

**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
ФАКУЛЬТЕТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ**

На правах рукописи

Суворова Екатерина Евгеньевна

**ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ВЛИЯНИЯ БОРА И САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТЫ НА
РОСТ, РАЗВИТИЕ И УСТОЙЧИВОСТЬ РОЗ В
УСЛОВИЯХ ЗАЩИЩЕННОГО ГРУНТА**

Специальность: 06.01.04 – агрохимия

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Доктор биологических наук, профессор
Надежда Владимировна Верховцева

Москва – 2014

Содержание

Введение.....	4
ГЛАВА 1 Физиолого-биохимические функции некоторых микроэлементов и салициловой кислоты при выращивании роз и в поддержании их устойчивости в защищенном грунте. Обзор литературы.....	9
1.1 Некоторые аспекты повышения устойчивости роз в условиях защищенного грунта: фенольные соединения и микроэлементы	9
1.2. Физиолого-биохимическая роль бора в растении	12
1.2.1 Роль бора в превращении углеводов	14
1.2.2 Бор и клеточные мембраны.....	17
1.2.3 Влияние бора на метаболизм фенольных соединений в растении	19
1.2.4 Содержание бора в почве и в растении – дефицит и токсичность.....	22
1.2.4.1 Симптомы борной недостаточности и токсичности у сельскохозяйственных культур.....	22
1.2.5 Взаимосвязь бора с другими элементами минерального питания растений .	24
1.3 Биохимическая роль меди	28
1.4 Биохимия железа	30
1.5 Салициловая кислота и устойчивость растений к заболеваниям.....	32
ГЛАВА 2 Объекты и методы и исследования.....	40
ГЛАВА 3. Результаты и обсуждения	44
3.1. Агрохимические показатели грунта.....	44
3.2. Морфометрические показатели растений вегетационных опытов	49
3.3. Влияние некорневых обработок борной и салициловой кислотой на углеводно-белковый баланс в растениях, содержание и распределение макроэлементов по вегетативным частям растений.....	51
3.4. Влияние борной и салициловой кислоты на показатель устойчивости (пассивный иммунитет) растений к инфекционным заболеваниям (по сумме органических кислот) и окислительно-восстановительные процессы дыхательной цепи растений (по активности полифенолоксидазы и аскорбатоксидазы).....	63

3.4. Влияние некорневых обработок медью, железом и суммой микроэлементов на углеводно-белковый баланс в растениях, содержание и распределение макроэлементов по вегетативным частям растений.....	72
Выводы	79
Список литературы	81

Введение

Актуальность. Основной проблемой, с которой сталкиваются производители больших хозяйств в тепличных условиях при выращивании роз – это их высокая заболеваемость. В защищенном грунте розы находятся в условиях, которые благоприятны не только для их роста и развития, но и для размножения большого числа бактерий и грибов. Находясь постоянно под таким «микробиологическим давлением», организм растений должен активировать естественные механизмы, препятствующие проникновению патогенов, что, в свою очередь, невозможно без нормального осуществления основных процессов метаболизма. Следовательно, при культивировании роз в защищенном грунте повышение их устойчивости к заболеваниям является актуальной проблемой, требующей разностороннего рассмотрения и разработки эффективных и экологически безопасных методов борьбы с фитопатогенами.

При выращивании роз особого внимания заслуживают такой микроэлемент, как бор. Значение бора в жизнедеятельности растений показано ещё в начале прошлого века (Agulhon, 1910, Brenchley 1914, Warington 1923), однако, роль и механизм его участия в обмене растительной клетки до настоящего времени изучены недостаточно (Битюцкий, 2005). Так показано, что этот элемент может влиять на скорость и направление важнейших ферментативных реакций в растительном организме, входя в состав субстрата реакции. В частности, найдены комплексы бора с углеводами – продуктами фотосинтеза, и предполагается, что этот элемент способствует транспорту сахаридов, которые являются основным субстратом дыхания. Кроме того, бор входит в состав комплексных соединений с пектинами клеточных стенок, тем самым, повышая их прочность и устойчивость растительного организма к фитопатогенам (Ходяков, 2008).

Бор участвует в метаболизме фенольных соединений, в частности, в регуляции активности полифенолоксидазы – фермента дыхательной цепи, ответственного за «раневую реакцию» у растений (Skok, McIlrath, 1958, Битюцкий, 1999). В перечисленных биохимических процессах бор взаимосвязан с

такими микроэлементами как медь, цинк, железо, необходимыми для функционирования окислительно-восстановительной цепи фотосинтеза и дыхания растения. Работ по комплексному влиянию перечисленных микроэлементов при выращивании роз в защищенном грунте нами не найдено.

Важнейшие вещества, которые обеспечивают регуляцию физиологических процессов в растениях, – это фитогормоны. К таким соединениям относятся салициловая кислота, которая играет важную роль в защите растений от микромицетов, регулируя защитный ответ при действии патогенов. Если растение не может синтезировать салицилат, его иммунная реакция снижается. Он не только регулирует процессы через рецепторные системы, но и непосредственно участвует в работе ряда ферментов, индуцируя синтез многих PR-белков (от англ. pathogenesis related –связанных с патогенезом), таких как глюканазы и хитиназы. Одна из функций этих ферментов – расщепление клеточной стенки микромицетного патогена (Физиология растений, 2005).

Зависимость жизнедеятельности растений от целого ряда микроэлементов, их взаимосвязь с макроэлементами и фитогормонами оставляет много вопросов физиолого-биохимического характера, что определило направление нашего исследования.

Цель работы. Исследовать физиолого-биохимические особенности влияния бора во взаимосвязи с медью, цинком и железом, а также макроэлементами и салициловой кислоты на рост, развитие и устойчивость роз сорта Lovely Red в условиях защищенного грунта при недостаточном и сбалансированном уровне минеральном питании.

Задачи исследования:

1. Исследовать влияние некорневой обработки черенков роз растворами борной и салициловой кислоты на морфометрические показатели растений
2. Показать влияние некорневой обработки растворами борной и салициловой кислоты на углеводно-белковый обмен:
 - содержание моно- и дисахаридов, общего и белкового азота

- содержание и распределение макроэлементов в вегетативных частях растений

3. Показать влияние некорневой обработки растворами борной и салициловой кислоты на:

- протекание окислительно-восстановительных процессов (активность полифенолоксидазы и аскорбатоксидазы) дыхательной цепи растений

- показатель устойчивости (пассивный иммунитет) растений к инфекционным заболеваниям (сумма органических кислот)

- содержание и распределение микроэлементов в вегетативных частях растений

4. Обосновать оптимальную дозу борной кислоты для некорневой обработки роз.

Научная новизна. Впервые проведено комплексное исследование влияния различных доз борной и салициловой кислоты на физиолого-биохимические процессы, протекающие в розах при выращивании в защищенном грунте. Показано влияние некорневых обработок на содержание необходимых макро- и микроэлементов в различных вегетативных частях растений (листьях, стеблях, корнях), на углеводно-белковый обмен, на окислительно-восстановительные реакции в дыхательной цепи растений, а также на активацию защитных механизмов, препятствующих проникновению патогенов. Обоснована оптимальная доза борной кислоты, вносимая при некорневой обработке роз для повышения устойчивости растений к заболеваниям и улучшения их продуктивности.

Практическая значимость. Полученные результаты могут быть использованы в тепличных хозяйствах для улучшения минерального питания и повышения стрессоустойчивости роз к инфекционным заболеваниям путем коррекции доз борных удобрений и салициловой кислоты при некорневой обработке растений.

Положения, выносимые на защиту.

Некорневая обработка роз растворами борной и салициловой кислоты в установленных концентрациях (борная кислота - 3,05 г/л и 6,1 г/л; салициловая кислота 2 мМ) улучшает общее состояние растений и повышает их пассивный иммунитет, оказывает положительное влияние на протекание окислительно-восстановительных процессов и углеводно-белковый обмен, как на фоне недостаточного минерального питания, так и при корневой подкормке макроэлементами.

На фоне низкого уровня минерального питания некорневая обработка роз раствором солей меди, железа и борной кислоты в двукратной дозе относительно смеси Хогланда положительно влияет на углеводно-белковый обмен: происходит увеличение содержания белкового азота в листьях и снижение содержания моносахаридов в корнях роз (наблюдается обращенный поток моносахаридов).

Апробация работы. Основные положения диссертации доложены на заседаниях кафедры агрохимии и биохимии растений факультета почвоведения МГУ имени М.В.Ломоносова, Международной конференции «Биология – наука XXI век», май, 2012 год, XX Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2013», апрель, 2013 год.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 6 печатных работ, в том числе 4 в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность научному руководителю, доктору биологических наук, профессору Надежде Владимировне Верховцевой за ежедневную поддержку, помощь в решении проблем и консультацию по научным вопросам. Автор благодарен кандидату биологических наук, старшему научному сотруднику Елене Борисовне Пашкевич за помощь в проведении исследований и анализов, а также агроному совхоза декоративного садоводства «Ульяновский» кандидату биологических наук Андрею Генриховичу Андрееву за техническую поддержку в проведении опытов на базе тепличного хозяйства. Заведующему кафедрой агрохимии и биохимии растений академику РАСХН Василию Григорьевичу Минееву и всем сотрудникам кафедры агрохимии

и биохимии растений за помощь в проведении научной работы и доброжелательность.

