом водню різноманітних донорів електронів, серед яких етанол та ін. Розділення КАТ на субодиноці веде до втрати каталазної функції, але пероксидазна активність кожної з чотирьох субодиноць КАТ зберігається [114].

Пероксидаза традиційно вважається антиоксидантом, що захищає клітини від руйнівної дії пероксиду водню. Але пероксидаза може проявляти і оксидазну активність, окислюючи залізо гему із Fe^{2+} до Fe^{3+} і передаючи електрони від НАД·Н на кисень [126]. Подібна активність пероксидази призводить до утворення супероксиду і пероксиду водню. Припускається також і третій тип реакції з утворенням найбільш агресивного, гідроксильного радикалу, з H_2O_2 у присутності супероксиду. Загалом, пероксидаза є багатофункціональним ферментом, що

приймає участь у численних біохімічних реакціях, де H_2O_2 відіграє роль окислювача. Значна частина цих реакцій пов'язана з процесами біосинтезу та «укріпленням» клітинної стінки, що відіграє важливу роль в осморегуляції за дії на рослину абіотичних стресів [40].

Аналіз літературних даних свідчить, що індукція захисної активності пероксидази у рослинах відбувається у відповідь на численні біотичні та абіотичні чинники. Наприклад, спостерігається значне збільшення пероксидазної активності за водного дефіциту [13], за механічних пошкоджень [127, 128], у процесі старіння [129], при патогенезі [130], за дії високої температури [131], при затопленні [132] тощо. Тобто численні зміни, які відбуваються у клітинах унаслідок дії на рослини стресорів, можуть індукувати протекторні механізми, до яких відноситься і підвищення активності пероксидази.

Таким чином, у рослинній клітині існує динамічна рівновага між утворенням АФК та їх ліквідацією. СОД нейтралізує супероксидний радикал з утворенням пероксиду водню, який ліквідують каталаза і пероксидази. Причому, згідно з численними дослідженнями, у стресових умовах стійкі рослини збільшують активність антиоксидантних ферментів, посилюючи елімінацію АФК.

Однак, літературні дані щодо участі антиоксидантної системи захисту рослин у формуванні їх продуктивності та стійкості проти дії різноманітних стресів досить суперечливі. Не відомо, як змінюється активність антиоксидантної системи захисту протягом онтогенезу рослин, як відбувається взаємодія ферментативної та неферментативної ланок цієї системи. Особливий інтерес викликає діяльність антиоксидантної системи захисту за дії низьких температур і періоду холодого загартування.

1.2. Захисно-стимулююча дія синтетичних антиоксидантів на рослинні організми

Антиоксидантні системи захисту проти шкідливої дії вільних радикалів, які містить рослинний організм, формувалися протягом еволюційно довгого часу і

вдосконалювалися у відповідності із змінами оточуючого середовища. Оскільки темпи біологічної еволюції суттєво відрізняються від темпів антропогенного прогресу, природні антиоксидантні системи часто не у змозі стримувати посилену продукцію вільних радикалів, викликану забрудненням оточуючого середовища радіоактивними ізотопами, важкими металами і пестицидами. У зв'язку з цим для підвищення стійкості живих організмів у існуючих складних екологічних умовах виникає необхідність використання екзогенних антиоксидантів, насамперед синтетичних, що перевершують за своїми властивостями природні аналоги.

У досліджах *in vitro* та *in vivo* синтетичні антиоксиданти проявляють антирадикальні і антиокиснювальні властивості, подібні до таких у природних сполук. У рослинному організмі синтетичні антиоксиданти можуть посилювати дію ендогенних антиоксидантів (убіхінонів, токоферолів, аскорбату) і попереджати їх окиснення або діяти незалежно, формуючи власну систему антиоксидантного захисту. У будь-якому випадку введення ефективних синтетичних антиоксидантів буде чинити вплив на природний баланс «прооксиданти — антиоксиданти» у живому організмі і, відповідно, впливати на метаболізм природних антиокиснювачів. На даний час багато вчених вважають, що система регуляції антиоксидантного захисту живих організмів достатньо гнучка і достатня для стримування прооксидантної дії оточуючого середовища. Разом з тим ряд дослідників вважає, що у зв'язку з агресивною діяльністю людини, особливо протягом останніх 100 років, прооксидантний вплив оточуючого середовища настільки зріс, що організм не встигає адаптуватися до нових умов. Тому застосування ефективних синтетичних антиоксидантів виправдане не тільки в екстремальних патологічних обставинах, але й з метою попередження вільнорадикальних порушень.

Численні літературні дані свідчать про захисно-стимулюючу дію синтетичних антиоксидантів на рослини, що позитивно впливає на їх фізіологічні показники та врожайність. Широко відомі як антиоксиданти та стимулятори росту похідні піридину. Біологічна активність та хімічна реакційна здатність цих сполук визначаються електронною та просторовою будовою молекул і характером їх

теплового руху: обтічна дископодібна форма молекули сприяє її незагальмованому руху і вільному проходженню через мембрани рослинних клітин. Фізіологічні ефекти похідних піридину схожі за дією з фітогормонами: через модифікацію функціонування клітинного геному — збільшення матричної досяжності ДНК і активності РНК посилюються процеси транскрипції і активується синтез РНК і білків [133]. Ряд дослідників відмічають позитивний вплив таких препаратів піридинової природи, як івін, дигідропіридин, дилудин, триман, гарт, амбіол на стійкість рослин до різноманітних стресів та продуктивність. Причому захисно-стимулюючі властивості даних препаратів автори пов'язують з їхнім антиоксидантним ефектом. Так, повідомлялось, що передпосівна обробка зернівок кукурудзи препаратом івін виявляє захисну дію на проростки в умовах сольового стресу, суттєво підвищуючи активність каталази і пероксидази у коренях [14]. Обприскування рослин ячменю малими нормами (2—5г на 1га) дигідропіридину активує захисні системи і гальмує переокисні процеси у мембранах, що сприяє підвищенню врожайності на 2,1-6,0 ц/га, а при використанні препарату у концентрації 10^{-7} М підвищується морозостійкість рослин [8]. Обприскування рослин пшениці озимої дилудином ($2,53 \cdot 10^{-5}$ М) знижує концентрацію продуктів ПОЛ у тканинах за рахунок затримки деградації фосфоліпідів і поліненасичених жирних кислот і підвищує морозостійкість рослин [71]. У тканинах колеоптилів пшениці, що були вирощені на розчині амбіолу (від 1,0 до 20,0 мг/л), кількість МДА була в 1,5 рази меншою, ніж у контролі (вирощування на воді). Причому амбіол у концентраціях 5,0 і 10,0 мг/л виявив найбільший антистресовий ефект, що було підтверджено життєздатністю проростків та відростанням колеоптилів [11]. Антистресовий вплив амбіолу виявився також у стабілізації структури клітинних мембран: обробка проростків амбіолом знижувала вихід електролітів з клітин після дії негативної температури (-5°C) майже у два рази [134]. Пророщування насіння на водному розчині препарату гарт сприяло відновленню ростової активності надземної та підземної частин проростків пшениці озимої після температурного стресу [12]. Є дані щодо антиоксидантних ефектів таких відомих стимуляторів росту, як триман [133], віталін [135], полістимулін К [13].

Проте, вищеназвані стимулятори росту з антиоксидантними властивостями мають і ряд недоліків. Так, недоліком похідних піридину є, хоч і незначна, їх токсичність по відношенню до тварин та гідробіонтів, що дещо стримує впровадження цих препаратів. Недоліком регуляторів росту на основі продуктів природного походження та синтетичних аналогів фітогормонів можна вважати їх високу вартість через складну технологію одержання. Виробництво цих засобів ще не налагоджене, є труднощі у їх придбанні. Застосування деяких синтетичних антиоксидантів при вирощуванні сільськогосподарських культур, навіть у тих випадках, де є значне збільшення показників схожості, може мати і негативні наслідки. Так, показано, що насіння ярого ячменю та пшениці озимої, оброблене ростостимулюючими концентраціями антиоксиданту (анфену натрію), швидко втрачало довговічність у процесі зберігання [15]. Питання, які ж фізіологічні та біохімічні процеси призвели до вищеописаного ефекту залишається нез'ясованим.

Кафедрою загального землеробства Таврійського державного агротехнологічного університету розроблено антиоксидантну композицію для передпосівної інкрустації насіння сільськогосподарських культур АОК-М, де діючою речовиною є дистинол [17].

Препарат дистинол є комплексом іонолу та диметилсульфоксиду [136].

Іонол (2,6-ди-трет-бутил-4-метилфенол) є класичним прикладом просторово утрудненого фенолу. Тобто він має трет-бутильні замісники в орто-положенні по відношенню до ОН-групи. Ионол має антирадикальну активність і у більшості модельних систем перевершує за ефективністю інші просторово ускладнені феноли [137]. Ефективність взаємодії іонолу з синглетним киснем і вихід продуктів сильно залежать від стану середовища. За своєю антирадикальною активністю у живих організмах іонол значно поступається α -токоферолу та β -каротину і ефективно працює лише у достатньо великих концентраціях (35 мкг/мл) [138]. Основна перевага іонолу перед α -токоферолом та іншими орто-заміщеними фенолами полягає у тому, що іонол утворює стійкі радикали, у той час, як феноксили метильованих фенолів менш стабільні і можуть приймати участь у реакціях подовження ланцюгів окиснення. Одноелектронний редокс-потенціал іонолу

складає 600—700 мВ, тобто він поступається за відновлюючою активністю аскорбату (300 мВ) [139]. Тому у біологічних системах іонол діє синергічно з іншими антиоксидантами: аскорбатом, токоферолом.

Антиокиснювальна здатність іонолу по відношенню до ліпопротеїнів пов'язана з його високою розчинністю у ліпідній фазі, внаслідок чого він може інактивувати радикали всередині ліпопротеїнової частки і мігрувати за границю фаз, де можливо його відновлення аскорбатом, глутатіоном або токоферолами. Мембранотропний ефект іонолу також пов'язаний з його високою ліпофільністю.

Іонол відноситься до класу малотоксичних сполук (LD_{50} для мишей складає 2000 мг/кг; для пацюків — 1600—3200 мг/кг), він не має тератогенних і мутагенних властивостей, не впливає на розмноження тварин. Після тривалого прийому іонолу не відмічено також порушень гемопоезу та морфологічних змін в органах тварин [140]. Разом з тим, іонол при хронічному введенні мишам викликав запальний процес в легенях, який у свою чергу викликав розвиток пухлин [140]. Також токсичний ефект зафіксовано по відношенню до печінки [141].

Щодо застосування іонолу як екзогенного антиоксиданту при вирощуванні рослин є лише окремі повідомлення. Так, показано, що обробка рослин пшениці озимої іонолом (обприскування) у концентрації $2,2 \cdot 10^{-5} M$ знижує концентрацію продуктів ПОЛ у тканинах і підвищує морозостійкість рослин [71]. Встановлено, що попередня обробка проростків гороху іонолом у концентрації $10^{-4} M$ знижувала інтенсивність процесів ПОЛ і активність СОД і глутатіонредуктази як у нормі, так і за теплового шоку [142].

Таким чином, іонол не тільки виявляє антиоксидантні властивості, але й може викликати небажані наслідки при застосуванні у порівняно високих концентраціях. Слід також відмітити, що за рахунок своєї ліпофільності іонол (як і природні ліпофільні антиоксиданти) повільніше, ніж гідрофільні молекули, транспортується у живому організмі і з великими труднощами потрапляє до тканин та клітин. Дія іонолу на рослини залишається недостатньо з'ясованою.

Диметилсульфоксид (ДМСО, демасорб, доликур, дромисол, димексид), який вперше був синтезований у 1866 р., є давно відомим антиоксидантом. ДМСО є

ефективним перехоплювачем OH^\bullet -радикалів, що накопичуються у різних компартментах клітини за активації вільнорадикального окиснення у результаті стресу [143]. ДМСО є простою за структурою речовиною, що відноситься до групи сульфоксидів — сполук трикоординованого сульфуру з загальною формулою $\text{RR}'\text{SO}$. ДМСО не може бути донором гідрогену, але може виконувати роль акцептора при утворенні водневого зв'язку. Можливо, з цим пов'язана його надзвичайна гігроскопічність: при 20°C і відносній вологості 65% адсорбує 70% води. ДМСО змішується з водою та більшістю органічних розчинників у будь-яких пропорціях. Водневі зв'язки між ДМСО і водою в 1,3 раза сильніші, ніж між молекулами води [144, 145].

За літературними даними [146, 147] ДМСО є малотоксичною сполукою. Для пацюків LD_{50} при внутришньовенному введенні коливається від 7,6 до 12,2 г/кг маси. Тільки у великих нормах він викликає дистрофічні зміни серцево-печінкової динаміки, автономних рефлексів. ДМСО не викликає порушень у морфогенезі печінки та нирок, ембріогенезі пацюків.

При розгляді дії ДМСО треба мати на увазі його «швидкі» (через кілька хвилин) та «повільні» (через кілька годин, діб) ефекти [148]. До «швидких» ефектів відносять збільшення проникності мембран і сприяння проходженню речовин через плазмалему. Так, вже після кількох секунд дії 0,5%-ного розчину ДМСО мембранний потенціал трихобластів знижувався на 5—7 мВ [149]. Подальше підвищення концентрації ДМСО у середовищі супроводжувалось посиленням деполяризації мембранного потенціалу. У модельних дослідах із застосуванням штучних фосфоліпідних мембран їхня проникність в присутності 30 -35%-ного розчину ДМСО підвищувалася на 30—50%. Аналогічні досліди на проникність плазмалеми і тонопласту клітин столового буряка, тканин кореня рослин пшениці озимої і гороху для іонів калію, фосфору, нітратів, амінокислот і цукрів показали ефективність низьких концентрацій ДМСО — 10^{-5} — 10^{-3} М. Таким чином, немає визначених оптимальних доз ДМСО. Припускають, що діапазон ефективних концентрацій цієї сполуки доволі широкий — від 10^{-5} до $6 \cdot 10^{-1}$ М [150—152]. Дослідниками відмічалось інгібування ДМСО інтенсивності дихання у рослин [153],

інгібування інтенсивності синтезу білків та нуклеїнових кислот [154, 155], зниження активності низки гідролітичних ферментів — кислій фосфатази, нуклеаз і протеаз у рослинах пшениці [156] та у проростках люпину [151]. Показано, що під впливом ДМСО стабілізуються та відновлюються після дії денатуруючих агентів білки [157]. Показано, що обприскування рослин томатів розчином ДМСО знижувало накопичення гідропероксидів і МДА при охолодженні від $+14^{\circ}\text{C}$ до -1°C [158].

Вплив ДМСО на ростові та обмінні процеси (проростання насіння, дихання та ріст проростків) може бути як стимулюючим, так і інгібуючим. Реакція рослин на дію ДМСО залежить не тільки від його концентрації, але й від генетичних особливостей кожного виду та сорту, а також від умов вирощування, фази розвитку, терміну впливу. Так, ДМСО у концентраціях 0,01—15% підвищував облистяність рослин віки [159], стимулював коренеутворення у пагонів різних рослин [160], прискорював визрівання зернових культур [161]. Разом з тим, 0,025—0,2%-ний розчин ДМСО на 1-2 дні затримував появлення сходів тритикале [162]; інгібував проростання та призводив до укорочення коренів у двох сортів рису [163]; інгібував ріст та метаболізм колеоптилів пшениці за дії теплового стресу [164]. Обробка рослин ДМСО відбивалася на їх продуктивності. За дії 2,5—5%-ного розчину ДМСО врожай цукрового буряку підвищувався на 27—45 ц/га [165]; обприскування 0,5%-ним розчином на стадії кушіння підвищувало на 2 ц/га врожайність ярового ячменю [161]; 0,1—1%-ний розчин підвищував урожай насіння люпину на 26,7% за рахунок збільшення кількості бобів і збору насіння з 1 рослини, і на 3,7% внаслідок підвищення маси 1000 насінин [166]. Відмічено позитивний вплив ДМСО на зернову продуктивність віки і тритикале [162, 167]. Таким чином, не з'ясована оптимальна концентрація ДМСО для стимуляції росту рослин, у той час, як навіть невелике відхилення від оптимуму шкодить рослині.

Відомим стимулятором росту, до складу якого входить ДМСО, є фумар (10% розчин диметилового ефіру амінофумарової кислоти у диметилсульфоксиді) [168—170], який за передпосівної інкрустації 0,0001% розчином насіння зернових підвищує їхню польову схожість (на 8,2—9,2%) та урожайність (на 2,6—3,0 ц/га). За відсутності системних даних щодо впливу цього препарату на перебіг фізіолого-

біохімічних процесів у рослинному організмі, важко судити, чим викликаний його ефект.

На сьогодні накопичено численний експериментальний матеріал щодо кріопротекторних властивостей ДМСО, що дозволяє використовувати дану сполуку для захисту рослин. Так, при охолодженні рослин томатів від $+14^{\circ}\text{C}$ до -1°C спостерігалось підвищення їх виживаності під впливом ДМСО [158]. Рослини пшениці, оброблені ДМСО, характеризувалися підвищеною морозостійкістю [121]. Відомий засіб для підвищення морозостійкості сільськогосподарських культур, який є 0,1-3% розчином диметилсульфоксиду [171]. Припускають, що вищевказані кріопротекторні ефекти пов'язані не тільки з виявленими у ДМСО антиоксидантними властивостями, але й з його впливом на проникність та стабілізацію мембран, водний режим клітини з урахуванням структурованості води. Так, обробка рослин пшениці ДМСО у період холодого загартування спричинювала низку біохімічних та фізіологічних змін: збільшення вмісту фосфоліпідів, основних компонентів мембран, прискорений синтез ненасичених жирних кислот у складі фосфоліпідів [121], зниження активності гідролітичних ферментів [153]. Недоліком ДМСО є його значна токсичність для рослин при високих концентраціях [162].

Препарат дистинол (комплекс іонолу і диметилсульфоксиду) порівняно новий, його створено у 1992 році. Встановлено, що дистинол виявляє антиоксидантну активність *in vitro* та впливає на активність ферментів антиоксидантної системи захисту у тварин [172]. Дистинол має значно меншу токсичність, ніж іонол. Крім того поєднання речовин із різним механізмом антиоксидантної дії позитивно впливає на його захисні властивості: він ефективніше інгібує процеси ПОЛ у гомогенатах печінки курчат, ніж іонол і диметилсульфоксид взяті окремо [136]. Автори пояснюють цей ефект полегшенням доставки іонолу до мішеней його дії за рахунок «суперпровідникових» властивостей ДМСО, запобігання окиснення іонолу за присутності ДМСО, ефективністю самого ДМСО і взаємодією іонолу і ДМСО з утворенням сольватованого молекулярного комплексу, який має підвищену антиоксидантну активність у біосистемах. Показано, що дистинол стимулює

активність антиоксидантних ферментів та сприяє збільшенню вмісту низькомолекулярних тканинних антиоксидантів, зменшує інтенсивність процесів пероксидації у насінні сої та соняшнику [18—23]. Результати цих досліджень стимулювали вивчення впливу дистинолу на ріст і розвиток пшениці озимої.

1.3. Застосування антиоксидантів для передпосівної інкрустації насіння сільськогосподарських культур

Найефективнішим і найбільш розповсюдженим підвищення стійкості сільськогосподарських культур проти хвороб є передпосівне протруєння насіння. Протруйники утворюють навколо насіння, що проростає захисний шар і запобігають його ураженню ґрунтовою інфекцією у вразливий період проростання [173]. Встановлено, що без протруєння кількість насіння, що проросло, значно зменшується. При ураженні 23.6% насіння пшениці фузаріозом схожість його без обробки насіння фунгіцидами склала 42.5%, тоді як при протруєнні — 91.6% [174]. Урожайність зернових культур, висіяних протруєним насінням, підвищується на 15-20%, обробка насіння протруйниками окуплюється у 12-17 разів [175]. Є поодинокі дані щодо впливу передпосівного протруєння насіння на зимостійкість пшениці озимої [176].

Недоліками методу протруєння насіння є великий об'єм порошку, що наноситься на насіння, підвищення пилоутворення, випадки осипання (до 60 %) протруйника з насіння до посіву. Причому втрата 10—15 % протруйника є причиною недостатнього захисту насіння.

Одним із шляхів подолання недоліків методу протруєння є застосування інкрустації насіння. Основна перевага інкрустації перед протруєнням — зниження втрат препаратів. Завдяки інкрустації знижується знесення пестицидів вітром при посіві, зменшується ступінь забруднення ними ґрунту, тому що активна речовина потрапляє у ґрунт локально, утворюючи при мінімальній дифузії зону захисту насіння [177]. Показано, що передпосівна інкрустація насіння пшениці озимої

істотно підвищує врожайність і якість зерна, знижує ураження рослин кореневою гниллю [178].

Однак є певні проблеми з використанням плівкоуворювачів. У сільському господарстві для інкрустації насіння нині використовують клеї-плівкоутворювачі в основному синтетичного походження та деякі відходи виробництва, зокрема високомолекулярні органічні речовини—карбоксиметилцелюлозу, полівініловий спирт, сульфітно-спиртову барду тощо. Ці плівкоутворювачі мають ряд істотних недоліків: незначну адгезивну здатність при обробці насіння різного ступеню гідрофобності, відсутність ростостимулюючих властивостей, екологічну небезпечність через тривалий утруднений розклад біологічним шляхом. Клеюча речовина повинна міцно утримувати захисно-стимулюючу суміш на насінні, позитивно впливати на ріст і розвиток сходів та бути екологічно безпечною. Таким умовам відповідає плівкоутворювач Марс-1, який є композицією поліетиленоксидів різної молекулярної маси [179].

Поліетиленоксид $(-\text{CH}_2\text{CH}_2\text{O}-)_n$ —термопласт, який використовують у виробництві водорозчинних плівок та ниток, як згущувач латексу, флотореагент і коагулянт [180]. Достоїнством ПЕО є волого- та газопроникність, а також посилення ним проникності рослинних тканин, що зменшує норми витрат гербіцидів та пестицидів. Крім того ПЕО є екзоцелюлярним кріопротектором. В останні роки у виробничих умовах сільськогосподарських підприємств знайшли своє використання ПЕО різної молекулярної маси [179, 181]. ПЕО виявляють ростостимулюючу дію, підвищують врожай сільськогосподарських культур. Суттєвим недоліком цих препаратів є те, що вони не забезпечують достатньо високої схожості насіння і не виявляють фунгіцидної дії.

Обробка рослин томатів ПЕО з молекулярною масою 400 підвищувала їх холодостійкість та знижувала рівень гідропероксидів і МДА. Цей ефект автори пояснюють не стільки антиоксидантними властивостями даного препарату, скільки його колігативною дією, що позитивно відбивалося на розвитку процесів ПОЛ у листках томатів. Також припускається, що колігативний захист ПЕО 400 міг позитивно відбитися на економній витраті ендогенних антиоксидантів [158]. У

сільськогосподарському виробництві використовується препарат для підвищення морозостійкості с/г культур, який містить розчин ПЕО молекулярної маси 1500 і 400 і гумат натрію у концентрації 2—3% [181]. Вживаність проростків пшениці озимої після передпосівної інкрустації вищевказаним засобом і дії низьких температур (-15°C) складає 70—89% у залежності від сорту. Але вищевказаний засіб є стимулятором росту рослин, що може негативно впливати на їх зимостійкість, яка пов'язана з уповільненням ростових процесів [182].

Літературні дані про вплив протруєння на польову схожість суперечливі. Так, повідомлялося, що протруєння насіння зернових культур підвищує польову схожість на 10.2—50.4% [183]. Інші дослідники вважають, що обробка насіння протруйниками знижує польову схожість, особливо в умовах недостатнього зволоження [184]. Усунути негативний вплив протруйників на польову схожість можливо за сумісного його застосування із стимулятором росту [185, 186].

Екологізація сільськогосподарського виробництва ставить на меті зниження пестицидного навантаження на агроценоз. Перспективним у цьому плані є сумісне застосування антиоксидантних препаратів зі зниженими нормами фунгіцидів. Завдяки посиленню проникності клітинних мембран під впливом антиоксидантів-стимуляторів росту сумісне їх застосування з фунгіцидами та інсектицидами дозволяє знімати фітотоксичний ефект низки пестицидів, з'являється можливість зниження пестицидного навантаження на рослину, що покращує якість продукції, підвищує врожайність, покращує екологічний стан сільськогосподарського виробництва [24—26].

Проте, роль антиоксидантів при сумісному їх застосуванні з пестицидами може бути двоїстою. Так, показано, що триман, при використанні його сумісно з протруювачами (бенлат, вітатіурам, вітавакс, ТМТД, тиган, агроцид) для передпосівної обробки насіння пшениці та ячменю, в одних сумішах послаблює інгібуючу дію протруювача на ростові процеси на ранніх етапах розвитку рослин, в інших – посилює або не впливає [16].

Відомо, що деякі стимулятори росту діють як елісатори. Наприклад, хітозан, хітодекстрин, які запропоновано як біопестицид для обробки насіння і

обприскування розсади [187, 188]. Стимулятори росту на основі продуктів термофільного метанового бродіння, морських водоростей, біогумусів індукують стійкість рослин до хвороб [189—191].

Обробка рослин елісаторами, які є по суті антигенною детермінантою паразиту, підвищує імунітет рослин [192—195]. Взаємодія елісатора з рецептором моделює проникність іонних каналів рослинних клітин, що веде до утворення активних форм кисню (АФК), які відіграють важливу роль у захисті рослини оскільки АФК є вторинними переносниками у супероксидсинтазній сигнальній системі [7, 10, 196]. АФК активують захисні реакції рослинного організму, до яких відноситься синтез антиоксидантних ферментів (супероксиддисмутази, каталази, пероксидази). Активність цих ферментів у здорових рослинах звичайно невисока, але різко зростає під впливом стресів, елісаторів, а також вірусної, грибною та бактеріальною інфекції. Причому ріст активності антиоксидантних ферментів супроводжується збільшенням як локальної, так і системної стійкості рослин до грибною та бактеріальною інфекції [197—200].

За допомогою елісаторів досягається комплексний захист від хвороб, оскільки підвищується загальний рівень неспецифічної фіторезистентності. У цьому аспекті індукована стійкість нагадує полігенну або горизонтальну. Проте остання є ознакою генетичною, а індукована – фенотипічною. У результаті обробки змінюється не геном рослинної клітини, а лише його функціонування, пов'язане з рівнем експресії генів [192—195].

Індукування забезпечує не абсолютний, а лише відносний рівень стійкості, що розповсюджується на різні за вірулентністю раси фітопатогенів. Відомо, що у боротьбі з хворобами рослин повна перемога над збудником небажана, оскільки на його місце можуть прийти більш вірулентні раси. Тому стратегія захисту часто орієнтується не стільки на абсолютну, скільки на відносну стійкість, але більш стабільну. При цьому допускається обмежений розвиток паразиту до економічного порогу шкідливості. Абсолютна ж стійкість свідчить про наявність у рослин генів вертикальної стійкості, яка легко долається патогенами.

Подібно до контактних фунгіцидів, індукована стійкість неспецифічна у захисній дії і тому може уникнути «звикання» патогенів, і подібно системним фунгіцидам – має захисний ефект, що розповсюджується по усім рослинним тканинам.

Відомо, що елісатори індукують захисні реакції у дуже малих концентраціях (10^{-7} — 10^{-12} М), причому більшість елісаторів неспецифічні [195]. Більшість антиоксидантних стимуляторів росту рослин також виявляють ростостимулюючу функцію тільки у малих концентраціях [133, 135, 162, 165]. Причому відмічено, що при збільшенні концентрації антиоксиданту відбувається перехід від стимуляції до інгібування ростових процесів [142]. Зменшення ж концентрації антиоксиданту до 10^{-5} — 10^{-7} М підвищує неспецифічну стійкість рослин проти стресів та патогенів [8, 187, 190]. Показано, що антиоксидантний препарат івін у концентрації, оптимальній для стимуляції ростових процесів, підвищує активність антиоксидантних ферментів каталази і пероксидази [14]. Аскорбінова кислота у концентрації $7,5 \cdot 10^{-8}$ М підвищує активність супероксиддисмутази у хлоропластах гороху [142]. Це дає змогу припустити, що антиоксиданти у малих та надмалих концентраціях можуть виконувати функції елісаторів, підвищуючи при цьому активність антиоксидантних ферментів. У такому разі можна припустити, що зниження рівня ПОЛ, яке відмічається у рослинах за дії антиоксидантних стимуляторів росту, відбувається опосередковано – через посилення антиоксидантного стану самого рослинного організму. Але літературні відомості з цього приводу вкрай обмежені. Існують лише поодинокі повідомлення щодо пригнічення синтетичними антиоксидантами патогенної мікрофлори рослин [201, 202]. Як реагує при цьому система антиоксидантного захисту рослинного організму і як це відбивається на рівні пероксидації ліпідів не з'ясовано.

Таким чином, актуальним є завдання розширення асортименту препаратів для передпосівної інкрустації насіння; створення препаратів антиоксидантної природи, які б забезпечували значне підвищення урожайності, захист від шкідників і хвороб рослин при мінімальних витратах пестицидів. Одним з шляхів виконання цього завдання є створення комплексного препарату на основі антиоксидантів та

фізіологічно активної і екологічно безпечної плівкоутворюючої матриці з поліетиленоксидів. Крім того, необхідне детальне вивчення фізіолого-біохімічних особливостей впливу екзогенних антиоксидантів на рослинний організм, встановлення їх оптимальних фізіологічних концентрацій.

Показана ростостимулююча ефективність комплексного препарату АОК-М, в якому дистинол поєднано з препаратом Марс-1 [17]. Доведено, що АОК-М має явно виражений антиоксидантний ефект: насіння сільськогосподарських культур, оброблене АОК-М має нижчий рівень малонового діальдегіду, ніж необроблене. Відмічено також зростання активності антиоксидантних ферментів, вмісту фосфоліпідів, вітаміну Е, каротиноїдів та суми хлорофілів а і b у рослинах сої протягом вегетації під впливом АОК-М [18—23].

Таким чином, численні дослідні дані підтверджують позитивний вплив антиоксидантної композиції на основі дистинолу і ПЕО (препарат АОК-М) на ріст і розвиток рослинного організму, його біофізичні показники. Тому викликає певний науково-практичний інтерес застосування АОК-М при вирощуванні провідної зернової культури України – пшениці озимої.

Захисно-стимулюючі властивості складових препарату АОК-М, позитивні результати застосування його при вирощуванні сої та соняшнику висувають завдання дослідження дії АОК-М на фізіолого-біохімічні показники рослин пшениці озимої, з'ясування можливості використання цього препарату як кріопротектора.

Таким чином, екзогенне використання синтетичних антиоксидантів у рослинництві, а саме при вирощування пшениці озимої, як стимуляторів росту і речовин захисної дії є не тільки виправданим, але й необхідним. З метою розширення асортименту стимуляторів росту, вдосконалення їх захисно-стимулюючих та екологічних якостей за рахунок поєднання різних антиоксидантів, кріопротекторів та плівкоуворювачів на базі антиоксиданту дистинол і препарату Марс-1 був створений препарат АОК-М, застосування якого для передпосівної інкрустації пшениці озимої вимагає подальших досліджень. Детального вивчення потребує перебіг процесів пероксидного окиснення ліпідів та діяльність системи

антиоксидантного захисту у рослинах пшениці озимої протягом онтогенезу та за низькотемпературного стресу, а також вплив компонентів ПОЛ і АОЗ на фізіолого-біохімічні характеристики рослин. Дозування антиоксидантів, їх вплив на процеси пероксидації та антиоксидантний захист, їхня ефективність як стимуляторів росту і кріопротекторів – необхідні характеристики для їхнього впровадження у виробництво. Недостатньо досліджено сумісне застосування антиоксидантів з пестицидами. Чи може антиоксидант замінити собою пестицид? А якщо ні, то в якій нормі доцільно використовувати пестицид? Як відіб'ється сумісне застосування антиоксидантів з пестицидами на процесах ПОЛ, АОЗ та фізіолого-біохімічних реакціях рослин в онтогенезі? Всі ці питання стосовно сумісного використання протруювача з препаратами АОК-М та Марс-1 потребують вирішення і обумовлюють актуальність і новизну проведених досліджень.

РОЗДІЛ 2

УМОВИ І МЕТОДИКА ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Ґрунтово-кліматичні і погодні умови

Польові дослідження проводили протягом 2003—2006 років у польовій сівозміні Якимівської сортодослідної станції Запорізької області з таким чергуванням полів: чорний пар, пшениця озима, ярий ячмінь, кукурудза на зерно. Ґрунт сівозміни — темно-каштановий, вміст гумусу — 3,05%. Ступінь насиченості ґрунту основами 100%, реакція розчину — слаболужна (рН=8,1); сума солей — 0,07%; вміст вбираного натрію — 1,7%; рухомого фосфору — 530 мг/кг; рухомого калію — 906 мг/кг; мінерального азоту — 17,4 мг/кг.

Середньобагаторічна сума опадів у районі проведення досліджень складає 444 мм. Тривалість посушливого періоду (з відносною вологістю повітря нижче 30%) у середньому становить до 7 днів на місяць. У середньому гідротермічний коефіцієнт поступово зменшується від квітня до вересня і становить 0,8. Безморозний період продовжується 268 днів, період з температурою понад 5°C триває 217 днів, а з середньодобовою температурою понад 10°C — 175 днів. Максимальна температура повітря влітку досягає 42°C. Значної шкоди посівам можуть заподіяти негативні температури, адже у зимовий період в окремі роки температура повітря може опускатись до -37°C при відсутності снігового покриву, бувають випадки, коли у травні температура повітря знижується до -5°C, а у вересні — до -6°C. Погодні умови за три роки досліджень за середньодобовою температурою повітря з вересня по листопад відрізнялися неістотно. За всі три вегетаційні періоди цей показник перевищував багаторічну норму на 2,3°C. Особливо посушливою була осінь 2003 року, коли гідротермічний коефіцієнт у вересні був 0,13, а у жовтні — 0,68. За вегетаційний період 2004-05 рр. кількість опадів восени перевищувала багаторічну норму на 73,6%. Вегетаційний період 2005—06 рр. був посушливим у вересні (ГТК = 0,13), але сприятливим у жовтні (ГТК = 1,83). Умови зимівлі були сприятливими в усі три роки. Мінімальна температура на глибині вузла куцїння у 2003—04 рр.

становила -7°C , у 2004-05 рр. — $-6,7^{\circ}\text{C}$, у 2005-06 рр. — $-11,6^{\circ}\text{C}$, що набагато не досягає значення критичної температури вимерзання у вищевказані періоди, відповідно, $-18,2^{\circ}\text{C}$; $-18,2^{\circ}\text{C}$ та $-18,4^{\circ}\text{C}$. Висота снігового покриву за мінімальних температур на глибині вузла кушіння становила у 2003—04 рр. 5 см, у 2004—05 рр. — 6 см, у 2005—06 рр. — 17 см, що набагато перевищувало багаторічну норму 2 см. Весняні місяці усіх трьох вегетаційних періодів за сумою ефективних середньодобових температур повітря практично не відрізнялися від багаторічної норми, а вологозабезпечення було достатнім. Погодні умови у літні місяці усіх трьох вегетаційних періодів за сумою ефективних середньодобових температур повітря та волого забезпеченням у цілому також були сприятливими.

2.2. Матеріали досліджень

Антиоксидантна композиція АОК-М для передпосівної інкрустації насіння сільськогосподарських культур створена на основі дистинолу та поліетиленоксидної матриці (Марс-1) [17]. Дистинол — 2,6-дитретбутил-4-метил-феноксидиметилсульфоксоній є комплексом іонолу та диметилсульфоксиду, який розчинений у надлишку останнього. Його отримують змішуванням іонолу з диметилсульфоксидом у співвідношенні 1,4:1 за масою і нагріванням при температурі $60\pm 5^{\circ}\text{C}$ до повного розчинення іонолу [203]. Необхідну концентрацію препарату одержують у два прийоми: спочатку розчиняють дистинол у суміші поліетиленоксидів, а далі отриману суміш розчиняють у дистильованій воді. Готують робочі розчини з різною концентрацією дистинолу при концентрації поліетиленоксидів 2%.

Ефективність застосування АОК-М визначали шляхом розрахунків результатів обліків та спостережень у порівнянні з контрольним варіантом, де насіння обробляли водою, а також зваріантом, де насіння інкрустувалося прилипачем Марс-1 (2%).

В експериментах використовували препарат Марс-1 виробництва Приватної виробничо-комерційної фірми «ІМПТОРГСЕРВІС» (м. Дніпропетровськ).

Препарат Марс-1 рекомендовано до використання для передпосівної інкрустації насіння сільськогосподарських культур у вигляді водного розчину 2% концентрації з метою збільшення схожості та врожайності рослин [179].

Визначення оптимальних концентрацій препарату АОК-М для стимуляції ростових процесів рослин проводили з насінням озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сортів, які відрізнялися за довжиною вегетаційного періоду.

Сорт Знахідка одеська, оригінатор — Селекційно-генетичний інститут УААН, рік реєстрації 2001, відноситься до степової екогрупи, один з найбільш скоростиглих сортів (виколюється і дозріває на 6—7 днів раніше Альбатроса одеського), сильний, напівкарликовий (висота стеблостою 85—100 см), високопродуктивний, напівінтенсивного типу.

Сорт Тіра був виведений у селекційно-генетичному інституті УААН, рік реєстрації 1997, високопластичний (висівається у всіх зонах України), середньоранній, сильний, напівкарликовий (висота рослин не перевищує 85 см), високоврожайний, інтенсивного типу.

Сорт Циганка, оригінатор — Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук, рік реєстрації 1998, рекомендований для вирощування в Лісостепу та на Поліссі, пізньостиглий, цінний, середньорослий, універсального типу. Дослід проводили з насінням зі зниженими посівними якостями (схожість 82—85%).

Рослинним матеріалом для визначення впливу препарату АОК-М на патогенну мікрофлору насіння та польових дослідів слугувала озима м'яка пшениця (*Triticum aestivum* L.) сорту Одеська 267, оригінатор — Селекційно-генетичний інститут УААН, рік реєстрації 1997, рекомендований для вирощування у степу та Лісостепу, середньостиглий, сильний, середньорослий, універсального типу. При виборі сорту враховували його високу морозостійкість, посухостійкість та стійкість до хвороб, а також підвищену конкурентну здатність до бур'янів, що зменшувало вплив зовнішніх факторів на ріст та розвиток рослин. Головним чинником у такому разі виступає ефект передпосівної обробки насіння. З огляду на практичну цінність результатів досліджень, насіння використовували першої репродукції, зі зниженими посівними якостями (схожість 82—85%).

Рослинним матеріалом для визначення впливу препарату АОК-М на морозостійкість проростків слугувала озима м'яка (*Triticum aestivum* L.) та тверда (*Triticum durum* Desf.) пшениця сортів, які відрізнялися за морозостійкістю. Озима м'яка пшениця була представлена морозостійким сортом Миронівська 65 і менш морозостійким сортом Панна. Озима тверда пшениця — морозостійким сортом Айсберг одеський та менш морозостійким сортом Дельфін.

Сорт Миронівська 65, оригінатор — Миронівський інститут пшениці ім. В.М. Ремесла УААН, рік реєстрації 2000, різновид — лютесценс, середньостиглий, інтенсивного типу, цінний. Морозостійкість висока, рекомендований для вирощування в Лісостепу та на Поліссі.

Сорт Панна, оригінатор — Селекційно-генетичний інститут УААН, рік реєстрації 2003, різновид феругінеум, середньостиглий, інтенсивного типу, надсильний. Морозостійкість середня, належить до степової екогрупи.

Сорт Айсберг одеський, оригінатор — Селекційно-генетичний інститут УААН, рік реєстрації 1990, різновид леукурум, середньоранній, напівінтенсивного типу, харчовий. Морозостійкість висока, рекомендований для вирощування у Степовій та Лісостеповій зонах.

Сорт Дельфін, оригінатор — Селекційно-генетичний інститут УААН, рік реєстрації 2000, різновид hordeiforme, середньоранній, напівінтенсивного типу, харчовий. Морозостійкість нижче середньої, рекомендується для вирощування у Степовій зоні України та у Криму.

Для виробничої перевірки ефективності препарату АОК-М використовували озиму м'яку пшеницю (*Triticum aestivum* L.) сорту Куяльник, оригінатор — Селекційно-генетичний інститут УААН, рік реєстрації 2003, рекомендований для вирощування у Степу та Лісостепу, середньостиглий, надсильний, низькорослий, універсального типу.

2.3. Методика проведення досліджень

Встановлення впливу різних концентрацій препарату АОК-М на окремі параметри проростання насіння та стан процесів ліпопероксидації, функціонування системи антиоксидантного захисту у тканинах насіння і проростків проводили в лабораторії кафедри загального землеробства ТДАТУ (дослід 1). Насіння обробляли методом інкрустації (1 мл робочого розчину на 100 г насіння, що відповідає виробничій нормі 10 л бакової суміші на 1 т насіння) водним розчином препарату АОК-М (0,0005%; 0,001%; 0,004%; 0,008%; 0,01% за дистинолом) та 2% водним розчином препарату Марс-1. Контролем слугувала обробка дистильованою водою.

Схожість насіння визначали за ДСТУ 4138—2002. [204]. Енергію проростання та силу росту визначали за загальноприйнятою методикою [205].

Вивчення впливу препарату АОК-М на продуктивність та якість зерна, ураження хворобами пшениці озимої, а також на перебіг процесів ліпопероксидації і функціонування антиоксидантного захисту, стан пігментного комплексу в онтогенезі проводили в польовому досліді (дослід 2) упродовж 3-х вегетаційних періодів 2003—2006 рр. При плануванні досліді використовували загальноприйняту методику [206]. Загальна площа ділянок становила 127 м², облікова — 100 м². Повторність у досліді триразова, розміщення варіантів рендомізоване згідно таблиці випадкових чисел. Насіння обробляли методом інкрустації (10 л бакової суміші на 1 т насіння) за варіантами: 1) дистильована вода, 10л/т — контроль; 2) фундазол, 1,5 кг/т; 3) фундазол, 3 кг/т; 4) АОК-М, 0,004% за дистинолом; 5) АОК-М(0,004%)+фундазол, 1,5 кг/т; 6) АОК-М(0,004%)+фундазол, 3 кг/т; 7) Марс-1, 2%; 8) Марс-1(2%)+фундазол, 1,5 кг/т; 9) Марс-1(2%)+фундазол, 3 кг/т.

Агротехніка на ділянках загальноприйнята для зони південно-східного степу України. Норма висіву 4,5 млн шт. схожого насіння на 1 га, глибина загортання насіння — 6—8 см, спосіб сівби — суцільний рядовий з міжряддям 15 см, сівба — у першій декаді жовтня, сівалка — СН-1,6. При виборі строків сівби користувалися рекомендаціями Ніколаєва Є.В. і Ізотова А.М. [207]. Збирання врожаю проводили подільночним прямим комбайнуванням зернозбиральним комбайном Sampo 130.

Програмою досліджень передбачалося визначення вмісту МДА, СОД-, КАТ- і ПР-активності, вмісту фосфоліпідів та вітаміну Е у тканинах верхнього листка у фазах сходів, кушіння, трубкування, колосіння, цвітіння; а також у зернівках у фазах молочного, тістоподібного стану зерна, воскової та повної стиглості; вміст хлорофілів *a* і *b*, каротиноїдів у тканинах верхнього листка у фазах сходів, кушіння, трубкування, колосіння, цвітіння, наливу зерна. Також передбачалося визначення ураження хворобами рослин; показників продукційного процесу: польової схожості, кількості рослин (шт./м²) на час проходження фази кушіння, продуктивної кущистості, висоти рослин, середньої довжини колосу, середнього числа зерен у колосі, маси 1000 зерен, урожайності рослин; та показників товарної і посівної якості зерна: натури зерна, вмісту білка та сирової клейковини, схожості. Польову схожість визначали у фазі сходів. Кількість рослин (шт./м²) визначали на час проходження фази кушіння. Продуктивну кущистість, висоту рослин, середню довжину колоса, середнє число зерен у колосі, масу 1000 зерен визначали, аналізуючи сноповий зразок. Ступінь ураження рослин септоріозом визначали у фазах кушіння, колосіння та воскової стиглості; альтернаріозом, фузаріозом колоса — при аналізі снопового зразка; кореневими гнилями — у фазі колосіння та при аналізі снопового зразка. Урожайність визначали подільночно, після скошування у фазі повної зрілості. Показники товарної та посівної якості зерна: натуру зерна, вміст білка та сирової клейковини і схожість визначали, аналізуючи зерно з вирощеного врожаю. Визначення біохімічних показників та показників якості зерна проводили в лабораторії кафедри загального землеробства ТДАТУ.

Встановлення впливу препарату АОК-М на морозостійкість проростків та інтенсивність процесів ліпопероксидації, функціонування антиоксидантного захисту, ушкодження мембран при холодовому загартуванні та проморожуванні проводили в лабораторії кафедри загального землеробства ТДАТУ (дослід 3). Насіння обробляли методом інкрустації (10 л бакової суміші на 1 т насіння) водними розчинами препарату АОК-М (0,000025%; 0,00005%; 0,0001%; 0,00015% та 0,000175% за дистинолом) та Марс-1(2%). Контролем слугувала обробка

дистильованою водою з розрахунку 10 л на 1 т насіння. Усі варіанти досліду закладалися у чотириразовій повторності.

Морозостійкість проростків визначали за модифікованим методом Самігіна: після триденного пророщування у чашках Петрі на фільтрувальному папері при температурі 20°C, освітленості 5 клк, тривалості світлового дня 12 годин, рослини у рулонах по 50 шт у холодильній камері «Норд» проходили загартування впродовж 7 діб при температурі 0...2°C (перша стадія загартування) і 3 діб — при -4...-5°C (друга стадія загартування), при цьому рослини освітлювалися люмінесцентною лампою (5 клк) з фотоперіодом 12 годин. Потім температуру поступово знижували до -15°C впродовж однієї доби у темноті. Далі рослини витримували при 2°C 1 добу у темноті і відрощували при температурі 20°C 7 діб за освітленості 5 клк, тривалості світлового дня 12 годин. Кількість рослин, що вижили після проморожування визначали після відрощування у відсотках до кількості рослин, що було закладено на проморожування [208]. Окремо відібрану частину рослин з кожного варіанту досліду використовували для біохімічних аналізів та визначення ушкодження клітинних мембран. Визначення біохімічних показників та ушкодження клітинних мембран проводили у проростках перед 1 етапом загартування, після 1 етапу загартування, після 2 етапу загартування та після проморожування і відрощування. Окрема частина рослин контрольного варіанту не проходила охолодження, продовжуючи вегетацію за нормальних умов ($t = 20^\circ\text{C}$, освітленість 5 клк, тривалість світлового дня 12 годин), і використовувалась для порівняльного визначення ушкодження клітинних мембран проростків (неохолоджений контроль).

Ушкодження клітинних мембран листків проростків визначали за виходом електролітів у дистильовану воду. Вихід електролітів обчислювали у відсотках від повного виходу електролітів, визначеного у вбитих кип'ятінням рослинних зразків, мембрани яких зруйновані [209].

Ступінь холодового ушкодження клітин оцінювали за величиною коефіцієнта ушкодження ($KУ$), який знаходили за формулою:

$$KУ = \frac{(Ld - Lo)}{(100 - Lo)} \times 100\% ,$$

де L_d — вихід електролітів відповідно з тканин дослідних рослин (% від повного виходу електролітів), L_o – вихід електролітів відповідно з тканин неохолоджених рослин (% від повного виходу електролітів) [209].

Вміст цукрів визначали за Х.М. Починком [210].

Вивчення впливу препарату АОК-М на фітопатогенну флору насіння пшениці озимої проводили в лабораторії кафедри загального землеробства ТДАТУ (дослід 4). В якості фунгіциду використовували синтетичний засіб системної дії фундазол – метиловий ефір 1-(бутилкарбамоїл)2-бензімідазолкарбамінової кислоти, виробництва фірми Дюпон де Немур.

Насіння обробляли методом інкрустації за наступними варіантами: 1) дистильована вода, 10л/т — контроль; 2) фундазол, 1,5 кг/т; 3) фундазол, 3 кг/т; 4) АОК-М, 0,004% за дистинолом; 5) АОК-М(0,004%)+фундазол, 1,5 кг/т; 6) АОК-М(0,004%)+фундазол, 3 кг/т; 7) Марс-1, 2%; 8) Марс-1(2%)+фундазол, 1,5 кг/т; 9) Марс-1(2%)+фундазол, 3 кг/т.

Фітопатогенну мікрофлору насіння визначали методом вологої камери за ДСТУ 4138—2002 [211]. Для визначення характеру і росту грибниці використовували мікроскоп (x 16, МИКМЕД-1, ОАО «ЛОМО»).

Інтенсивність перекисного окиснення ліпідів оцінювали за вмістом малонового діальдегіду (МДА), який визначали за реакцією з тіобарбітуровою кислотою [74].

Активність супероксиддисмутази (СОД, КФ 1.15.1.1) оцінювали по інгібуванню відновлення нітротетразолію синього у присутності NADH і феназинметасульфату [212] та виражали в умовних одиницях на 1 г сирової речовини.

Активність каталази (КАТ, КФ 1.11.1.6) визначали спектрофотометрично, за методом М.А. Королюка [213], за ступенем розкладу каталазою пероксиду водню, залишок якого визначали за реакцією з молібдатом амонію, виражали у мкмоль H_2O_2 /г·хв.

Пероксидазну активність визначали спектрофотометрично, використовуючи реакцію з гваяколом [214].

Вміст фосфоліпідів визначали гравіметричним методом, після осадження фосфоліпідів ацетоном з ліпідного екстракту [215].

Вміст вітаміну Е визначали спектрофотометрично за методом Еммері-Енгля з використанням залізопіридилового реактиву. Забарвлення реєстрували при довжині хвилі 540 нм [216].

Вміст хлорофілів і каротиноїдів у фотосинтезуючих тканинах проростків визначали спектрофотометричним методом [215].

Визначення польової схожості, кількості рослин (шт./м²) на час проходження фази кушіння, продуктивної кущистості, висоти рослин, середньої довжини колоса, середнього числа зерен у колосі, маси 1000 зерен, урожайності проводили за методикою державного сортовипробування сільськогосподарських культур [217].

Ступінь ураження рослин септоріозом, альтернаріозом, фузаріозом колоса, корневими гнилями визначали за методикою С.О. Трибель [218].

Показники продовольчої та посівної якості зерна: натуру, вологість, вміст білка і клейковини — визначали за ДСТУ 3768—2004 [219].

Для проведення біохімічних аналізів були використані реактиви вітчизняного виробництва класу ч.д.а.

Біологічна повторність дослідів 3-4-разова, аналітична — 9—12-разова. На рисунках і у таблицях представлені середні арифметичні значення з їхніми стандартними похибками.

Результати досліджень опрацьовано статистично за критерієм Ст'юдента при $P \leq 0,05$ та методом дисперсійного аналізу [220].

Виробничу перевірку результатів досліджень проводили на площі 25 га у польовій сівозміні (попередник – кукурудза на силос) у ПП «Могучий» Мелітопольського р-ну Запорізької області протягом вегетаційного періоду 2005-2006 років. Насіння обробляли методом інкрустації (10 л бакової суміші на 1 т насіння) водним розчином препарату АОК–М (0,004% за дистинолом) сумісно з протруювачем Реал (200г/т). Контролем слугував обробіток протруювачем Реал (200г/т). Збирання врожаю проводили прямим комбайнуванням зернозбиральним комбайном John Deere 9500. У ході виробничої перевірки визначали урожайність та

показники продовольчої якості: натуру зерна, вміст білка та сирі клейковини, вологість зерна.

Економічну оцінку доцільності передпосівної інкрустації насіння антиоксидантами встановлювали за технологічними картами у цінах 2006 року.

РОЗДІЛ 3

ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ПРОЦЕСИ В РОСЛИНАХ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ ЗА ДІЇ АНТИОКСИДАНТІВ

3.1. Енергія проростання, схожість насіння і сила росту пшениці озимої

Проростання насіння є одним із найбільш критичних етапів у житті рослинного організму. Воно залежить від багатьох екологічних умов, які у природі рідко бувають оптимальними. За таких умов проростання насіння супроводжується активацією вільнорадикальних процесів пероксидації ліпідів і зростанням негативного впливу продуктів пероксидації на енергію проростання і схожість насіння. Тому екзогенні антиоксиданти можуть впливати на ці процеси. Встановлено, що інкрустація насіння пшениці озимої препаратом АОК-М істотно збільшує його енергію проростання (табл. 3.1) [221].

Найбільшою була енергія проростання насіння, обробленого АОК-М у концентрації 0,004% за дистинолом (варіант 5). Енергія проростання насіння сорту Знахідка одеська у цьому варіанті була на 7,8%(абс.) більшою, ніж у контролі; у сорту Тіра – на 9,6%(абс.); у сорту Циганка – на 10,8%(абс.). Статистично неістотно відрізнялись від цього варіанту результати обробки насіння АОК-М у концентраціях 0,001% і 0,008% за дистинолом (варіанти 4 і 6). Обробка насіння сорту Циганка АОК-М у концентрації 0,01% (варіант 7) збільшила енергію проростання відносно контролю на 5,2%(абс.), але цей результат був нижчим відносно варіанту обробки АОК-М у концентрації 0,004%. Інші варіанти обробки статистично не відрізнялись від контролю. Таким чином, препарат АОК-М у концентраціях від 0,001% до 0,008% стимулює проростання насіння пшениці озимої. Препарат Марс-1 на енергію проростання впливав не суттєво.

Відсоток нормально розвинутого схожого насіння був істотно більшим відносно контролю після інкрустації АОК-М у концентраціях від 0,001% до 0,008% за дистинолом (див. табл. 3.1). У сорту Знахідка одеська таке збільшення складало 5,2—7,1%(абс.); у сорту Тіра 6,8—10,2%(абс.) і у сорту Циганка 8,0—10,1%(абс.).

**Енергія проростання та схожість пшениці озимої за дії препаратів АОК-М
та Марс-1, % ($\bar{M} \pm m$, n = 11)**

Сорт	Варіант обробки	Енергія проростання	Схожість
Знахідка одеська	1. Контроль (вода)	81,8±0,9	88,8±1,0
	2. Марс-1; 2%	83,4±0,9	90,5±0,9
	3. АОК-М; 0,0005%	84,3±0,9	91,4±0,9
	4. АОК-М; 0,001%	88,5±1,2 ^{*a}	95,0±1,0 ^{*a}
	5. АОК-М; 0,004%	89,6±1,0 [*]	95,9±0,9 [*]
	6. АОК-М; 0,008%	87,0±1,1 ^{*a}	94,0±1,1 ^{*a}
	7. АОК-М; 0,01%	84,9±1,1	91,8±1,3
Тіра	1. Контроль (вода)	77,8±1,0	84,0±1,0
	2. Марс-1; 2%	80,0±0,9	85,8±0,8
	3. АОК-М; 0,0005%	80,3±1,0	86,5±1,0
	4. АОК-М; 0,001%	84,5±1,1 ^{*a}	91,0±1,1 ^{*a}
	5. АОК-М; 0,004%	87,4±1,4 [*]	94,2±1,2 [*]
	6. АОК-М; 0,008%	83,8±1,4 ^{*a}	90,8±1,2 ^{*a}
	7. АОК-М; 0,01%	81,4±1,0	86,8±1,0
Циганка	1. Контроль (вода)	79,0±1,4	84,2±1,4
	2. Марс-1; 2%	82,0±0,9	87,2±1,0
	3. АОК-М; 0,0005%	82,6±1,1	87,8±1,1
	4. АОК-М; 0,001%	87,6±1,2 ^{*a}	92,3±1,0 ^{*a}
	5. АОК-М; 0,004%	89,8±1,4 [*]	94,3±1,2 [*]
	6. АОК-М; 0,008%	86,1±1,3 ^{*a}	92,2±1,1 ^{*a}
	7. АОК-М; 0,01%	84,2±1,1 [*]	88,5±1,1 [*]

* — різниця істотна з контролем; ^a — різниця неістотна з варіантом 5.

Інші варіанти обробки не дали істотної різниці відносно контролю, за виключенням сорту Циганка у варіанті з обробкою АОК-М у концентрації 0,01%, де схожість була більшою відносно контролю на 4,3%(абс.), але нижчою, ніж у варіанті з обробкою АОК-М у концентрації 0,004%. З чого можна зробити висновок, що концентрації АОК-М 0,001% і 0,008% є граничними ефективними концентраціями для підвищення схожості насіння пшениці озимої. Препарат Марс-1 на схожість насіння істотно не впливав.

Встановлено, що інкрустація насіння пшениці озимої препаратом АОК-М в концентраціях від 0,001% до 0,01% за дистинолом збільшує силу росту насіння пшениці озимої (табл. 3.2). Причому оптимальною для збільшення сили росту насіння є концентрації АОК-М 0,004%, за дії якої кількість нормально пророслого насіння збільшувалась на 7,5% у сорту Знахідка одеська; на 10,5% у сорту Тіра і на 9,8% у сорту Циганка; висота проростків збільшувалася, відповідно, на 19,3; 20,0 і 23,6%; маса проростків — на 13,4; 27,0 і 28,5% відносно контролю. Не істотно відрізняються від оптимальної за ефективністю дії концентрації 0,001% та 0,008%. АОК-М у концентрації 0,01% менш ефективний за оптимальний варіант. Треба відмітити, що у сорту Циганка інкрустація АОК-М у концентрації 0,0005% збільшувала кількість нормально пророслого насіння та висоту проростків, але поступалася за ефективністю оптимальному варіанту обробки. За дії препарату Марс-1 спостерігали тенденцію до збільшення сили росту насіння, але суттєвої різниці по відношенню до контролю не було. Сортової специфічності у реакції насіння на обробку антиоксидантами не виявлено.

Таким чином, передпосівна інкрустація насіння препаратом АОК-М у концентрації 0,004% суттєво покращує посівні якості насіння пшениці озимої, збільшуючи енергію проростання на 7,8—10,8%(абс.), схожість — на 7,1—10,2%(абс.), вихід нормальних проростків — на 7,5—8,1%(абс.), висоту проростків — на 23,0—26,4 мм; масу проростків — на 8,9—15,4 мг відносно контролю.

Сила росту пшениці озимої за дії препаратів АОК-М та Марс-1

 $(\bar{M} \pm m, n = 11)$

Сорт	Варіант обробки	Вихід нормальних проростків, %	Висота проростка, мм	Маса проростка, мг
Знахідка одеська	1. Контроль (вода)	85,8±1,0	119,3±1,4	66,5±1,6
	2. Марс-1; 2%	87,9±1,1	120,1±1,0	67,3±1,7
	3. АОК-М; 0,0005%	88,2±1,4	120,9±1,0	68,3±1,5
	4. АОК-М; 0,001%	91,6±0,8 ^а	139,4±1,0 ^а	73,6±0,8 ^а
	5. АОК-М; 0,004%	93,3±0,9 [*]	142,3±1,0 [*]	75,4±0,9 [*]
	6. АОК-М; 0,008%	92,4±1,0 ^а	140,2±1,1 ^а	74,9±0,8 ^а
	7. АОК-М; 0,01%	89,3±1,0 [*]	131,6±1,1 [*]	71,8±1,0 [*]
Тіра	1. Контроль (вода)	82,4±1,1	114,7±0,7	56,7±1,6
	2. Марс-1; 2%	83,7±0,9	115,4±0,8	57,7±1,4
	3. АОК-М; 0,0005%	84,1±1,0	116,2±0,9	59,1±1,5
	4. АОК-М; 0,001%	89,9±1,4 ^а	135,0±0,9 ^а	68,9±1,6 ^а
	5. АОК-М; 0,004%	92,9±1,2 [*]	137,6±0,9 [*]	72,0±1,2 [*]
	6. АОК-М; 0,008%	90,5±1,2 ^а	136,0±0,8 ^а	71,2±1,6 ^а
	7. АОК-М; 0,01%	86,5±1,0 [*]	127,5±0,8 [*]	66,2±1,6 [*]
Циганка	1. Контроль (вода)	82,3±0,9	112,7±1,0	54,1±1,3
	2. Марс-1; 2%	84,4±0,8	115,0±1,1	55,1±1,2
	3. АОК-М; 0,0005%	86,3±1,1 [*]	117,9±1,3 [*]	56,5±1,4
	4. АОК-М; 0,001%	90,9±0,9 ^а	135,7±1,1 ^а	67,1±1,3 ^а
	5. АОК-М; 0,004%	92,1±0,9 [*]	139,3±1,3 [*]	69,5±1,1 [*]
	6. АОК-М; 0,008%	89,9±1,0 ^а	137,9±1,2 ^а	69,4±1,5 ^а
	7. АОК-М; 0,01%	86,6±1,1 [*]	129,4±1,2 [*]	63,7±1,2 [*]

* — різниця істотна з контролем; ^а — різниця неістотна з варіантом 5.

3.2. Перебіг процесів пероксидації ліпідів у насінні та рослинах пшениці озимої

Проведені біохімічні дослідження показали, що насіння, оброблене препаратом АОК–М, мало менший вміст малонового діальдегіду у тканинах зернівки — на 42% у порівнянні до контролю (табл. 3.3). Це свідчить про значне зниження інтенсивності процесів пероксидації ліпідів за дії антиоксидантів [222—224].

Таблиця 3.3

Вміст малонового діальдегіду (нмоль/г сирової речовини) та активність супероксиддисмутази (у.о./г сирової речовини), каталази (мкмоль H_2O_2 /хв. · г сирової речовини) і пероксидази (мкмоль гваяколу/хв. · г сирової речовини) у насінні та у проростках пшениці озимої сорту Тіра ($\bar{M} \pm m$, n = 8)

Варіант обробки	МДА	СОД	КАТ	ПР
Насіння				
1. Контроль (вода)	507,0 ± 7,8	1,73 ± 0,12	24,7 ± 0,9	14,9 ± 0,1
2. Марс-1; 2%	413,4 ± 20,6 ^б	2,16 ± 0,16	29,4 ± 2,7	14,9 ± 0,7 ^б
3. АОК-М; 0,004%	296,4 ± 15,6*	3,62 ± 0,33*	35,4 ± 0,6*	10,3 ± 0,7*
Проростки				
1. Контроль (вода)	472,7 ± 9,7	3,00 ± 0,48	75,1 ± 15,0	21,1 ± 1,2
2. Марс-1; 2%	327,6 ± 13,5* ^б	4,46 ± 0,89	97,6 ± 27,1 ^б	23,6 ± 0,4 ^б
3. АОК-М; 0,004%	266,76 ± 7,1*	6,50 ± 1,11*	202,7 ± 13,0*	32,0 ± 0,4*

* — різниця істотна порівняно з контролем; ^б — з варіантом 3.

Насіння, інкрустоване препаратом Марс-1, також мало менший вміст МДА — на 18% порівняно з контролем.

У проростках ця тенденція зберігалася: АОК-М знижував інтенсивність пероксидації ліпідів на 44%, Марс-1 — на 31% порівняно з контролем. Слід відмітити, що в усіх варіантах дослідження відбувалось зниження вмісту МДА в

проростках порівняно з таким у насінні, що можна пояснити адаптацією рослинного організму до дії стресу, обумовленого проростанням [225].

Встановлено сильну негативну кореляційну залежність між вмістом МДА у проростках та кількістю нормально пророслого насіння ($r = -0,8$) і довжиною проростків ($r = -0,7$). Меншою мірою вміст малонового діальдегіду корелював із масою проростків ($r = -0,4$).

Статистичний аналіз показав наявність сильної негативної кореляційної залежності між вмістом малонового діальдегіду та активністю супероксиддисмутази ($r = -0,8$ у стані спокою і $r = -0,7$ у проростках). За дії АОК-М активність супероксиддисмутази була більшою відносно контролю в 2 рази у насінні у стані спокою і у проростках (див. табл. 3.3). За дії препарату Марс-1 спостерігали тенденцію до підвищення супероксиддисмутазної активності у насінні у стані спокою і у проростках, але істотної різниці порівняно з контролем не відмічено. Активність супероксиддисмутази у більшій мірі корелювала із кількістю нормально пророслого насіння ($r = 0,6$), ніж із довжиною проростків ($r = 0,5$). У той же час кореляція між активністю СОД та масою проростків слабка ($r = 0,1$).

Відмічено збільшення активності каталази після інкрустації АОК-М відносно контрольного варіанту (див. табл. 3.1): у насінні у стані спокою — на 43%, у проростках — в 2,7 рази. В усіх варіантах дослідження активність каталази у проростках була в 3-6 разів більшою, ніж у насінні у стані спокою. За дії препарату Марс-1 спостерігали лише тенденцію до зростання активності ферменту. Кореляція між вмістом малонового діальдегіду і активністю каталази була середньою негативною ($r = -0,6$). Найбільшою мірою активність каталази корелювала із довжиною проростків ($r = 0,4$), менше — зі схожістю насіння ($r = 0,3$) і слабо — із масою проростків ($r = 0,2$). Активність супероксиддисмутази позитивно корелювала з активністю каталази ($r = 0,6$).

Обробка насіння препаратом АОК-М у концентрації 0,004% зменшувала пероксидазну активність у стані спокою (див. табл. 3.1) у порівнянні з контролем на 31%. У проростках спостерігалась протилежна тенденція: препарат АОК-М підвищував пероксидазну активність на 52% порівняно з контролем. Це можна

пояснити складною природою каталітичної дії пероксидази та її багатофункціональністю у рослинній клітині. За дії препарату Марс-1 пероксидазна активність у насінні у стані спокою та в проростках практично не відрізнялась від контрольного варіанту. У наших дослідах пероксидазна активність в проростках найбільше позитивно корелювала з довжиною проростків ($r = 0,8$) та кількістю нормально пророслого насіння ($r = 0,6$) і мала середню кореляційну залежність з масою проростків ($r = 0,4$). Відмічено сильну позитивну кореляцію пероксидазної активності з активністю супероксиддисмутази ($r = 0,8$) і активністю каталази ($r = 0,7$).

Інкустація насіння АОК-М підвищувала відносно контролю вміст вітаміну Е в перших листках проростків на 22% та каротиноїдів – на 28% (табл. 3.4) [226]. Інкустація насіння Марсом-1 істотно не впливала на вміст вітаміну Е та каротиноїдів у проростках. Статистична обробка даних виявила сильну позитивну кореляцію між схожістю насіння та вмістом вітаміну Е і каротиноїдів у проростках ($r = 0,6$).

Таблиця 3.4

Вміст вітаміну Е (мкг/г сирої речовини) та каротиноїдів (мг/г сирої речовини) у проростках пшениці озимої сорту Тіра ($\bar{M} \pm m$, $n = 8$)

Варіант обробки	Вітамін Е	Каротиноїди
1. Контроль (вода)	105,26±2,83	0,75±0,06
2. Марс-1; 2%	112,41±4,09 ^a	0,77±0,02 ^a
3. АОК-М; 0,004%	128,34±1,08*	1,04±0,05*

* — різниця істотна порівняно з контролем; ^a — з варіантом 3.

Виходячи з вищесказаного, можна стверджувати, що інкустація насіння пшениці озимої препаратом АОК-М у концентраціях 0,001—0,008% за дистинолом підвищує активність антиоксидантних ферментів, зокрема супероксиддисмутази і каталази, та гальмує процеси пероксидації ліпідів у тканинах насіння, що позитивно відбивається на його енергії проростання, схожості та силі росту. Водночас препарат АОК-М у концентрації найбільш ефективній для стимуляції показників росту

(0,004% за дистинолом) по-різному впливає на пероксидазну активність, знижуючи її у насінні у стані спокою та підвищуючи в проростках. Інкрустація насіння препаратом АОК-М також позитивно впливає на вміст компонентів неферментативної ланки антиоксидантного захисту (вітаміну Е, каротиноїдів) в проростках. Таким чином, препарат АОК-М виявляє опосередковану антиоксидантну дію, гальмуючи реакції ПОЛ через стимуляцію активності ферментів антиоксидантного захисту і збільшення вмісту низькомолекулярних антиоксидантів у рослинах пшениці озимої. Препарат Марс-1 показав незначний антиоксидантний ефект.

У польовому досліді встановлено, що передпосівна інкрустація препаратом АОК-М насіння пшениці озимої сорту Одеська 267 сприяла гальмуванню процесів ліпопероксидації у тканинах рослин. Так, вміст малонового діальдегіду у листках у фазі сходів за дії препарату АОК-М був на 64% меншим, ніж у контрольному варіанті (табл. 3.5). Тобто, рослини, що пройшли передпосівну обробку препаратом АОК-М, швидше адаптувалися до умов існування, що проявилось у меншій інтенсивності процесів пероксидації ліпідів.