ГЛАВА 1 Физиолого-биохимические функции некоторых микроэлементов и салициловой кислоты при выращивании роз и в поддержании их устойчивости в защищенном грунте. Обзор литературы

1.1 Некоторые аспекты повышения устойчивости роз в условиях защищенного грунта: фенольные соединения и микроэлементы

Выращивание роз в защищенном грунте требует особого внимания не только к обеспечению растений такими факторами как освещенность, влажность и температура, но также к системе минерального питания и профилактике инфекционных заболеваний. Сбалансированное питание роз основными макро- и микроэлементами обеспечивает нормальный рост и развитие растений и играет важную роль в повышении защитных свойств растения, которым оно обладает от природы, т.е. пассивного иммунитета. Функция иммунитета состоит в поддержании структурной и функциональной целостности организма, в защите от внедрения чужеродной генетической информации.

Пассивный иммунитет представляет собой врожденное свойство растений препятствовать проникновению патогена и развитию его в тканях растения-хозяина. К факторам пассивного иммунитета, наряду с такими, как восковой налет, опушенность, толстый кутикулярный слой, габитус, строение и расположение устьиц и др., относится и химический состав растений. Этот фактор наиболее важен в контексте нашего исследования, т.к. именно на это свойство растения можно воздействовать агрохимическими средствами и оптимизировать для целей повышения устойчивости. Работы, в которых рассматриваются проблемы улучшения общего состояния растений для повышения его устойчивости путем создания оптимальных условий его минерального питания в защищенном грунте, чаще встречаются в области овощеводства, нежели цветоводства. Однако при выращивании декоративных культур агрохимические приемы, направленные на повышении пассивного иммунитета растений, могут

быть экономически более выгодными, чем борьба с заболеваниями растений с использованием химикатов.

Большое количество работ посвящено изучению и внедрению в производство различных мер по борьбе с инфекционными и неинфекционными заболеваниями, распространенными у растений в защищенном грунте, однако большинство авторов делают акцент в исследованиях на повышение активного иммунитета растений, т.е. на способность растений активно реагировать на инфекционный процесс. К факторам такого иммунитета относятся:

1. реакция сверхчувствительности – резкое повышение дыхательной активности и образование агрессивных к внедрившимся патогенам активных форм кислорода,

2. активация ферментных систем, в частности, некоторых оксидаз дыхательной цепи,

3. образование фитоалексинов – соединений с антибиотическими свойствами, которые участвуют в нейтрализации патогенов, и др.

4. повышение кислотности клеточного сока растения. Кислотная теория отражает коррелятивную связь между концентрацией органических кислот и устойчивостью растений к паразитам, восприимчивость к болезням сортов с высокой концентрацией сахаров (Дьяков, Шкаликов, 2010).

Органические кислоты образуются в растениях в результате сложных биохимических процессов и в растениях находятся как в свободном состоянии, так и в виде солей или могут быть растворенными в клеточном соке. Наиболее распространенными в растениях считаются яблочная, лимонная, уксусная, щавелевая, муравьиная, винная и другие кислоты. Образование органических кислот связано с процессом дыхания и диссимиляцией углеводов (Гончарова, 2004).

Биологическое защитное значение органических кислот, прежде всего, заключается в подавлении развития многих бактерий, не способных к жизни в кислой среде (Вердеревский, 1959).

Основные категории иммунитета растений представлены на рисунке 1.

Не менее интересен вопрос о создании приобретенного иммунитета агрохимическими средствами, а именно, повышение устойчивости растений путем создания оптимальных условий минерального питания, в том числе и микроэлементами.

Неинфекционный приобретенный иммунитет возникает под влиянием внешних факторов, не приводящих к изменению генома растения. Факторы, воздействие которых на семена или растения приводит к повышению устойчивости растений, называются индукторами. К основным индукторам среди прочих относятся химические вещества, в том числе фенольные соединения и микроэлементы (Шкаликов, Дьяков, 2005; Дьяков, Шкаликов, 2010).



Рис. 1. Основные категории иммунитета растений (Шкаликов, Дьяков, 2005).

Микроэлементы, такие как бор, медь и железо, участвуя в окислительно-восстановительных процессах, углеводном и белковом

обмене, отвечают за сопротивление организма растения в проникновении патогенов (см. раздел 1.2, 1.3, 1.4).

В защитных реакциях растений важная роль принадлежит окислительным превращениям фенольных соединений (Рубин, Арциховская, Аксенова, 1975). Фенольные соединения разнообразны как по своей структуре, так и по функциональным значениям, которые они выполняют в растительном организме. Практически все фенольные соединения играют защитную роль в реакциях организма на инфекционных или неинфекционных уровнях. Так установлено, что растительные клетки реагируют на механические повреждения или проникновения патогенов повышением активности фенилаланинаммиак-лиазы (ФАЛ), 4-гидроксилазы транс-коричной кислоты, пероксидазы и других ферментов. Это сопровождается "вспышкой" новообразования фенольных соединений. Производные бензойной кислоты (ароматической карбоновой кислоты), содержащие одну или несколько гидроксильных групп у бензольного кольца, широко распространены в растениях, и одним из таких соединений является салициловая кислота (Валиева, Абдрахимова, 2010). Значение салициловой кислоты в повышении устойчивости растений во взаимосвязи с бором, медью, цинком и железом рассмотрено в разделе 1.5.

1.2. Физиолого-биохимическая роль бора в растениях

В высших растениях бор находится в форме мономеров: $B(OH)_3$, $B(OH)_4$ – или комплексов с органическими структурами. Растения содержат как водорастворимые, так и нерастворимые в воде формы бора.

Митохондрии и микросомы содержат наименьшее, а ядра, пластиды, клеточные оболочки и растворимые клеточные фракции – наибольшее количество бора в расчете на клетку.

Бор как элемент питания оказывает специфическое влияние на скорость и характер физиологических и биохимических процессов, синтез органических

веществ, рост, развитие и продуктивность растений (Рудакова, Каракис, Сидоршина, 1987).

Показано, что под влиянием бора повышается интенсивность и продуктивность фотосинтеза, дыхания, биосинтеза и передвижение углеводов. Обеспеченные бором растения отличаются высоким содержанием хлорофилла, повышенной работоспособностью хлоропластов. Этот элемент принимает участие в нуклеиновом обмене, активизирует действие ферментов, участвует в формировании репродуктивных органов. Бор обладает своеобразными особенностями в поступлении, распределении и локальной концентрации в различных органах растений: в отличие от других элементов питания, содержание бора в растении одного вида, может существенно колебаться, в зависимости от наличия и содержания элемента в питательной среде, условий выращивания и т.д. (Апспок, 1978).

Вероятно, бор способен создавать комплексные соединения различной устойчивости, например, комплексы бора с полигидроксильными соединениями. Условием образования комплексных соединений борной кислоты (боратов) с органическими веществами является наличие у последних расположенных рядом в *цис*-положении гидроксильных групп. Это могут быть витамины, коферменты, различные ферментные субстраты. Реакции образования этих комплексов легко обратимы, что обуславливает возможность получения компонентов, вступающих во взаимодействие, в их первоначальной форме.

Комплексы с анионом тетрaborата образуют простые сахара, спирты сахаров, полисахариды, фенольные соединения, кетокислоты, например, для последних это пировиноградная и ацетоуксусные кислоты. Устойчивые соединения с бором дают салициловая, молочная и дегидроаскорбиновая кислоты. При образовании комплекса с салициловой кислотой необходимые для реакции гидроксильные группы возникают, вероятно, в результате гидратации карбоксильных групп. Кето- и дикетокислоты реагируют с боратом, очевидно, благодаря гидратации кетогрупп. Прочно связываются с боратом пиридоксин (витамин В6) за счет образования комплекса бора с фенольным гидроксидом.

Рибофлавин (витамин В2), который входит в состав флавиномононуклеотида (ФМН). Флавиномононуклеотид может соединяться с молекулой адениновой кислоты, при этом образуется флавинадениндинуклеотид (ФАД). В соединении с различными белками ФАД формирует целый ряд окислительно-восстановительных ферментов, в частности, полифенолоксидазу в дыхательной цепи. Рибофлавин в комплексе с боратом лучше растворим, чем в исходном состоянии (Torssell, 1956). Кроме того, борат может образовывать комплексы с никотинамидадениндинуклеотидом (НАД) и никотинамидадениндинуклеотидфосфатом (НАДФ), которые являются коферментами дегидрогеназ дыхательной цепи, а также входят в состав аденозинтрифосфата (АТФ) – важнейшего высокоэнергетического соединения растения. Образование комплексов с этими соединениями обусловлено наличием в их составе углевода рибозы.

Одновременно с изменением свойств исходных соединений в процессе образовании комплекса существенно изменяется и их химическая реактивность. Способность, присущая большому числу органических соединений, давать комплексы с бором со свойствами и реактивностью, которая значительно отличается от таковых исходных соединений, может быть использована при трактовке механизма действия этого элемента в каталитических процессах. При этом характер действия бора может оказаться самым различным. Элемент способен увеличивать скорость одних и тормозить другие реакции. Эти свойства бора легли в основу целого ряда гипотез, объясняющих механизм его участия в процессах обмена (Чернавина, 1970). Ряд гипотез на современном этапе исследования получили экспериментальное подтверждение, в частности, относительно участия бора в углеводном обмене.

1.2.1 Роль бора в превращении углеводов

Исследования по изучению значения бора в углеводном обмене, проведенные в 60-х годах XX столетия показали, что бор участвует в образовании

клеточной стенки растения. Органические боратные комплексы способствуют увеличению эластичности клеточных стенок (Torrsell, 1956).

Также этот микроэлемент увеличивает в два раза синтез сахарозы из глюкозы и фруктозы, при наличии уридинтрифосфата (УТФ) – высокоэнергетического фосфорсодержащего соединения (Dugger, Humphreys, 1960).

Бор включен в метаболизм фосфорных эфиров или непосредственно в углеводный обмен (Reed, 1947) в процессе наращивания полисахаридной цепи и в изменение соотношения сахар/крахмал (Dugger, Humphreys, 1960).

Показано, что структурная роль бора в клеточной стенке высших растений зависит от его комплекса с пектином, на который приходится 70% содержащегося в клеточной стенке бора (Ходяков, 2008).

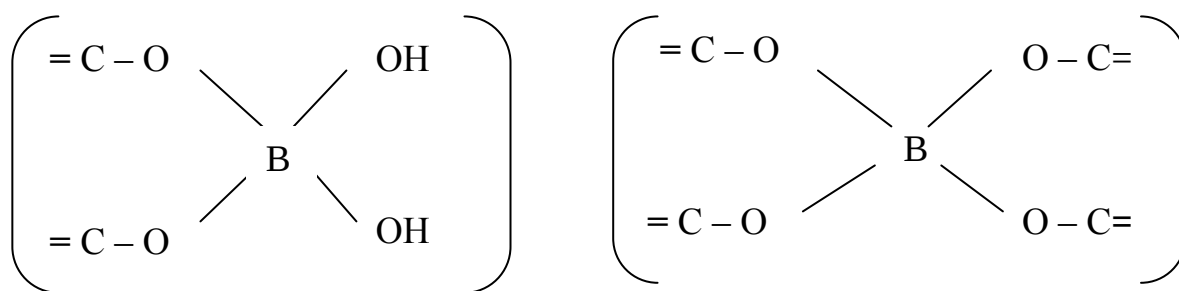


Рис.2. Бор в комплексе с пектином в клеточной стенке растений

Первый борсодержащий компонент, определенный у представителей царства растений (Matsunaga, Ishii, Matsumoto, et all 2005), был пептидный полисахарид рамногалактуран II или, синоним – рамногалактурон II (RGII), где бор гибридно связан с двумя молекулами RGII боратными мостиками, тем самым, обеспечивая устойчивость матрицы клеточной стенки. Двудольные и однодольные растения существенно различаются по содержанию в их клеточной стенке пектинов: у двудольных их много, у однодольных – мало, частично функцию пектинов выполняют L-галактурановые кислоты, входящие в состав глюкуроноарабиксиланов (Физиология растений, 2005), соответственно, отличаются они и по содержанию бора.

По-видимому, усиленное формирование RGII молекул (и образование молекулярных связей с боратами), было тесно связано с завоеванием поверхности

земли в ходе эволюции. Несосудистые мохообразные, например, *Avascular bryophytes*, содержат только приблизительно 1 % от количества RGII у видов сосудистых растений, и количество RGII в клеточных стенках последних увеличилось в ходе всей эволюции. Развитие зависимости растений от бора в течение эволюции может, таким образом, довольно хорошо коррелировать с вертикальным ростом и лигнификацией вторичных стенок. Хорошо сохранившаяся структура RGII и тот факт, что её гены обнаружены у самых несовершенных наземных растений, указывает на то, что RGII необходимая молекула для структуры клеточной стенки (Matsunaga, Ishii, Matsumoto, 2005).

Частичная замена остатков L-фукозы (моносахарида класса гексоз) остатками L-галактозы в полисахаридах и в RGII карликового гибрида *Arabidopsis*, при недостатке в нем бора, приводит к уменьшению роста и уродству растений (Reuhs, Glenn, Stephens, 2005). Было также показано, что предел прочности на разрыв был меньше в этом гибриде по сравнению с диким типом (Ryden, Sugimoto-Shirasu, Smith, 2003). Тот факт, что растения могли полностью выжить с более высоким содержанием бора в гипокотиле (части стебля в зародыше) и в стебле показывает, что недостаток фукозы в RGII скорее важнее для фенотипа, чем её недостаток в полисахаридах. Эксперименты с каллусами гибрида табака также показали структурную необходимость димеров B-RGII для нормального роста. Гибрид этого растения испытывал недостаток в глюкуронтрансферазе, необходимой для увеличения глюкуроновой кислоты в RGII, вызывая уменьшение формирования димеров B-RGII и, как следствие, снижение межклеточного соединения в тканях меристемы, а также неспособность сформировать побег (Iwai, Masaoka, Ishii et al., 2002), что говорит о важности пектинов как адгезионных молекул (Lord, Mollet, 2002). Подтверждены наблюдения о снижении эластичности клеточной стенки у растений через 5 минут после исключения из питательной среды бора (Findekleee, Goldbach, 1996) и об изменении пористости клеточной стенки, когда димеризация молекулы RGII недостаточна из-за дефицита бора (Fleischer, O'Neill, Ehwald, 1999, Noguchi, Ishii, Matsunaga, 2003). Показано, что комплексообразование молекулы B-RGII играет

важную роль в растяжении первичной стенки, в структуре вторичной стенки или в её формировании. Бор и RGII могут также взаимодействовать в процессах за пределами простых гибридных связей клеточной стенки. Киназы клеточной стенки связывают пектины из внеклеточной среды с зоной, содержащей протеиновую киназу в цитоплазме. Они требуются для растяжения клетки и регулируют метаболизм сахаров, оба процесса прямо или косвенно связаны с функциями бора (Ryden, Sugimoto-Shirasu, Smith, 2003, Kohorn, Kobayashi, Johansen, 2006).

Развитие представлений по второму и третьему положению доказало участие бора в ферментативном обеспечении углеводного обмена. Так, было показано ингибирование бором фосфорилазы крахмала, участвующей в процессе превращения крахмала в глюкозо-1-фосфат. Предполагали, что бор будет также влиять на фосфорилирование глюкозы путем воздействия на гексокиназную реакцию. Однако присутствие бора не сказывалось на активности гексокиназы, фосфоглюкомутазы или инвертазы, а активность пироглюкофосфорилазы уридиндифосфоглюкозы (УДФГ) удваивалась при содержании этого элемента в растении.

Показано, что бораты образуют комплексы с глюкозо-6-фосфатом, рибулез-5-фосфатом и другими эфирами, где этерифицируются с углеродным атомом в пятом или шестом положении. Однако, опираясь на данные об отсутствии ингибирования борной кислотой фосфоглюкомутазы в животных тканях, исследователи связывают специфический эффект бора со структурой именно растительного фермента (Brown, Bellaloui, Wimmer, 2002).