Таблиця 3.5

Інтенсивність ліпопероксидації та антиоксидантний статус у листках пшениці озимої, середнє за 2003—2006 рр. ($\bar{M} \pm m$, n = 8)

Варіант обробки	МДА, нмоль/г сирої речовини	Фосфо- ліпіди, мг %	Вітамін Е, мкг/г сирої речовини	СОД, у.о./г сирої речовини	КАТ, мкмоль H ₂ O ₂ /хв. · г сирої речовини	ПР, мкмоль гваяколу /хв. · г сирої речовин и
1	2	3	4	5	6	7
Сходи						
1. Контроль (вода)	502,1±28, 3	0,91±0,04	85,5±2,3	2,70±0,03	60,3±2,4	33,2±2,2
2. Марс-1; 2%	512,8±18, 5 ^a	0,84±0,01 a	95,5±2,0* a	3,03±0,03 *a	63,3±2,3 ^a	38,8±2,2
3. АОК-М; 0,004%	267,1±21, 4*	1,15±0,05 *	110,9±3,0 *	5,75±0,13 *	93,1±2,3 *	41,2±2,2 *

Продовж. табл. 3.5

1	2	3	4	5	6	7
Кущіння						
1. Контроль (вода)	438,0±20,4 ^б	0,95±0,02	67,2±2,5 ^б	3,02±0,03 _б	110,2±3,9 _б	39,1±2,3
2. Марс-1; 2%	459,4±38,5 ^{аб}	0,94±0,03 _а	76,6±1,9* _{аб}	3,31±0,03* _{аб}	100,1±3,7 _{аб}	45,3±2,2 ^а
3. АОК-М; 0,004%	213,7±10,7* ^б	1,23±0,05*	91,9±3,7* _б	6,05±0,03* _б	170,0±3,6* _б	48,5±2,2*
Трубкування						
1. Контроль (вода)	609,0±32,1 ^б	1,05±0,03	25,6±2,9 ^б	2,03±0,02 _б	105,4±4,3	25,6±2,9 _б
2. Марс-1; 2%	587,6±10,7 ^{аб}	1,09±0,01 _а	38,3±2,6* _{аб}	2,33±0,02* _{аб}	101,1±4,2 _а	38,3±2,6* _а
3. АОК-М; 0,004%	288,5±18,5* ^б	1,37±0,03*	53,5±3,2* _б	5,02±0,02* _б	177,2±4,2*	53,5±3,2*
Колосіння						
1. Контроль (вода)	510,2±21,8 ^б	0,95±0,03	10,2±0,3 ^б	1,51±0,03 _б	95,3±4,4	27,6±2,2
2. Марс-1; 2%	534,2±18,5 ^{аб}	0,89±0,01 _а	12,3±0,4* _{аб}	1,83±0,04* _{аб}	91,2±4,2 ^а	25,8±2,2 ^а
3. АОК-М; 0,004%	235,0±10,7* ^б	1,17±0,03*	20,5±0,4* _б	4,51±0,02* _б	167,8±4,2*	35,8±2,1*
Цвітіння						
1. Контроль (вода)	555,6±21,4	0,90±0,03	9,0± 0,3	1,06±0,04 _б	90,1±4,5	23,6±2,2
2. Марс-1; 2%	590,5±21,4 ^а	0,94±0,01 _а	9,3± 0,2 ^а	1,33±0,02* _{аб}	86,1±4,1 ^а	21,2±2,2 ^а
3. АОК-М; 0,004%	260,8±21,4*	1,22±0,03*	15,3±0,3*	4,00±0,03* _б	162,2±4,2*	31,7±2,2*

* — різниця істотна порівняно з контролем; ^а — з варіантом 3; ^б — з попереднім етапом органогенезу.

У фазі кущіння, порівняно з фазою сходів, вміст МДА знизився в усіх варіантах досліду (див. табл. 3.5). Це відповідає гальмуванню перекисних процесів, пов'язаному з уповільненням ростових процесів і переходом рослин до зимівлі. У варіанті з передпосівною інкрустацією АОК-М вміст МДА у цей період був істотно меншим порівняно з контрольним варіантом.

Фаза трубкування характеризувалася інтенсифікацією процесів ПОЛ в усіх варіантах досліду, що відповідає стресовим умовам весняного періоду. Але у варіанті з передпосівною інкрустацією АОК-М вміст МДА був істотно меншим відносно контролю. У варіанті з передпосівною обробкою Марс-1 вміст МДА відрізнявся від контролю не істотно.

У фазі колосіння спостерігалось падіння рівня МДА в листках порівняно з фазою трубкування, що можна пояснити переходом до стабільного нормального функціонування рослинного організму за оптимальних умов, які склалися протягом першої декади червня місяця в усіх трьох дослідних вегетаційних періодах (2003—2006 рр.). Співвідношення між варіантами досліду за вмістом МДА залишилося майже таким самим, як і у фазі трубкування.

Вміст МДА в листках у фазі цвітіння мав тенденцію до збільшення в усіх варіантах досліду, що пояснюється стресовими умовами цього періоду, пов'язаними із погодними умовами, життєдіяльністю різноманітних шкідливих організмів і складною структурною перебудовою самого рослинного організму. Але співвідношення за цим показником між варіантами досліду зберігалось.

Таким чином, передпосівна обробка насіння препаратом АОК-М сприяла вірогідному зниженню інтенсивності процесів ПОЛ у листках пшениці озимої від фази сходів до фази цвітіння. Препарат Марс-1 істотного впливу на процеси ПОЛ в листках пшениці озимої не виявив.

Стабілізація процесів пероксидації ліпідів у тканинах листків пшениці озимої за дії антиоксидантів виявляє позитивний вплив на процеси пероксидації у зернівках. У зернівках у молочному стані у варіанті з інкрустацією АОК-М вміст малонового діальдегіду був нижчим відносно контролю на 47%. У варіанті обробки препаратом Марс-1 вміст малонового діальдегіду від контролю відрізнявся не суттєво (табл. 3.6).

Вміст МДА у зернівках у тістоподібному стані знижувався в усіх варіантах досліду, а в подальшому (у фазі воскової стиглості) збільшувався і зберігав тенденцію до збільшення аж до фази повної стиглості, що пов'язано із структурною перебудовою зернівки в процесі досягання.

**Інтенсивність ліпопероксидації та антиоксидантний статус у зернівках
пшениці озимої (середнє за 2003—2006 рр.), $\bar{M} \pm m$, $n = 8$**

Варіант обробки	МДА, нмоль/г сирої речовини	Фосфо- ліпіди, мг %	Вітамін Е, мкг/г сирої речовини	СОД, у.о./г сирої речовини	КАТ, мкмоль H ₂ O ₂ /хв. · г сирої речовини	ПР, мкмоль гваяколу/ хв. · г сирої речовини
Молочний стан						
1. Контроль (вода)	620,6±18, 5	1,40±0,03	6,2± 0,3	1,24±0,03	100,2±5,2	37,2±2,2
2. Марс-1; 2%	641,0±18, 5 ^a	1,44±0,01 a	6,1± 0,2 ^a	1,58±0,03 *a	96,1±5,1 ^a	34,7±2,2 ^a
3. АОК-М; 0,004%	331,2±10, 7*	1,72±0,01 *	6,4±0,3	2,89±0,04 *	172,2±5,2 *	45,5±2,3 *
Тістоподібний стан						
1. Контроль (вода)	560,8±10, 7 ^б	1,80±0,03 б	7,6± 0,3 ^б	1,13±0,03 б	85,2±5,2 ^б	32,7±2,1
2. Марс-1; 2%	575,6±10, 7 ^{аб}	1,84±0,01 аб	7,5± 0,2 ^{аб}	1,44±0,03 *аб	81,5±5,2 ^a б	30,5±2,3 ^a
3. АОК-М; 0,004%	277,8±21, 4* ^б	2,17±0,01 *б	8,5±0,3 ^б	2,80±0,03 *б	157,5±5,2 *б	40,5±2,2 *
Воскова стиглість						
1. Контроль (вода)	635,2±18, 5 ^б	1,85±0,02	9,0± 0,3 ^б	1,04±0,02 б	75,2±5,2 ^б	20,4±2,2 ^б
2. Марс-1; 2%	641,0±18, 5 ^{аб}	1,89±0,01 a	8,9± 0,2 ^{аб}	1,34±0,03 *аб	71,5±5,2 ^a б	18,7±2,3 ^a б
3. АОК-М; 0,004%	331,2±10, 7* ^б	2,27±0,01 *б	9,9±0,3 ^б	2,63±0,02 *б	130,7±5,3 *б	28,3±2,3* б
Повна стиглість						
1. Контроль (вода)	705,1±32, 1	1,91±0,03	10,4± 0,2 ^б	0,98± 0,02	65,1±5,3	16,0± 2,2
2. Марс-1; 2%	694,4±21, 4 ^a	1,94±0,01 a	10,3± 0,2 ^{аб}	1,29± 0,04* ^a	66,4±5,3 ^a	13,8± 2,3 ^a
3. АОК-М; 0,004%	395,3±10, 7*	2,34±0,01 *	12,6±0,2 *б	2,60± 0,03*	120,2±5,3 *	23,6± 2,2*

* — різниця істотна порівняно з контролем; ^a — з варіантом 3; ^б — з попереднім етапом органогенезу.

Таким чином, можна стверджувати, що препарат АОК-М знижує інтенсивність процесів пероксидації у рослинах пшениці озимої на всіх етапах онтогенезу. Препарат Марс-1 суттєвого впливу на вміст МДА у рослинах пшениці озимої не виявив.

Фосфоліпіди є основним субстратом процесів пероксидації, тому їх вміст може бути показником інтенсивності цих процесів так само, як і вміст продукту пероксидації – малонового діальдегіду. У фазі сходів вміст фосфоліпідів у листках пшениці озимої за дії препарату АОК-М був на 26% більшим відносно контролю. Препарат Марс-1 на вміст фосфоліпідів у листках у фазі сходів істотно не впливав (див. табл. 3.5).

У фазі кушіння і трубкування вміст фосфоліпідів у тканинах листків мав тенденцію до зростання в усіх варіантах досліджу. Причому у варіанті з передпосівною обробкою Марс-1 вміст фосфоліпідів, практично, не відрізнявся від контролю, а за дії препарату АОК-М був на 29—30% більшим відносно контролю.

Фази колосіння і цвітіння характеризуються відносно сталим вмістом фосфоліпідів зі збереженням підвищеного значення цього показника у варіанті передпосівної обробки препаратом АОК-М.

У фазі цвітіння вміст фосфоліпідів у листках рослин контрольного варіанту мав тенденцію до зменшення, а у варіантах з використанням Марс-1 та АОК-М залишився на тому самому рівні.

При цьому розрив за вмістом фосфоліпідів між варіантами досліджу став найпомітнішим: за дії АОК-М – на 36% більшим контролю. Оскільки фосфоліпіди є субстратом ПОЛ, можна стверджувати, що у рослин контрольного варіанту у фазі цвітіння у листках швидше йдуть процеси ПОЛ, які пов'язані зі старінням та відмиранням тканин, ніж у рослин варіанту обробки АОК-М.

У зернівках спостерігали поступове накопичення фосфоліпідів від фази молочного стану зерна до повної стиглості (див. табл. 3.6). У варіанті з обробкою АОК-М вміст фосфоліпідів у зернівках був більшим відносно контролю на 21—25%. Варіант з передпосівною обробкою препаратом Марс-1 за вмістом фосфоліпідів практично не відрізнявся від контролю.

Таким чином, препарат АОК-М виявляв протекторний вплив на вміст фосфоліпідів у тканинах листків і зернівок пшениці озимої протягом онтогенезу. Препарат Марс-1 вірогідного впливу на вміст фосфоліпідів у рослинах пшениці озимої протягом онтогенезу не виявив.

Між вмістом малонового діальдегіду та вмістом фосфоліпідів у листках та зернівках пшениці озимої виявлено сильну негативну кореляцію (відповідно, $r = -0,8$ та $r = -0,9$).

У фазі сходів вміст вітаміну Е в листках за дії препарату Марс-1 був на 12% вищим, ніж у контрольному варіанті, а за дії препарату АОК-М – на 30% вищим, ніж у контролі, і істотно вищим, ніж у варіанті обробки Марс-1 (див. табл. 3.5).

В подальшому онтогенезі вміст вітаміну Е в листках поступово зменшувався в усіх варіантах дослідження. Що пояснюється структурною перебудовою рослинного організму і відтоком біологічно активних речовин для формування зав'язі і, зрештою, зернівки. Але треба відмітити, що за дії АОК-М від фази кушіння до фази трубкування вміст вітаміну Е зменшувався повільніше. Тобто у листках рослин у варіанті з передпосівною обробкою АОК-М протягом органогенезу йшло більш активне нагромадження вітаміну Е у кількості, достатній, як для формування зав'язі, так і для підтримки низького рівня перекисних процесів у тканинах листків. Тому у фазі цвітіння вміст вітаміну Е в листках у варіанті передпосівної обробки препаратом АОК-М був на 70% більшим відносно контролю. Такий ефект не властивий препарату Марс-1.

У зернівках у фазі молочного стану зерна вміст вітаміну Е за різних варіантів передпосівної інкрустації відрізнявся не суттєво (див. табл. 3.6).

У процесі дозрівання зерна вміст вітаміну Е збільшувався в усіх варіантах дослідження. Причому збільшувалася різниця за цим показником між варіантами дослідження. Так, вміст вітаміну Е у зернівках у фазі повної зрілості у варіанті обробки Марс-1, практично, не відрізнявся від контролю; а у варіанті обробки АОК-М був на 21% більшим відносно контролю. Відмічено сильний негативний кореляційний зв'язок між вмістом МДА та вмістом вітаміну Е в листках і зернівках пшениці озимої

протягом онтогенезу ($r = -0,7$). Це підтверджує антиоксидантну дію вітаміну Е у рослинах пшениці озимої протягом онтогенезу.

Таким чином, інкрустація насіння пшениці озимої препаратом АОК-М позитивно впливала на вміст фосфоліпідів і накопичення вітаміну Е в листках, що сприяло нагромадженню вітаміну Е у зернівках. Оскільки вітамін Е визначає здатність чинити опір стресорам і викликаному ними «окислювальному вибухові», можна стверджувати, що інкрустація насіння препаратом АОК-М підвищує антиоксидантний статус рослин та їхній адаптивний потенціал. Окрім того, підвищений вміст вітаміну Е у зерні суттєво покращує його якість. Інкрустація насіння препаратом Марс-1 позитивно впливала на вміст вітаміну Е у листках від фази сходів до фази колосіння, але на вміст вітаміну Е у листках у фазі цвітіння та у зернівках, практично, не впливала, як і на вміст фосфоліпідів у онтогенезі.

Дослідження показали, що активність СОД в листках пшениці озимої (див. табл. 3.5) суттєво збільшувалась після передпосівної інкрустації досліджуваними препаратами, особливо за дії АОК-М. Так, у фазі сходів активність СОД у листках рослин, оброблених препаратом АОК-М, була у 2,1 раза більшою, ніж у рослин контрольного варіанту. За дії препарату Марс-1 СОД-активність у листках рослин була більшою, ніж у рослинах контрольного варіанту на 12%. Тобто, вказані препарати стимулювали СОД-активність в листках пшениці озимої. Це примушує нас припустити опосередкований характер їхньої антиоксидантної дії. Тобто, зменшення інтенсивності переокисних процесів за дії АОК-М та Марс-1, скоріше за все, пов'язане із збільшенням активності антиоксидантних ферментів і збільшенням вмісту низькомолекулярних тканинних антиоксидантів за дії цих препаратів. Саме це пояснює пролонгованість дії препаратів, особливо, АОК-М.

У фазі кушіння активність СОД у листках збільшувалась, порівняно з рівнем СОД-активності у фазі сходів, в усіх варіантах досліду. Це пояснюється захисною реакцією рослинного організму на зниження температури. Що узгоджується з сильним кореляційним зв'язком між активністю СОД і холодостійкістю рослин [120]. Співвідношення між варіантами досліду за цим показником залишилось

майже без змін: у варіантах з обробкою препаратами АОК-М та Марс-1 СОД-активність у листках була істотно вищою, ніж у контрольному варіанті.

В подальшому онтогенезі, від фази трубкування до фази цвітіння, СОД-активність у листках пшениці озимої поступово знижувалася в усіх варіантах досліду, що пояснюється відомим явищем «виснаження» ферменту за дії різноманітних стресів (посухи, шкідників, хвороб), які пов'язані з посиленням процесів ПОЛ [87]. Але у листках рослин, що пройшли передпосівну обробку препаратами АОК-М і Марс-1, таке «виснаження» відбувалося меншою мірою, ніж у рослин контрольного варіанту. Тому розрив між варіантами за цим показником збільшувався. Так, у фазі цвітіння у варіанті обробки препаратом АОК-М СОД-активність була у 3,8 раза більшою відносно контролю; а після обробки препаратом Марс-1 — у 1,3 раза .

У зернівках у фазі молочного стану зерна СОД-активність за дії передпосівної обробки була істотно вищою, ніж у контрольному варіанті: у варіанті Марс-1 — у 1,3 раза ; у варіанті АОК-М — у 2,3 раза (див. табл. 3.6).

По мірі дозрівання зерна СОД-активність у зернівках поступово знижувалась, але співвідношення між варіантами досліду за цим показником залишилося майже без змін.

Таким чином, передпосівна обробка насіння пшениці озимої препаратами АОК-М і Марс-1 стимулює активність СОД у рослинах протягом всього онтогенезу, що вказує на опосередкований характер антиоксидантної дії цих препаратів.

Як свідчать одержані дані (див. табл. 3.5), передпосівна обробка насіння пшениці озимої препаратом АОК-М сприяла збільшенню активність каталази у листках у фазі сходів — на 54% вище відносно контрольного варіанту. Препарат Марс-1 на активність КАТ в листках істотно не впливав.

Протягом подальшого онтогенезу активність каталази в листках пшениці озимої збільшувалась у фазі кущіння, а далі мала тенденцію до зменшення аж до фази цвітіння. Таку динаміку активності КАТ можна пояснити адаптацією рослин до дії низьких температур, за якої, як відомо, збільшується активність цього ферменту

[120], і подальшим «виснаженням» активності ферменту за дії різноманітних стресів. Причому динаміка активності КАТ у нашому досліді співпадала з динамікою активності СОД, підтверджуючи відоме явище синергізму цих ферментів [106]. У фазі цвітіння активність каталази у листках рослин у варіанті обробки препаратом Марс-1 була на рівні контрольного варіанту; у варіанті обробки препаратом АОК-М — на 80% вищою порівняно з контрольним варіантом.

У зернівках у фазі молочної зрілості активність КАТ у варіанті обробки препаратом Марс-1 була на рівні контрольного варіанту (див. табл. 3.6); за передпосівної обробки препаратом АОК-М — на 72% вищою порівняно з контрольним варіантом.

В подальшому онтогенезі до повної стиглості зерна активність каталази поступово зменшувалась, але співвідношення між варіантами за цим показником зберігалось, практично, без змін. Так, у фазі повної стиглості зерна активність каталази у зернівках у варіанті обробки препаратом Марс-1, практично, не відрізнялась від КАТ-активності у зернівках рослин контрольного варіанту. За обробки препаратом АОК-М активність КАТ у зернівках була на 85% вищою порівняно з контрольним варіантом.

Таким чином, препарат АОК-М стимулював КАТ-активність у рослинах пшениці озимої протягом онтогенезу. Препарат Марс-1 вірогідного впливу на КАТ-активність у рослинах пшениці озимої протягом онтогенезу не виявив.

Пероксидазна активність в листках пшениці озимої у фазі сходів у варіанті з передпосівною інкрустацією препаратом АОК-М була вищою за пероксидазну активність у листках рослин контрольного варіанту на 24% (див. табл. 3.5). Передпосівна обробка насіння препаратом Марс-1 істотного впливу на ПР-активність у листках у фазі сходів не виявила.

У фазі кушіння пероксидазна активність демонструвала тенденцію до зростання, що пояснюється адаптацією рослин до низьких температур [110], але співвідношення між варіантами досліді за цим показником залишалось майже без змін.

Різко змінилося співвідношення між варіантами у фазі трубкування: пероксидазна активність зменшилась у листках рослин контрольного варіанту, а в листках рослин, оброблених АОК-М і Марс-1 зміни пероксидазної активності були невірогідні. Тому, у варіанті обробки препаратом Марс-1 пероксидазна активність була у 1,5 рази вище контролю; у варіанті обробки препаратом АОК-М — у 2,1 рази вище контролю. Таку динаміку пероксидазної активності можна пояснити її «виснаженням» у рослинах контрольного варіанту за дії стресів весняного періоду і збереженням оптимального рівня такої активності у рослин, що пройшли передпосівну обробку антиоксидантами.

У фазі колосіння і цвітіння пероксидазна активність у листках була істотно більшою за контрольний варіант у варіанті з обробкою АОК-М. За дії Марс-1 ПР-активність в листках пшениці озимої у цей період була на рівні контрольного варіанту.

У зернівках у молочному стані пероксидазна активність у варіанті з передпосівною обробкою препаратом Марс-1, практично, не відрізнялася від ПР-активності у зернівках рослин контрольного варіанту (див. табл. 3.6). У варіанті обробки АОК-М пероксидазна активність була більшою ПР-активності у зернівках рослин контрольного варіанту на 22%. Це співвідношення між варіантами досліджу зберігалось до фази повної стиглості.

З огляду на практичний результат нашого дослідження, враховуючи, що сучасна технологія передпосівної інкрустації насіння сільськогосподарських культур включає у себе, як обов'язковий елемент, засоби захисту рослин, зокрема, фунгіциди, було проведено польовий дослід з вивчення процесів пероксидації ліпідів, антиоксидантного захисту у тканинах рослин пшениці озимої за сумісного застосування препаратів АОК-М та Марс-1 з фунгіцидом для передпосівної обробки насіння.

Передпосівна обробка насіння препаратом АОК-М сумісно з фунгіцидом знижувала інтенсивність перекисних процесів у листках (табл. 3.7).

Вміст продуктів ПОЛ та компонентів АОЗ в листках пшениці озимої за дії антиоксидантів та протруйника ($\bar{M} \pm m, n = 8$)

Варіант обробки	МДА, нмоль/г сирової речовини	Фосфоліпіди, мг %	Вітамін Е, мкг/г сирової речовини	СОД, у.о./г сирової речовини	КАТ, мкмоль H ₂ O ₂ /хв. · г сирової речовини	ПР, мкмоль гваяколу /хв. · г сирової речовини
1	2	3	4	5	6	7
Сходи						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	438,0±10,7	0,96±0,02	90,7±2,5	2,44±0,03	65,3±2,2	32,7±2,1
2. Фундазол (3 кг/т)	406,0±10,7	1,0±0,01	97,7±1,3	1,45±0,03 _а	66,6±2,2	31,5±2,1
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	448,7±18,5	1,03±0,01 _{аб}	101,0±2,2 _а	2,82±0,08 _{аб}	66,3±2,5	37,5±2,2
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	373,9±10,6 _а	1,1±0,01 _{аб}	105,1±2,7 _а	2,03±0,04 _{аб}	69,4±2,4	35,5±2,2
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	235,0±28,3 _{аб}	1,2±0,03 _{аб}	125,5±2,4 _{аб}	4,52±0,08 _{аб}	96,5±3,2 _{аб}	40,5±2,2 _{аб}
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	181,6±10,7 _{аб}	1,23±0,01 _{аб}	131,5±2,6 _{аб}	3,50±0,10 _{аб}	99,5±3,3 _{аб}	38,5±2,2 _{аб}
Кущіння						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	352,6±18,5 ^в	1,01±0,03	71,5±2,2 ^в	3,53±0,04 _в	120,0±5,6 _в	38,5±2,3
2. Фундазол (3 кг/т)	320,5±18,5 ^в	1,06±0,03	80,6±1,7 _{ав}	4,33±0,02 _{ав}	132,8±5,4 _в	37,5±2,2
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	384,6±18,5 ^в	1,13±0,01 _а	81,7±2,5 _{ав}	3,81±0,02 _{абв}	115,2±5,3 _в	43,5±2,2
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	277,8±10,7 ^{ав}	1,18±0,05 _а	90,7±1,5 _{абв}	4,05±0,02 _{абв}	140,3±5,3 _{абв}	41,6±2,2

1	2	3	4	5	6	7
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	160,3± 18,5 ^{абв}	1,27±0,03 аб	111,7±1,9 абв	6,15±0,03 абв	196,4±5,3 абв	47,2±2,2 аб
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	106,8± 10,7 ^{абв}	1,30±0,03 аб	118,2±1,7 абв	6,30±0,02 абв	200,3±5,3 абв	45,5±2,2 аб
Трубкування						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	470,1± 10,7 ^в	1,11±0,02 ^в	33,2±3,8 ^в	2,54±0,03 в	126,8±4,4	33,2±3,8
2. Фундазол (3 кг/т)	448,7± 18,5 ^в	1,15±0,05 ^в	44,9±3,5 ^в	3,25±0,03 ав	143,6±4,3 а	44,9±3,5
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	459,4± 28,3 ^в	1,28±0,10 ^в	50,5±2,8 ав	2,81±0,03 абв	121,1±4,2 б	50,5±2,8
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	373,9± 28,3 ^{абв}	1,35±0,03 абв	58,6±1,4 абв	3,02±0,02 абв	150,2±4,3 аб	58,6±1,4 аб
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	245,7± 28,3 ^{абв}	1,42±0,02 абв	78,7±1,9 абв	5,16±0,02 абв	204,8±4,2 аб	78,7±1,9 аб
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	190,2± 28,3 ^{абв}	1,45±0,06 абв	85,2±2,8 абв	5,45±0,02 абв	211,2±4,2 аб	85,2±2,8 аб
Колосіння						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	384,6± 18,5	1,01±0,02 ^в	13,0±0,6 ^в	2,07±0,03 в	116,4±4,3	28,3±2,2
2. Фундазол (3 кг/т)	352,6± 18,5	1,05±0,05 ^в	22,9±0,9 ав	2,74±0,03 ав	133,2±4,1 а	31,6±2,2
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	406,0± 28,3	1,08±0,10 ^в	25,5±0,5 ав	2,32±0,02 абв	111,3±4,3	29,7±2,2
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	320,5± 18,5 ^а	1,15±0,03 ^{ав}	33,2±0,5 абв	2,54±0,04 абв	140,3±4,4 а	33,5±2,2
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	192,3± 18,5 ^{аб}	1,22±0,02 абв	48,3±0,2 абв	4,64±0,03 абв	194,7±4,3 аб	37,8±2,2 аб

1	2	3	4	5	6	7
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	138,9± 21,4 ^{аб}	1,25±0,06 ^{абв}	55,3±0,3 ^{абв}	4,95±0,03 ^{абв}	201,2±4,2 ^{аб}	39,3±2,2 ^{аб}
Цвітіння						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	427,4± 10,7	0,96±0,02	10,5±0,3 ^в	1,55±0,02 ^в	111,8±5,2	24,5±2,2
2. Фундазол (3 кг/т)	406,0± 21,4	1,00±0,05	13,2±0,2 ^{ав}	2,23±0,02 ^{ав}	128,7±5,3 ^а	27,5±2,2
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	448,7± 18,5	1,13±0,10	15,2±0,5 ^{абв}	1,81±0,03 ^{абв}	106,8±5,2	25,7±2,2
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	373,9± 10,7 ^а	1,20±0,03 ^{аб}	19,0±0,3 ^{абв}	2,05±0,04 ^{абв}	135,6±5,3 ^а	29,8±3,2
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	250,8± 10,7 ^{аб}	1,27±0,02 ^{аб}	25,1±0,3 ^{абв}	4,16±0,04 ^{абв}	189,0±5,3 ^{аб}	33,6±3,1 ^{аб}
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	187,5± 10,7 ^{аб}	1,30±0,06 ^{аб}	30,1±0,5 ^{абв}	4,45±0,02 ^{абв}	196,1±5,2 ^{аб}	35,4±3,2 ^{аб}

^а — різниця істотна порівняно з варіантом 1; ^б — з варіантом 2; ^в — з попереднім етапом органогенезу.

Так, вміст МДА у тканинах листків у варіантах обробки АОК-М сумісно з половинною та повною нормами фундазолу (вар. 5,6) був істотно нижчим, ніж у рослинах у варіантах обробки самим лише фундазолом у половинній (вар.1) та у повній (вар. 2) нормах. За дії препарату Марс-1 лише сумісно з повною нормою фундазолу (вар. 4) вміст МДА в листках був істотно нижчим, ніж у рослин, оброблених половинною нормою самого лише фундазолу (вар. 1).

Такий ефект можна пояснити різною здатністю досліджуваних препаратів пригнічувати патогенну мікрофлору насіння, розвиток якої посилює ПОЛ у рослинах і, головне, різною здатністю стимулювати АОЗ рослинного організму. Достовірної різниці за вмістом МДА у листках між варіантами обробки половинною та повною нормами самого протруйника не було.

Схожі біохімічні особливості простежуються і у зернівках: за сумісного застосування препарату АОК-М з половинною і повною нормами протруйника вміст МДА у зернівках був істотно нижчим, ніж у зернівках рослин у варіанті обробки самим лише протруйником у повній та в половинній нормах (табл. 3.8). Ця закономірність прослідковується в усіх фазах стиглості зернівки.

Препарат Марс-1 за сумісного застосування з фунгіцидом впливав на вміст МДА у зернівках тільки у тістоподібному стані. У цей період вміст МДА у варіанті сумісної обробки Марс-1 із половинною нормою протруйника (вар. 3) був істотно вищим за вміст МДА у зернівках у варіанті обробки самим лише протруйником у повній нормі (вар. 2); а у варіанті сумісної обробки Марс-1 з повною нормою протруйника (вар. 4) – істотно нижчим, ніж у варіанті обробки самим лише протруйником в половинній нормі (вар. 1). Це можна пояснити, з одного боку, вищезгаданою здатністю поліетиленоксидної плівки стимулювати розвиток деяких патогенів а, з іншого боку, достоїнствами ПЕО як екзоцелюлярної матриці, що закріплює протруйник на поверхні насіння і таким чином подовжує його дію. Тому використання препарату Марс-1 сумісно з повною нормою протруйника має позитивний вплив на загальний фізіологічний стан рослин, отже і на рівень ПОЛ у тканинах.

У цілому, динаміка вмісту МДА у тканинах листків пшениці озимої протягом онтогенезу за сумісної дії антиоксидантних препаратів і протруйника відповідала вище описаній динаміці для рослин, оброблених самими тільки антиоксидантами і була пов'язана з характерними для онтогенезу пшениці озимої стресовими періодами (перехід до зимівлі, весняна посуха, масовий розвиток шкідливих організмів), які супроводжуються посиленням переокисних процесів.

Вміст фосфоліпідів у листках пшениці озимої за сумісного застосування фунгіциду з антиоксидантними препаратами був істотно вищим, ніж у листках рослин, оброблених самим тільки фунгіцидом (див. табл. 3.7). Причому препарат АОК-М забезпечував протекторний вплив на фосфоліпіди у листках пшениці озимої за сумісного застосування як із повною, так і з половинною нормою фунгіциду.

Вміст продуктів ПОЛ та компонентів АОЗ у зернівках пшениці озимої за дії антиоксидантів та протруйника ($\bar{M} \pm m, n = 8$)

Варіант обробки	МДА, нмоль/г сирової речовини	Фосфо-ліпіди, мг %	Вітамін Е, мкг/г сирової речовини	СОД, у.о./г сирової речовини	КАТ, мкмоль H ₂ O ₂ /хв. · г сирової речовини	ПР, мкмоль гваяколу /хв. · г сирової речовини
1	2	3	4	5	6	7
Молочний стан						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	480,8±18,5	1,46±0,01	6,5± 0,3	1,83±0,02	121,2±5,2	38,5±2,2
2. Фундазол (3 кг/т)	459,4±28,3	1,51±0,05	7,0± 0,3	2,47±0,04 _а	138,2±5,2 ^а	41,6±2,2
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	512,8±18,5	1,63±0,10	6,7± 0,3	2,07±0,03 _{аб}	116,5±5,2 ^б	39,5±2,3
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	427,4±28,3	1,70±0,03 _{аб}	7,2± 0,2	2,28±0,05 _{аб}	145,7±5,3 ^а	41,2±2,2
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	288,5±18,5 _{аб}	1,77±0,02 _{аб}	7,1± 0,2	3,03±0,02 _{аб}	199,4±5,2 _{аб}	43,2±2,2 _{аб}
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	235,0±28,3 _{аб}	1,80±0,06 _{аб}	7,4± 0,3 ^а	3,31±0,02 _{аб}	206,2±5,2 _{аб}	49,6±2,2 _{аб}
Тістоподібний стан						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	438,0±10,7 ^в	1,86±0,01 ^в	8,2± 0,2 ^в	1,66±0,04 _в	106,5±5,2 ^в	33,6±2,3
2. Фундазол (3 кг/т)	395,3±10,7 ^в	1,91±0,05 ^в	9,1± 0,2 _{ав}	2,34±0,03 _{ав}	123,8±5,2 ^{ав}	36,6±2,2
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	459,4±10,7 ^{бв}	2,03±0,09 ^в	8,4± 0,3 ^в	1,95±0,04 _{абв}	101,0±5,4 ^{бв}	34,6±2,2
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	373,9±10,7 ^{ав}	2,10±0,02 _{абв}	9,3± 0,3 _{ав}	2,15±0,03 _{абв}	130,3±5,5 _{абв}	38,4±2,4

1	2	3	4	5	6	7
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	265,7± 10,7 ^{абв}	2,22±0,03 ^{абв}	9,4± 0,2 ^{ав}	2,91±0,03 ^{абв}	184,8± 5,2 ^{абв}	42,6±2,2 ^{аб}
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	188,8± 10,7 ^{абв}	2,25±0,05 ^{абв}	10,1± 0,2 ^{абв}	3,21±0,02 ^{абв}	191,1± 5,1 ^{абв}	44,5±2,2 ^{аб}
Воскова стиглість						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	480,8± 18,5 ^в	1,91±0,01 ^в	9,6± 0,2 ^в	1,57±0,04	96,5± 5,2 ^в	21,8±2,1 ^в
2. Фундазол (3 кг/т)	448,7± 18,5 ^в	1,95±0,05 ^в	10,5±0,2 ^{ав}	2,28±0,03 ^а	113,2± 5,3 ^{аб}	24,4±2,2 ^в
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	502,1± 10,7 ^в	2,08±0,08 ^в	9,8± 0,3 ^в	1,84±0,03 ^{аб}	91,1± 5,2 ^{бв}	22,4±2,2 ^в
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	427,4± 21,4 ^в	2,15±0,03 ^{абв}	10,7± 0,3 ^{ав}	2,07±0,03 ^{аб}	120,3± 5,3 ^{абв}	26,2±2,2 ^в
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	290,5± 18,5 ^{абв}	2,32±0,02 ^{абв}	10,9± 0,2 ^{ав}	2,81±0,03 ^{аб}	140,5± 5,2 ^{абв}	30,9±2,1 ^{абв}
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	235,0± 10,7 ^{абв}	2,35±0,06 ^{абв}	11,6± 0,2 ^{абв}	3,10±0,03 ^{аб}	151,3± 5,2 ^{абв}	32,3±2,1 ^{абв}
Повна стиглість						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	587,6 ±10,7 ^в	1,96± 0,01	11,2± 0,3 ^в	1,48± 0,03 ^в	78,3± 3,3 ^в	16,8± 2,2
2. Фундазол (3 кг/т)	555,6 ±21,4 ^в	2,00± 0,06	12,1± 0,1 ^{ав}	2,22± 0,03 ^{ав}	90,1± 3,2 ^{ав}	19,8± 2,2
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	560,9 ±21,4 ^в	2,13± 0,10 ^{аб}	11,7± 0,2 ^в	1,81± 0,03 ^{абв}	86,4± 4,2 ^{бв}	18,2± 2,2
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	570,1 ±10,7 ^в	2,20± 0,03 ^{аб}	12,5± 0,3 ^{ав}	1,99± 0,03 ^{абв}	100,1±4,2 ^{абв}	21,4± 2,1
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	341,9 ±10,7 ^{абв}	2,39± 0,02 ^{аб}	13,3± 0,2 ^{абв}	2,71± 0,03 ^{абв}	124,9± 4,4 ^{абв}	25,7± 2,2 ^{аб}

1	2	3	4	5	6	7
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	277,8 ±10,7 абв	2,42± 0,06 аб	13,7± 0,2 абв	3,03± 0,02 абв	130,0± 4,2 абв	27,6± 2,1 аб

^a — різниця істотна порівняно з варіантом 1; ^b — з варіантом 2; ^в — з попереднім етапом органогенезу.

Препарат Марс-1 мав протекторний вплив на фосфоліпіди у листках лише за сумісного застосування із повною нормою фунгіциду (за винятком фази кушіння).

Таке саме співвідношення між варіантами передпосівної обробки спостерігалось і за вмістом фосфоліпідів у зернівках (див. табл. 3.8). За дії АОК-М сумісно з половинною та повною нормами протруйника та за дії Марс-1 сумісно з повною нормою протруйника вміст фосфоліпідів був істотно вищим, ніж у варіантах обробки самим лише протруйником в половинній та в повній нормах. Достовірної різниці за вмістом фосфоліпідів у рослинах пшениці озимої за дії половинної та повної норми протруйника не відмічено.

Тобто обидва досліджувані препарати мають протекторний вплив на фосфоліпіди у рослинах пшениці озимої, але препарат Марс-1 виявляє свій вплив тільки за сумісного застосування з повною нормою протруйника.

Вітамін Е в листках пшениці озимої більше накопичувався і економніше витрачавався за дії препаратів АОК-М та Марс-1 (див. табл. 3.7). Причому за дії препарату АОК-М сумісно з половинною та повною нормами фундазолу (вар. 5,6) вміст вітаміну Е в листках був істотно вищим, ніж за обробки самим лише фундазолом в половинній чи повній нормах (вар. 1,2). Препарат Марс-1 сприяв накопиченню та збереженню вітаміну Е в листках лише за сумісного застосування з повною нормою бенлату (за виключенням фаз кушіння та цвітіння, під час яких вміст вітаміну Е в листках за дії Марс-1 сумісно з половинною нормою фунгіциду був істотно більшим за його вміст у рослинах, оброблених самим тільки бенлатом в половинній та в повній нормах). Цікаво, що за передпосівної обробки насіння повною нормою фундазолу вміст вітаміну Е в листках у фазах кушіння, колосіння і

цвітіння був істотно більшим, ніж у рослин, оброблених половинною нормою фунгіциду. Це можна пояснити меншим розвитком патогенів за дії повної норми фундазолу, що знижує певною мірою перекисні процеси у рослинах протягом онтогенезу і економить витрату вітаміну Е на гасіння ПОЛ.

У зернівках у молочному стані за вмістом вітаміну Е виділяється лише варіант з передпосівною обробкою препаратом АОК-М сумісно з повною нормою фундазолу, де вітаміну Е було істотно більше, ніж у зернівках у варіанті з обробкою самим лише фундазолом в половинній нормі (див. табл. 3.8). По мірі формування зерна вміст вітаміну Е у ньому зростав, зростала і різниця між варіантами обробки. Препарат АОК-М сумісно з половинною та повною нормами фунгіциду сприяв більшому накопиченню вітаміну Е у зернівках, порівняно з варіантами обробки самим лише протруйником у половинній та повній нормах. Препарат Марс-1 виявляв протекторний вплив на вітамін Е у зернівках лише за сумісного застосування із повною нормою фундазолу. Передпосівна обробка фундазолом у повній нормі збільшувала вміст вітаміну Е у зернівках порівняно з рослинами, обробленими половинною нормою фундазолу.

Таким чином, препарати АОК-М і Марс-1 при їх сумісному застосуванні з фунгіцидом для передпосівної інкрустації насіння позитивно впливають на вміст фосфоліпідів і запобігають вичерпанню пулу вітаміну Е в листках пшениці озимої, що позитивно відбивається на вмісті вітаміну Е у зернівках у фазі повної стиглості. Фундазол у повній нормі збільшує вміст вітаміну Е у зернівках порівняно з варіантом передпосівної обробки половинною нормою фунгіциду.

Передпосівна обробка насіння антиоксидантними препаратами сумісно з фунгіцидом стимулювала активність СОД у тканинах листків (див. табл. 3.7) і зернівок (див. табл. 3.8) пшениці озимої протягом усього онтогенезу рослин. Передпосівна обробка повною нормою фунгіциду пригнічувала СОД-активність у листках у фазі сходів і стимулювала СОД-активність в подальшому онтогенезі рослин (див. табл. 3.7, 3.8). Як відомо з літератури, підвищення активності СОД позитивно корелює із стійкістю рослин до дії різноманітних стресів [87]. Тому

можна зробити висновок, що антиоксидантні препарати АОК-М і Марс-1 підвищують неспецифічну стійкість рослин.

Як свідчать одержані дані (див. табл. 3.7, 3.8), активність каталази була істотно більшою у листках та зернівках рослин у варіантах обробки препаратом АОК-М сумісно з половиною та повною нормами фунгіциду, порівняно з КАТ-активністю у листках і зернівках рослин у варіантах обробки самим лише фунгіцидом у половинній та у повній нормах. Препарат Марс-1 стимулював КАТ-активність у листках пшениці озимої лише за сумісного застосування з повною нормою фунгіциду. Цікаво, що КАТ-активність була істотно вищою у листках рослин у варіанті з передпосівною обробкою повною нормою самого лише фунгіциду порівняно з рослинами у варіанті з обробкою половинною нормою (див. фази трубкування, колосіння і цвітіння у табл. 3.7). Препарат Марс-1 за сумісного застосування з половинною нормою фунгіциду на КАТ-активність у листках пшениці озимої істотно не впливав, за виключенням фази трубкування, де у листках рослин цього варіанту обробки КАТ-активність була істотно нижчою, порівняно з КАТ-активність у листках рослин у варіанті з обробкою самим лише фунгіцидом у повній нормі. Таке саме співвідношення за КАТ-активністю між варіантами дослідів зберігалося і у зернівках пшениці озимої: препарат Марс-1 підвищував КАТ-активність у зернівках пшениці озимої лише за сумісного застосування з фунгіцидом у повній нормі, зменшення норми фунгіциду за сумісного застосування з препаратом Марс-1 призводило до зменшення КАТ-активності у зернівках порівняно з рослинами, обробленими самим лише фунгіцидом у повній нормі. Фунгіцид фундазол у нормі 3 кг/т насіння стимулював КАТ-активність у зернівках пшениці озимої на всіх етапах формування зерна.

Активність пероксидази у листках і у зернівках пшениці озимої була істотно вищою за дії препарату АОК-М сумісно з половинною та повною нормами фунгіциду. Препарат Марс-1, використаний сумісно з протруйником, вірогідного впливу на ПР-активність у рослинах пшениці озимої протягом онтогенезу не виявив, за виключенням фази трубкування, де за дії препарату Марс-1 сумісно з повною нормою фунгіциду ПР-активність у листках пшениці озимої була істотно вищою за

таку активність у рослинах оброблених самим лише фунгіцидом. За передпосівної обробки насіння самим лише фунгіцидом вірогідної різниці за активністю ПР у рослинах пшениці озимої протягом онтогенезу не відмічено.

Оскільки, як свідчать літературні дані, збільшення каталазної і пероксидазної активності говорить про готовність рослинного організму чинити опір різноманітним стресовим чинникам, можна стверджувати, що передпосівна обробка насіння пшениці озимої препаратом АОК-М сумісно, як із половиною, так і з повною нормою фунгіциду фундазол виявляє захисну дію на рослинний організм протягом всього онтогенезу. Препарат Марс-1 виявляє захисну дію тільки при застосуванні з повною нормою фунгіциду. Повна норма фунгіциду пригнічує рослини у фазі сходів, проте виявляє захисну дію на подальших етапах онтогенезу.

Таким чином, препарат АОК-М підвищує активність антиоксидантних ферментів супероксиддисмутази, каталази і пероксидази у рослинах пшениці озимої протягом онтогенезу. Препарат Марс-1 також має позитивний вплив на активність СОД протягом онтогенезу та пероксидазну активність у листках у фазі трубкування, але стимулююча дія препарату АОК-М на СОД-, КАТ- та ПР-активність суттєво вища, ніж дія Марс-1. Можна припустити, що препарати АОК-М і Марс-1 мають опосередковану антиоксидантну дію – через стимуляцію АОЗ самого рослинного організму. В літературі описано лише декілька прикладів подібної стимуляції активності антиоксидантних ферментів у рослинному організмі речовинами, які самі виявляють антиоксидантну активність *in vitro* [14, 133]. На наш погляд, безпосередній або опосередкований характер дії антиоксидантного препарату визначається його концентрацією: у великих концентраціях *in vitro* препарат виявляє пряму антиоксидантну дію, перехоплюючи АФК; у малих та надмалих концентраціях *in vivo* він виявляє опосередковану антиоксидантну дію, стимулюючи захисний потенціал самого організму. Це добре видно на прикладі антиоксиданту дистинолу, який є діючою речовиною у препараті АОК-М. Такий характер антиоксидантної дії вказує на елісіторні властивості антиоксидантних препаратів при застосуванні їх у малих та надмалих концентраціях. Тобто, при потраплянні антиоксиданту у малій концентрації на поверхню рослини, він викликає

такі ж захисні реакції, як елісітор, стимулюючи власний імунітет рослини і збільшуючи її неспецифічну резистентність проти різноманітних стресорів.

3.3. Стан пігментного комплексу

Розвинутий фотосинтетичний апарат здатен забезпечити найбільш високий врожай, особливо за несприятливих умов вирощування. Одержані нами дані (табл. 3.9) свідчать, що передпосівна інкрустація насіння препаратом АОК-М позитивно впливає на вміст фотосинтетичних пігментів у проростках. У фазі сходів кількість хлорофілу *a* за дії АОК-М була на 17% вище контролю. Кількість хлорофілу *b* за різних варіантів передпосівної обробки відрізнялася не суттєво. Вміст каротиноїдів суттєво збільшувався за дії АОК-М – на 86% порівняно до контролю.

У фазі куціння відбувався подальший розвиток фотосинтетичного апарату рослин, відповідно, вміст хлорофілів та каротиноїдів зростав у всіх варіантах дослідження. Вміст хлорофілу *a*, сума хлорофілів *a* і *b* та вміст каротиноїдів були найбільшими у варіанті з передпосівною інкрустацією препаратом АОК-М. Передпосівна обробка препаратом Марс-1 збільшувала вміст каротиноїдів відносно контролю на 37%, але за дії АОК-М вміст каротиноїдів був на 90% вище контролю.

Фаза трубкування характеризувалася зниженням вмісту фотосинтетичних пігментів в листках порівняно з фазою куціння. Співвідношення між варіантами дослідження за вмістом пігментів фотосинтезу було наступним: вміст хлорофілу *a* у варіанті Марс-1, практично, не відрізнявся від контролю; у варіанті АОК-М був на 12% вище контролю.

Вміст хлорофілу *b* суттєво не відрізнявся у жодному з варіантів дослідження. Вміст каротиноїдів був суттєво вищим контролю у варіанті АОК-М — на 95%.

Вміст фотосинтетичних пігментів у фазі колосіння мав тенденцію до збільшення, а в подальшому онтогенезі поступово знижувався, що було особливо помітно у фазі наливу зерна, яка характеризувалася вицвітанням пігментів фотосинтезу. Співвідношення між варіантами дослідження за вмістом фотосинтетичних пігментів

істотно не змінювалося: варіант з використанням АОК-М мав більше контролю хлорофілу *a* і каротиноїдів; варіант з використанням Марс-1 демонстрував тенденцію до збільшення лише каротиноїдів.

Таблиця 3.9

Вміст та співвідношення пігментів фотосинтезу у листках пшениці озимої, (середнє за 2003—2006 рр.), $\bar{M} \pm m$, $n = 8$

Варіант обробки	Хлорофіл, мг/г сирої речовини				Каротиноїди, мг/г сирої речовини	Хлорофіли/ каротиноїди
	a	b	a + b	a/ b		
1	2	3	4	5	6	7
Сходи						
1. Контроль (вода)	1,64± 0,07	0,70± 0,02	2,35± 0,05	2,33± 0,16	0,63±0,02	3,74±0,13
2. Марс-1; 2%	1,72± 0,08	0,68± 0,06	2,41± 0,04	2,52± 0,37	0,81±0,08	2,96±0,38
3. АОК-М; 0,004%	1,92± 0,04*	0,62± 0,03	2,55± 0,05*	3,09± 0,17*	1,17±0,07*	2,18±0,16*
Кущіння						
1. Контроль (вода)	3,36± 0,08	1,44± 0,07	4,80± 0,07	2,33± 0,15	0,78±0,06	6,19±0,54
2. Марс-1; 2%	3,36± 0,08	1,48± 0,06	4,84± 0,10	2,27± 0,11	1,07±0,12	4,52±0,68
3. АОК-М; 0,004%	3,84± 0,08*	1,39± 0,10	5,23± 0,06*	2,77± 0,24	1,48±0,11*	3,52±0,28*
Трубкування						
1. Контроль (вода)	3,23± 0,10	1,57± 0,08	4,80± 0,04	2,05± 0,17	0,81±0,06	5,95±0,41
2. Марс-1; 2%	3,28± 0,01	1,48± 0,06	4,76± 0,06	2,22± 0,10	1,11±0,11	4,28±0,52
3. АОК-М; 0,004%	3,63± 0,12*	1,49± 0,10	5,12± 0,06*	2,44± 0,25	1,58±0,08*	3,24±0,19*
Колосіння						
1. Контроль (вода)	3,44± 0,08	1,47± 0,06	4,91± 0,04	2,33± 0,15	0,79±0,07	6,19±0,54
2. Марс-1; 2%	3,43± 0,08	1,58± 0,06	5,02± 0,10	2,17± 0,11	1,13±0,04*	4,44±0,12*
3. АОК-М; 0,004%	3,92± 0,08*	1,42± 0,03	5,34± 0,11*	2,76± 0,01*	1,50±0,12*	3,55±0,35*

1	2	3	4	5	6	7
Цвітіння						
1. Контроль (вода)	3,25± 0,04	1,42± 0,14	4,67± 0,11	2,28± 0,27	0,84±0,08	5,53±0,65
2. Марс-1; 2%	3,36± 0,08	1,44± 0,22	4,80± 0,23	2,33± 0,38	1,17±0,17	4,11±0,86
3. АОК-М; 0,004%	3,85± 0,08*	1,28± 0,23	5,13± 0,26	3,00± 0,69	1,54±0,22*	3,33±0,59
Налив зерна						
1. Контроль (вода)	1,64± 0,07	0,83± 0,05	2,46± 0,05	1,97± 0,20	0,59±0,09	4,19±0,85
2. Марс-1; 2%	1,66± 0,05	0,75± 0,02	2,41± 0,06	2,23± 0,10	0,81±0,16	2,98±0,60
3. АОК-М; 0,004%	1,88± 0,07	0,71± 0,02	2,59± 0,07	2,64± 0,12*	1,13±0,09*	2,29±0,16

* — різниця істотна порівняно з контролем.

Вміст хлорофілу *b* за дії антиоксидантних препаратів змінювався не суттєво.

Таким чином, встановлено, що застосування антиоксидантного препарату АОК-М збільшує відносно контролю суму хлорофілів *a* і *b* та вміст каротиноїдів у листках рослин пшениці озимої. Передпосівна інкрустація насіння препаратом Марс-1 збільшує вміст каротиноїдів відносно контрольного варіанту, але використання препарату АОК-М дає значно більший ефект. Стимуляція з боку Марс-1 збільшення вмісту каротиноїдів свідчить про антиоксидантний ефект цього препарату. У той же час стимуляція збільшення пулу хлорофілів *a* і *b* і каротиноїдів з боку АОК-М свідчить про його не тільки антиоксидантний, але й стимулюючий ефект, оскільки розвинутий фотосинтетичний апарат здатен забезпечити найбільш високий врожай, особливо за несприятливих умов вирощування [10].

Дослідження ефективності сумісного застосування антиоксидантів з фунгіцидом (табл. 3.10) свідчать, що передпосівна інкрустація насіння композицією препарату АОК-М та фунгіциду позитивно впливає на вміст фотосинтетичних пігментів у проростках порівняно з обробкою лише фунгіцидом.

Вміст та співвідношення пігментів у листках пшениці озимої за сумісного застосування антиоксидантів з фунгіцидом, $\bar{M} \pm m$, n = 8

Варіант обробки	Хлорофіл, мг/г сирової речовини				Каротиноїди, мг/г сирової речовини	Хлорофіли/ каротиноїди
	a	b	a + b	a/ b		
1	2	3	4	5	6	7
Сходи						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	1,68±0,04	0,63±0,03	2,32±0,02	2,67±0,20	0,71±0,04	3,27±0,19
2. Фундазол (3 кг/т)	1,72±0,04	0,65±0,02	2,37±0,05	2,66±0,07	0,84±0,09	2,82±0,40
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	1,76±0,07	0,70±0,02	2,46±0,07	2,52±0,13	0,89±0,07	2,78±0,30
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	1,80±0,04	0,68±0,03	2,48±0,05 ^a	2,65±0,13	1,16±0,14 ^a	2,14±0,31 ^a
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	2,24±0,07 ^{аб}	0,61±0,08	2,85±0,14 ^{аб}	3,68±0,40	1,21±0,04 ^{аб}	2,35±0,16 ^a
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	2,29±0,09 ^{аб}	0,57±0,13	2,86±0,04 ^{аб}	3,99±0,93	1,27±0,08 ^{аб}	2,25±0,17 ^a
Кущіння						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	3,37±0,08	1,33±0,10	4,70±0,03	2,52±0,26	0,91±0,09	5,17±0,65
2. Фундазол (3 кг/т)	3,44±0,08	1,37±0,06	4,81±0,04	2,52±0,17	1,08±0,10	4,44±0,49
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	3,55±0,14	1,40±0,04	4,92±0,14	2,52±0,13	1,18±0,09	4,17±0,45
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	3,60±0,08	1,36±0,06	4,96±0,10	2,65±0,13	1,55±0,19 ^a	3,20±0,47 ^a
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	4,48±0,13 ^{аб}	1,29±0,12	5,78±0,25 ^{аб}	3,47±0,22 ^{аб}	1,58±0,02 ^{аб}	3,65±0,17 ^a
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	4,56±0,17 ^{аб}	1,32±0,23	5,87±0,15 ^{аб}	3,45±0,83	1,60±0,15 ^{аб}	3,68±0,43 ^a
Трубкування						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	3,36±0,08	1,44±0,03	4,80±0,10	2,33±0,06	0,81±0,10	5,95±0,79
2. Фундазол (3 кг/т)	3,34±0,03	1,48±0,03	4,83±0,05	2,25±0,05	1,11±0,09	4,36±0,38

1	2	3	4	5	6	7
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	3,39± 0,07	1,60± 0,10	4,99±0, 04	2,11±0, 17	1,18±0,08 ^a	4,25±0,33
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	3,47± 0,05	1,57± 0,06	5,03±0, 08	2,21±0, 09	1,54±0,12 ^{аб}	3,26±0,27 ^a
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	3,87± 0,07 ^{аб}	1,44± 0,05	5,31±0, 10 ^{аб}	2,68±0, 08	1,86±0,09 ^{аб}	2,85±0,08 ^{аб}
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	3,87± 0,07 ^{аб}	1,55± 0,13	5,42±0, 18 ^{аб}	2,49±0, 22	1,82±0,19 ^{аб}	2,97±0,42 ^{аб}
Колосіння						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	3,44± 0,08	1,40± 0,07	4,84±0, 07	2,45±0, 18	0,99±0,10	4,91±0,56
2. Фундазол (3 кг/т)	3,60± 0,08	1,36± 0,06	4,96±0, 04	2,65±0, 19	1,16±0,10	4,29±0,37
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	3,60± 0,08	1,50± 0,03	5,10±0, 11	2,39±0, 01	1,16±0,14	4,39±0,72
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	3,68± 0,08	1,46± 0,11	5,14±0, 03 ^{аб}	2,51±0, 23	1,53±0,06 ^{аб}	3,36±0,12 ^a
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	4,56± 0,07 ^{аб}	1,32± 0,10	5,89±0, 18 ^{аб}	3,44±0, 20	1,60±0,02 ^{аб}	3,68±0,16
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	4,64± 0,08 ^{аб}	1,36± 0,13	5,99±0, 09 ^{аб}	3,42±0, 41	1,62±0,10 ^{аб}	3,71±0,25 ^a
Цвітіння						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	3,32± 0,04	1,36± 0,18	4,67±0, 14	2,44±0, 42	1,00±0,21	4,67±1,19
2. Фундазол (3 кг/т)	3,45± 0,08	1,26± 0,17	4,71±0, 12	2,74±0, 48	1,14±0,11	4,13±0,48
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	3,36± 0,08	1,44± 0,22	4,80±0, 23	2,33±0, 38	1,17±0,17	4,11±0,86
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	3,48± 0,05	1,39± 0,23	4,86±0, 21	2,51±0, 55	1,60±0,14 ^б	3,03±0,34
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	4,49± 0,13 ^{аб}	1,11± 0,28	5,60±0, 40	4,04±1, 31	1,59±0,24	3,51±0,70
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	4,49± 0,13 ^{аб}	1,08± 0,28	5,57±0, 36	4,17±1, 30	1,77±0,18 ^{аб}	3,14±0,52
Налив зерна						
1. Фундазол (1,5 кг/т)	1,68± 0,04	0,68± 0,11	2,37±0, 06	2,46±0, 58	0,73±0,15	3,26±0,76

Продовж. табл. 3.10

1	2	3	4	5	6	7
2. Фундазол (3 кг/т)	1,69± 0,04	0,60± 0,10	2,28±0, 08	2,83±0, 50	1,00±0,08	2,29±0,27
3. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	1,68± 0,04	0,68± 0,08	2,37±0, 10	2,47±0, 31	0,90±0,17	2,62±0,55
4. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	1,76± 0,07	0,65± 0,10	2,41±0, 09	2,73±0, 50	1,16±0,07 ^a	2,07±0,14
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	2,20± 0,04 ^{ab}	0,63± 0,10	2,83±0, 11 ^{ab}	3,50±0, 51	1,17±0,09 ^a	2,42±0,27
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	2,17± 0,08 ^{ab}	0,54± 0,12	2,71±0, 19	4,00±0, 82	1,33±0,12 ^a	2,04±0,34

^a — різниця істотна порівняно з варіантом 2; ^b — різниця з варіантом 3.

У фазі сходів вміст хлорофілу *a* в листках проростків був суттєво більшим у варіантах з сумісним використанням АОК-М і протруйнику в половинній і повній нормах, ніж в аналогічних варіантах без АОК-М, відповідно на 33% і 27%. Препарат Марс-1 значного ефекту на вміст хлорофілу *a* в листках проростків у фазі сходів не виявляв. Обидва антиоксидантні препарати у композиції з протруйником підвищували вміст каротиноїдів у листках. Так, вміст каротиноїдів у варіантах з сумісним використанням АОК-М і протруйнику в половинній і повній нормах був вище, ніж в аналогічних варіантах без АОК-М, відповідно на 70% і 51%; за дії Марс-1 – відповідно, на 25% і 38%. За вмістом хлорофілу *b* суттєвої різниці між різними варіантами передпосівної обробки не було.

У фазі кущіння відбувався подальший розвиток фотосинтетичного апарату рослин, відповідно, вміст хлорофілів та каротиноїдів зростав у всіх варіантах дослідження. Співвідношення між варіантами за вмістом фотосинтетичних пігментів, практично, не змінювалось порівняно з фазою сходів.

Фаза трубкування характеризувалася зниженням вмісту фотосинтетичних пігментів у листках порівняно з фазою кущіння. Співвідношення між варіантами дослідження за вмістом пігментів фотосинтезу було наступним: вміст каротиноїдів у варіантах з сумісним використанням АОК-М і протруйнику в половинній і повній нормах був вище, ніж в аналогічних варіантах без АОК-М, відповідно на 15% і 12%.

За дії Марс-1 вміст фотосинтетичних пігментів не відрізнявся від варіантів обробки самим лише фунгіцидом. За вмістом хлорофілу *b* суттєвої різниці між різними варіантами передпосівної обробки не відмічалось.

Вміст фотосинтетичних пігментів у фазі колосіння мав тенденцію до збільшення, а в подальшому онтогенезі поступово знижувався, що було особливо помітно у фазі наливу зерна, яка характеризувалася вицвітанням пігментів фотосинтезу. Співвідношення між варіантами дослідів за вмістом фотосинтетичних пігментів істотно не змінювалося: варіанти з використанням АОК-М мали більше, ніж аналогічні варіанти з обробкою самим лише фунгіцидом в половинній та повній нормах, хлорофілу *a*, відповідно, — на 31% і 23% і каротиноїдів — на 60% і 33%; варіант з сумісним використанням Марс-1 і повної норми протруйнику мав більше каротиноїдів, ніж варіант обробки самим лише протруйником в половинній нормі — на 63%. Вміст хлорофілу *b* за дії антиоксидантних препаратів змінювався не суттєво. Обробка насіння самим лише фунгіцидом бенлат на кількість хлорофілів та каротиноїдів у рослинах пшениці озимої не впливала.

Таким чином, встановлено, що передпосівна інкрустація насіння препаратом Марс-1 сумісно з повною нормою фунгіциду збільшує вміст каротиноїдів у листках. Використання препарату АОК-М сумісно з фунгіцидом суттєво підвищує вміст хлорофілу *a* і каротиноїдів у листках як за повної норми фунгіциду, так і за його половинної норми. На вміст хлорофілу *b* у рослинах передпосівна обробка насіння препаратами АОК-М та Марс-1 сумісно з протруйником не впливала.

Результати наших досліджень дозволяють стверджувати, що передпосівна обробка насіння препаратом АОК-М у концентрації від 0,001% до 0,008% за дистинолом модифікує перекисні процеси у рослинах пшениці озимої в онтогенезі. А саме: за дії препарату АОК-М підвищується активність антиоксидантних ферментів супероксиддисмутази (у 2,0—3,8 разів), каталази (у 1,6—1,8 разів) і пероксидази (у 1,2—2,1 разів), підвищується вміст низькомолекулярних антиоксидантів: вітаміну Е у клітинах — на 30—70%, фосфоліпідів — на 26—36%, внаслідок чого знижується інтенсивність перекисних процесів (вміст малонового діальдегіду зменшується у 1,9—2,2 разів). Антиоксидантний ефект найбільш істотно

проявляється при використанні АОК-М у концентрації 0,004% за дистинолом. Препарат Марс-1 збільшував активність СОД протягом онтогенезу та пероксидазну активність у листках у фазі трубкування, а також вміст вітаміну Е та каротиноїдів у листках від фази сходів до фази колосіння. Але на вміст вітаміну Е у листках у фазі цвітіння та у зернівках, вміст фосфоліпідів, активність каталази і пероксидази у рослинах пшениці озимої протягом онтогенезу препарат Марс-1 не впливав, тому вірогідного впливу на процеси ПОЛ (вміст МДА) у рослинах пшениці озимої протягом онтогенезу не виявлено.

Вміст фотосинтетичних пігментів у листках рослин в онтогенезі після передпосівної інкрустації насіння препаратом АОК-М у концентрації 0,004% збільшується: хлорофілу *a* — на 12—17%, каротиноїдів — на 86—95 % порівняно до контролю.

Результати, викладені у цьому розділі повністю опубліковано у фахових виданнях [221—224, 226, 227].

РОЗДІЛ 4

ПІДВИЩЕННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ ДО АБІОТИЧНИХ
ТА БІОТИЧНИХ СТРЕСІВ ЗА ДІЇ АНТИОКСИДАНТІВ

4.1. Морозостійкість проростків пшениці озимої

Адаптація рослин до низьких температур пов'язана з глибокими змінами в інтенсивності та направленості обміну речовин. Неоднакова морозостійкість залежить від стану рослин, які перезимовують і обумовлена різним рівнем стабілізації структури і функцій макромолекул і мембран при загартуванні. Процеси адаптації та стійкість до низьких температур значною мірою зумовлені модифікацією ліпідів мембран внаслідок інтенсифікації процесів їх пероксидації. Тому екзогенні антиоксиданти, які стабілізують ці процеси, повинні позитивно впливати на формування стійкості рослин до дії негативних температур. Наші дослідження показують, що комплекс антиоксидантів АОК-М за передпосівної обробки насіння пшениці озимої суттєво підвищує морозостійкість проростків (табл. 4.1) [228—231].

Таблиця 4.1

Вживання проростків після проморожування, % ($\bar{M} \pm m$, n = 11)

Варіант обробки	Сорт			
	Миронівська 65	Панна	Айсберг одеський	Дельфін
1. Контроль (вода)	76,5±1,7	51,0±2,1	49,3±2,3	45,5±2,4
2. Марс-1; 2%	86,5±2,2* ²	67,0±1,3* ²	57,8±2,1* ²	53,5±2,3* ²
3. АОК-М; 0,000025%	89,3±1,5* ²	69,5±1,8* ²	60,4±1,7* ²	55,8±2,2* ²
4. АОК-М; 0,00005%	91,2±1,4* ¹	71,2±1,2* ¹	64,2±1,5* ¹	59,5±1,9* ¹
5. АОК-М; 0,0001%	95,0±1,3* ¹	73,5±1,7* ¹	66,0±2,5* ¹	61,8±2,1* ¹
6. АОК-М; 0,00015%	91,5±1,7* ¹	72,4±1,5* ¹	63,9±2,1* ¹	60,1±2,2* ¹
7. АОК-М; 0,000175%	90,1±1,6* ²	70,3±1,4* ²	61,5±1,9* ²	56,5±1,8* ²

* — різниця істотна з варіантом 1; ¹ — з варіантом 2; ² — з варіантом 5.

За передпосівної інкрустації насіння препаратом АОК-М у концентраціях

0,00005—0,00015% (варіанти 4—6) виживання проростків після проморожування було на 14,0—22,5%(абс.) більшим відносно контролю. Найбільшим було виживання проростків за передпосівної обробки АОК-М у концентрації 0,0001% (варіант 5). Прилипач Марс-1 (варіант 2) також мав протекторний вплив на проростки пшениці озимої за дії негативних температур, збільшуючи виживання проростків після проморожування на 8—16%(абс.). Так, для сорту Миронівська 65 за передпосівної обробки препаратом Марс-1 кількість проростків, що вижили після проморожування, була більшою на 10%(абс.) відносно контрольного варіанту, але препарат АОК-М (варіант 5) за цим показником був на 8,5%(абс.) ефективнішим за препарат Марс-1. Концентрації АОК-М 0,00005% (вар.4) і 0,00015% (вар.6) відрізнялися за ефективністю від оптимальної не вірогідно. Зменшення концентрації АОК-М до 0,000025% та збільшення до 0,000175% знижувало ефективність препарату.

У сорту Панна за дії препарату Марс-1 виживаність проростків була більшою відносно контролю на 16%(абс.), а за дії препарату АОК-М – на 18,5—22,5%(абс.) у залежності від концентрації препарату. У сорту Айсберг одеський – відповідно, на 8,5%(абс.) і на 11,1—16,7%(абс.). У сорту Дельфін – на 8%(абс.) і на 10,3—16,3%(абс.). Тобто, для усіх досліджених сортів простежується однакова закономірність: антиоксидантні препарати істотно підвищують виживаність проростків, причому найефективнішим є АОК-М у концентраціях від 0,00005% до 0,00015% за дистинолом.

Реакція на дію препаратів була найбільшою у сорту Панна, у якого препарат Марс-1 підвищував виживаність проростків на 30%(відн.), а препарат АОК-М – на 44%(відн.). Сорти Айсберг одеський та Дельфін реагували на препарати, практично, однаково: Марс-1 підвищував у них виживаність проростків на 20%(відн.), а АОК-М – на 34—36%(відн.). У морозостійкого сорту Миронівська 65 виживаність проростків за дії препарату Марс-1 збільшилася на 10%(відн.), а за дії АОК-М – на 24%(відн.).

Таким чином, концентрація препарату АОК-М 0,0001% за дистинолом є оптимальною для захисту проростків від вимерзання, оскільки забезпечує

максимальну кількість проростків, що вижили після проморожування в усіх досліджених сортах. Тому для з'ясування механізмів ушкодження і захисту клітинних мембран за дії холоду використовували варіант з обробкою насіння препаратом АОК-М у концентрації 0,0001%.

4.2. Дія негативних температур на клітинні мембрани проростків

Як видно з таблиці 4.2, вихід електролітів з листків проростків до першого етапу загартування був, практично, однаковим у всіх піддослідних сортах. Причому різниці між варіантами обробки не відмічено.

Таблиця 4.2

Вихід електролітів з клітин проростків пшениці озимої, % від повного виходу електролітів ($\bar{M} \pm m$, $n = 8$)

Варіант обробки	До першого етапу загартування	Після першого етапу загартування (+2°C)	Після другого етапу загартування (-4°C)	Після проморожування (-15°C) і відраджування
1	2	3	4	5
Миронівська 65				
Неохолоджені рослини, вода	-	16,40±0,15	16,29±0,07	16,13±0,04
Контроль (вода)	15,96±0,09	16,41±0,08	16,44±0,09	16,75±0,11*
Марс-1; 2%	15,94±0,04	16,36±0,07	16,37±0,05 _б	16,53±0,08* _б
АОК-М; 0,0001%	15,90±0,06	16,25±0,11	16,10±0,05 _а	16,33±0,12 ^а
Панна				
Неохолоджені рослини, вода	-	16,13±0,08	16,17±0,06	16,04±0,04
Контроль (вода)	15,59±0,24	16,30±0,10	16,99±0,08*	17,33±0,10*
Марс-1; 2%	15,35±0,20	16,20±0,09	16,74±0,09* _б ^а	17,17±0,08* _а ^б
АОК-М; 0,0001%	15,10±0,09	16,09±0,08	16,39±0,09* ^а	16,80±0,12* ^а

1	2	3	4	5
Айсберг одеський				
Неохолоджені рослини, вода	-	16,20±0,06	16,25±0,05	16,14±0,06
Контроль (вода)	15,65±0,09	16,34±0,16	17,11±0,09*	17,48±0,11*
Марс-1; 2%	15,43±0,07	16,03±0,07	16,79±0,08 ^{*а} _б	17,18±0,10 ^{*аб}
АОК-М; 0,0001%	15,28±0,15	15,93±0,15	16,42±0,11 ^а	16,65±0,12 ^{*а}
Дельфін				
Неохолоджені рослини, вода	-	15,98±0,06	16,05±0,05	16,10±0,04
Контроль (вода)	15,49±0,22	16,41±0,20	17,49±0,13*	17,82±0,08*
Марс-1; 2%	15,26±0,14	16,17±0,13	17,04±0,08 ^{*а} _б	17,48±0,06 ^{*аб}
АОК-М; 0,0001%	14,95±0,08	15,87±0,09	16,63±0,10 ^{*а}	17,03±0,04 ^{*а}

* — різниця істотна порівняно з неохолодженим контролем даного сорту; ^а — з контролем 2; ^б — з варіантом обробки АОК-М.

За дії низької позитивної температури (+2°C) після першого етапу загартування вихід іонів з клітин збільшився. Коефіцієнт ушкодження (табл. 4.3) був істотно нижчим відносно контролю у варіантах обробки препаратами Марс-1 та АОК-М.