1.2.2 Бор и клеточные мембраны

Многочисленные исследования показали роль бора в функционировании ферментов и других белков цитоплазматической мембраны, в процессе транспорта через эту клеточную структуру, а также роль данного элемента в целостности мембраны (Brown, Bellaloui, Wimmer, et. al. 2002, Cakmak, Römheld, 1997, Goldbach, Yu, Wingender et al., 2001). Например, при дефиците бора

изменялся мембранный потенциал (Blaser-Grill, Knoppik, Amberger et al., 1989), снижалась активность АТФазы протонной помпы и тем самым уменьшается протонный градиент на цитоплазматической мембране (Ferrol, Donaire, 1992 Obermeyer, Kriechbaumer, Strasser, 1996), и также снижалась активность Ферредуктазы (Ferrol, Donaire, 1992, Goldbach, Blaser-Grill, Lindemann et al., 1991). По крайней мере, некоторые из этих процессов, такой как торможение активности оксидоредуктазы на границе цитоплазматической мембраны, неоднократно наблюдался в течение минуты после исключения из питательной среды бора (Barr, Böttger, Crane, 1993, Wimmer, 2000). Последствия недостатка бора могут прямо или косвенно отражаться на процессах в мембране. Непосредственная роль бора в поддержании мембранной структуры, вероятно, осуществляется через *цис*-диолы в комплексе с гликопротеинами, которые являются структурной составляющей цитоплазматической мембраны (Bolanos, Lukaszewski, Bonilla, et. al., 2004, Brown, Bellaloui, Wimmer et al., 2002, Goldbach, Yu, Wingender et al., 2001). Последствия дефицита бора указывали на его структурную роль в стабилизации мембраны, проявляясь в изменении транспорта через нее калия и сахаров (Parr, Loughman, 1983, Goldbach, 1985, Cakmak, Kurz, Marschner, 1995, Wang, Tang, Zhang, et. al. 1999), и изменением на границе мембраны уровня кальция (Wimmer, Goldbach, 1999). Проявления борного голодания могут быть компенсированы повышенным поступлением кальция из питательной среды (Bolanos, Mateo, Bonilla et al., 1993). Предполагалось, что бор предпочтительно взаимодействует с отрицательно-заряженными фосфолипидами мембран или с теми веществами, которые содержат остатки сахаров в их главной группе, причем, бор взаимодействует с двойным слоем липидов при очень малых концентрациях в растениях. Бор может, таким образом, играть роль в поддержании текучести мембраны, регулируя гидратацию и текучесть двойного липидного слоя. Это регуляторная функция бора для представителей царства растений, которая требует дальнейшего подтверждения (Verstraeten, Lanoue, Keen, et al 2005 . Takano, Miwa, von Wiren et al., 2005).

Мембранная функция также может изменяться при накоплении окислительных свободных радикалов, включая активные формы кислорода, что является одним из косвенных последствий дефицита бора в клетках корня и листа (Cakmak, Römheld, 2002). Это может быть преодолено путем увеличения в них уровня бора (Pawa, Ali, 2006) и, как будет обсуждено в разделе 1.2.3, связано с фенольным обменом растений.

При дефиците бора в растении водные каналы в цитоплазматической мембране обратимо закрываются гидроксильными радикалами (Henzler, Ye, Steudle et al., 2004). Эти данные были подтверждены тем, что активность зелёных флуоресцентных белков, используемых для исследования трансмембранного переноса в корневых кончиках табака, почти прекращалась, если дефицит бора был в пределах часа (Yu, Hlavacka, Matoh, et al., 2002).

Участие бора в фотосинтезе, по-видимому, связано с его функционированием в мембранах хлоропластов (Kastori, Plesnicar, Pankovic, 1995). Нарушая тилакоидный перенос электронов через мембрану и ее энергетический градиент, дефицит бора приводит к фотоингибированию (Heiner, Goldbach, Monika et al., 2007) и соответственному снижению получения метаболической энергии в световой стадии фотосинтеза в процессе фотофосфорилирования.

1.2.3 Влияние бора на метаболизм фенольных соединений в растении

Известно, что активность полифенолоксидазы или дигидрооксифенилаланинооксидазы (ДОФА-оксидазы) находится в обратной зависимости от концентрации в растении бора. Бораты могут быть прямыми ингибиторами этого фермента, однако, это имеет место лишь при концентрации элемента более 0,01 М, т.е. в 12 раз превышающей содержание этого элемента в нормальных клетках (Skok, McIlrath, 1958). Полифенолоксидаза – фермент, который в качестве кофермента содержит медь (0,2-0,3%), и белковую часть, окисляет полифенолы до хинонов: полифенол $\leftrightarrow$ хинон. Это важная ступень в осуществлении процесса дыхания (Кретович, 1971).

В условиях недостатка бора накопление фенолов сопровождается увеличением активности полифенолоксидазы (Битюцкий, 2005).

Прямой ингибирующий эффект борат-иона на активность полифенолоксидазы *in vivo* при том уровне содержания бора, который зафиксирован в водной фазе растений, может быть очень небольшим. Значительного ингибирующего действия следует ожидать, очевидно, только в некоторых клеточных фракциях, с которыми, возможно, связаны фенолазные ферменты.

Полифенолоксидазой можно назвать и фермент тирозиназу, окисляющего тирозин. Широко распространенная в природе аминокислота L-тирозин (α -амино- β -оксифенилпропионовая кислота) легко подвергается окислению под действием фермента тирозиназы и дает при этом темноокрашенные вещества – меланины.

Высокая полифенолазная и тирозиназная активность может быть связана с борной недостаточностью иначе, а именно, с окислением кофейной и хлорогеновой кислот (последняя служит естественным субстратом полифенолоксидазы) – монофенольных оксикоричных кислот. Кофейная кислота – потенциальный предшественник лигнина и одновременно субстрат пероксидазы, активность которой усиливается в борнедостаточных тканях. Действие бора на полифенолазную активность отражается на скорости окисления *o*-дифенолов, образующих боратные комплексы, и поэтому контролирующие уровень и соотношение между моно- и полифенолами в клетке (Зитте, Вайлер, Кадерайт и др., 2008).

Некроз тканей в условиях борной недостаточности является результатом повышенного содержания кофейной кислоты. Эта кислота или реакции с ее участием вызывают разрушение проводящей ткани. Скорость циклического окисления в фенолоксидазной системе может регулироваться образованием полигидроксильных комплексов (Зитте, Вайлер, Кадерайт и др., 2008, Dear, Aronoff, 1965). У тех растений, которые в ответ на дефицит бора аккумулируют фенолы, например, кофейную кислоту, обычно регистрируют высокий уровень индолилуксусной кислоты (ИУК). Накопление ИУК может быть обусловлено

ингибирующим действием кофейной кислоты на активность ИУК-оксидазы. Кроме того, бор может влиять на механизм коммуникации клеток, а именно, на полярный транспорт ауксина в центральном цилиндре корня в направлении его апикального кончика – базипетальный транспорт ИУК ингибируется в условиях дефицита бора (Битюцкий, 2005).

Пероксидаза совместно с монофенолами определяет деятельность оксидазы индолилуксусной кислоты. Влияние бора на пероксидазную активность и на природу и соотношение между моно- и полифенольными соединениями в клетке может отвечать за ряд эффектов, вызываемых борной недостаточностью и, в первую очередь, со стороны процессов, контролируемых фитогормоном ауксином (Perkins, Aronoff, 1956).

Симптомы борной недостаточности весьма сходны с признаками, появляющимися у растений в условиях недостатка ауксинов. Была показана возможность частичной замены бора ауксином при росте растений при низкой интенсивности света (Eaton, 1940).

Окисление индолилуксусной кислоты конкурентно ингибируется *o*-дифенолами. В присутствии бора активные дифенолы инактивировались в результате комплексования. В борнедостаточных растениях эти соединения могут накапливаться. При таких условиях должно иметь место избыточное содержание в некоторых тканях индолилуксусной кислоты и родственных ауксинов. Эффект от скопления ростовых веществ может быть различен: он может найти выражение в избыточном растяжении клеток, их делении и дифференциации, а также усиленном поглощении воды. Скопление ауксинов в меристематических клетках и окружающей паренхиме или в дифференцирующих тканях приводит к адаптивному увеличению пероксидазной активности, которая вследствие высокого содержания дифенолов не вызывала разрушение ауксина, а приводило к образованию коричневой окраски тканей при переполнении их ауксином, отмирании клеток и преждевременной их лигнификации (Hewitt, 1963).

Повышенное содержание фенолов и соответствующих ферментов в клеточной стенке провоцирует увеличение реактивности промежуточных

продуктов: хинонов и активированных фенолов, способствующих продуцированию супероксидных радикалов в дыхательной цепи. Последние играют важную роль в пероксидном окислении липидов и нарушении целостности мембран.

1.2.4 Содержание бора в почве и в растении – дефицит и токсичность

Значения оптимального содержания водорастворимого бора в почве сильно варьируется в различных источниках от 2 до 100 мг/кг (Hayes, 1989, Орлова, 1991). Растения недостаток бора ощущают при концентрации его в почве 5-70 мг/кг (Hayes, 1989, Битюцкий, 2005). Еще более существенные различия в проявлении токсичности бора отмечали для растений. Так, по содержанию этого элемента в золе растений показаны токсичные дозы от 80 до 400 мг/кг (Орлов, 1992, Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989).

Для устранения у растения борного голодания, в случае настоящей недостаточности (при полном отсутствии микроэлементов в почве) эффективно внесение микроэлементов в почву. Например, проблему недостаточности бора в растениях винограда решают при помощи внесения в почву борсодержащих удобрений: полибора, солибора, бортрака, борекса и др. (Hayes, 1989). Для устранения недостаточности, которая возникает при наличии в почве микроэлементов в неусвояемой форме, рекомендовано листовое опрыскивание растворами солей борной кислоты (Balland, 2009).

В большинстве случаев содержание бора в растениях увеличивается по мере повышения его концентрации в питательной среде. Однако строгой пропорциональности между концентрацией микроэлемента в питательной среде и содержанием его в растениях не наблюдалось. (Кибаленко, Сидоршина, 1965).

1.2.4.1 Симптомы борной недостаточности и токсичности у сельскохозяйственных культур

Основные симптомы борной недостаточности могут быть разделены на группы в соответствии с тем, какие ткани и органы меристемы с высокой

метаболической активностью наиболее остро реагируют на недостаток бора: камбий и ткани флоэмы (проводящий пучок), запасающие корни, апикальные меристемы корня и стебля, камбий проводящей системы листьев, плоды. Большое разнообразие общих признаков недостатка бора находятся в связи с его подвижностью у различных растений, способностью удерживаться в развивающихся тканях, возрастом растения, сезонным эффектом и т.д.

Наиболее четким, хорошо известным признаком борной недостаточности являются различного рода нарушения процесса формирования тканей на клеточном уровне. Для многих растений весьма характерно отмирание апикальной точки роста стебля, сопровождающееся ростом боковых побегов; точки роста последних затем также гибнут. Начинается увеличение активности камбия, затем следует разрушение клеток меристемы (замыкающие клетки устьиц, клетки паренхимы ксилемы, членики ситовидных трубок, клетки-спутницы и клетки паренхимы флоэмы). Часто наблюдается плохая дифференцировка клеток, а также некрозы и разрушение тканей, как флоэмы, так и ксилемы. Во всех случаях нарушается развитие сосудистой ткани и процесс одревеснения клеток.

Один из изучаемых физиологических процессов, чувствительных к недостатку бора – транспирация. Показано, что интенсивность транспирации у листьев борнедостаточных растений составляет лишь 30% от листьев, снабженных бором. Это уменьшение транспирации, может быть вызвано, по крайней мере, тремя причинами: 1) высокой концентрацией сахаров и коллоидов в борнедостаточных листьях, 2) снижением скорости поглощения воды, что характерно для борнедостаточных растений 3) нарушениями в морфологии листьев (большой процент нефункционирующих устьиц) (Baker, 1956).

Весьма характерны признаки недостатка бора у представителей семейства бобовых, крестоцветных, мака, подсолнечника, сахарной и столовой свеклы и т.д. В столовой свекле обычно разрушается адвентивный камбиальный слой, который проявляется за пределами вторичной ксилемы. Наиболее четко эту картину можно наблюдать в активно развивающихся тканях. В камбии проводящего пучка

стимулируется деление клеток, вновь образующиеся клетки сильно удлинняются и клеточные стенки становятся тонкими. Аналогичный эффект обнаруживается в сосудистом камбии стеблей. Паренхима первичной коры развивается одновременно с формированием сосудистой ткани. Протопласты в ряде клеток приобретают коричневую окраску. Некротические участки окружены клетками, продолжающими временно делиться. В результате образуется локально расположенный «раневой» камбий (Lorenz, 1942).

Потребность у растения в боре в фазу дифференцировки клеток, тканей и органов может быть специфична, т.е. зависеть от содержания бора в этот период будут только некоторые типы клеток. Растения с хорошо развитой сосудистой системой, как правило, нуждаются в боре, и проводящая ткань наиболее сильно повреждается при борной недостаточности; при этом зрелые ткани растений, включая и лигнифицированные, содержат большое количество бора. Вместе с тем, такие зрелые органы, как полностью развившиеся листья, слабо реагируют на отсутствие бора. Был сделан вывод, что бор требуется для образования тканей, но не является необходимым для поддержания их в составе органов в зрелом состоянии (Чернавина, 1970). В более поздних работах было показано, что недостаток бора важен и в репродуктивной фазе растения: подавляется образование цветов, плодов и семян, они становятся уродливыми и бесплодными (Dell, Huang, 1997). В работах этого столетия, проведенных на культурах клеток (на примере клеток розы дамасской) было показано, что влияние дефицита бора на многие взаимосвязанные метаболические пути определяется участием этого микроэлемента (Dordas, Brown, 2005) в фенольном обмене.

1.2.5 Взаимосвязь бора с другими элементами минерального питания растений

Недостаток бора в отдельных культурах (кукуруза, бобы) снижает их способность ассимилировать фосфаты, а у других приводит к накоплению в корнях, листьях и стеблях нитратного азота. Бор повышает поглощение

макроэлементов (калия, кальция и магния) и микроэлементов (цинка, молибдена, марганца и меди).

Добавление азота снижает концентрации бора в растениях и его токсичность в тех случаях, когда почвы имеют низкое содержание этого элемента (Romero, Aguilar, 1986). Известно, что недостаток бора часто сопровождается скоплением в созревших частях ряда растений аммиака, а также растворимых форм органического азота, аминокислот и амидов; соответственно снижается содержание белка. Источники углерода, имеющиеся в достаточных количествах в лишенных бора растениях, будучи использованы для синтеза аминокислот, не используются для образования белка. Токсичность бора вызывает торможение превращения нитратов и увеличивает ассимиляцию аммиака в растениях томата (Cervilla, Blasco, Ríos, et al., 2009).

В ранних работах по изучению физиологической роли бора связывали способность этого элемента к комплексообразованию и формированию структурных единиц или «строительного материала» растений, как более важное его свойство, чем участие в реакциях обмена (Skok, 1957).

Комплексы, которые образует бор с органическими веществами, заряжены отрицательно, что оказывает влияние на формирование связей клеточной стенки с катионами, например, с Ca^{2+} . Тесное взаимодействие между бором и кальцием имеет важное значение для роста растительных клеток и транспорта кальция в побег. Типы связей кальция в апопласте (часть экстрацеллюлярного пространства, в котором молекулы воды и растворенные в ней низкомолекулярные вещества – ионы, метаболиты, фитогормоны – могут беспрепятственно диффундировать) определяют его ионообменные свойства. Изменение этих свойств апопласта влияет на интенсивность транспорта Ca^{2+} , что отражается на параметрах роста клетки. Возможно, ряд физиологических эффектов, вызываемых бором, связан с регуляцией пула ионизированного кальция в апопласте (Битюцкий, 2005).

Количество водорастворимого бора положительно коррелирует с содержанием органического вещества в почве. Добавление в почву материалов,

богатых органическим веществом, подобно компостам, ведет к увеличению концентрации бора в растениях и даже может привести к фитотоксичности.

В числе наиболее важных факторов, влияющих на доступность бора в почве и растениях, назван показатель pH почв. Поглощение бора растениями сильно зависит от pH грунта, его распределение по растению происходит преимущественно с транспирационным током. По флоэме бор также может передвигаться в относительно больших количествах (Segars, 1987). Однако считается, что бор почти или совсем не реутилизируется растениями (Чернавина, 1970).

В целом, бор менее доступен для растений при высоких значениях pH почвы. Отрицательная взаимосвязь между pH почвы и содержанием бора в растениях отмечена при pH выше 6,3-6,5. Снижение адсорбции бора с увеличением pH почв изучено на люцерне, сое и ячмене. В некоторых почвах на доступность бора влияет их механический состав и вид глинистых минералов. Почвы тонкого механического состава содержат больше экстрагируемого в горячей воде бора, чем почвы грубого механического состава.

В результате исследований выявлено, что некорневые подкормки огурцов бором и марганцем в условиях орошения на темно-каштановых почвах Саратовского Заволжья позволяют снизить заражение растений мучнистой росой и бактериозом, улучшить динамику плодоношения, качество и химический состав плодов. Применение указанных микроэлементов повышало эффективность минеральных удобрений и навоза (Минаева; Назаров, 1993).

При борной недостаточности распад клеток в стебле хлопчатника, а также во флоэме и молодой ксилемной паренхиме происходил после того, как содержимое большей части клеток становилось очень кислым (от pH 5,8-6,4 у нормальных растений до 3,8-4,4 у борнедостаточных). Все эти изменения сопровождалось скоплением сахаров и переполнением эндодермы крахмалом. Одновременно в клетках кончика стебля уменьшалось содержание нитратного азота, а в клетках с высокой кислотностью наблюдалось скопление аммиачного азота (Wadleigh, Shive, 1939).

Исходя из факта, что борнедостаточные растения часто накапливают в большом количестве сахара и аммиачный азот, предполагали, что эти условия способствуют снижению скорости окисления сахаров, а также аминирования углеродных производных.

Относительно взаимосвязи содержания фосфора и бора в растении в работах прошлого века было показано, что бор существенно изменял величину отношения между различными формами фосфорных соединений. В опытах с радиоактивным фосфором, было показано, что недостаток бора заметно ингибирует синтез нуклеиновых кислот – содержание РНК в условиях борной недостаточности уменьшалось примерно на 25%. (Whittington, 1959; Школьник, Косицин, 1962). При этом содержание ДНК растений с оптимальным содержанием бора и у борнедостаточных (в расчете на клетку) не отличалось. Таким образом, была установлена зависимость между наличием бора и синтезом РНК в растении.