При цьому, слід відмітити, що у варіанті обробки препаратом АОК-М він набув від'ємних значень у всіх досліджених сортів. Від'ємні значення коефіцієнта ушкодження відмічені також у варіантах обробки препаратом Марс-1 для морозостійких сортів миронівська 65 та Айсберг одеський. Це свідчить про структурування води і укріплення клітинних мембран піддослідних рослин після першого етапу загартування, порівняно з неохолодженими рослинами. Наведені дані узгоджуються з наявними даними щодо підвищення стійкості мембран загартованих рослин пшениці озимої [232] та озимого жита [233]. Таким чином, препарати Марс-1 та АОК-М сприяють підвищенню стійкості клітинних мембран проростків пшениці озимої при загартуванні, причому препарат АОК-М діє ефективніше за препарат Марс-1.

Таблиця 4.3

Коефіцієнт ушкодження мембран клітин проростків пшениці озимої, %
($\bar{M} \pm m, n = 8$)

Сорт	Варіант обробки	Після першого етапу загартування	Після другого етапу загартування	Після проморожування (-15°C) і відрощування
Миронівська 65	Контроль (вода)	0,02±0,01	0,19±0,01	0,74±0,02
	Марс-1; 2%	-0,04±0,01 ^{аб}	0,10±0,01 ^{аб}	0,47±0,01 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	-0,17±0,01 ^а	-0,22±0,01 ^а	0,24±0,01 ^а
Панна	Контроль (вода)	0,21±0,01	0,98±0,03	1,54±0,04
	Марс-1; 2%	0,08±0,01 ^{аб}	0,68±0,02 ^{аб}	1,35±0,04 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	-0,04±0,01 ^а	0,26±0,01 ^а	0,91±0,03 ^а
Айсберг одеський	Контроль (вода)	0,18±0,01	1,03±0,04	1,59±0,04
	Марс-1; 2%	-0,20±0,01 ^{аб}	0,64±0,03 ^{аб}	1,23±0,03 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	-0,32±0,01 ^а	0,20±0,01 ^а	0,81±0,02 ^а
Дельфін	Контроль (вода)	0,52±0,01	1,72±0,04	2,05±0,05
	Марс-1; 2%	0,23±0,01 ^{аб}	1,18±0,03 ^{аб}	1,64±0,03 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	-0,13±0,01 ^а	0,69±0,02 ^а	1,10±0,01 ^а

^а — різниця істотна порівняно з контролем 2; ^б — з варіантом обробки АОК-М.

Після другого етапу загартування (-4°C) вихід електролітів збільшився в усіх варіантах досліду (табл. 4.2) і перевищував рівень для неохолоджених рослин, за винятком сортіу миронівська 65 (всі варіанти обробки) та Айсберг одеський (варіант обробки АОК-М). Звертає на себе увагу, що у варіантах обробки препаратом АОК-М кожного з піддослідних сортів спостерігався менший вихід електролітів порівняно з контролем. Рослини сортів Панна, Айсберг одеський та Дельфін у варіантах обробки препаратом Марс-1 також мали менше ушкодження клітинних мембран порівняно з контролем, але препарат АОК-М мав вищий ефект за препарат Марс-1.

Коефіцієнт ушкодження після другого етапу загартування виріс у всіх варіантах досліду (див. табл. 4.3), окрім сорту Миронівська 65, обробленого АОК-М. Це вказує на те, що за дії негативної, але не летальної, температури рослини морозостійкого сорту під впливом препарату АОК-М можуть продовжувати адаптивні зміни свого метаболізму, спрямовані на укріплення клітинних мембран.

Після проморожування (-15°C) і відрощування ушкодження клітинних мембран зросло в усіх варіантах досліду (див. табл. 4.2). Коефіцієнт ушкодження після проморожування і відрощування (див. табл. 4.3) був найбільшим у рослин сорту Дельфін за відсутності передпосівної обробки антиоксидантними препаратами (контроль), а найменшим він був у сорту Миронівська 65 за обробки препаратом АОК-М. Рослини сортів Панна, Айсберг одеський, Дельфін у варіантах обробки препаратом Марс-1 та рослини усіх піддослідних сортів у варіантах обробки препаратом АОК-М мали менший вихід електролітів порівняно з контролем (див. табл. 4.2). Причому препарат АОК-М виявив вищий ефект за препарат Марс-1.

Між коефіцієнтом ушкодження та кількістю рослин, що вижили після проморожування виявлено сильний негативний кореляційний зв'язок ($r = -0,95$).

Таким чином ,антиоксиданти, стабілізуючи мембранні структури клітин, зменшують негативний вплив низьких температур і підвищують виживання проростків.

4.3. Інтенсивність процесів ліпопероксидації та активність антиоксидантних ферментів у проростках

Багато авторів пов'язують ушкодження клітинних мембран з процесами пероксидації ліпідів і модифікацією продуктами ліпопероксидації (гідро пероксидами, малоновим діальдегідом) мембранних білків [43, 71 та ін]. Передпосівна інкрустація насіння пшениці озимої препаратами АОК-М та Марс-1 знижувала вміст малонового діальдегіду (табл. 4.4) в проростках вже перед першим етапом загартування. Причому інкрустація насіння препаратом АОК-М призводила до зниження вмісту МДА для усіх піддослідних сортів порівняно з контролем. Тоді

як препарат Марс-1 давав ефект лише для сортів озимої м'якої пшениці – Миронівська 65 і Панна.

Таблиця 4.4

Вміст малонового діальдегіду (нмоль/г сирової речовини) в проростках пшениці озимої за різних варіантів передпосівної інкрустації насіння ($\bar{M} \pm m$, $n = 8$)

Варіант обробки	До першого етапу загартування	Після першого етапу загартування (+2°C)	Після другого етапу загартування (-4°C)	Після проморожування (-15°C) і відрощування
Миронівська 65				
Контроль (вода)	585,7±11,5	319,9±11,8	578,4±11,9	426,6±12,4
Марс-1; 2%	437,7±11,4 ^a	231,6±11,2 ^a	417,4±11,3 ^a	270,9±11,6 ^{ab}
АОК-М; 0,0001%	411,0±11,6 ^a	218,9±11,5 ^a	387,1±11,4 ^a	126,1±11,5 ^a
Панна				
Контроль (вода)	355,3±27,0	286,5±13,4	696,4±12,6	433,4±11,7
Марс-1; 2%	273,4±13,6 ^a	243,8±10,8	446,1±11,4 ^{ab}	310,0±10,7 ^a
АОК-М; 0,0001%	265,2±14,0 ^a	225,4±11,5 ^a	395,9±11,6 ^a	277,3±11,8 ^a
Айсберг одеський				
Контроль (вода)	406,0±10,7	331,2±10,7	619,7±28,3	427,4±10,7
Марс-1; 2%	384,6±18,5	309,8±10,7	523,5±10,7 ^{ab}	352,6±18,5 ^{ab}
АОК-М; 0,0001%	363,2±10,7 ^a	277,8±10,7 ^a	459,4±10,7 ^a	277,8±10,7 ^a
Дельфін				
Контроль (вода)	341,9±10,7	299,1±10,7	673,1±18,5	491,5±21,4
Марс-1; 2%	310,0±10,7	256,4±18,5	587,6±21,4 ^{ab}	427,4±10,7 ^{ab}
АОК-М; 0,0001%	277,8±10,7 ^a	213,7±10,7 ^a	491,5±10,7 ^a	299,1±21,4 ^a

^a — різниця істотна порівняно з контролем; ^b — з варіантом обробки АОК-М.

Після першого етапу загартування (+2°C) вміст малонового діальдегіду у проростках усіх піддослідних сортів знижувався, що можна пояснити адаптацією рослин до низьких температур (див. табл. 4.4). Вплив препаратів був суттєвим лише для сорту Дельфін.

Після другого етапу загартування (-4°C) вміст МДА збільшився, порівняно з попереднім етапом досліджень, в усіх варіантах досліду. Але за дії антиоксидантних препаратів вміст МДА в проростках сортів Панна, Айсберг одеський та Дельфін був істотно меншим за контроль. Причому препарат АОК-М знижував вміст МДА істотно ефективніше за препарат Марс-1.

Після проморожування та відрощування відбувалося зниження вмісту малонового діальдегіду в проростках усіх сортів, незалежно від варіанту досліду. Причому у рослин сорту Миронівська 65 вміст МДА знизився відносно вихідного рівня: у контролі — у 1,4 раза, за дії препарату Марс-1 – у 1,6 раза, а за дії АОК-М – у 3,3 раза.

Вміст МДА у рослинах сорту Панна після проморожування та відрощування, хоч і знизився порівняно з другим етапом загартування, але у контролі та за дії препарату Марс-1 цей показник був на 22% і на 13% більшим відносно вихідного рівня. За дії препарату АОК-М вміст МДА у рослинах цього сорту після проморожування та відрощування практично не відрізнявся від вихідного рівня. У рослин сорту Айсберг одеський зниження вмісту МДА по відношенню до початкового рівня відбулося лише за дії антиоксидантного препарату АОК-М (у 1,3 раза). У рослин сорту Дельфін вміст МДА був більшим відносно його вихідного рівня у контролі та за дії препарату Марс-1 (у 1,4 раза), і практично повернувся до свого вихідного рівня за дії препарату АОК-М. Отже передпосівна обробка насіння пшениці озимої антиоксидантами запобігає інтенсифікації перекисного окиснення ліпідів і розвитку оксидативного стресу на усіх етапах дії низьких температур.

Кореляція між ступенем холодового ушкодження клітин та інтенсивністю пероксидації ліпідів у проростках пшениці озимої була дуже високою ($r = 0,85$). Виявлено сильний негативний кореляційний зв'язок між вмістом МДА в листках проростків та кількістю рослин, що вижили після проморожування ($r = -0,83$). Це

свідчить про безпосередню участь МДА в ушкодженні клітинних мембран за дії негативних температур, що, у свою чергу, веде до загибелі рослинних клітин. Причому найбільший рівень продуктів пероксидації ліпідів спостерігався у менш морозостійких сортів. Одержані дані узгоджуються з літературними свідченнями про роль процесів перекисного окиснення ліпідів у холодоровому ушкодженні рослин пшениці озимої залежно від ступеня їх морозостійкості [71].

Проведені дослідження показали, що обробка насіння препаратами АОК-М та Марс-1 знижує вміст МДА у рослинах пшениці озимої на всіх етапах дослідження. Але тільки після зниження температури до -4°C і, надто, після проморожування при -15° і відрашування помітна різниця у дії препаратів: у варіантах з обробкою АОК-М вміст МДА істотно нижчий за варіанти з обробкою Марс-1. Вказаний ефект, можливо, пов'язаний з дією складової препарату АОК-М – дистинолу, який має підвищену антиоксидантну активність у біосистемах і більш ефективно захищає біомембрани від оксидативним ушкоджень [172].

Для з'ясування механізмів антиоксидантної дії препарату АОК-М була досліджена активність антиоксидантних ферментів у тканинах проростків на усіх етапах дослідження. Як видно з табл. 4.5, активність супероксиддисмутази до першого етапу загартування у морозостійких сортів миронівська 65 та Айсберг одеський не відрізнялася за різних варіантах передпосівної обробки і була нижча від СОД-активності у менш морозостійких сортів Панна та Дельфін. У останніх активність ферменту до першого етапу загартування була більшою, порівняно з контролем, у варіанті обробки препаратом АОК-М; причому у варіанті обробки АОК-М вона була істотно більшою і порівняно з варіантом обробки препаратом Марс-1.

Активність супероксиддисмутази збільшувалася після першого етапу загартування в усіх варіантах дослідження. У сортів миронівська 65, Панна та Айсберг одеський у варіантах з передпосівною інкрустацією насіння препаратом Марс-1 та у всіх піддослідних сортів у варіантах з передпосівною обробкою препаратом АОК-М активність СОД була істотно вищою за контрольний варіант. Отже, препарати АОК-М і Марс-1 підвищують адаптаційну здатність проростків пшениці озимої за рахунок активації СОД вже після першого етапу загартування.

Після проморожування та відрощування активність супероксиддисмутази в проростках подовжувала знижуватись у всіх піддослідних сортів, але, відносно початкового рівня, активність ферменту була вищою лише у морозостійких сорти міронівська 65 та Айсберг одеський.

Таблиця 4.5

Активність супероксиддисмутази (у.о./г сирової речовини) в проростках пшениці озимої за різних варіантів передпосівної інкрустації насіння ($\bar{M} \pm m$, $n = 8$)

Сорт	Варіант обробки	До першого етапу загартування	Після першого етапу загартування (+2°C)	Після другого етапу загартування (-4°C)	Після проморожування (-15°C) і відрощування
Миронівська 65	Контроль (вода)	1,14±0,03	2,30±0,03	2,02±0,02	1,67±0,04
	Марс-1; 2%	1,19±0,04	2,46±0,04 ^a	2,12±0,02 ^a _б	1,78±0,03 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	1,25±0,04	2,49±0,05 ^a	2,23±0,02 ^a	1,88±0,04 ^a
Панна	Контроль (вода)	1,85±0,04	3,75±0,04	2,86±0,03	1,54±0,03
	Марс-1; 2%	1,88±0,03 ^б	3,97±0,04 ^a	3,06±0,03 ^a _б	1,86±0,02 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	2,07±0,04 ^a	4,02±0,04 ^a	3,29±0,04 ^a	2,04±0,03 ^a
Айсберг одеський	Контроль (вода)	1,18±0,02	2,20±0,02	2,17±0,02	1,62±0,03
	Марс-1; 2%	1,21±0,03	2,29±0,02 ^a	2,27±0,02 ^a _б	1,90±0,03 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	1,24±0,02	2,36±0,02 ^a	2,40±0,03 ^a	2,01±0,02 ^a
Дельфін	Контроль (вода)	1,93±0,04	3,07±0,03	2,68±0,03	1,38±0,03
	Марс-1; 2%	2,00±0,03 ^б	3,16±0,02	2,81±0,05	1,55±0,04 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	2,11±0,02 ^a	3,21±0,03 ^a	2,98±0,05 ^a	1,69±0,03 ^a

^a — різниця істотна порівняно з контролем; ^б — з варіантом обробки АОК-М.

Для сорту Дельфін спостерігалось зниження СОД-активності відносно початкового рівня, а у сорту Панна вона практично залишилася незмінною. При цьому треба відмітити, що після проморожування та відрощування проростків

супероксиддисмутазна активність у тканинах проростків була вищою відносно контролю у варіантах обробки насіння обома препаратами. Але ефект активації СОД за дії препарату АОК-М був істотно більшим, порівняно з препаратом Марс-1.

Таким чином, за дії низьких температур відбувалося інгібування активності ключового ферменту антиоксидантного захисту — СОД. Активність СОД знижувалася у проростках усіх досліджених сортів пшениці озимої. Передпосівна інкрустація насіння препаратами Марс-1 і АОК-М послаблювала декомпенсацію: активність СОД у цих варіантах знижувалася повільніше і залишалася вищою відносно контролю після зниження температури до -4°C (2 етап загартування) та після проморожування до -15°C і відрощування.

До першого етапу загартування активність каталази (табл. 4.6) була вищою відносно контролю у варіантах обробки препаратами Марс-1 та АОК-М, але вірогідної різниці між варіантами не відмічено.

Після першого етапу загартування активність каталази зростала в усіх варіантах дослідження, але істотна активація ферменту відбувалася лише за дії препарату АОК-М.

Внаслідок другого етапу загартування активність каталази в усіх варіантах дослідження знижувалася порівняно з першим етапом загартування. Але, якщо порівняти активність каталази у цей період з її початковими значеннями, то треба відмітити, що для сорту Миронівська 65 вона була на 20% більшою у варіанті з передпосівною обробкою Марс-1 та на 31% у варіанті з передпосівною обробкою АОК-М; для сортів Панна і Дельфін — практично залишилась на тому самому рівні; для сорту Айсберг одеський була більшою на 17% лише у варіанті з обробкою АОК-М.

Таким чином, передпосівна обробка насіння препаратами АОК-М та Марс-1 стимулює каталазну активність у тканинах проростків, що запобігає її різкому зниженню за дії від'ємних температур (-4°C). Причому АОК-М проявляє найбільший стимулюючий вплив на активність ферменту.

Після проморожування та відрощування відбувалося подальше зниження активності каталази. Звертає на себе увагу, що за дії препарату марс-1 та АОК-М зниження активності ферменту відбувалося набагато повільніше, ніж у

контрольному варіанті, а тому на кінець досліду активність каталази за дії АОК-М була більшою, ніж у контрольному варіанті та у варіанті з передпосівною інкрустацією препаратом Марс-1. Слід відмітити, що лише у морозостійкого сорту Миронівська 65 за дії препарату АОК-М активність каталази після проморожування та відрощування відновлювалась до початкового рівня.

Таблиця 4.6

Активність каталази (мкмоль H_2O_2 /хв. · г сирової речовини) в проростках пшениці озимої за різних варіантів передпосівної інкрустації ($\bar{M} \pm m$, n = 8)

Сорт	Варіант обробки	До першого етапу загартування	Після першого етапу загартування (+2°C)	Після другого етапу загартування (-4°C)	Після проморожування (-15°C) і відрощування
Миронівська 65	Контроль (вода)	38,6±1,9	68,1±2,1	40,3±2,2	24,8±2,0
	Марс-1; 2%	42,0±2,5	74,7±2,0 ^б	50,4±2,2 ^{аб}	36,1±1,9 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	45,7±2,0	82,0±1,9 ^а	60,0±1,8 ^а	44,9±1,7 ^а
Панна	Контроль (вода)	51,7±2,2	86,9±2,1	47,5±2,0	20,7±2,0
	Марс-1; 2%	53,7±2,0	92,6±1,8	54,2±1,9 ^{аб}	29,2±2,6 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	57,7±2,9	99,5±2,2 ^а	63,6±2,2 ^а	43,0±2,2 ^а
Айсберг одеський	Контроль (вода)	48,6±1,9	70,5±2,2	42,1±2,5	21,6±2,2
	Марс-1; 2%	50,1±2,3	76,1±2,1 ^б	55,7±2,6 ^{аб}	32,4±2,4 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	55,6±2,5	85,0±2,5 ^а	65,0±2,4 ^а	46,1±2,2 ^а
Дельфін	Контроль (вода)	50,9±2,4	89,3±2,3	39,2±2,4	22,6±2,1
	Марс-1; 2%	55,0±2,8	95,1±2,4	49,1±1,6 ^{аб}	32,0±1,5 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	56,9±2,3	103,7±2,2 ^а	56,0±2,4 ^а	41,0±3,0 ^а

^а — різниця істотна порівняно з контролем; ^б — з варіантом обробки АОК-М.

Таким чином, препарати АОК-М та Марс-1 стимулювали КАТ-активність у тканинах проростків за дії низьких позитивних температур. Зниження температури до від'ємних значень інгібувало активність каталази, але за дії препаратів марс-1 та

АОК-М вона знижувалася повільніше, ніж у контролі. Тобто, передпосівна обробка насіння препаратами Марс-1 та АОК-М стимулює активність каталази і запобігає її різкому падінню за низькотемпературного стресу.

Перед першим етапом загартування активність пероксидази у проростках пшениці озимої (табл. 4.7) не мала суттєвої різниці між варіантами обробки всіх піддослідних сортів, окрім сорту Айсберг одеський, де за дії препаратів марс-1 та АОК-М активність пероксидази була істотно вищою відносно контролю.

Після першого етапу загартування у сорту Миронівська 65 активність пероксидази зростає (на 10% у контрольному варіанті і на 15% у варіантах з передпосівною обробкою препаратами Марс-1 і АОК-М); у сорту Айсберг одеський – зростання відбувалось, відповідно, на 9%, 10% та 11%. У сорту Панна активність пероксидази після першого етапу загартування знижувалась в усіх варіантах, відповідно, на 20, 15 та 6%; у сорту Дельфін – зниження було, відповідно, на 14, 10 та 8%. Одержані дані співпадають з літературними даними щодо зростання активності пероксидази у більш морозостійких рослин у процесі адаптації пшениці до дії низьких температур і падіння такої активності у менш морозостійких рослин [72]. Менш морозостійкі сорти виявили більшу чутливість до дії антиоксидантних препаратів. Так, у сортів Панна і Дельфін за дії АОК-М зниження активності пероксидази було істотно меншим, порівняно з контрольним варіантом.

За абсолютною величиною активність пероксидази у варіанті обробки АОК-М була істотно більшою порівняно з контролем у всіх сортів, окрім Миронівської 65. За дії Марс-1 активність пероксидази була істотно більшою, порівняно з контрольним варіантом, лише у сорту Айсберг одеський.

Після другого етапу загартування у сорту Миронівська 65 відмічено тенденцію до подальшого зростання активності пероксидази. У решти сортів активність пероксидази, практично, залишилась на тому самому рівні. Якщо порівняти рівень активності пероксидази після другого етапу загартування з початковим рівнем (перед першим етапом загартування), то у сорту Миронівська 65 активність пероксидази збільшилась на 21% у контрольному варіанті, на 32% у варіанті з

передпосівною обробкою препаратом Марс-1 і на 31% у варіанті з передпосівною обробкою АОК-М.

Таблиця 4.7

Активність пероксидази (мкмоль гваяколу/хв. · г сирової речовини) в проростках пшениці озимої за різних варіантів передпосівної інкрустації ($\bar{M} \pm m$, $n = 8$)

Сорт	Варіант обробки	До першого етапу загартування	Після першого етапу загартування (+2°C)	Після другого етапу загартування (-4°C)	Після проморожування (-15°C) і відрощування
Миронівська 65	Контроль (вода)	10,7±0,6	11,8±0,6	12,9±0,6	14,1±0,6
	Марс-1; 2%	11,0±0,5	12,7±0,6	14,5±0,6	16,1±0,6
	АОК-М; 0,0001%	11,4±0,6	13,1±0,6	14,9±0,5 ^a	16,8±0,5 ^a
Панна	Контроль (вода)	12,7±0,5	10,2±0,7	9,1±0,6	10,1±0,6
	Марс-1; 2%	13,8±0,7	11,7±0,6 ^б	11,4±0,7 ^{аб}	12,9±0,5 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	15,7±0,6	14,8±0,7 ^a	14,5±0,6 ^a	16,5±0,5 ^a
Айсберг одеський	Контроль (вода)	10,0±0,6	10,9±0,7	9,9±0,7	11,3±0,7
	Марс-1; 2%	12,4±0,6 ^a	13,7±0,4 ^a	12,4±0,6 ^a	14,6±0,5 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	13,6±0,6 ^a	15,1±0,5 ^a	14,1±0,7 ^a	16,9±0,5 ^a
Дельфін	Контроль (вода)	12,1±0,6	10,3±0,7	9,5±0,6	10,7±0,8
	Марс-1; 2%	13,2±0,7	11,9±0,7	11,1±0,5 ^б	13,5±0,6 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	15,0±1,0	13,8±1,0 ^a	13,3±0,6 ^a	16,2±0,5 ^a

^a — різниця істотна порівняно з контролем; ^б — з варіантом обробки АОК-М.

У сорту Айсберг одеський активність пероксидази залишилась, практично, на тому самому рівні. У сорту Панна активність пероксидази знизилась відносно початкового рівня, відповідно, на 28, 17 та 8%, а у сорту Дельфін — відповідно, на 21, 16 та 11%. Звертає на себе увагу, що за дії препарату марс-1 і, особливо, АОК-М зниження активності пероксидази у сортів Панна та Дельфін відбувалося повільніше, ніж у контрольному варіанті. Причому в усіх піддослідних сортів у варіанті передпосівної обробки АОК-М активність пероксидази була більшою

порівняно з контрольним варіантом. Тобто, досліджувані препарати підвищують адаптаційну здатність рослин пшениці озимої до дії низьких температур за рахунок стимулювання активності пероксидази.

Після проморожування (-15°C) та відрощування спостерігалось подальше зростання активності пероксидази в усіх піддослідних сортів. Але істотно цей показник збільшувався лише за дії препарату АОК-М (у всіх сортів) та Марс-1 (у всіх сортів, окрім Миронівської 65). При порівнянні активності пероксидази після проморожування та відрощування з початковим рівнем (перед першим етапом загартування), відмічено, що для сорту Миронівська 65 вона зросла на 32% у контрольному варіанті, на 46% у варіанті з передпосівною обробкою препаратом Марс-1 і на 47% у варіанті з передпосівною обробкою АОК-М. Для сорту Айсберг одеський зростання активності пероксидази було, відповідно, на 13%, 18% та 24%. Для сортів Панна і Дельфін у контрольному варіанті активність пероксидази після проморожування та відрощування знизилась порівняно з початковим рівнем, відповідно, на 20% і 12%; а у варіантах з обробкою препаратами Марс-1 і АОК-М залишилась, практично, на тому самому рівні.

Таким чином, можна стверджувати, що передпосівна інкрустація насіння препаратами Марс-1 та АОК-М стимулює активність пероксидази за дії низьких температур: вона інтенсивніше зростає у більш морозостійких сортів та повільніше знижується у менш стійких.

4.4. Вміст відновлюючих цукрів, фосфоліпідів, вітаміну Е та каротиноїдів у проростках пшениці озимої

Препарати АОК-М і Марс-1, практично, не впливали на біосинтез цукрів у проростках пшениці озимої до першого етапу загартування (табл. 4.8). Тільки для сорту Панна вміст цукрів був істотно більшим відносно контролю при обох варіантах обробки, а для сорту Айсберг одеський спостерігалось збільшення вмісту цукрів у варіанту обробки АОК-М.

Вміст відновлюючих цукрів (%) в проростках пшениці озимої за різних варіантів передпосівної інкрустації ($\bar{M} \pm m$, $n = 8$)

Сорт	Варіант обробки	До першого етапу загартування	Після першого етапу загартування (+2°C)	Після другого етапу загартування (-4°C)	Після проморожування (-15°C) і відрощування
Миронівська 65	Контроль (вода)	0,045±0,003	0,297±0,003	0,222±0,004	0,286±0,003
	Марс-1; 2%	0,047±0,002	0,305±0,004 ^б	0,248±0,004 ^{аб}	0,328±0,003 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	0,047±0,003	0,338±0,005 ^а	0,282±0,005 ^а	0,360±0,002 ^а
Панна	Контроль (вода)	0,035±0,003	0,161±0,002	0,107±0,002	0,133±0,003
	Марс-1; 2%	0,041±0,002 ^{аб}	0,228±0,003 ^{аб}	0,162±0,002 ^{аб}	0,190±0,002 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	0,044±0,003 ^а	0,256±0,003 ^а	0,196±0,002 ^а	0,223±0,003 ^а
Айсберг одеський	Контроль (вода)	0,034±0,002	0,218±0,004	0,100±0,003	0,122±0,003
	Марс-1; 2%	0,038±0,002	0,267±0,003 ^{аб}	0,153±0,004 ^{аб}	0,189±0,003 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	0,042±0,002 ^а	0,288±0,004 ^а	0,190±0,003 ^а	0,215±0,003 ^а
Дельфін	Контроль (вода)	0,033±0,003	0,192±0,004	0,082±0,003	0,112±0,004
	Марс-1; 2%	0,036±0,003	0,237±0,003 ^{аб}	0,144±0,003 ^{аб}	0,174±0,003 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	0,039±0,003	0,266±0,003 ^а	0,172±0,002 ^а	0,201±0,003 ^а

^а — різниця істотна порівняно з контролем; ^б — з варіантом обробки АОК-М.

Після першого етапу загартування спостерігалось збільшення вмісту цукрів у всіх варіантах досліджу. Причому за дії препаратів АОК-М і Марс-1 вміст цукрів був істотно більшим відносно контролю для усіх досліджених сортів.

Після зниження температури до -4°C (другий етап загартування) вміст цукрів знижувався в усіх варіантах, але у більш морозостійкого сорту Миронівська 65 та у варіантах обробки препаратами Марс-1 та АОК-М всіх піддослідних сортів

зниження відбувалося менш інтенсивно. Внаслідок чого після другого етапу загартування вміст цукрів у варіантах з обробкою препаратами АОК-М і Марс-1 був істотно вищим відносно контролю для усіх піддослідних сортів. Причому у варіанті передпосівної інкрустації насіння препаратом АОК-М для усіх піддослідних сортів він був суттєво більшим за варіант обробки Марс-1. Тобто за ефективністю впливу на обмін цукрів препарат АОК-М переважає препарат Марс-1.

Після проморожування та відрощування вміст цукрів у рослинах збільшився в усіх варіантах досліду для усіх досліджених сортів. Причому істотно вище контролю він був у варіанті передпосівної інкрустації препаратом АОК-М. Окрім того, у варіанті з передпосівною інкрустацією препаратом АОК-М він був суттєво вищим, ніж у варіанті з обробкою Марс-1.

Таким чином, для більш морозостійкого сорту Миронівська 65 в усіх варіантах досліду та для решти сортів за дії препаратів марс-1 та АОК-М процеси метаболізму цукрів у проростках при охолодженні та проморожуванні уповільнюються, що віддзеркалюється на меншому зниженні вмісту цукрів за дії від'ємних температур. Передпосівна інкрустація препаратами Марс-1 та АОК-М сприяла підвищенню вмісту цукрів по відношенню до контролю на всіх етапах досліду, що позитивно відбивалося на морозостійкості рослин досліджених сортів пшениці.

Вміст фосфоліпідів до першого етапу загартування (табл. 4.9) не відрізнявся за різних варіантів обробки насіння, за винятком сорту Панна, де вміст фосфоліпідів був вищий відносно контролю у варіанті обробки АОК-М.

Після першого етапу загартування спостерігалось зниження вмісту фосфоліпідів у всіх варіантах досліду. Причому суттєвої різниці між варіантами не відмічено.

Після зниження температури до -4°C (другий етап загартування) вміст фосфоліпідів продовжував зменшуватися в усіх варіантах, але за дії препаратів марс-1 та АОК-М зниження відбувалося у меншій мірі, що узгоджується з інтенсивністю процесів пероксидації на цьому етапі досліду. На цьому етапі досліду істотно більшим відносно контролю був вміст фосфоліпідів у варіанті передпосівної

інкрустації препаратом АОК-М для всіх піддослідних сортів та у варіанті обробки Марс-1 для сорту Айсберг одеський.

Таблиця 4.9

Вміст фосфоліпідів (мг %) у проростках пшениці озимої за різних варіантів передпосівної інкрустації ($\bar{M} \pm m$, n = 8)

Сорт	Варіант обробки	До першого етапу загартування	Після першого етапу загартування (+2°C)	Після другого етапу загартування (-4°C)	Після проморожування (-15°C) і відрощування
Миронівська 65	Контроль (вода)	1,25±0,02	1,01±0,02	0,76±0,02	1,01±0,02
	Марс-1; 2%	1,27±0,02	1,02±0,02	0,80±0,02	1,06±0,02
	АОК-М; 0,0001%	1,28±0,02	1,04±0,02	0,84±0,02 ^a	1,10±0,01 ^a
Панна	Контроль (вода)	1,22±0,02	0,95±0,03	0,65±0,03	0,88±0,04
	Марс-1; 2%	1,25±0,02	0,99±0,03	0,73±0,03	1,00±0,03
	АОК-М; 0,0001%	1,31±0,03 ^a	1,05±0,03	0,81±0,03 ^a	1,09±0,04 ^a
Айсберг одеський	Контроль (вода)	1,25±0,02	0,99±0,02	0,69±0,02	0,96±0,02
	Марс-1; 2%	1,29±0,01	1,03±0,01	0,77±0,01 ^a	1,04±0,02 ^a
	АОК-М; 0,0001%	1,32±0,03	1,06±0,03	0,82±0,03 ^a	1,09±0,02 ^a
Дельфін	Контроль (вода)	1,29±0,03	1,03±0,03	0,64±0,03	0,88±0,04
	Марс-1; 2%	1,31±0,03	1,05±0,03	0,70±0,03	0,96±0,02
	АОК-М; 0,0001%	1,35±0,03	1,09±0,03	0,76±0,02 ^a	1,04±0,03 ^a

^a — різниця істотна порівняно з контролем; ^b — з варіантом обробки.

Після проморожування та відрощування вміст фосфоліпідів відновився до рівня, який зафіксовано після першого етапу загартування рослин. Але відносно початкового рівня (до першого етапу загартування) вміст фосфоліпідів знизився: для сорту Миронівська 65 — на 14—19%; для сорту Панна — на 17—28%; для сорту Айсберг одеський — на 17—23%; для сорту Дельфін — на 23—32%. Істотно вищим відносно контролю був вміст фосфоліпідів у варіанті передпосівної інкрустації

препаратом АОК-М усіх піддослідних сортів та у варіанті обробки Марс-1 у сорту Айсберг одеський.

Таким чином, у проростках більш морозостійкого сорту Миронівська 65 за усіх варіантів обробки та для усіх сортів за дії препарату марс-1 та АОК-М процеси метаболізму ліпідів ідуть уповільнено, що віддзеркалюється на повільному зниженні вмісту фосфоліпідів за дії від'ємних температур. Це узгоджується з одержаними даними про уповільнення процесів ПОЛ у проростках морозостійкого сорту Миронівська 65, а за дії антиоксидантних препаратів і у решти дослідних сортів, оскільки фосфоліпіди є основним субстратом пероксидації.

Вміст вітаміну Е до першого етапу загартування (табл. 4.10) не відрізнявся за різних варіантів обробки насіння, за винятком сорту Панна, де вміст вітаміну Е був істотно вищим відносно контролю у варіанті обробки АОК-М.

Після першого етапу загартування спостерігалось зниження вмісту вітаміну Е в усіх варіантах досліді. Причому суттєвої різниці між варіантами для усіх досліджених сортів не відмічено, окрім сорту Панна, де вміст вітаміну Е у варіанті обробки АОК-М був вищим як відносно контролю, так і відносно варіанту обробки Марс-1.

Після другого етапу загартування вміст вітаміну Е у проростках усіх досліджених сортів знижувався в усіх варіантах досліді, але для більш морозостійкого сорту Миронівська 65 та для решти сортів у варіантах обробки препаратами Марс-1 та АОК-М таке зниження відбувалося менш інтенсивно. Тому відносно початкового рівня (до першого етапу загартування) вміст вітаміну Е був меншим для сорту Миронівська 65: у контролі на 28%, у варіантах Марс-1 і АОК-М — на 26%; для сорту Панна — відповідно, на 52%, 37% і 22%; для сорту Айсберг одеський – на 61%, 40% і 20%; для сорту Дельфін — на 67%, 48% і 29%.

Істотно вищим відносно контролю був вміст вітаміну Е у варіантах передпосівної інкрустації препаратами АОК-М та Марс-1 для усіх піддослідних сортів, окрім сорту Миронівська 65. Причому вміст вітаміну Е у варіанті обробки АОК-М сортів Панна, Айсберг одеський та Дельфін був вищим, ніж у варіанті обробки Марс-1. Це свідчить про більший протекторний ефект препарату АОК-М

для менш морозостійких сортів пшениці озимої, який особливо помітно для сортів твердої пшениці Айсберг одеський і Дельфін.