Вопрос об изменении РНК уровня в растении при борной недостаточности оставался дискуссионным. Так, в одних работах было показано, что уровень РНК увеличивается при дефиците бора в растении (Cory, Finch, 1967, Daniel, Paul, Kakkar et al., 1970), в других – отмечали его снижение (Chapman, Jackson, 1974). В более позднем детальном исследовании биосинтеза нуклеиновых кислот показано, что при дефиците бора подавляется биосинтез урацилдифосфат – глюкозы (Birnbaum, Dugger, Beasley, 1977) – пуринового азотистого основания биосинтеза нуклеиновых кислот (Кретович, 1971).

Обобщение всего вышесказанное о значении бора для растений позволили выделить три основные функции бора в растении и связанные с ними реакции, которые представлены на рисунке (рис.3).



Рис. 3. Основные звенья участия бора в метаболизме растений.

Примечание: ЦПМ* – цитоплазматическая мембрана, ОСР** – окислительные свободные радикалы; ИУК*** – индолилуксусная кислота (Пашкевич, Суворова, Верховцева, 2011).

1.3 Биохимическая роль меди

Растения в норме накапливают медь в количестве 5-20 мкг/г сухой биомассы. Пока неизвестно, существует ли индивидуальный транспортер, обеспечивающий поглощение меди растением. По-видимому, это комплексон, который обеспечивает транспорт меди с фитохелаторами (непротеиногенными аминокислотами) через плазмолемму (Физиология растений, 2005).

Медь имеет высокий окислительно-восстановительный потенциал и вместе с железом входит в состав терминальной оксидазы электрон транспортной цепи дыхания – цитохромоксидазу, участвуя в транспорте электронов при дыхании.

Большая часть меди (75 % от всего содержания ее в листьях) находится в хлоропластах и влияет на биосинтез хлорофилла. Более 50% от этого количества связано с содержащим медь белком синего цвета – пластоцианином (содержание в нем Cu – 0,2-0,6%). Пластоцианин входит в электронно-транспортную цепь фотосинтеза, которая осуществляет ферментную связь между фотосистемой I и II (Пейве, 1980).

Медь также входит в состав таких ферментов как дифенолоксидаза и аскорбатоксидаза (Cu – 0,26%), которые участвуют в присоединении электрона к фенолам или к восстановленной аскорбиновой кислоте. Аскорбатоксидаза содержит, по крайней мере, 4 атома меди, которые участвуют в четырехэлектронном восстановлении O_2 до H_2O в дыхательной цепи.

Аскорбатоксидаза окисляет аскорбиновую кислоту в дегидроаскорбиновую. В цитоплазме отвечает за функционирование системы, в которой происходит восстановление НАДФ-Н и глутатиона. Аскорбатоксидаза является ферментом-антиоксидантом, т.к. наряду с другими ферментами контролирует содержание активных форм кислорода в растительной клетке, которые образуются в дыхательной цепи. Для удаления пероксида необходимо, чтобы уровень восстановленной аскорбиновой кислоты и глутатиона был достаточно высоким, что, в свою очередь, зависит от активности аскорбатоксидазы (Кретович, 1971).

В ферментах медь соединена с белком через SH-связи. Кроме того, медь активирует нитратредуктазу и протеазы, следовательно, участвует в азотном и белковом обмене.

Высокая реакционная способность меди, полезная в окислительно-восстановительных реакциях, делает ее токсичной даже при не очень высоких концентрациях. Медь разрушает тиоловые связи в белках, что приводит к их деструктуризации. Поэтому транспорт поглощенной меди к местам использования или реутилизации, где она будет включена в специфические медьсодержащие белки, осуществляется в виде комплекса со специальными цитоплазматическими белками-шаперонами. Шапероны переводят медь в неактивную форму и при участии транспортных белков доставляют медь к местам, где благодаря шаперонам

обеспечивается сборка необходимой пространственной структуры фермента, включающего медь (Физиология растений, 2005).

В условии недостатка меди активность фермента полифенолоксидазы снижается и коррелирует с аккумуляцией в растениях фенолов и меланиновых веществ, что по данным зарубежных исследователей может приводить к нарушению цветения (Битюцкий, 2011). Другой медьсодержащий фермент диаминооксидаза вместе с полифенолоксидазой участвует в синтезе лигнина. В условиях недостатка меди уменьшается отношение массы материала клеточных стенок к общей сухой массе растений, причем нарушения лигнификации обнаруживаются даже при незначительном недостатке меди (Robson et al., 1981). Таким образом, дефицит меди негативно влияет на защитные функции клеточной стенки растений.

При остром дефиците меди наблюдается преждевременное опадание листьев, тормозится рост, т.к. существенно подавляется фотосинтез. Доступность меди снижается при употреблении повышенных доз калийных и фосфорных удобрений (Физиология растений, 2005).

1.4 Биохимия железа

Содержание общего железа в листьях колеблется в зависимости от вида растений в диапазоне от 15 до 150 мг/кг сухой массы.

Наибольшая концентрация железа отмечается в листьях растений, незначительные различия имеются между стеблями, почками и цветоножками (Diaz, 1985). До 60% железа, содержащегося в листе, приходится на хлоропласты (Физиология растений, 2005). Основная масса железа запасается в хлоропластах в форме оранжево-коричневого фосфопротеида – фитоферритина. В этом белке содержится 5400-6200 атомов железа в форме оксидов и соединений основного характера, нередко в кристаллической форме (Лях, 2000).

Железо принимает участие в биосинтезе хлорофилла. Это элемент с переменной степенью окисления – Fe (II) и Fe (III). Легкая перемена валентности

и высокая комплексообразовательная способность определяют участие железа в окислительно-восстановительных реакциях растения.

В ферменте пероксидазе железо находится в гемовой форме. Гем представляет собой железопорфириновый комплекс, в котором атом железа координируется четырьмя атомами азота пирольных колец протопорфирина. Гемовая часть фермента пероксидазы выполняет роль активного центра, участвующего в разложении или активации пероксида водорода, что может свидетельствовать об участии фермента в защитной реакции растений, в частности, благодаря разрушающему действию активных форм кислорода, образующегося при этом, на патогенные микроорганизмы (Битюцкий, 1999).

Сумероксиддисмутаза (СОД) участвует в детоксикации супероксидных радикалов (O_2^-), формируя H_2O_2 . Некоторые изозимы СОД содержат железо в качестве компонента протетической группы и находятся в хлоропластах, митохондриях и пероксисомах (Битюцкий, 1999).

Каталаза – гемсодержащий фермент класса оксидоредуктаз, широко распространенный в тканях растений, катализирует разложение пероксида водорода с образованием кислорода и воды. Тетрамер гемовой формы каталазы локализован в пероксисомах растений, где этот фермент участвует в обезвреживании пероксида водорода, продуцируемого в процессе дыхания наряду с салициловой кислотой.

К железосерным белкам помимо белков электронтранспортной цепи хлоропластов и дыхательной цепи митохондрий относится аконитаза (Лях, 2000б). Аконитаза – это фермент, который катализирует взаимное обратимое превращение лимонной, изолимонной и *цис*-аконитовой кислот, основанное на отщеплении и присоединении воды. Этот фермент играет существенную роль в превращении органических кислот в растениях.

Дефицит железа у роз наблюдается очень часто. Причинами могут быть зафосфачивание грунта, pH_{KCl} выше 6,5, значительное накопление тяжелых металлов (медь, цинк, марганец, молибден). На поступление в растения железа

отрицательно влияют низкая температура грунта в начале выгонки, его переувлажнение и уплотнение, полив холодной водой.

Из-за плохой реутилизации железа его недостаток сказывается на верхних листьях и молодых частях растений.

При недостатке железа у молодых листьев появляется хлороз. Только жилки остаются зелеными. Листовая пластинка приобретает светло-зеленую окраску, а потом желтеет. При сильном дефиците этого элемента (в листьях менее 50 мг/кг) хлороз распространяется быстро на все листья. При избытке железа отмечено замедление развития растений (Ноллендорф, 1978).

1.5 Салициловая кислота и устойчивость растений к заболеваниям

Салициловая кислота (оксибензойная) – принадлежит к ароматическим органическим кислотам и в растениях в целом рассматривается как фенол с бактерицидными свойствами (Зитте и др., 2008).

Синтез салициловой кислоты (СК) начинается с превращения в пластидах фенилаланина в транс-коричную кислоту (фенилаланинаммиаклиазная реакция – ФАЛ- реакция). Далее коричная кислота путем β – окисления превращается в фенолкарбоновые кислоты и далее в бензойную, которая после гидроксирования в *орто*-положении дает салициловую кислоту (Hayat, Ahmad, 2007; Зитте и др., 2008).

Большинство исследователей относят СК к новому классу фитогормонов, однако ее внутриклеточная концентрация при патогенезе может достигать 1 мМ (Raskin, 1992; Запрометов, 1996), что на два-три порядка выше верхней границы диапазона концентраций классических гормонов. То есть СК не отвечает последнему условию отнесения к фитогормонам – действующая для нее концентрация больше 10^{-5} М/л (Кузнецов, Дмитриева, 2005). Салициловая кислота является одним из приемников (первичных мессенджеров), передающих сигналы, которые связаны с разными функциями растений, в том числе с защитными (Медведев, 1991; Hayat, 2007; Kawano, 2007).

В растениях СК выполняется многие функции. Например, она способна влиять на интенсивность транспирации (Larque-Saavedra, 1978), образовывать в ризосфере растений вещества аллелопатической природы, которые подавляют рост других растений (Schettel, Balke, 1983), снижать негативное воздействие избытка солей и недостатка влаги (Безрукова и др., 2001).

Однако, в контексте нашего исследования наиболее важная функция СК – это защитная функция, которая обеспечивается ее участием в трех основных процессах:

а) в реакции гиперчувствительности;

б) в индукции синтеза многих PR-белков (от англ. *pathogenesis related* – связанных с патогенезом), таких как глюканазы, хитиназы и др. (Enyedi, Yalpani, Silverman, Raskin, 1992; Croteau et al., 2000;);

в) в антиоксидантных реакциях.

Гиперчувствительный ответ растения, который начинается быстрым и массовым образованием органических токсинов (сапонинов, хинонов и особенно фенолов) и высвобождением активных форм кислорода (например, супероксидного радикала, $O_2^{\cdot-}$), а также H_2O_2 . Гиперчувствительная смерть клеток проявляется в форме небольших отмерших (некротических) участков ткани, как правило на листьях. Происходит локальная смерть клетки, при этом погибает и патоген (Зитте и др., 2008).

PR-белки, которые вырабатываются в ответ на обработку растений салициловой кислотой, делят на несколько классов:

1. Белки **PR-1** класса отвечают за проявление системной приобретенной устойчивости (т.е. устойчивости во всем растении далеко от непосредственного места контакта с патогеном). Синтез **PR-1** белков (Bol, Linthorst, Cornelissen, 1990), превышает по скорости образование других PR-белков, и они могут составлять до 2% от общего количества белков в инфицированном растении (Swapan, Sybbaratnam, 1999). **PR-1** белки токсичны для многих грибов и вирусов (White, 1979; Malamy, Carr, Klessing, Raskin, 1990; Metraux et al., 1990; Yalpani et al., 1991; Uknes et al, 1993; Rasmussen, Hammerschmidt, Zook, 1991; Петрова, 2000,

Shang et al., 2011). С накоплением PR-белков коррелирует системная приобретенная устойчивость в растениях табака (Van Loon, Antoniw, 1982; Van der Bulcke et al., 1990; Ryals, 1994). Системная приобретенная устойчивость (SAS, англ. systemic acquired resistance) – эта реакция показывает, что растение наряду со специфическими, обладает и многими менее специфическими защитными механизмами, которые индуцируются патогенами и дополняют конститутивные, т.е. имеющиеся и без патогена, меры защиты (Колупаев, Карпец, 2009). Т.е., когда растение подвергается инфекции в одном месте, очень часто происходит формирование устойчивости к последующему заражению во всех тканях и органах организма. Это явление было названо системным приобретенным иммунитетом. Важная роль в иммунизации принадлежит специальным эндогенным сигналам, образующимся при заражении и способным вызывать иммунитет других участков растения, не контактирующих с патогеном. Установлено, что в регулировании системной устойчивости большую роль играют фитогормоны, в частности, салициловая кислота (Медведев, 2004).

2. **PR-2** белки оказались β -1,3-глюканазами, расщепляющими глюканы клеточной стенки растений и некоторых грибов на более короткие фрагменты. Фрагменты глюканов также способны вызывать иммунную реакцию растительных клеток.

3. **PR-3** класс белков - хитиназы, которые расщепляют хитин клеточных стенок грибов. Появление низкомолекулярных продуктов деградации хитина является сигналом о том, что в место повреждения попали гифы гриба.

4. К **PR-4** классу относят гевеин-подобные белки, которые отвечают за "склеивание" латекса при повреждениях. Эти физиологические ответы частично перекрываются с ответами на такие фитогормоны, как этилен и жасминовую кислоту (Физиология растений, 2005).

Антиоксидантные свойства СК и её способность поддерживать целостность мембранных структур клеток при воздействии стрессовых факторов были показаны на примере уменьшения проницаемости мембран под влиянием

100 мкМ СК при изучении механизмов морозостойкости (Воловник и др., 2001). Экзогенная салициловая кислота, проникая в клетки, активирует весь комплекс протеиназно-ингибиторной системы растений, что может способствовать усилению адаптационного ответа на неблагоприятные факторы внешней среды и повышать иммунитет растений (Сосновская, 2001). В частности, для роз показана экорезистентность в открытом грунте в течение 10 лет после обработки СК (Поздняков, 2007).

Использование СК продлило «жизнь» срезанным розам из-за увеличения активных форм кислорода и лучшим регулированием водного баланса. Был сделан вывод, что СК можно применять для того, чтобы срезанные цветы дольше сохраняли свой вид во время длительных транспортировок (Alaey, Babalar, Nadery, Kafi, 2011).

Образование антиоксидантных ферментов, таких как каталаза, пероксидаза, супероксиддисмутаза, восстанавливалось благодаря применению раствора салициловой кислоты (Tariq et al., 2011).

Американские ученые проверили гипотезу о том, что салициловая кислота действует как сигнальный компонент в цепи реакций связанных с влиянием на культивируемую растительную клетку УФ-радиации и возбудителя фитофторы. Было показано, что салицилат натрия увеличил отток K^+ , стимулировал синтез пероксида водорода клетками (Murphy, Raskin, Enyedi, 1993).

Роль салициловой кислоты в растениях разнообразна. Она способна влиять на интенсивность транспирации в растениях (Larque-Saavedra, 1978), образовывать в ризосфере растений вещества аллелопатической природы, которые подавляют рост других растений (Schettel, Balke, 1983), снижать негативное воздействие избытка солей и недостатка влаги (Безрукова и др., 2001).

Экзогенная СК способна повышать активность ферментов клеточной стенки, причастных к образованию супероксидного радикала (пероксидаза, оксалатоксидаза), и одного из основных генераторов O_2^- – НАДФН-оксидазы плазмалеммы, что приводит к увеличению количества супероксидных анион-радикалов. Спонтанно либо под действием супероксиддисмутазы (СОД)

супероксид превращается в более стабильную активную форму кислорода (АФК) – пероксид водорода. Проникая в клетки, экзогенная СК ингибирует каталазу, что способствует накоплению H_2O_2 . В опытах с растениями табака уровень пероксида возрастал уже через три часа и продолжал расти на протяжении суток (Chen, Klessing, 1991). Кроме того, СК опосредованно, с участием кальция, активирует синтез СОД, что также приводит к увеличению количества пероксида водорода. С участием пероксида водорода и, возможно, других АФК происходит открывание кальциевых каналов и увеличение концентрации цитозольного кальция. В свою очередь, активируются кальций (кальмодулин) - зависимые протеинкиназы, что приводит к изменению состояния факторов регуляции транскрипции генов, контролируемых определенными защитными реакциями (Солдатенков, 1971).

Увеличение содержания эндогенной СК может быть вызвано и действием стрессоров. При этом стрессор влияет на ферменты клеточной стенки и плазмалеммы, причастные к генерации АФК. Накопление АФК приводит к открыванию кальциевых каналов. Поступление кальция в цитозоль может дополнительно активировать ферменты, генерирующие АФК. С участием АФК и кальция изменяется активность протеинкиназ и состояние факторов регуляции транскрипции, и активируются различные реакции, в том числе синтез эндогенной СК, которая усиливает эффекты АФК и кальция как сигнальных интермедиатов и, возможно, сама оказывает влияние на экспрессию генов, контролируемых защитными реакциями растительных клеток.

Салициловая кислота вызывает синтез ФАЛ, и тем самым усиливает собственный биосинтез. Кроме того, салициловая кислота может связываться с некоторыми Fe-содержащими белками (например, с каталазой). При взаимодействии с салицилатом активность каталазы снижается, концентрация пероксида водорода и других активных форм кислорода растет и увеличивается агрессивность по отношению к патогену.

К этому же эффекту приводит взаимодействие салицилата с аскорбатоксидазой. Повышение концентрации активных форм кислорода стимулирует образование новых порций салициловой кислоты, что приводит к

усилению эффекта. Кроме того, салициловая кислота является предшественником пиохелина и сидерофора – комплексного переносчика железа в клетки растений (Современная микробиология, 2005).

Таким образом, салицилат, в отличие от других гормонов, не только регулирует процессы через соответствующие рецепторные системы, но и непосредственно участвует в регуляции работы ряда ферментов, т.е. для развития физиологического ответа необходима более высокая концентрация салицилата (до 10^{-3} - 10^{-5} моль/л).