Таблиця 4.10

Вміст вітаміну Е (мкг/г сирової речовини) у проростках пшениці озимої за різних варіантів передпосівної інкрустації ($\bar{M} \pm m$, $n = 8$)

Сорт	Варіант обробки	До першого етапу загартування	Після першого етапу загартування (+2°C)	Після другого етапу загартування (-4°C)	Після проморожування (-15°C) і відрощування
Миронівська 65	Контроль (вода)	90,1±4,2	70,8±5,0	65,2±3,9	61,0±2,6
	Марс-1; 2%	95,0±5,5	75,2±4,9	70,1±3,4	65,0±3,3
	АОК-М; 0,0001%	106,5±5,7	83,8±3,0	78,9±3,9	71,4±2,9 ^a
Панна	Контроль (вода)	84,9±5,2	71,7±4,8	40,7±4,2	22,2±2,7
	Марс-1; 2%	96,7±5,6	75,4±5,1 ^б	61,3±5,1 ^{аб}	46,6±3,1 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	115,1±5,2 ^a	95,4±4,0 ^a	90,1±4,4 ^a	74,8±3,0 ^a
Айсберг одеський	Контроль (вода)	104,5±4,1	89,9±3,4	40,6±5,2	25,1±4,2
	Марс-1; 2%	106,5±5,1	90,8±4,1	63,2±3,6 ^{аб}	47,5±3,4 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	116,3±4,9	100,1±3,5	93,2±4,2 ^a	74,5±4,6 ^a
Дельфін	Контроль (вода)	108,6±4,3	93,5±3,8	35,2±5,2	20,3±4,1
	Марс-1; 2%	110,4±5,0	94,2±3,8	57,7±4,1 ^{аб}	42,2±2,1 ^{аб}
	АОК-М; 0,0001%	120,1±5,0	103,5±3,3	85,8±3,7 ^a	69,8±5,2 ^a

^a — різниця істотна порівняно з контролем; ^б — з варіантом обробки АОК-М.

Після проморожування та відрощування спостерігали подальше зниження рівня вітаміну Е у тканинах проростків пшениці озимої всіх піддослідних сортів. Що можна пояснити участю вітаміну Е у ростових процесах при відрощуванні та у гальмуванні процесів ліпопероксидації, викликаних низькотемпературним стресом. Але у варіантах обробки антиоксидантними препаратами зниження відбувалося повільніше у всіх піддослідних сортів, окрім морозостійкого сорту Миронівська 65, де в усіх варіантах досліду вміст вітаміну Е знижувався відносно початкового рівня,

практично, однаково — на 32—33%. Причому у варіантах обробки АОК-М для всіх піддослідних сортів вміст вітаміну Е після проморожування та відрощування був істотно вищим відносно контролю. Передпосівна інкрустація насіння препаратом Марс-1 також сприяла збереженню вітаміну Е у тканинах піддослідних рослин сортів Панна, Айсберг одеський та Дельфін, але препарат АОК-М був ефективнішим.

Передпосівна інкрустація препаратами АОК-М та Марс-1, практично, не позначилася на вмісті каротиноїдів у тканинах проростків пшениці озимої перед першим етапом загартування (табл. 4.11).

Після першого етапу загартування вміст каротиноїдів у проростках знизився в усіх варіантах досліду для всіх досліджених сортів пшениці озимої. Причому вірогідної різниці між варіантами не відмічено, окрім сорту Панна, де у варіанті обробки Марс-1 вміст каротиноїдів був вищим відносно контролю, а у варіанті обробки АОК-М вміст каротиноїдів був вищим і відносно контролю, і відносно варіанту обробки Марс-1.

Після другого етапу загартування (-4°C) спостерігалось компенсаторне збільшення вмісту каротиноїдів у проростках усіх варіантів досліду, що можна пояснити відомою реакцією рослинного організму на низькотемпературний стрес, яка полягає у перебудові структури пігментно-ліпідного комплексу.

Треба відмітити, що відносно початкового рівня вміст каротиноїдів після другого етапу загартування знизився. Причому для сорту Миронівська 65 це зниження було невірогідним (на 2—6%). Тоді, як для решти сортів таке зниження було значним. Так, для сорту Панна у контрольному варіанті вміст каротиноїдів після другого етапу загартування знизився відносно початкового рівня на 37%, у варіанті з передпосівною інкрустацією препаратом Марс-1 — відповідно, на 36%, в уаріанті з передпосівною обробкою АОК-М – на 29%. Для сорту Айсберг одеський зниження відбулося практично однаково в усіх варіантах передпосівної обробки – на 17—18%. Для сорту Дельфін у контролі та у варіанті з обробкою Марс-1 вміст каротиноїдів знизився відносно початкового рівня на 16%, а у варіанті з передпосівною інкрустацією АОК-М – відповідно, на 14%. Таким чином, значної

різниці між варіантами не відмічено, окрім сорту Панна. Для цього сорту за дії препаратів марс-1 та АОК-М вміст каротиноїдів був вищим відносно контролю, причому препарат АОК-М був ефективнішим за препарат Марс-1.

Таблиця 4.11

Вміст каротиноїдів (мг %) у проростках пшениці озимої за різних варіантів передпосівної інкрустації ($\bar{M} \pm m$, $n = 8$)

Сорт	Варіант обробки	До першого етапу загартування	Після першого етапу загартування (+2°C)	Після другого етапу загартування (-4°C)	Після проморожування (-15°C) і відрощування
Миронівська 65	Контроль (вода)	1,23±0,02	1,01±0,02	1,21±0,03	1,13±0,02
	Марс-1; 2%	1,24±0,02	1,03±0,02	1,18±0,01	1,16±0,02
	АОК-М; 0,0001%	1,26±0,02	1,01±0,02	1,19±0,02	1,16±0,04
Панна	Контроль (вода)	1,22±0,02	0,67±0,01	0,77±0,02	0,83±0,02
	Марс-1; 2%	1,25±0,02	0,70±0,01 ^б	0,80±0,03 ^б	0,93±0,01 ^а
	АОК-М; 0,0001%	1,26±0,02	0,77±0,02 ^а	0,90±0,01 ^а	1,00±0,04 ^а
Айсберг одеський	Контроль (вода)	1,24±0,01	0,92±0,03	1,03±0,03	0,98±0,02
	Марс-1; 2%	1,26±0,01	0,93±0,01	1,04±0,01	1,00±0,02
	АОК-М; 0,0001%	1,27±0,03	0,98±0,02	1,04±0,02	1,02±0,04
Дельфін	Контроль (вода)	1,25±0,03	1,04±0,01	1,05±0,03	0,85±0,04
	Марс-1; 2%	1,28±0,02	1,04±0,01	1,08±0,03	0,94±0,03
	АОК-М; 0,0001%	1,28±0,02	1,07±0,03	1,10±0,01	0,95±0,03

^а — різниця істотна порівняно з контролем; ^б — з варіантом обробки АОК-М.

Після проморожування та відрощування вміст каротиноїдів у проростках більш морозостійких сортів (Миронівська 65, Айсберг одеський) зазнавав незначних змін і складав 92 -94% від початкового значення. У проростках менш морозостійких сортів Панна і Дельфін вміст каротиноїдів значно знижувався і складав 68 – 78% від початкового значення. Передпосівна інкрустація насіння

препаратами АОК-М та Марс-1 у цілому сприяла збереженню пулу каротиноїдів за дії низькотемпературного стресу. Але суттєвої різниці між варіантами обробки не відмічено, окрім сорту Панна, де за дії препаратів АОК-М та Марс-1 вміст каротиноїдів був істотно вищим відносно контролю на 12—20%.

Таким чином, результати досліджень свідчать, що інкрустація насіння пшениці озимої препаратами Марс-1 та АОК-М знижує інтенсивність процесів пероксидації ліпідів і запобігає ушкодженню клітинних мембран, що позитивно відбивається на морозостійкості проростків. За дії препаратів АОК-М та Марс-1 підвищується вміст цукрів, фосфоліпідів, вітаміну Е та каротиноїдів, а також зростає активність антиоксидантних ферментів супероксиддисмутази, каталази та пероксидази в листках проростків. Інкрустація насіння менш морозостійких сортів Панна, Айсберг одеський і Дельфін вищевказаними препаратами наближує їх за показниками антиоксидантного статусу та морозостійкості до більш морозостійкого сорту Миронівська 65. Причому препарат АОК-М має вищий протекторний ефект за препарат Марс-1.

4.5. Фітопатогенна мікрофлора насіння пшениці озимої за дії антиоксидантів

З метою з'ясування фунгіцидних властивостей препаратів АОК-М та Марс-1 було вивчено їх вплив на кількісний та якісний склад мікрофлори насіння пшениці озимої. Причому для передпосівної інкрустації використовувалися як самі препарати, так і їхні композиції з протруйником (фундазол, 50% з.п.) у половинній та повній нормах. Вищенаведені варіанти обробки за ефективністю фунгіцидної дії порівнювалися, як між собою, так і з обробкою протруйником у половинній та повній нормах. Як видно з таблиці 4.12, інкрустація насіння самим лише препаратом АОК-М без протруйника (вар. 7) знижує зараженість насіння фітопатогенами на 24,9%(абс.) відносно контролю. Це відбувається переважно за рахунок пригнічення грибів з роду *Fusarium* та *Penicillium*.

Інкрустація самим лише препаратом Марс-1 (вар. 4) приводила до збільшення кількості насіння, ураженого фітопатогенами (на 6,6%(абс.) відносно контролю.

Очевидно, поліетиленоксидна плівка на насінні створювала сприятливе середовище для розвитку грибів з роду *Penicillium*.

Таблиця 4.12

Зараженість насіння пшениці озимої фітопатогенами, % ($\bar{M} \pm m$, n = 11)

Варіант обробки	Всього	<i>Alternaria alternata</i>	<i>Fusarium spp.</i>	<i>Penicillium spp.</i>	Невизначені
1. Контроль (вода)	66,0±1,0	15,7±0,9	9,0±0,4	10,6±0,5	30,7±0,7
2. Фундазол (1,5 кг/т)	15,3±0,5	2,1±0,4	2,7±0,3	0,3±0,2	10,2±0,3
3. Фундазол (3 кг/т)	5,1±0,3	0,3±0,2	0,1±0,1	0,2±0,1	4,6±0,2
4. АОК-М (0,004%)	41,1±0,8*	12,7±0,7*	5,8±0,5*	4,1±0,5*	18,5±0,4*
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	7,4±0,6 ^a	1,4±0,4 ^a	0,2±0,1 ^a	0,2±0,1 ^a	5,6±0,2 ^a
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	4,0±0,3 ^б	0,2±0,1	0,1±0,1	0,1±0,1	3,6±0,1 ^б
7. Марс-1 (2%)	72,6±1,5*	13,8±0,4*	9,1±0,6	14,8±0,7*	34,3±0,4
8. Марс-1 (2%) + фундазол (1,5 кг/т)	18,4±1,0 ^a	2,3±0,4	3,2±0,4	1,3±0,2	11,3±0,2 ^a
9. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	8,2±0,6 ^б	0,3±0,1	0,2±0,1	0,8±0,2 ^б	6,8±0,2

* — різниця істотна з контролем; ^a — з варіантом 2; ^б — з варіантом 3.

Зменшення фітопатогенної флори за дії препарату АОК-М можна було б пояснити безпосередньою фунгіцидною дією антиоксидантів іонолу та диметилсульфоксиду, що входять до його складу і відомі своїми антисептичними властивостями [137, 157, 234]. Але більш вірогідним, з огляду на низьку концентрацію дистинолу у препараті АОК-М (0,004%), здається індукування генетично обумовленої стійкості рослин за дії препарату АОК-М.

При сумісному використанні препарату Марс-1 з протруйником кількість насіння, зараженого фітопатогенами, практично не відрізнялась від варіантів з інкрустацією самим лише протруйником (див. табл. 4.12). У той же час, при використанні препарату АОК-М зі зниженою на 50% нормою протруйника спостерігалось зниження відсотку зараженого патогенами насіння (на 7,9%(абс.) відносно варіанту з інкрустацією самим лише протруйником у половинній нормі.

У даному випадку не можна говорити про синергізм дії протруйника та АОК-М, тому що ефект їх сумісного застосування (зниження кількості насіння, зараженого фітопатогенами, на 58,6%(абс.) відносно контролю) менше суми ефектів кожної складової окремо. Це добре видно на прикладі застосування повної норми протруйника сумісно з препаратом АОК-М: кількість насіння, ураженого фітопатогенами, практично не відрізняється від варіанту з інкрустацією самим лише протруйником у повній нормі.

Дослідження вплив препарату АОК-М у порівнянні з препаратом Марс-1 та при їх сумісному застосуванні з фунгіцидом на фітопатогенну флору насіння пшениці озимої довели, що передпосівна обробка насіння пшениці озимої самим лише препаратом АОК-М без протруйника знижує ураженість насіння фітопатогенами на 24,9%(абс.) відносно контролю. Препарат АОК-М у комбінації з половинною нормою фунгіциду пригнічує патогенну мікрофлору насіння на рівні з протруйником у повній нормі. Індукція стійкості рослин проти патогенів відбувалася за рахунок присутності у препараті АОК-М дистинолу, оскільки сама поліетиленоксидна складова (препарат Марс-1) створювала сприятливе середовище для розвитку грибів з роду *Penicillium* і тим самим збільшувала ураженість насіння фітопатогенами.

4.6. Ступінь ураження хворобами рослин пшениці озимої

За 2003—2006 рр. у польових дослідах на рослинах пшениці озимої було виявлено захворювання септоріозом, альтернаріозом, фузаріозом колоса та кореневими гнилями. Поширеність хвороб була найбільшою у вегетаційний період 2003-04 рр., коли довга посушлива осінь негативно позначилася на стані рослин, але сприяла розвитку патогенів. Найменша поширеність хвороб була у 2004-05 рр. У 2006 р. відмічено збільшення ураженості рослин кореневими гнилями у фазі колосіння. Ефективність препаратів була найбільшою у вегетаційний період 2003-04 рр., коли відмічено найбільшу різницю між варіантами досліду (див. додаток Б).

Як видно з таблиці 4.13, зменшення норми фунгіциду збільшувало ураження рослин хворобами. Найменше ураження рослин хворобами відмічено у варіанті з передпосівною інкрустацією насіння АОК-М сумісно з повною нормою фундазолу (3 кг/т).

Таблиця 4.13

Ступінь ураження рослин пшениці озимої хворобами за різних варіантів передпосівної інкрустації (середнє за 2003—2006 рр.), % ($\bar{M} \pm m$, n = 17)

Варіант обробки	Септоріоз	Альтернаріоз	Фузаріоз колоса	Кореневі гнилі	
				Колосіння	Повна стиглість
1. Контроль (вода)	5,0±1,8	17,0±1,2	15,0±0,7	6,5±0,6	14,8±1,3
2. Фундазол (1,5 кг/т)	2,5±1,7*	4,7±1,7*	3,5±0,3*	4,3±0,3*	6,7±0,4*
3. Фундазол (3 кг/т)	0* ^a	0,7±0,4* ^a	0* ^a	0* ^a	3,8±0,3* ^a
4. АОК-М (0,004%)	2,5±1,1*	6,7±0,7*	10,2±1,4*	3,5±0,6*	7,8±0,7*
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	0* ^{аб}	0* ^{аб}	0* ^a	0* ^a	2,3±0,6* ^{аб}
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	0* ^a	0* ^{аб}	0* ^a	0* ^a	2,0±0,7* ^{аб}
7. Марс-1 (2%)	5,8±1,5	15,3±1,3	15,5±0,6	5,5±0,8	12,3±0,7
8. Марс-1 (2%) + фундазол (1,5 кг/т)	3,3±1,7*	4,3±2,0*	3,8±0,9*	4,3±0,4*	6,5±0,4*
9. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	1,7±1,1* ^{аб}	1,0±1,0* ^{аб}	0,8±0,4* ^{аб}	0,2±0,2* ^a	3,7±0,4* ^a

^a — різниця істотна порівняно з контролем; ^b — з варіантом 2; ^в — з варіантом 3.

Передпосівна інкрустація насіння самим лише АОК-М знижувала ураження септоріозом на 50%, альтернаріозом — на 60%, фузаріозом колосу — на 32%, корневими гнилями у фазі колосіння — на 46% і у фазі повної стиглості — на 47%. Зменшення норми фунгіциду збільшувало ступінь ураження. Однак застосування АОК-М сумісно з половинною нормою фунгіциду зменшувало захворюваність рослин порівняно з варіантом обробки повною нормою самого фунгіциду: альтернаріозом — на 100%, корневими гнилями у фазі повної стиглості — на 65%. З огляду на низьку концентрацію препарату АОК-М, можна припустити, що дистинол виконує функції неспецифічного елісітора. Відомо, що обробка рослин

елісаторами, які є по суті антигенною детермінантою паразиту, підвищує імунітет рослин [192—195]. Взаємодія елісатора з рецептором моделює проникність іонних каналів рослинних клітин, що веде до утворення активних форм кисню (АФК), які відіграють важливу роль у захисті рослини оскільки АФК є вторинними переносниками у супероксидсинтазній сигнальній системі [196].

АФК активують захисні реакції рослинного організму, до яких відноситься синтез антиоксидантних ферментів (супероксиддисмутази, каталази, пероксидази). Активність цих ферментів у здорових рослинах звичайно невисока, але різко зростає під впливом стресів, елісаторів, а також вірусної, грибної та бактеріальної інфекції. Причому ріст активності антиоксидантних ферментів супроводжується збільшенням як локальної, так і системної стійкості рослин до грибної та бактеріальної інфекції [198—200].

Відомо, що деякі стимулятори росту діють як елісатори. Наприклад, хітозан, хітодекстрин, які запропоновано як біопестициди для обробки насіння і обприскування розсади [187]. Стимулятори росту на основі продуктів термофільного метанового бродіння, морських водоростей, біогумусів індукують стійкість рослин до хвороб [189—191]. Відомо також, що елісатори індукують захисні реакції у дуже малих концентраціях (10^{-7} — 10^{-12} М), причому більшість елісаторів неспецифічні [192]. Препарат АОК-М індукує збільшення активності антиоксидантних ферментів, має ростостимулюючі властивості і знижує загальну ураженість насіння фітопатогенами. Причому ефективною є мала концентрація — 0,004% за дистинолом. Це дає змогу припустити, що препарат АОК-М при передпосівній інкрустації насіння пшениці озимої виконує функції неспецифічного елісатора.

Таким чином, препарат АОК-М при сумісному застосуванні з фунгіцидом підсилює захисну дію фунгіциду проти захворювань пшениці озимої. Застосування АОК-М сумісно з половинною нормою фунгіциду зменшувало захворюваність рослин порівняно з варіантом обробки повною нормою самого фунгіциду.

Результати, викладені у цьому розділі повністю опубліковано у фахових виданнях [228—231, 235].

РОЗДІЛ 5
ЕФЕКТИВНІСТЬ ЗАСТОСУВАННЯ АНТИОКСИДАНТНОГО ПРЕПАРАТУ
АОК-М ДЛЯ ПЕРЕДПОСІВНОЇ ІНКРУСТАЦІЇ НАСІННЯ
ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ

5.1. Польова схожість та кількість рослин на час фази кушіння

Дослідження показали, що передпосівна інкрустація насіння препаратом АОК-М підвищувала його польову схожість на 11%(абс.) (табл. 5.1).

Таблиця 5.1

Польова схожість насіння пшениці озимої (%), та кількість рослин (шт/м²) на час проходження фази кушіння ($\bar{M} \pm m$, n₁ = 5, n₂ = 8)

Варіант обробки	Польова схожість, %				Кількість рослин (шт./м ²)
	2003 р.	2004 р.	2005 р.	Середнє за 3 роки	Середнє за 3 роки
1. Контроль (вода)	70,5±4,2	77,8±5,0	76,8±4,6	75,0±1,3	343,2±12,4
2. Фундазол (1,5 кг/т)	68,5±3,8	72,4±2,9	73,5±3,0	71,5±1,1	341,8±10,3
3. Фундазол (3 кг/т)	62,9±4,2*	67,4±3,6*	64,8±3,1*	65,0±0,8*	358,6±14,8
4. АОК-М (0,004%)	82,7±3,6* ^{аб}	89,6±3,3* ^{аб}	85,7±2,9* ^{аб}	86,0±1,2* ^а б	404,2±12,8* ^{аб}
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	82,5±2,9* ^{аб}	88,7±3,0* ^{аб}	86,6±2,5* ^{аб}	85,9±1,2* ^а б	407,8±12,4* ^{аб}
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	79,5±3,2* ^{аб}	86,5±3,0* ^{аб}	82,7±2,9 ^{аб}	82,9±1,1* ^а б	422,4±7,2* ^{аб}
7. Марс-1 (2%)	63,9±3,6	70,2±3,0	66,0±2,8	66,7±0,7* ^а	323,4±11,1
8. Марс-1 (2%)+ фундазол (1,5 кг/т)	68,7±3,8	72,8±3,4	70,9±3,2	70,8±1,2* ^б	346,8±11,3
9. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	68,3±2,9	75,1±2,5	70,1±2,6	71,2±1,1* ^б	360,0±11,3

*- різниця істотна з контролем; ^а- з варіантом 2; ^б — з варіантом 3.

Обробка насіння препаратом АОК-М сумісно з протруйником фундазол (50% з.п.) у половинній та повній нормах істотно підвищує його польову схожість, як відносно варіантів з передпосівною обробкою самим лише протруйником (на 14,4—17,9% абс.), так і відносно варіантів з передпосівною обробкою прилипачем Марс-1 сумісно з протруйником (на 11,7—15,1% абс.).

Треба відмітити, що за сумісного застосування з повною нормою фундазолу препарат Марс-1 підвищував польову схожість відносно варіанту обробки самим лише протруйником на 6,2% (абс.). Тобто препарати АОК-М і Марс-1 стимулюють польову схожість насіння пшениці озимої і знімають фітотоксичну дію протруйника за сумісного застосування з ним.

За дії препарату АОК-М (0,004%) також підвищувалась кількість рослин пшениці озимої (шт./м²) на час проходження фази кущіння (див. табл. 5.1), відповідно, на 17,2% відносно контролю і на 24,4% відносно варіанту з передпосівною обробкою препаратом Марс-1. За сумісного застосування препарату АОК-М з фундазолом кількість рослин на час проходження фази кущіння збільшувалась на 18% відносно варіанту з обробкою самим лише протруйником і на 17% відносно сумісного застосування протруйника з Марс-1. Обробка препаратом Марс-1 сумісно з протруйником не давала суттєвої різниці за станом посівів відносно обробки самим лише протруйником. Таким чином, препарат АОК-М виявляє протекторну дію на рослини пшениці озимої, суттєво підвищуючи польову схожість та кількість рослин (шт./м²) на час проходження фази кущіння. Препарат Марс-1 суттєвого впливу на стан посівів не виявив.

5.2. Урожайність і якість зерна за умов передпосівної інкрустації насіння пшениці озимої антиоксидантами

Дослідження показали, що обробка насіння АОК-М сумісно з половинною та повною нормами протруйника збільшувала продуктивну кущистість на 28—31% відносно варіантів з обробкою лише протруйником (табл. 5.2).

Структура врожаю пшениці озимої за різних варіантів передпосівної інкрустації (середнє за 3 роки) ($\bar{M} \pm m$, n = 8)

Варіант обробки	Продуктивна куцистість	Висота рослин (см)	Довжина колоса (см)	Число зерен у колосі (шт.)	Маса 1000 зерен (г)
1. Контроль (вода)	1,33±0,06	95,7±1,0	7,3±0,1	21,8±0,3	36,3±1,7
2. Фундазол (1,5 кг/т)	1,40±0,05	101,5±0,9*	7,4±0,1	22,6±0,2	37,1±1,5
3. Фундазол (3 кг/т)	1,50±0,07*	100,3±0,8*	7,6±0,1*	23,6±0,1*	39,1±1,3
4. АОК-М (0,004%)	1,81±0,08* ^{аб}	110,3±1,3* ^{аб}	8,2±0,1* ^{аб}	22,8±0,3*	41,3±0,7*
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	1,84±0,06* ^{аб}	113,3±1,1* ^{аб}	8,3±0,1* ^{аб}	23,7±0,3*	42,5±0,7* ^а
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	1,92±0,06* ^{аб}	109,2±0,9* ^{аб}	8,9±0,1* ^{аб}	24,0±0,1* ^а	44,3±0,8* ^{аб}
7. Марс-1 (2%)	1,32±0,06	97,7±1,3	7,4±0,1	21,4±0,7	37,8±0,6
8. Марс-1 (2%) + фундазол (1,5 кг/т)	1,34±0,06* ^{аб}	102,8±1,2*	7,5±0,1	22,4±0,6	38,8±0,5
9. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	1,53±0,04* ^а	102,0±1,7*	7,7±0,1*	23,5±0,2*	40,5±0,5*

* — різниця істотна з контролем; ^а — з варіантом 2; ^б — з варіантом 3.

Найбільшою в досліді була продуктивна куцистість у варіанті сумісного застосування АОК-М та повної норми протруйника — 1,92.

Звертає на себе увагу, що продуктивна куцистість за передпосівної обробки насіння АОК-М сумісно з половинною нормою фундазолу була вищою відносно варіанту з обробкою насіння самим лише фундазолом у повній нормі (на 23%). Препарат Марс-1 за сумісного застосування, як із повною, так і з половинною нормою фунгіциду, на продуктивну куцистість пшениці озимої не впливав.

Висота рослин (див. табл. 5.2) була найбільшою у варіанті з передпосівною інкрустацією насіння АОК-М сумісно з половинною нормою протруйника – на 17,6 см вище контролю і на 10,5 — 11,8 см вище варіантів з передпосівною обробкою Марс-1 сумісно з фундазолом і самим лише фундазолом. За передпосівної обробки самим лише АОК-М висота рослин була, відповідно, на 12,6—14,6 см вище контролю і варіанту з обробкою Марс-1.

Середня довжина колоса (див. табл. 5.2) за обробки насіння АОК-М була більшою на 0,9 см відносно контролю, а у варіантах з передпосівною інкрустацією АОК-М сумісно з протруйником була вищою порівняно з варіантами обробки самим лише протруйником у половинній та у повній нормах, відповідно, на 0,9—1,3 см. Препарат Марс-1 суттєво на середню довжину колоса не впливав.

Число зерен у колосі (див. табл. 5.2) за різними варіантами передпосівної інкрустації було, практично, однаковим.

Відмічено зростання маси 1000 зерен (див. табл. 5.2): у варіанті АОК-М — на 5,0 г відносно контролю; у варіантах сумісної обробки АОК-М з протруйником відносно варіантів з обробкою самим лише протруйником – на 5,2—5,4 г; відносно варіантіу марс-1 з протруйником – на 3,7—3,8 г. Марс-1, практично, не впливав на масу 1000 зерен.

За передпосівної обробки насіння АОК-М урожайність була на 13,9 ц/га більшою від контрольного варіанту. При сумісному застосуванні АОК-М з половинною та повною нормами фундазолу врожайність була вищою відносно варіантів обробки самим лише фундазолом у половинній та у повній нормах (табл. 5.3), відповідно на 17,4 та 12,2 ц/га. При зниженні норми витрати протруйника спостерігали зниження врожайності в усіх варіантах дослідів. Але звертає на себе увагу, що при використанні АОК-М сумісно з половинною нормою фундазолу вона була на 5,6 ц/га більшою, ніж за обробки лише повною нормою фундазолу.

Як видно з таблиці 5.4, зерно за передпосівної обробки препаратом АОК-М(0,004%), вирізнялося кращими показниками продовольчих і посівних якостей. Так, натура зерна за дії препарату АОК-М у концентрації 0,004% була на 5,3%

більшою за контрольний варіант, вміст білка і сирі клейковини більшими, відповідно, на 0,7%(абс.) і 1,3%(абс.), а схожість насіння більшою на 6,5%(абс.).

Таблиця 5.3

Урожайність пшениці озимої за різних варіантів передпосівної інкрустації

($\bar{M} \pm m$, $n_1 = 5$, $n_2 = 8$)

Варіант обробки	Урожайність, ц/га			
	2004 р.	2005 р.	2006 р.	Середнє за 3 роки
1. Контроль (вода)	33,5±3,4	40,2±3,0	37,0±3,2	36,9±1,1
2. Фундазол (1,5 кг/т)	40,2±2,0*	46,9±2,2*	43,4±2,1	43,5±1,4*
3. Фундазол (3 кг/т)	50,4±2,3 ^а	58,8±2,5 ^а	56,6±2,2	55,3±1,5 ^а
4. АОК-М (0,004%)	45,2±2,7*	52,7±3,0*	54,6±2,5	50,8±1,7 ^а
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	56,8±2,0 ^{а^б}	63,4±2,5 ^{а^б}	62,5±2,4 ^{а^б}	60,9±1,2 ^{а^б}
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	63,5±2,1 ^{а^б}	70,8±3,0 ^{а^б}	68,2±2,5 ^{а^б}	67,5±1,2 ^{а^б}
7. Марс-1 (2%)	34,2±3,0	40,5±3,2	37,0±2,9	37,2±1,1
8. Марс-1 (2%) + фундазол (1,5 кг/т)	40,8±3,0*	48,1±2,7*	46,3±2,4*	45,1±1,3*
9. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	51,2±2,1 ^а	59,1±2,5 ^а	56,4±2,2 ^а	56,6±1,3 ^а

*- різниця істотна з контролем; ^а- з варіантом 2; ^б — з варіантом 3.

За сумісного використання АОК-М з протруйником натура зерна була на 28,7—32,8 г/л більшою за аналогічні варіанти з обробкою лише протруйником, вміст білка був більшим на 0,8—1,1%, вміст сирі клейковини – на 1,8—2,3%, схожість насіння – на 5,3—5,8% вище.

Таким чином, передпосівна обробка насіння пшениці озимої препаратом АОК-М суттєво збільшувала урожайність; покращувала продовольчі якості зерна та схожість насіння, збільшуючи натуру зерна, вміст у ньому білка і сирі клейковини та схожість насіння. Причому зниження норми витрати протруйника на 50% у комбінації з АОК-

М давало позитивний ефект відносно обробки самим лише протруйником у повній нормі.

Таблиця 5.4

Якість зерна пшениці озимої, одержаного з рослин, що пройшли передпосівну обробку антиоксидантами (середнє за 3 роки) ($\bar{M} \pm m$, n = 8)

Варіант обробки	Натура, г/л	Вміст білку, %	Вміст сирової клейковини, %	Схожість, %
1. Контроль (вода)	739,5±3,4	12,9±0,1	23,0±0,4	88,1±0,9
2. Фундазол (1,5 кг/т)	751,9±3,2*	13,1±0,2	24,4±0,2	89,3±0,8
3. Фундазол (3 кг/т)	759,6±3,5*	13,3±0,1*	25,2±0,2*	90,9±0,7
4. АОК-М (0,004%)	778,7±4,4* ^{аб}	13,6±0,2*	24,3±0,2	94,6±0,8*
5. АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	784,5±3,1* ^{аб}	13,9±0,1* ^{аб}	26,2±0,1* ^а	95,1±0,8* ^{аб}
6. АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	788,3±2,9* ^{аб}	14,4±0,1* ^{аб}	27,5±0,1* ^{аб}	96,7±0,7* ^{аб}
7. Марс-1 (2%)	749,2±5,3*	13,0±0,1	23,2±0,4	88,6±1,2
8. Марс-1 (2%) + фундазол (1,5 кг/т)	758,1±4,2*	13,2±0,2	24,4±0,3	89,4±1,2
9. Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	764,8±3,7* ^а	13,3±0,2*	25,6±0,3*	91,1±1,3

*- різниця істотна з контролем; ^а- з варіантом 2; ^б — з варіантом 3.

5.3. Економічна ефективність застосування препарату АОК-М

Для перевірки даних, отриманих в лабораторних і польових дослідах, було проведено виробничу перевірку ефективності використання препарату АОК-М при вирощуванні пшениці озимої.

У попередніх дослідах було встановлено оптимальну концентрацію препарату АОК-М (0,004% за дистинолом) для підвищення врожайності та поліпшення товарних і посівних якостей зерна пшениці озимої. Тому використовували саме цю концентрацію при проведенні виробничої перевірки, що підтверджується відповідним актом (див. додаток В). Найвищий ефект давало сумісне застосування АОК-М (0,004%) з повною нормою протруйника. Тому для передпосівної

інкрустації насіння використовували композицію АОК-М (0,004%) з протруйником «Реал» у повній нормі (200г/т).

Дані, наведені у табл. 5.5, вказують на те, що передпосівна інкрустація насіння пшениці озимої препаратом АОК-М сумісно з протруйником сприяла зростанню врожайності на 5,2 ц/га і натури зерна на 20 г/л.

Таблиця 5.5

Економічна ефективність використання препарату АОК-М при вирощуванні пшениці озимої

Показник	Одиниця	Варіант	
		дослідний	контрольний
Площа	га	25	25
Урожайність	ц/га	49,4	44,2
Натура	г/л	780	760
Вміст білка	%	13	13
Вміст сирої клейковини	%	25	24
Вологість	%	15,0	14,9
Реалізаційна ціна 1 т зерна	грн	680	680
Вартість додаткової продукції	грн/га	354	
Загальні виробничі витрати	грн	65536	65417
У тому числі: заробітна плата	грн	1908	1908
вартість посівного матеріалу	грн	10000	10000
вартість пального	грн	8782	8568
вартість мінеральних добрив	грн	6750	6750
вартість органічних добрив	грн	2333	2333
вартість отрутохімкатів	грн	10747	10700
амортизаційні відрахування	грн	12338	12338
відрахування на поточний ремонт	грн	6916	6916
витрати на автомобільні перевезення	грн	685	613
накладні витрати	грн	5291	5291
Собівартість 1 т	грн	531	592
Прибуток	грн	18446	9725
Економічний ефект на 25 га	грн	8721	
Рентабельність	%	28	15

Вміст білка, сирої клейковини та вологість за дії препарату АОК-М, практично, не відрізнялись від контролю. За показниками якості зерно було віднесено до

третього класу, і ціна за 1т була однаковою у дослідному і у контрольному варіантах—680 грн. Але за рахунок прибавки врожайності у дослідному варіанті одержали додаткову продукцію на суму 354 грн/га. Загальні виробничі витрати у дослідному варіанті були всього на 119 грн більшими від контрольного варіанту за рахунок вартості препарату АОК-М та витрат на автомобільні перевезення додаткової продукції.

Розрахунок економічної ефективності вказує, що застосування препарату АОК-М сумісно з протруйником для передпосівної інкрустації насіння знижує собівартість 1т зерна на 61 грн, тобто на 10%.

Прибуток від реалізації зерна, зібраного з 25 га, у дослідному варіанті був на 8721 грн вищим у порівнянні з контрольним варіантом. А рентабельність вирощування пшениці озимої зростає з 15 до 28%.

Економічна ефективність використання препарату АОК-М при вирощуванні пшениці озимої забезпечується підвищенням врожайності рослин за мінімальних додаткових затрат.

Таким чином, використання препарату АОК-М сумісно з протруйником для допосівної інкрустації насіння пшениці озимої забезпечує отримання економічного ефекту у розрахунку на 25 га у сумі 8721 грн.

Результати виробничої перевірки підтвердили дані лабораторних і польових дослідів, що дозволяє рекомендувати використання препарату АОК-М у концентрації 0,004% за дистинолом з метою збільшення врожайності пшениці озимої.

Результати, викладені у цьому розділі опубліковано у фахових виданнях [226, 235].

ВИСНОВКИ

У дисертації наведено теоретичне узагальнення і нове вирішення наукового завдання з'ясування впливу передпосівної інкрустації насіння пшениці озимої антиоксидантами на фізіолого-біохімічні процеси в рослинах, стійкість рослин до біотичних і абіотичних стресів, урожайність та якість зерна шляхом встановлення впливу різних концентрацій комплексного антиоксидантного препарату АОК-М на: інтенсивність процесів ліпопероксидації, активність антиоксидантних ферментів та вміст низькомолекулярних антиоксидантів; стан пігментного комплексу; ступінь ушкодження клітинних мембран листків та виживання проростків за дії негативних температур; зараженість фітопатогенами насіння, ступінь ураження хворобами; енергію проростання, схожість, силу росту насіння; урожайність, продовольчу та посівну якість зерна; економічну ефективність вирощування озимої пшениці.

1. Проведене дослідження концентраційної залежності ефективності антиоксидантного препарату АОК-М показало, що у разі застосування його для передпосівної інкрустації насіння озимої пшениці оптимальна концентрація становила 0,004%.
2. Протягом онтогенетичного розвитку в листках рослин, вирощених із інкрустованого насіння, підвищувалася інтенсивність досліджуваних фізіологічних і біохімічних процесів у порівнянні з контролем: вміст хлорофілу *a* збільшувався на 12—17, каротиноїдів — на 86—95, фосфоліпідів — на 26—36, вітаміну Е — на 30—70%; зростала активність антиоксидантних ферментів (супероксиддисмутази — у 2,0—3,8, каталази — у 1,6—1,8, пероксидази — у 1,2—2,1 раза), що супроводжувалося зниженням вмісту малонового діальдегіду у 1,9—2,2 раза.
3. Встановлено холодо- та кріопротекторну властивість препарату АОК-М, який сприяв збільшенню виживання проростків завдяки накопиченню в листках цукрів, фосфоліпідів, вітаміну Е, а зростання активності антиоксидантних ферментів забезпечило зменшення низькотемпературних пошкоджень клітинних мембран у 1,7—3,1 раза відносно контролю.

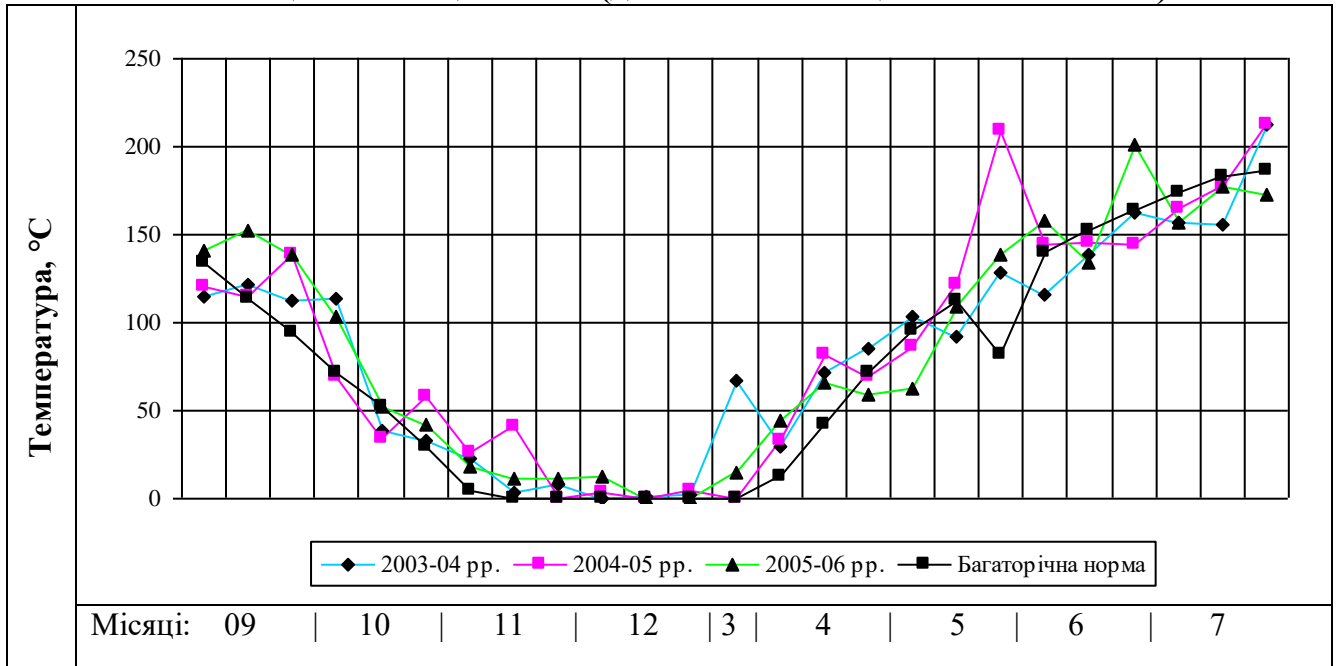
4. Застосування препарату зменшує зараженість насіння фітопатогенами на 25%, а у комбінації з половинною нормою фунгіциду фундазолу пригнічує патогенну мікрофлору насіння на рівні з фунгіцидом у повній нормі.
5. У рослин, вирощених із обробленого препаратом АОК-М насіння, спостерігалось істотне зменшення уражуваності: септоріозом — на 50, альтернаріозом — на 60, фузаріозом колосу — на 32, корневими гнилями — на 47%. Ще кращий результат досягається у разі додаткового застосування половинної норми фундазолу.
6. Обробка насіння препаратом АОК-М позитивно впливала на процеси росту, розвитку і дозрівання озимої пшениці, що проявилось у зростанні польової схожості на 11%, кількості рослин на 1 м² — на 17,2%, продуктивної кущистості — на 36%, висоти рослин — на 14,6 см, довжини колоса — на 0,9 см та маси 1000 зерен — на 5 г відносно контролю.
7. Урожайність озимої пшениці у разі застосування препарату АОК-М збільшувалась на 12,2 ц/га, натура зерна — на 5,3, вміст білка і сирої клейковини у зерні — відповідно на 0,7 і 1,3% порівняно з контролем.
8. Економічний ефект від використання препарату АОК-М склав 349 грн/га за рахунок зниження собівартості зерна на 61 грн/т і підвищення рентабельності вирощування озимої пшениці на 13%.
9. За результатами досліджень в Управління з питань безпеки хімічних речовин Міністерства екології та природних ресурсів України подано заявку на реєстрацію препарату АОК-М як регулятора росту рослин.

Додаток А

Метеорологічні умови вегетаційних періодів 2003-04, 2004-05, 2005-06 рр.

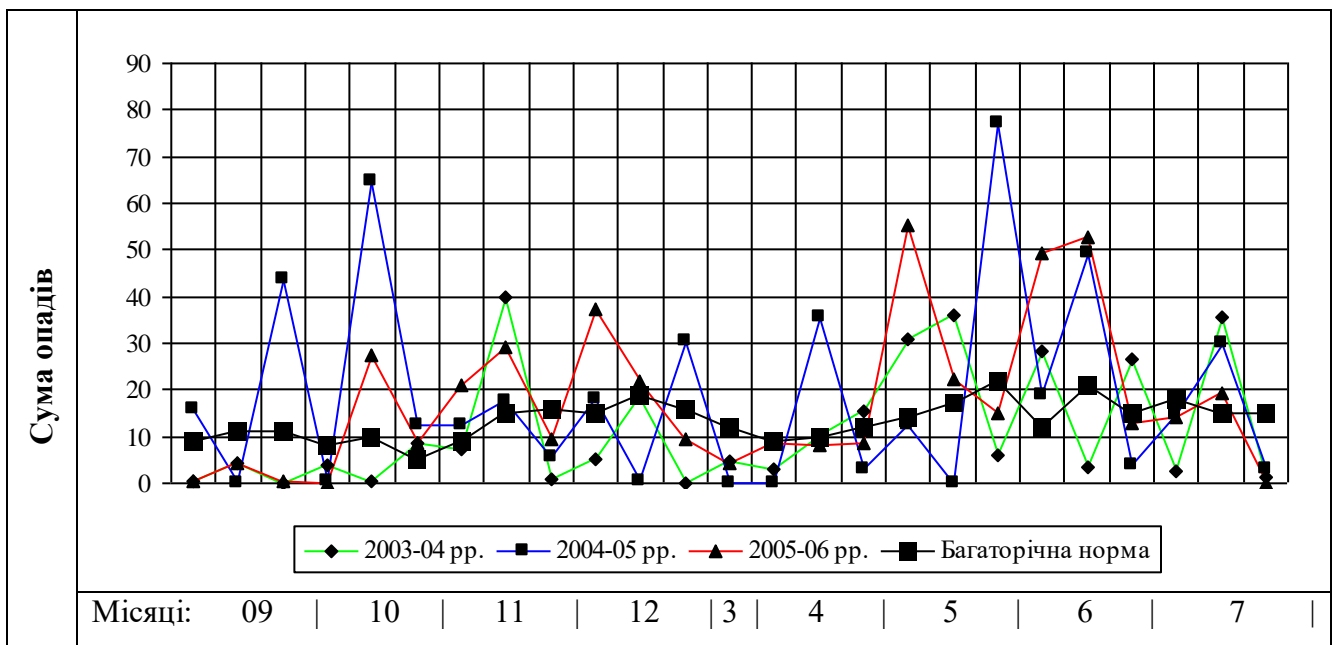
Таблиця А.1

Сума ефективних середньодобових температур повітря протягом періоду вегетації пшениці озимої (дані метеостанції м. Мелітополь)



Таблиця А.2

Сума опадів протягом періоду вегетації пшениці озимої (дані метеостанції м. Мелітополь)



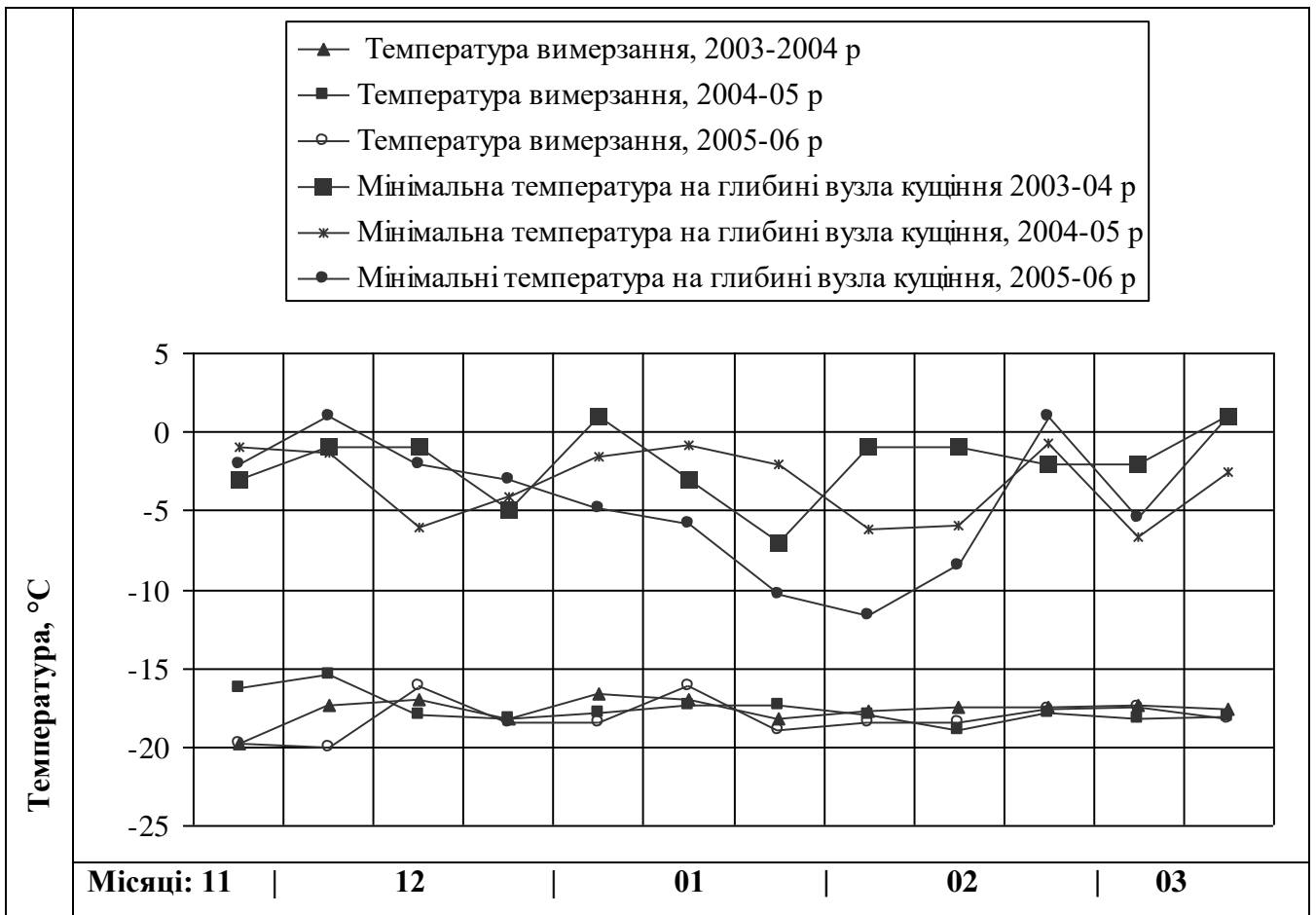
Таблиця А.3

**Гідротермічний коефіцієнт за окремі місяці вегетаційних періодів
2003-04 рр., 2004-05 рр., 2005-06 рр.**

Веgetаційні періоди			Місяці
2003-04 рр.	2004-05 рр.	2005-06 рр.	
0,13	1,59	0,13	Вересень
0,68	4,78	1,83	Жовтень
1,55	2,10	1,49	Квітень
2,24	2,14	3,18	Травень
1,40	1,65	2,32	Червень
0,75	0,86	0,65	Липень

Таблиця А.4

**Критична температура вимерзання пшениці озимої (прогноз)
та мінімальна зареєстрована температура на глибині вузла кущіння
(дані метеостанції м. Мелітополь)**



Додаток Б

Ступінь ураження рослин пшениці озимої хворобами

Таблиця Б.1

Ступінь ураження рослин пшениці озимої септоріозом, %

Варіант обробки	2003-04 рр.	2004-05 рр.	2005-06 рр.	Середнє за 3 роки
Контроль (вода)	6.8	3.2	4.9	5,0
Фундазол (1,5 кг/т)	4.2	0.8	2.4	2.5
Фундазол (3 кг/т)	0	0	0	0
АОК-М (0,004%)	3.6	1.4	2.6	2.5
АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	0	0	0	0
АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	0	0	0	0
Марс-1 (2%)	7.3	4.3	5.7	5.8
Марс-1 (2%) + фундазол (1,5 кг/т)	5	1.6	3.4	3.3
Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	2.8	0.6	1.8	1.7
<i>НІР</i> ₀₅	2,8	1,5	2,2	

Таблиця Б.2

Ступінь ураження рослин пшениці озимої альтернаріозом, %

Варіант обробки	2003-04 рр.	2004-05 рр.	2005- 06 рр.	Середнє за 3 роки
Контроль (вода)	18.2	15.8	17.2	17,0
Фундазол (1,5 кг/т)	6.4	3	4.8	4,7
Фундазол (3 кг/т)	1.1	0.3	0.8	0,7
АОК-М (0,004%)	7.4	6	6.8	6,7
АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	0	0	0	0
АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	0	0	0	0
Марс-1 (2%)	16.6	14	15.4	15,3
Марс-1 (2%) + фундазол (1,5 кг/т)	6.3	2.3	4.4	4,3
Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	2	0	1.1	1,0
<i>НІР</i> ₀₅	6,8	6,2	6,2	

Таблиця Б.3

Ступінь ураження рослин пшениці озимої фузаріозом колоса, %

Варіант обробки	2004 р.	2005 р.	2006 р.	Середнє за три роки
Контроль (вода)	15.7	14.3	15.1	15,0
Фундазол (1,5 кг/т)	3.8	3.2	3.6	3,5
Фундазол (3 кг/т)	0	0	0	0
АОК-М (0,004%)	11.6	8.8	10.3	10,2
АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	0	0	0	0
АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	0	0	0	0
Марс-1 (2%)	16.1	14.9	15.6	15,5
Марс-1 (2%) + фундазол (1,5 кг/т)	4.7	2.9	3.9	3,8
Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	1.2	0.4	0.9	0,8
<i>НІР</i> ₀₅	6,8	6,2	6,1	

Таблиця Б.4

Ступінь ураження рослин пшениці озимої кореневими гнилями у фазі колосіння, %

Варіант обробки	2004 р.	2005 р.	2006 р.	Середнє за три роки
Контроль (вода)	6.6	5.9	7.1	6,5
Фундазол (1,5 кг/т)	4.4	4	4.6	4,3
Фундазол (3 кг/т)	0	0	0	0
АОК-М (0,004%)	3.6	2.9	4.1	3,5
АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	0	0	0	0
АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	0	0	0	0
Марс-1 (2%)	5.6	4.7	6.3	5,5
Марс-1 (2%) + фундазол (1,5 кг/т)	4.4	3.9	4.7	4,3
Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	0.3	0	0.4	0,2
<i>НІР</i> ₀₅	2,7	2,4	2,8	

Таблиця Б.5

Ступінь ураження рослин пшениці озимої корневими гнилями у фазі повної стиглості зерна, %

Варіант обробки	2004 р.	2005 р.	2006 р.	Середнє за три роки
Контроль (вода)	14.9	13.5	16.1	14,8
Фундазол (1,5 кг/т)	6.8	6.3	7.1	6,7
Фундазол (3 кг/т)	3.9	3.5	4.1	3,8
АОК-М (0,004%)	7.9	7.1	8.5	7,8
АОК-М (0,004%) + фундазол (1,5 кг/т)	2.4	1.7	2.9	2,3
АОК-М (0,004%) + фундазол (3 кг/т)	2.1	1.3	2.7	2,0
Марс-1 (2%)	12.4	11.6	13	12,3
Марс-1 (2%) + фундазол (1,5 кг/т)	6.6	6.1	6.9	6,5
Марс-1 (2%) + фундазол (3 кг/т)	3.8	3.3	4.1	3,7
<i>НІР</i> 05	4,4	4,2	4,4	

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Литвиненко М.А. Теоретичні основи та методи селекції озимої м'якої пшениці на підвищення адаптивного потенціалу для умов Степу України: Автореф. дис. ... д-ра с.-г. наук. — К., 2001. — 47 с.
2. Лыфенко С.Ф., Ериняк Н.И., Нарган Т.П. Селекция сортов озимой мягкой пшеницы интенсивного типа // Зб. наук. праць СГІ — НАЦ НАІС. — 2002. — Вип. 3 (43). — С. 12—21.
3. Санин С.С. Повысить уровень фитосанитарной безопасности страны // Защита и карантин растений. — 2000. — № 12. — С. 3—7.
4. Уліч О.Л. Обґрунтування строків сівби нових сортів пшениці озимої // Вісник аграрної науки. — 1999. — № 10. — С. 29—32.
5. Elstner E.F. Activated Oxygen and Free Oxygen Radicals in Pathology: New Insights and Analogies between Animals and Plants // Plant Physiol. Biochem. — 1999. — V. 37. — P. 167—178.
6. Grant J.J., Loake G.J. Role of Reactive Oxygen Intermediates and Cognate Redox Signaling in Disease Resistance // Plant Physiol. — 2000. — V. 124. — P. 21—29.
7. Владимиров Ю.А., Азизова О.А., Деев А.И. и др. Свободные радикалы в живых системах. Итоги Науки и Техники, серия Биофизика, Т.29. — М.: ВИНТИ, 1992. — С. 3—250.
8. Колоша О.І., Рябокляч В.О., Воловик Н.В., Пашковська Ю.В. Ефективність впливу малих доз антиоксидантів термоадаптивної дії на стабілізацію врожайності // Вісник аграрної науки. — 1992. — №1. — С. 14—15.
9. Пономаренко С.П. Українські регулятори росту рослин // Елементи регуляції в рослинництві. — К.: ВВП «Компас», 1998. — С. 10—16.
10. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. — М.: Наука, 2002. — 292 с.

11. Дерябин А.Н., Сальникова Е.Б., Астахова Н.В., Трунова Т.И., Кузнецов Ю.В. Антиоксидантный эффект амбиола на проростки пшеницы сорта Мироновская 808 в связи с морозостойкостью // VI Международная конференция «Биоантиоксидант»: тезисы докладов. — М., 2002. — С. 163—164.
12. Жук О.І., Григорюк І.П., В.О. Варавкін та ін. Вплив препарату «Гарт» на ріст проростків пшениці озимої після температурного стресу // Физиология и биохимия культ. растений. — 2002. — Т.34, №1. — С. 58—62.
13. Нижник Т.П., Григорюк І.П., Михальська Л.М. Інтенсивність пероксидного окислення ліпідів і активність антиоксидантних ферментів у листках картоплі за дії посухи та полістимуліну К // Укр.біохім.журн. — 2004. — 76, № 1. — С.130—135.
14. Куриленко І.М., Палладіна Т.О. Вплив сольового стресу і синтетичних регуляторів росту на активність каталази та пероксидази у проростках кукурудзи // Укр. біохім. журн. — 2005. — Т.77, №6. — С. 86—93.
15. Артющенко П.М. Діагностика фізіологічного стану насіння основних зернових культур і розробка технологічних прийомів поліпшення його якості: Автореф. дис.... канд. біол. наук: 03.00.12 / П.М. Артющенко; Київ. Ун-т ім. Тараса Шевченка. — К., 2003. — 16 с.
16. Биляновская Т.М., Гордиенко Т.К., Деревянко Е.Ю., Илюхин А.В. Влияние передпосевной обработки семян пшеницы и ячменя синтетическим препаратом триман и фунгицидами на ростовые процессы // Регуляторы роста растений у землеробстві: зб. наук. пр. за ред. А.О. Шевченка. — К.: УДНДПТІ «Агро ресурси», 1998. — С. 125—133.
17. Антиоксидантна композиція «АОК-М» для передпосівної обробки насіння сільськогосподарських культур: Пат. № 10460, Україна, 6 А 01 С 1/06 / Заславський О.М., Калитка В.В., Малахова Т.О. — Опубл. 15.08.2005. — Бюл. № 8.
18. Малахова Т.О. Вплив екзогенних антиоксидантів на процеси ліпопероксидації, продуктивність та якість насіння сої // Збірник наук. праць

Луганського національного аграрного університету. — 2006. — №57(80). — С. 68—72.

19. Малахова Т.О., Калитка В.В., Меренков В.В. Адаптивные возможности растений сои при передпосевной обработке семян антиоксидантами. // Сборник науч. трудов КГАТУ. Адаптивное растениеводство — достижения, проблемы, перспективы. — Симферополь. — 2004. — №10. — С. 149—157.

20. Калитка В.В., Покопцева Л.А. Интенсивность перекисидации липидов и формирование системы антиоксидантной защиты в семенах подсолнечника разных сортов // Физиология и биохимия культ. растений. — 2005. — Т.37, №4. — С. 299—304.

21. Покопцева Л.А., Калитка В.В. Вплив антиоксидантів на адаптивні можливості соняшнику в умовах Південного Степу України // Вісник миколаївського державного гуманітарного університету ім. П. Могили. — Миколаїв. — 2004. — Вип. 26, Т.39. — С. 87—91.

22. Покопцева Л.А., Калитка В.В. Вплив антиоксиданту дистинол на формування насіння соняшнику в умовах півдня України // Збірник наук. праць Луганського національного аграрного університету. — 2006. — №57(80). — С. 73—78.

23. Покопцева Л.А., Калитка В.В. Вплив передпосівного обробітку насіння соняшнику дистинолом на якість насіння при зберіганні // Вісник Білоцерківського держ. агр. університету : Збірник наук. праць. — Біла Церква. — 2004. — Вип. 30. — С. 139—147.

24. Горобець Н.М. Ріст та формування продуктивності пшениці озимої при застосуванні азотних добрив і регулятору росту рослин в умовах північного Степу України.: Автореф. дис. ...канд. с.-г. наук: 06.01.09./ Н.М. Горобець; Дніпропетровський державний аграрний університет, м. Дніпропетровськ. — Дніпропетровськ, 1999. — 19 с.

25. Грицаєнко З.М., Леонтюк И.Б. Физиолого-биохимические основы применения Примы и Эмистима С в посевах озимой пшеницы // Материалы

- международной конференции «Radostim 2007», 12—16 июня 2007 г., Киев. — 2007. — С. 188—189.
26. Силаєва А.М. Досягнення і перспективи застосування біорегуляторів рослин у садівництві // Садівництво. — 2005. — Вип.. 57. — С. 472—479.
27. Селье Г. На уровне целого организма. — М.: Наука, 1972. — 122 с.
28. Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме. — М.: Медгиз, 1960. — 254 с.
29. Генкель П.А. Пути и перспективы развития физиологии жаро- и засухоустойчивости культурных растений // С.-х. биология. — 1983. — 1. — 279 с.
30. Генкель П.А. Адаптация растений к экстремальным условиям окружающей среды // Физиол. раст. — 1978. — 25,5. — С. 889—902.
31. Heath R.L., Castillo F.J. Membrane disturbances in response to air pollutants. In: S. Schulte-Hostede, N.M. Darrall, L.W. Blank, A.R. Wellburn, eds, Air Pollution and Plant Metabolism // Elsevier Applied Science. — London, 1988. — P. 55—75.
32. Levitt J. Stress terminology. In: N.C. Turner., P.J. Kramer., eds, Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. — New York, 1980. — P. 437—443.
33. Мусієнко М.М., Таран Н.Ю. Стратегія вивчення адаптивного потенціалу рослинного організму і проблема стійкості // Актуальні проблеми фізіології водного режиму та посухостійкості рослин. — К.: ТОВ “Міжнародна фінансова агенція”. — 1997. — С. 21—25
34. Таран Н.Ю. Адаптаційний синдром рослин в умовах посухи: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук: 03. 00. 12 — фізіологія рослин / Київський національний університет імені Тараса Шевченка. — К., 2001. — 37 с.
35. Foyer C.H., Descourvieres P., Kunert K.J. Protection against oxygen radicals: an important defence mechanism studied in transgenic plants // Plant Cell Environ. 1994. — 17, №2. — P 507—523.

36. Moller I.M. Plant mitochondria and oxidative stress: electron transport, NADPH turnover, and metabolism of reactive oxygen species // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* — 2001. — 52. — P. 561—591.
37. Polle A. Defence against photooxidative damage in plants // *Oxidative stress and the molecular biology of antioxidant defences* / Ed. Scandalious. — Cold Spring Harbour: Cold Spring Harbour Lab. Press, 2000. — P. 623—666.
38. Gaspar T., Penel C., Castillo A., Greppin H. A Two-Step Control of Basic and Acidic Peroxidases and its Signification for Growth and Development // *Physiol. Plant.* — 1985. — V. 64. — P. 418—423.
39. Мерзляк М.Н., Иванова Д.Г., Решетникова И.В., Гужова Н.В., Гольдштейн Н.И. Перекись водорода — индуцированная люминол-зависимая хемилюминесценция раневых дифузатов лисьев картофеля // *Биохимия.* — 1991. — Т.56. — С. 1269—1275.
40. Минибаева Ф.В., Гордон Л.Х. Продукция супероксида и активность внеклеточной пероксидазы в растительных тканях при стрессе // *Физиология растений.* — 2003. — Т. 50, №3. — С.459—464.
41. Мерзляк М.Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки. (Итоги науки и техники. Сер. Физиология растений; Т. 6). — М.: ВИНТИ, 1988. — 166 с.
42. Iba K. Acclimative response to temperature stress in higher plants: Approach to the gene engineering for temperature tolerance // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2002. — 53. — P. 225—245.
43. Prasad T. K., Anderson M.D., Martin B.A., Stewart C.R. Evidence for Chilling-Induced Oxidative Stress in Maize Seedlings and a Regulatory Role for Hydrogen peroxide // *Plant Cell.* — 1994. — V. 6. — P. 65—74.
44. Zhu J.-K. Plant Salt Tolerance // *Trends Plant Sci.* — 2001. — V. 6. — P. 66—71.
45. Pellinen R., Palva T., Kangasjarvi J. Subcellular Localization of Ozone-Induced Hydrogen-Peroxide Production in Birch (*Betula pendula*) Leaf Cells // *Plant J.* — 1999. — V. 20. — P. 349—356.

46. Аверьянов А.А., Лапикова В.П., Николаев О.Н., Степанов А.И. Зависящая от активированного кислорода защита риса от пирикулярриоза с помощью рибофлавина и розеофлавина // Биохимия. — 2000. — Т. 65. — С. 1530—1537.
47. Baker C.J., Orlandi E.W. Active Oxygen in Plant Pathogenesis // *Annu. Rev. Phytopathol.* — 1995. — V. 33. — P. 299—321.
48. Барабой В.А., Брехман И.И., Голотин В.Г., Кудряшов Ю.Б. Перекисное окисление и стресс. — СПб.: Наука, 1992. — 148 с.
49. Меерсон Ф.З. Общий механизм адаптации и роль в нем стресс-реакции, основные стадии процесса // Физиология адаптационного процесса. — М.: Наука, 1986. — С. 77 — 123.
50. Нонхибел Д., Теддер Д., Уолтон Д. Радикалы. — М.: Мир, 1982. — 266 с.
51. Прайор У. Свободные радикалы в биологии. — М.: Мир, 1979. — 328 с.
52. Журавлёв А.И. Развитие идей Б.Н. Тарусова о роли цепных процессов в биологии. — В кн.: Биоантиокислители в регуляции метаболизма в норме и в патологии. — М., 1982. — С. 3—36.
53. Sakaki T. Photochemical oxidants: toxicity // *Responses of plant metabolism to air pollution and global change* / Eds. L.J. De Kok, J. Stulen. — Leiden, The Netherlands: Backhuys Publ., 1998. — P. 117—129.
54. Filek M., Baczek R., Niewedomska E. et al. Effect of high temperature treatment of *Vicia faba* roots on the oxidative stress enzymes in leaves // *Acta biochim. pol.* — 1997. — 44, №2. — P. 315 — 321.
55. Pastori G., Foyer C. Common components, network, and pathways of cross-tolerance to stress. The central role of redox and abscisic acid-mediated controls // *Plant Physiol.* — 2002. — 129, №6. — P. 460—468.
56. Shirasu K., Schulze-Lefert P. Regulators of Cell Death in Disease Resistance // *Plant Mol. Biol.* — 2000. — V. 44. — P. 371—385.
57. Jabs T. Reactive oxygen intermediates as mediators of programmed cell death in plants and animals // *Biochem. Pharmacol.* — 1999. — V. 57. — P. 231—245.

58. Harman D. Free radical theory of aging // *Mutat. Res.* — 1992. — V. 275. — P. 257–266.
59. Albert F.G., Bennet L.W., Anderson A.J. Peroxidase associated with the root surface of *Phaseolus vulgaris* // *Can. J. Bot.* — 1986. — V. 64. — P. 573–578.
60. Kendall E.J. and McKersie B.D. Free radical and freezing injury to cell membranes in winter wheat (superoxide, phospholipide-esterification) // *Physiol. Plant.* — 1989. — V. 76. — P. 86–94.
61. Tao D.L., Jin Y.H. and Du Y.J. Response of organic-free-radicals production in overwintering conifer needles to low temperature and light // *Chinese J. App. Ecol.* — 1992. — V. 3. — P. 120–124.
62. Tao D.L., Oquist G. and Wingsle G. Active oxygen scavengers during cold acclimation of Scots pine seedlings in relation to freezing tolerance // *Cryobiology.* — 1998. — V. 37. — P. 38–45.
63. Hodgson R.A. and Raison J.K. Superoxide production by thylakoids during chilling and its implication in the susceptibility of plants to chilling-induced photoinhibition // *Planta.* — 1991. — V. 183. — P. 222–228.
64. Лукаткин А.С. Вклад окислительного стресса в развитие холодового повреждения в листьях теплолюбивых растений. 1. Образование активированных форм кислорода при охлаждении растений // *Физиология растений.* — 2002. — Т. 49. — С. 697–702.
65. Bridger G.M., Yang W., Falk D.E., McKersie B.D. Cold-acclimation increases tolerance of activated oxygen in winter cereals. // *Plant Physiol.* -1994. — V. 144. — P. 235–240.
66. Parkin K.L. et al. Chilling Injury. A review of possible mechanisms // *J. Food Biochem.* — 1989. — V. 13. — P. 127–153.
67. Wilson D.O., McDonald M.B.Jr. The lipid peroxidation model of seed aging // *Seed Sci. Technol.* — 1986. — V. 14. — P. 269–300.
68. Китлаев Б.Н., Газиев м.М., Гапоненко В.И. Биофизические аспекты природы морозоустойчивости растений. – В кн.: Сверхслабые свечения в медицине и всельском хозяйстве. — М.: Изд-во МГУ. — 1974. — С. 143–144.

69. Китлаев Б.Н., Гапоненко В.И. Особенности хемилюминесцентных реакций растений, характеризующих их термоустойчивость. — В кн.: Материалы четвертого биофиз. Конгр. М.: Наука. — 1972. — С. 342—343.
70. Жиров В.К., Мерзляк М.Н., Кузнецов Л.В. Перекисное окисление мембранных липидов холодостойких растений при повреждении отрицательными температурами // Физиология растений. — 1982. — Т. 29. — С. 1045—1053.
71. Карасёв Г.С. Перекисное окисление липидов и применение антиоксидантов для повышения морозоустойчивости яровой пшеницы.: Автореф. дис....канд. биол. наук: 03.00.12./Г.С. Карасёв; Институт физиологии растений АН УССР, г. Киев. — К., 1985. — 16 с.
72. Капустян А.В. Изоферментний склад пероксидази озимих зернових за умов низькотемпературного стресу.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.12/ А.В. Капустян; Київ. ун-т ім. Тараса Шевченка. — К., 2002. — 16 с.
73. Бурлакова Е.Б., Храпова Н.П. Перекисное окисление липидов мембран и природные антиоксиданты // Успехи медицинской химии. — 1985. — Т. 54(9). — С. 1540—1555.
74. Владимиров Ю.А, Арчаков А.И. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. — М.: Наука, 1972. — 273 с.
75. Galliard T. The enzymic degradation of membrane lipids in higher planta / Ed. L. — A. Appelqvist, C.Liljenberg. — Amsterdam N.Y., Oxford: North Holl. Biomed. Press. — 1979. — P. 121—132.
76. Hatanaka A., Kajiwara T., Sekiya J. Enzymic oxygenative cleavage reaction of linolenic acid in leaves — chloroplastic lipoxygenase and fatty acid hydroperoxide lyase in tea leaves // Metabolism, Structure and Function of Plant Lipids / Ed. P.K. Stumpf, J.B. Mudd, W.D. Ned. — N.Y., London: Plenum Press, 1987. — P. 391—398.
77. Vick B.A., Zimmerman D.C. The lipoxygenase pathway // The Metabolism, Structure, and Function of Plant Lipids / Ed. P.K. Stumpf, J.B. Mudd, W.D. Nes. — N.Y., L.: Plenum Press. — 1987. — P. 383—390.

78. Hatefi Y., Hanstein W. G. Lipid oxidation in biological membranes. I. Lipid oxidation in submitochondrial particles and microsomes induced by chaotropic agents // *Arch. Biochem. and Biophys.* — 1970. — V. 138, №1. — P. 73—86.
79. Владимиров Ю.А. Свободнорадикальное окисление липидов и физические свойства липидного слоя биологических мембран // *Биофизика.* — 1987. — Т. 32(5). — С. 830—844.
80. Дмитриев Л.Ф., Верховский М.М. О механизме взаимодействия токоферола с перекисными радикалами//*Биохимия.* — 1990. — 55,№11. — С.2025—2030.
81. Донченко Г.В., Кузьменко И.В., Коваленко В.Н., Куница Н.И. Сравнительное изучение взаимодействия α -токоферола и синтетического антиоксиданта на процессы дыхания и окислительного фосфорилирования в митохондриях печени крыс // *Биохимия.* — 1983. -48,№6. — С.998—1005.
82. Донченко Г.В. Биохимия убихинона/Q/. — Киев:Наук.думка, 1988. — 240с
83. Иванов И.И., Мерзляк М.Н., Тарусов Б.Н. Витамин Е, биологическая роль в связи с антиоксидантными свойствами // *Биоантиокислители.* — М.: Наука, 1975. — Т.52. — С. 30—52.
84. Ланкин В.З. Ферментативное перекисное окисление липидов//*Укр.биохим.журн.* — 1984. — 56, №3. — С.317—331.
85. Петрович Ю.А., Гуткин Д.В. Глутатионпероксидазы в системе антиоксидантной защиты мембран // *Патолфизиол. и эксперим. тер.* — 1981. — №5. — С.76—78.
86. Петрович Ю.А., Подорожная Р.П. Селеноэнзимы и другие селенопротеиды, их биологическое значение//*Успехи совр.биол.* — 1981. — 81, №1. — С.127—144.
87. Поберезкина Н.Б., Осинская Л.Ф. Биологическая роль супероксиддисмутазы//*Укр.биохим.журн.* — 1989. — 61, №2. — С.14—27.

88. Меерсон Ф.З. Общий механизм адаптации и роль в нем стресс-реакции, основные стадии процесса // Физиология адаптационного процесса. — М.: Наука, 1986. — С. 77—123.
89. Halliwell В. The antioxidant paradox // *Lancet*. — 2000. — V. 355. — P. 1179 — 1180.
90. Зенков Н.К., Ланкин В.З., Меньщикова Е.Б. Окислительный стресс. Биохимический и патофизиологический аспекты. — М.: Наука/Интерпериодика, 2001. — 340 с.
91. Foyer С.Н., Harbinson J. Relationships between antioxidant metabolism and carotenoids in the regulation of photosynthesis // *The photochemistry of carotenoids* / Eds. H.A. Frank, A.J. Young, R.J. Cogdell. — Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 1999. — P. 305—325.
92. Frank H. A. Cogdell R.J. Photochemistry and function of carotenoids in photosynthesis // *Carotenoids in photosynthesis* / Eds Young A., Britton G. London: Chapman and Hall, 1993. — P. 253—315.
93. Koyama Y. Structure and function of carotenoids in photosynthetic systems // *J. Photochem. and Photobiol. B. Biol.* — 1991. — 9. — P. 265 — 280.
94. Edge R., McGarvey D.J., Truscott T.G. The carotenoids as antioxidants – a Review // *Photochem. Photobiol. Ser. Biol.* — 1997. — V. 41. — P. 189—200.
95. Edge R., Truscott T.G. Carotenoids radicals and the interaction of carotenoids with active oxygen species // *Photochemistry of carotenoids* / Eds Frank H. A. et al. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1999. — P. 223—234.
96. Huang L., Haug A. Regulation of membrane lipid fluidity in *Acholeplasma laidlawii*: Effect of carotenoid pigment content // *Biochim. Biophys. Acta.* — 1974. — V. 352. — P. 361—370.
97. Таран Н.Ю., Светлова Н.Б., Оканенко О.А. та ін. Регулятори росту у формуванні адаптивних реакцій рослин до посухи // *Вісник аграрної науки.* — 2004. — № 8. — С. 29—32.

98. Чудинова В.В., Алексеев С.М., Захарова Е.И., Евстигнеева Р.П. Перекисное окисление липидов и механизм антиоксидантного действия витамина Е // *Биоорг. Химия*. — 1994. — №10. — С. 1029—1046.
99. Зенков Н.К., Кандалинцева Н.В., Ланкин В.З., Меньщикова Е.Б., Присянко А.Е. Фенольные биоантиоксиданты. — Новосибирск: СО РАМН, 2003. — 328 с.
100. Красновский А.А. Синглетный кислород в фотосинтезирующих организмах // *Ж. Всес. химич. о-ва*. — 1986. — №31. — С. 562—567.
101. Кузьменко И.В., Клименко Е.П., Алексеев С.М. и др. Влияние α -токоферола и его аналогов на стабильность мембран митохондрий *in vitro* // *Биол. Мембраны*. — 1994. — Т.11, № 2. — С.169—173.
102. Кения М.В., Лукаш А.И., Гуськов Е.П. Роль низкомолекулярных антиоксидантов при окислительном стрессе // *Успехи современной биологии*. — 1993. — 113.№4.С. 456—470.
103. McCord J.M., Fridovich I. Superoxide dismutase. An enzymatic function for erythrocyte (homocuprein) // *J. Biol. Chem.* — 1969. — 244, № 22. — P. 6049—6055.
104. Forman H.J., Fridovich I. On the stability of bovine superoxide dismutase. The effects of metals // *J. Biol. Chem.* — 1973. — 248, N 8. — P. 2645—2549.
105. Allen R.D., Webb R.P., Schake S.A. Use of transgenic plants to study antioxidant defenses // *Free Radic. Biol. Med.* — 1997. — 23, № 3. — P. 473—479.
106. Stajner D., Kevrelan S., Gasic O., Saric Z. Induction of antioxidant enzyme activities and pigment content in wheat as a result of nitrogen supply and inoculation with *Azotobacter chroococcum* // *Cereal Res. Commun.* — 1997. — 25, № 4. — P. 1007—1010.
107. Halliwell B. Oxygen-derived species and herbicide action // *Physiol. Plant.* — 1984. — 15, № 1. — P. 21—24.

108. Biemelt S., Keetman U., Albrecht G. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings // *Plant Physiol.* — 1998. — 116, N 3. — P. 651—658.
109. Mishra N., Mishra R.K., Singhal G.S. Changes in activities of antioxidant enzymes during exposure of intact wheat leaves to strong visible light at temperatures in the presence of protein synthesis inhibitors // *Plant Physiol.* — 1993. — 102, № 2. — P. 903—910.
110. Miyake C., Asada K. Thylakoid-bound ascorbate-peroxidase in spinach chloroplasts and photoreduction of its primary oxidation product monodehydroascorbate radicals in thylakoids // *Plant and Cell Physiol.* — 1998. — 33, N 4. — P. 541—553.
111. Kwon S.-I., Anderson A.J. Differential production of superoxide dismutase and catalase isozymes during infection of wheat by a *Fusarium proliferatum* – like fungal isolate // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* — 2001. — 58, № 2. — P. 73—81.
112. Wang C.Y. Effect of temperature preconditioning on catalase, peroxidase and superoxide dismutase in chilled zucchini squash // *Postharvest Biol. Technol.* — 1995. — V.5, P. 67—76.
113. Shen W.Y., Nada K., Tachibana S. Effect of cold treatment on enzymatic antioxidant activities in leaves of chilling-tolerant and chilling-sensitive cucumber (*Cucumis sativus L.*) cultivars // *J.Jpn. Soc. Hortic. Sci.* — 1999. — V. 68. — P. 967—973.
114. Метелица Д.И. Моделирование окислительно-восстановительных ферментов. — Минск: Наука и техника. — 1984. — 293 с.
115. Bravo J., Fita I., Gonet P. Structure of Catalases // *Oxidative Stress and Mol. Biol. Antioxidant Defence.* — N.Y.: Cold Spring Harbor, 1997. — P. 407—445.
116. Purvis A.C. Role of alternative oxidase in limiting superoxide production by plant mitochondria // *Physiol. Plant.* — 1997. — 100, №1/ — P. 165—170.
117. Saruyama H., Tanida M. Effect of chilling on activated oxygen-scavenging enzymes in low temperature-sensitive and temperature-tolerant cultivars of rice (*Oryza sativa L.*) // *Plant Sci.* — 1995. V. 109. — P. 105—113.

118. Schmidt, M. and Feierabend, J. Characterization of cDNA nucleotide sequences encoding two differentially expressed catalase isozyme polypeptides from winter rye (*Secale cereale* L.) // *Plant Physiol.* — 2000. — 122. — P. 1457—1465.
119. Полищук Л.К. Значение аскорбиновой кислоты и пигментов коры для морозоустойчивости плодовых растений // *Физиология и биохимия культ. растений.* — 1970. — 2, №2. — С. 198—203.
120. Борзаківська І. В. Підвищення зимостійкості деревних рослин при інтродукції їх на Україні. — К.: Наукова думка, 1973. — 199с.
121. Колоша О.И. Криофитофизиологические механизмы адаптации и устойчивости // *Физиология и биохимия культ. растений.* — 1986. — 18, № 6. — С. 555—567.
122. Willekens H., Chamnongpol S., M. V. Montagu M.V., et all. Role of H₂O₂ and H₂O₂- scavenging enzymes in environmental stress // *Ag. Biotech. News and information.* — 1995. — 7, № 9. — P. 189—197.
123. Scandalios J.G. Isozymes in development and differentiation // *Ann. Rev. Plant Physiol.* — 1974. — 25. — P. 225—258.
124. Asada K. Ascorbate Peroxidase – A Hydrogen Peroxide-Scavenging Enzymes in Plants // *Phisiol. Plant.* — 1992. — V. 85. — P. 235—241.
125. Алексеева В.А., Рамазанова Л.Х. О каталитических функциях пероксидазы хлоропластов при обезвоживании // *Изв. АН СССР. Сер. Биол.,* — 1973. — № 6. — С. 903—905.
126. Лебедева О.В., Угарова Н.Н. Стационарная кинетика реакции окисления NADH пероксидом водорода в присутствии пероксидазы хрена // *Биохимия.* — 1997. — Т. 62. — С. 249—253.
127. Андреева В.А., Воронова В.А., Угарова Н.К. Активность, изоферментный спектр, термостабильность и молекулярный вес пероксидазы, выделенной из здоровых и зараженных вирусами растений табака // *Биохимия,* — 1979. — 44, №3. — С. 394—399.

128. Hiraga S., Ito H., Sasaki K., Yamakawa H., Mitsuhara I., Toshima H., Matsui H., Honma M., Ohashi Y. Wound-induced expression of a tobacco peroxidase is not enhanced by ethephon and suppressed by methyl jasmonate and coronatine // *Plant Cell Physiol.* — 2000. — 41, №2. — P. 165—170.
129. Ezaki B., Richard C., Ezaki Y., Matsumoto H. Expression of aluminum-induced genes in transgenic arabidopsis plants can ameliorate aluminum stress and/or oxidative stress // *Plant Physiol.* — 2000. — №122. — P. 657—666.
130. Gaspar T., Penel C., Thorpe T., Greppin H. Peroxidases 1970-1980. A survey of their biochemical and physiological roles of higher plants. Univ. Geneve, Center de Botanique. Geneve, 1982. — 324 p.
131. Berberich Th., Harada M., Sugawara K., Kodama H., Iba K., Kusano T. Two maize genes encoding Δ^3 fatty acid desaturase and their differential expression to temperature // *Plant Mol. Biol.* — 1998. — 36. — P. 297—306.
132. Йорданова Р.И., Алексиева В.С., Попова Л.П. Влияние затопления корневой системы на фотосинтез и содержание антиоксидантов в растениях ячменя // *Физиология растений.* — 2003. — Т. 50, № 2. — С. 183—187.
133. Пономаренко С.П., Боровиков Ю.Я., Боровикова Г.С. Регуляторы роста растений – важный фактор экологизации и повышения продуктивности сельскохозяйственного производства / С.П. Пономаренко, Ю.Я. Боровиков, Г.С. Боровикова // *Регулятори росту рослин у землеробстві: зб. наук. пр. за ред. А.О. Шевченка.* – К.: УДНДПТІ «Агроресурси», 1998. — С. 114—125.
134. Трунова Т.И., Алиева Г.П., Кузнецов Ю.В., Смирнов Л.Д. Антистрессовое влияние амбиола при закаливании озимой пшеницы к морозу // VI Международная конференция «Биоантиоксидант»: тезисы докладов. — М., 2002. — С. 580—581.
135. Старчевский Ю.И., Кульбида М.П. Влияние биопрепаратов на всхожесть семян озимой пшеницы // *Защита растений на рубеже XXI века: Материалы научно-практической конференции, посв. 30-летию БелНИИЗР (Минск-Прилуки, 19—21 февраля 2001г.).* — Минск: Белбизнеспресс, 2001. — С.448—450.

136. Калитка В.В., Донченко Г.В. Вивчення антиоксидантової активності препарату дистинол за умов *in vitro* // Укр.біохім.журн. — 1995. — 67, № 4. — С.87—92.
137. Зарудий Ф.С., Гильмутдинов Г.З., Зарудий Р.Ф. и др. 2,6-Ди-третбутил-4-метилфенол (дибулнол, ионол, тонарол) классический антиоксидант // Хим.-фарм. журн. — 2001. — Т. 35, №3. — С.42—48.
138. Кузьменко И.В., Куница Н.И., Донченко Г.В. Влияние токоферола, его аналогов и антиоксиданта ионола на перекисное окисление липидов *in vitro* // Укр. биохим. журн. — 1993. — т. 65, № 3. — С. 94—99.
139. Lambert C.R., Black H.S., Truscott T.G. Reactivity of butylated hydroxytoluene // Free Radical Biol. And Med. — 1996. — V. 21. — P. 395—400.
140. Baner A.K., Dwyer-Nield L.D., Keil K. et al. Butylated hydroxytoluene (BHT) induction of pulmonary inflammation: a role in tumor promotion // Exp. Lung Res. — 2001. — V. 27. — P. 197—216.
141. Yamamoto K., Fukuda N., Shiroy S. et al. Effect of dietary antioxidants on the susceptibility to hepatic microsomal lipid peroxidation in the rat // Ann. Nutr. Metab. — 1995. — V. 39. — P. 99—106.
142. Веселов А.П., Курганова Л.Н., Лихачева А.В. Влияние низкомолекулярных антиоксидантов на перекисный гомеостаз хлоропластов и активность H^+ -АТФазы плазмалеммы гороха при тепловом шоке // VI Международная конференция «Биоантиоксидант»: тезисы докладов. — М., 2002. — С. 87—88.
143. Левшина И.П., Гуляева Н.В., Обидин А.Б., Курочкина Е.В. Антистрессовый эффект диметилсульфоксида у крыс // Журн. высшей нервной деятельности. — 1987. — 37, № 2. — С. 350—355.
144. Дарст Т. Сульфоксиды // Общая органическая химия. Т. 5./ Под ред. Д. Бартона, У. Олиса: Пер. с англ. — М.: Химия, 1983. — С. 253—270.
145. MacGregor W.S. The chemical and physical properties of DMSO // Ann. New York Acad. Sci. — 1967. — 141, № 1. — P. 3—12.

146. Бариляк И.Р., Лесюк В.С. К вопросу о влиянии диметилсульфоксида на эмбриональное развитие // Фармакология и токсикология. — 1972. — 7. — С. 192—193.
147. Потопальский Л.И., Семенюк Т.И., Лазурак Л.И., Гарасько С.И. Некоторые фармакологические свойства препарата «димексид» // Матер. П съезда фармакологов УССР, 30 мая — 1 июня 1973. — Киев: Здоров'я, 1973. — С. 193—194.
148. Дерфлинг Г. Гормоны растений. Системный подход. — М.: Мир, 1985. — 304 с.
149. Приходько Н.В., Кушицкий М.Ф., Зуб М.П. Повышение продуктивности сахарной свеклы при применении диметилсульфокида // Химия в сел. хоз-ве. — 1978. — 16, № 4. — С.68—70.
150. Гродзинський Д.М., Гудков И.Н. Защита растений от лучевого поражения. — М.: Атомиздат, 1973. — 232 с.
151. Канделинская О.Л. Изменение метаболизма семян люпина под действием диметилсульфоксиду и его композиции с брассиностероидами: Автореф. дис. ...канд. биол. наук: 03.00.12 — 1989. — 29 с.
152. Канделинская О.Л. Действие диметилсульфоксида на рост и развитие растений // Физиология и биохимия культ. растений. — 1990. — Т. 22, № 5. — С. 426—432.
153. Bajaj V., Rathore V., Witwer S. Effect of DMSO on zinc 65 uptake, respiration and protein metabolism in bean *Phaseolus vulgaris* tissues // Amer. J. Bot. — 1970. — 57, N 7. — P. 794—799.
154. Лыгин А.В., Курбская О.Г., Гордон Л.Х. и др.. Влияние модификаторов мембран на дыхательный газообмен и содержание пигментов клеток каллуса фасоли // II Междунар. Конф. «Біологія культивуваних кліток рослин и біотехнологія», Алмати, 28 сент. — 2 окт. 1993 г.: Тез докл. — Алмати, 1993. — Вып. 1. — С. 19.
155. Микулинский Ю.Е., Высеканцев .П., Котляров А.О., Дарченко А.Л. Влияние криопротекторов на синтез белка в бактериях *E. coli* // Физико-

химические свойства и биологическое действие криопротекторов. — Харьков: Б.и., 1990. — С. 85—89.

156. Шевчук Н.В., Колоша О.И., Влияние веществ криопротекторного действия на активность гидролитических ферментов и морозоустойчивость озимой пшеницы // Регуляция физиологических функций растений. — К.: Наук. думка, 1986. — С. 64—71.

157. Чуйко В.А. Механизм криозащитной эффективности и фармакологические свойства ДМСО // Криобиология. — 1989. — №1. — С. 3—10.

158. Колоша О.И., Рябокляч В.А., Великожон Л.Г. Устойчивость томатов к низким температурам. — К.: Наук. думка. 1993. — 126 с.

159. Гуринович О.И., Измалкова В.И., Володин В.И. Влияние химических мутагенов на продуктивность и белковый комплекс яровой вики // Применение химических мутагенов в защите среды от загрязнения и в сельскохозяйственной практике. — М.: Наука, 1981. — С. 212—215.

160. Приходько Н.В., Картамышева О.П. Рострегулирующие свойства диметилсульфоксида // Физиология и биохимия культ. растений. — 1985. — 17, № 6. — С. 597—601.

161. Воронова Н.Л., Козяков В.И. Влияние регуляторов роста // Зерновое хозяйство. — 1986. — №6. — С. 24—25.

162. Деева В.П., Шелег З.И., Санько Н.В., Избирательное действие химических регуляторов роста на растения. Физиологические основы. — Минск: Наука и техника, 1988. — 255 с.

163. Bose S., Roy K., Banerjee B. Germination and seedling growth in six varieties of rice (*Oryza sativa*) after treatment with DMSO, hydroxylamine, thryethanoleamine // Food Farming Agric. — 1981. — 13, N 9-10. — P. 167—169.

164. Колупаев Ю.Е. Вплив диметилсульфоксиду на стійкість колеоптилів пшениці до теплового стресу // Физиология и биохимия культ. растений. — 1997. — 29, №4. — С. 265—270.

165. Приходько Н.В., Ведмеденко Г.И. О механизме ростстимулирующей активности диметилсульфоксида и эффективности его применения на посевах сахарной свеклы // Регуляция физиологических функций растений. — Киев: Наук. думка, 1986. — С. 234—240.
166. Мироненко А.В., Канделинская О.Л., Рогольченко И.В., Влияние ДМСО на урожай семян люпина, синтез в них РНК и белка // Весці АН БССР. — 1987. — № 6. — С. 28—32.
167. Гроздов С.П., Безин Г.И., Кендыш И.И. О механизме биологического действия и радиозащитного эффекта диметилсульфоксида // Радиобиология. — 1971. — 11, № 4. — С. 522—527.
168. Грінченко А.Л., Чута М.І., Просяник О.В., Алексенко В.А., Смілянець С.П. Застосування фумару — регулятора росту рослин — у зерновому виробництві України // Вісник аграрної науки. — 1998. — № 9. — С. 13—17.
169. Перелік пестицидів і агрохімікатів, дозволених до використання в Україні. — К.: Юнівест маркетинг, 1996. — с.94.
170. Самсонов В.П., Юршевич А.С., Будевич Г.В., Безлюдная И.И., Карлович Г.Д., Будко С.Е. Фунгициды и регуляторы роста при возделывании озимой пшеницы // Химизация в сельском хозяйстве. —1988. — № 3. — С.48—52.
171. Засіб для підвищення морозостійкості сільськогосподарських культур: Пат. № 36038, Україна, 6 А 01 С 1/00 / Грищенко В.І., Мазалов В.К., Овсянніков С.Є. та ін. — Опубл. 16.04.2001. — Бюл. № 3.
172. Калитка В.В., Савранська О.В., Калугіна І.П. Вплив іонолу і диметилсульфоксиду на активність ферментів антиоксидантного захисту у курчат // Укр.біохім.журн. — 1994. — 66, № 5. — С.27—31.
173. Тарр С. Основы паталогии.-М.: Колос. — 1975. —587 с.
174. Ornduff R. Incompatibility and the pollen economy of *Jesponia parryi* // Am.J.Bot.-1970. — P.1036—1041.
175. Караджова Л., Беляева Н. Эффективность протравителей семян пшеницы // Сельское хозяйство Молдавии. —1977. — № 8. — С.21.

176. Кононова Г.А. Улучшение посевных качеств и условий перезимовки пшеницы при помощи протравливания семян. // Химия в сельском хозяйстве.- 1973. — № 6. — т.11. — С.36—37.
177. Никольская Т.В. Современные методы защиты семян сельскохозяйственных культур с использованием искусственных оболочек.- М.: ВАСХНИЛ. — 1987. — 45 с.
178. Кравченко В.А. Підвищення посівних якостей і урожайних властивостей насіння пшениці озимої та гречки шляхом передпосівної інкрустації з використанням препарату сульфокарбатион-К: Дис. ... канд. с.-г. наук: 06.01.05 / В.А. Кравченко; Київ. Інститут землеробства УААН — К., 1999 — 129 с.
179. Склад «Марс-1» для передпосівної обробки сільськогосподарських культур Пат. № 27093, Україна, 6 А 01 С 1/06 Мазалова І.В., Діндорого В.Г., Галушко В.П. та ін. — Опубл. 28.02.2000 — Бюл. № 1.
180. Общая органическая химия /Под ред. Д.Бартона, У.Д.Оллиса. Т.11. — М.:Химия, 1986. — 736с.
181. Засіб для підвищення морозостійкості сільськогосподарських культур: Пат. № 36038, Україна, 6 А 01 С 1/00 / Грищенко В.І., Мазалов В.К., Овсянніков С.Є. та ін. — Опубл. 16.04.2001. — Бюл. № 3.
182. Туманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. — М.: Наука, 1979. — 352с.
183. Калашников К.Я. Повышение всхожести семян с помощью протравливания // Химия в сельском хозяйстве.- 1967.- № 4.- С.22—25.
184. Красиловец М.Г. Приемы и способы обработки семян озимой пшеницы защитными препаратами // Сб. науч. трудов «Теория и практика предпосевной обработки семян». — К.- 1984.- С.66—70.
185. Бабук Р.Ф. Совместное применение протравителя и стимулятора роста с целью повышения продуктивности зерновых хлебов // Бюлл. науч.-техн.информации по сельскому хозяйству МСХ БССР.-Минск,1967.-№5.- С.31—33

186. Бердинець В.К., Тищенко Л.Д., Остапенко І.В., Котляренко О.І. Вплив регуляторів росту на продуктивність зернових культур. // Регулятори росту рослин у землеробстві. — К.: ВП «Ярмарок»,- 1998.- С. 72—76.
187. Варламов В.П. Хитозан — биополимер ХХІ века // 1 Междунар. конгресс «Биотехнология — состояние и перспективы развития» (Москва, 14—18 окт.). — М., 2002. — С. 327.
188. Монастырский О.А. Биозащита зерновых культур от токсикогенных микроорганизмов // Защита и карантин растений. — 2003. — № 2. — С. 5—8.
189. Композиція та спосіб передпосівної обробки насіння пшениці: Пат. № 35658, Україна, 7 А 01 С 1/06, А01N47/12, А01N43/32, А01N63/02, А01N25/02 /Драговоз І.В., Яворська В.К., Крючкова Л.О.. — Опубл. 16.04.2001 — Бюл. № 3.
190. Крючкова Л.О., Гладун Г.П., Драговоз І.В. та ін. Вплив регуляторів росту природного походження на індукцію стійкості до церкоспорельозу у проростків пшениці озимої // Физиология и биохимия культ. растений. — 2005. — Т. 37. — № 5. — С. 422—428.
191. Федюкин В.С., Фартуков С.В., Чубатова С.А., Голубков А.С. и др. Дождевой червь — сокровищница природы, или в мире инноваций // Материалы II Междунар. Научно-практ. Конф. «Дождевые черви и плодородие почв». — Владимир: X-Press (ПБОЮЛ), 2004. — С. 46.
192. Дмитриев А.П. Фитоалексины и их роль в устойчивости растений. — К.: Наук. думка, 1999. — 207 с.
193. Дмитрієв О.П. Проблеми індукованого імунітету рослин // Вісн. АН УРСР. — 1988. — № 11. — С. 35—42.
194. Дмитрієв О.П. Фітоалексини та імунітет рослин // Физиология и биохимия культ. растений. — 2005. — Т. 37, № 3. — С. 220—229.
195. Озерецковская О.Л. Индуцирование устойчивости растений биогенными элиситорами фитопатогенов // Прикл. биохим. и микробиол. — 1994. — 30, № 3. — С. 325—339.

196. Пасечник Т.Д., Аверьянов А.А., Лапикова В.П. и др. Возможное участие активных форм кислорода в проявлении вертикальной и горизонтальной устойчивости риса к пирикулярриозу // Физиология растений — 1998. — 45, № 3. — С. 126—132.
197. Дьяченко Л.Ф., Топтиков В.А., Тоцкий В.Н. и др. Фузариозная инфекция и экспрессивность оксидоредуктаз у озимой мягкой пшеницы // Біол. науки і проблеми рослинництва. — 2003. — С. 129—133.
198. Ильинская Л.И., Васюкова Н.И., Озерцовская О.Л. Биохимические аспекты индуцирования устойчивости и восприимчивости растений // Итоги науки и техники. Защита растений. — 1991. — Вып. 7. — 192 с.
199. Топтиков В.А., Дьяченко Л.Ф., Тоцкий В.Н., Хаустова Н.В. Оксидоредуктазы в процессе индивидуального развития и адаптации растений картофеля *Solanum tuberosum* L. // Біол. науки і проблеми рослинництва. — 2003. — С. 44—50.
200. Топтиков В.А., Мирось С.Л., Дьяченко Л.Ф. и др. Сопряженность устойчивости озимых мягких пшениц к *Fusarium graminearum* Schwabe и множественных молекулярных форм некоторых ферментов // Цитология и генетика. — 2002. — 36, № 3. — С. 3—12.
201. Липсиц Д.В., Круглякова К.Е., Постникова М.С., Эммануэль Н.М. Подавление развития растительных опухолей (рак картофеля) ингибиторами радикальных процессов. — Докл. АН СССР, 1962, 145, С. 212—214.
202. Симинеску К. Исследование в области подавления процессов развития растительных опухолей. — Докл. АН СССР, 1962, 143, С. 239—241.
203. Способ кормления цыплят-бройлеров : А.с. 17222391 СССР, МКИ А23К 1/16 / Калитка В.В.(4), Лысенко В.И., Шкопиский Е.А. — Оpubл. 03.03.92. — Бюл. № 12.
204. Насіння сільськогосподарських культур. Методи визначення якості: ДСТУ 4138 — 2002.— Чинний від 28.12.02. — К., 2003. — 173 с.

205. Практикум по агробиологическим основам производства, хранения и переработки продукции растениеводства / В.И. Филатов, Г.И. Баздырев, А.Ф. Сафонов и др.; Под ред. В.И. Филатова. — М.: Колос. — 2002. — 624 с.
206. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). — 5-е изд., доп. И перераб. — М.: Агропромиздат, 1985. — 351 с.
207. Ніколаєв Є.В., Ізотов А.М. Пшениця в Криму. — Сімферополь: СОНАТ, 2001. — 288 с. — С. 164—165.
208. Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды/ под ред. д.б.н. Г.В. Удовенко. — Л.: Колос, 1976. — 371 с.
209. Зауралов О.А., Лукаткин А.С. Кинетика экзосмоса электролитов у теплолюбивых растений при действии пониженных температур // Физиология растений. — 1985. — Т. 32. — С. 347—354.
210. Методи біологічних та агрохімічних досліджень рослин і ґрунтів / Грицаєнко З.М., Гриценко А.О., Карпенко В.П. — К.: ЗАТ «НІЧЛАВА», 2003. — 320 с.
211. Насіння сільськогосподарських культур. Методи визначення якості: ДСТУ 4138 — 2002.— Чинний від 28.12.02. — К., 2003. — 173 с.
212. Чевари С., Чаба И., Секей Й. Роль супероксиддисмутазы в окислительных процессах клетки и метод определения её в биологических материалах // Лабораторное дело. — 1985. — № 11. — С. 678—681.
213. Королюк М.А., Иванова Л.И., Майорова И.Г., Токарев В.Е. Метод определения активности каталазы // Лабораторное дело. — 1988. — № 1. — С. 16—18.
214. Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. — К.: Наук. думка, 1976. — 334 с.
215. Методы биохимического исследования растений / Под ред. д.б.н. А.Н. Ермакова. — 3-е изд., перераб. И доп. — Л.: Агропромиздат, Ленинградское отделение, 1987. — 430 с.

216. Лабораторные исследования в ветеринарии: биохимические и микологические: Справочник / Под ред. Б.И. Антонова. — М.: Агропромиздат, 1991. — С. 23—42.
217. Методика державного сортовипробування сільськогосподарських культур / Під ред. В.В. Вовкодава. — К., 2001. — 65 с.
218. Методика випробування і застосування пестицидів / С.О. Трибель, Д.Д. Сігарьова, М.П. Секун, О.О. Іващенко та ін. — К.: Світ, 2001. — 448 с.
219. Пшениця. Технічні умови: ДСТУ 3768 — 2004.— Чинний від 28.05.04. — К., 2004. — 16 с.
220. Лакин Г.Ф. Биометрия. — М.: Высшая школа, 1990. — 352 с.
221. Герасько Т.В., Калитка В.В. Вплив дистинолу на енергію проростання, схожість та силу росту насіння пшениці озимої // Наукові праці Полтавської державної аграрної академії. — Т. 4 (23). Сільськогосподарські науки. — Полтава, 2005. — С. 246—249.
222. Герасько Т.В., Калитка В.В. Вплив препарату АОК-М на пероксидне окиснення ліпідів у насінні та в проростках пшениці озимої // Физиология и биохимия культурных растений. — 2006. — Т. 38, № 4 (222). — С. 339—344.
223. Герасько Т.В., Калитка В.В. Інтенсивність пероксидного окиснення ліпідів і активність антиоксидантних ферментів у листках пшениці озимої за дії препаратів марс-1 та АОК-М // Вісник Запорізького національного університету. Серія «Біологічні науки». — Запоріжжя. — 2006. — №1. — С.34-39.
224. Герасько Т.В., Калитка В.В. Вплив антиоксидантів на вміст малонового діальдегіду та активність супероксиддисмутази в насінні пшениці озимої (*Triticum aestivum* L.)// Матеріали міжнародної науково-практичної конференції «Дні науки ' 2005», 15-27 квітня 2005 р., Т.1 Біологія, Дніпропетровськ. Наука і освіта. — 2005. — С.59.
225. Барабой В.А. Механизмы стресса и перекисное окисление липидов // Успехи современной биологии. — 1991. — 111, № 6. — С.923—931.

226. Герасько Т.В., Калитка В.В. Вплив антиоксидантних препаратів марс-1 та АОК-М за їх сумісного застосування з фунгіцидом бенлат на стан посівів та пігментний комплекс пшениці озимої // Збірник наукових праць Луганського національного аграрного університету. Серія «Біологічні науки». — Луганськ: Елтон-2. — 2006. — № 66 (89). — С.5—10.
227. Герасько Т.В., Калитка В.В. Вплив передпосівної обробки стимуляторами росту на антиоксидантний статус рослин пшениці озимої // Науковий вісник Національного аграрного університету. — Київ. — 2007. — Вип. 107. — С. 113—115.
228. Герасько Т.В., Калитка В.В. Вплив антиоксидантів на морозостійкість пшениці озимої // Збірник наукових праць Луганського національного аграрного університету. Серія «Біологічні науки». — Луганськ: Елтон-2. — 2006. — № 57 (80). — С.57-60.
229. Герасько Т.В., Калитка В.В. Вплив антиоксидантних препаратів АОК-М та Марс-1 на морозостійкість пшениці озимої при допосівній інкрустації насіння // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія». — 2006. — Вип. 3, № 729. — С.240—245.
230. Герасько Т.В., Калитка В.В. Пероксидне окислення ліпідів у листках проростків пшениці озимої за дії від'ємних температур і препаратів Марс-1 та АОК-М // Матеріали 1X Українського біохімічного з'їзду 24-27 жовтня 2006 р., Харків. — 2006. — Т.1. — С.114.
231. Засіб для підвищення морозостійкості пшениці озимої: Пат. 12040 Україна, МПК (2006) А01С 1/00, С10В 43/00 / Калитка В.В., Герасько Т.В. — *u*2005 07377; Заявл. 25.07.2005; Опубл. 16.01.2006, Бюл. № 1.
232. Новицкая Г.В., Пауков В.Н. Роль липидов в адаптации растений озимых злаков к низким температурам // III Всесоюзная конференция Устойчивость к неблагоприятным факторам среды и продуктивность растений. — Иркутск, 1985. — С. 41—46.

233. Streb P., Shang W., Feierabend J. Resistance of cold-hardened winter rye leaves (*Secale cereale* L.) to photo-oxidative stress // *Plant Cell Environ.* — 1999. — V. 22. — P. 1211-1223.
234. Ежова М.Н., Вербенко Е.В., Барсель В.А. и др. Изучение 5% линимента дибунола при местном применении в дерматологической практике // *Вестн. дерматол.* — 1986. — № 9. — С. 58—61.
235. Спосіб передпосівної обробки насіння сільськогосподарських культур: Пат. 18229 Україна, МПК (2006) А01С 1/06, А01С 1/00, А01N 25/02 / Заславський О.М., Калитка В.В., Герасько Т.В., Малахова Т.О. — *u2005* 11203; Заявл. 25.11.2005; Опубл. 15.11.2006, Бюл. № 11.