В литературном обзоре собраны и проанализированы данные о механизме участия бора, железа, меди и салициловой кислоты на важнейшие процессы, протекающие в организме растения, в том числе на ряд окислительно-восстановительных реакций и на работу ферментов. Показаны пути влияния рассматриваемых элементов и соединений на устойчивость растений, пассивный иммунитет и физиологическое состояние в целом (рис. 4).

Отсутствие достаточных практических подтверждений теоретическим физиолого-биохимическим закономерностям, особенно при выращивании декоративных культур, послужило причиной выбора целей и задач нашего исследования.

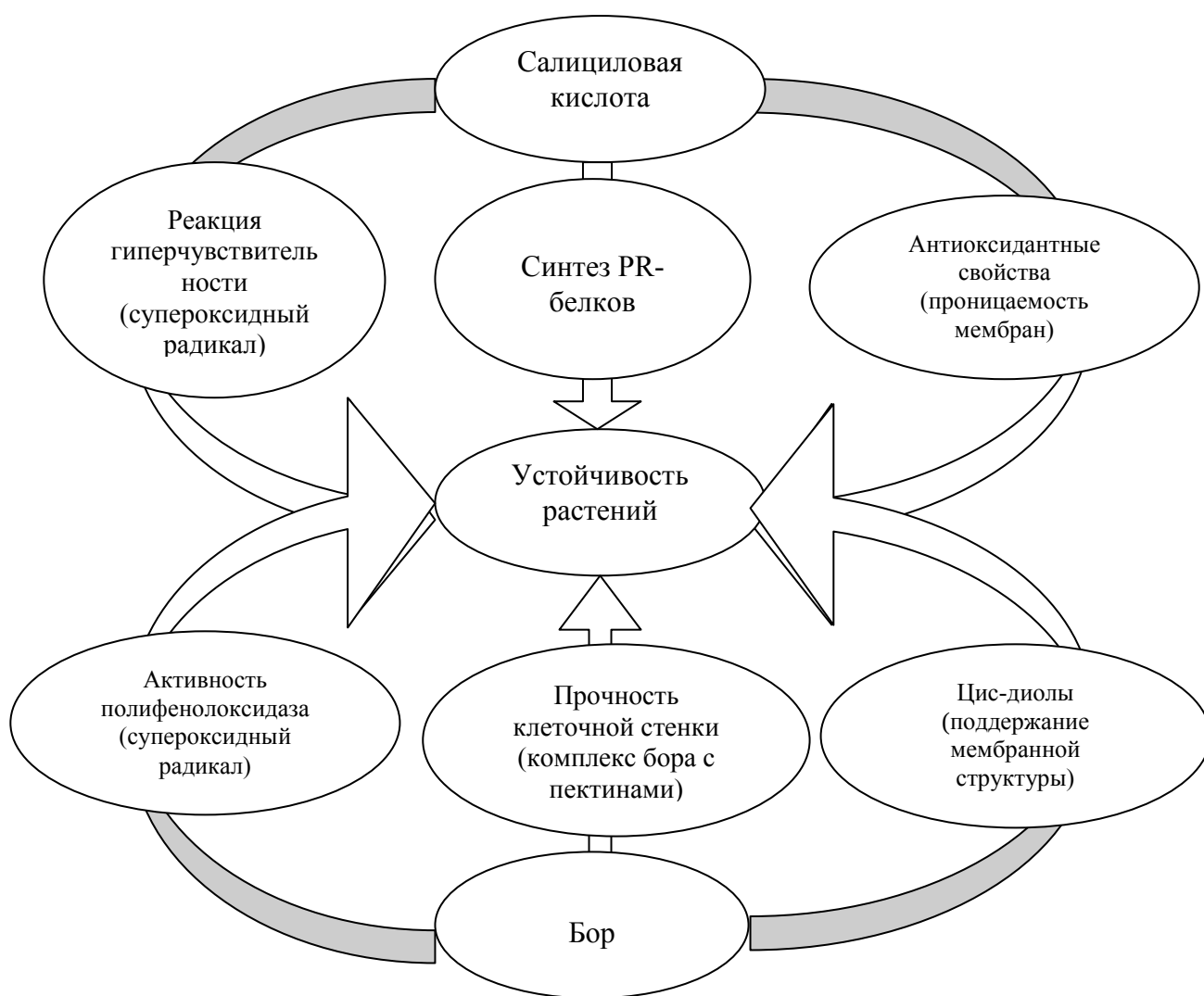


Рисунок 4. Взаимосвязь влияния бора и салициловой кислоты на устойчивость растений.

ГЛАВА 2 Объекты и методы и исследования

Исследования проводили на базе совхоза декоративного садоводства «Ульяновский» в 2011-2012 гг. в условиях защищенного грунта.

Объектами исследования были черенки роз сорта «Lovely Red», французской селекции, фирмы «Meilland Star Rose». В качестве грунта использовали смесь из торфяного питательного субстрата (Т) и агроперлита (П) в объемном соотношении (Т:П) 1:3. В качестве торфяного питательного субстрата использовали верховой сфагновый торф низкой степени разложения, избыточная кислотность которого была нейтрализована известковой мукой. Агроперлит характеризовался насыпной плотностью 100 кг/м^3 , зерновым составом по объему: более 5,0 мм – 5%; менее 1,25 мм – 8%. Укоренение черенков проводили по ранее разработанной методике (Сухая и др., 2008).

После укоренения растения вместе со всем грунтом переносили в вегетационные сосуды объемом 1,2 литра. Полив растений проводился дистиллированной водой через два дня на всём протяжении каждого опыта.

Вегетационный опыт в 2011 году, который был проведен при низком уровне минерального питания, включал 9 вариантов, по 15 черенков на каждый вариант. За основу для расчёта концентраций растворов по содержанию бора использовалась смесь Хогланда, где оно составляет 0,6 г/л. Схема опыта была следующей:

Вариант (Контроль). Фолиарная обработка дистиллированной водой

Вариант (Cu*2). Фолиарная обработка раствором CuSO_4 0,1 г/л

Вариант (Fe*2). Фолиарная обработка раствором FeSO_4 0,1 г/л

Вариант (B*2). Фолиарная обработка раствором H_3BO_3 1,22 г/л

Вариант (B*5). Фолиарная обработка раствором H_3BO_3 3,05 г/л

Вариант (B*10). Фолиарная обработка раствором H_3BO_3 6,1 г/л

Вариант (Σ). Фолиарная обработка раствором CuSO_4 - 0,1 г/л, FeSO_4 - 0,1 г/л, H_3BO_3 - 1,22 г/л.

Вариант (B*2+СК). Фолиарная обработка 2 мМ раствором салициловой кислоты и H_3BO_3 1,22 г/л

Вариант (СК). Фолиарная обработка 2 мМ раствором салициловой кислоты

Некорневую обработку проводили согласно схеме опыта один раз в 2 недели в течение 65 суток. Через 2 недели после последней обработки опыт был завершен, растения были извлечены из грунта, взвешены и далее использованы для анализа.

Вегетационный опыт в 2012 году был проведен при сбалансированном уровне минерального питания за счет корневой подкормки смесью Кнопа 4 раза через каждые две недели. За основу для расчёта концентраций растворов борной кислоты при некорневой обработке также как в первом опыте использовалась смесь Хогланда. Опыт включал 7 вариантов, по 15 черенков на каждый вариант:

Вариант (Контроль). Фолиарная обработка дистиллированной водой

Вариант (В*2). Фолиарная обработка раствором H_3BO_3 1,22 г/л

Вариант (В*5). Фолиарная обработка раствором H_3BO_3 3,05 г/л

Вариант (В*10). Фолиарная обработка раствором H_3BO_3 6,1 г/л

Вариант (В*25). Фолиарная обработка раствором H_3BO_3 15,3 г/л

Вариант (В*2+СК). Фолиарная обработка 2 мМ раствором салициловой кислоты и H_3BO_3 1,22 г/л

Вариант (СК). Фолиарная обработка 2 мМ раствором салициловой кислоты

Некорневую обработку проводили согласно схеме опыта один раз в 2 недели в течение 65 суток. Через 2 недели после последней обработки опыт был завершен, растения были извлечены из грунта, взвешены и далее использованы для анализа.

Смесь Кнопа, г/л		Смесь Хогланда, г/л	
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	1,00	SnCl_2	0,028
KH_2PO_4	0,25	KJ	0,028
MgSO_4	0,25	CuSO_4	0,050
KNO_3	0,25	ZnSO_4	0,050
Fe SO_4	0,05	CoSO_4	0,070
		$\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$	0,026

Mn SO ₄	0,390
H ₃ BO ₃	0,610
Si (диатомит)	0,100

Средняя температура воздуха в теплице в течение опытного периода вегетации растений составила $22,0 \pm 2^\circ\text{C}$, влажность воздуха – $65 \pm 5\%$.

Агрохимические методы исследования

Агрохимические показатели были определены по общепринятым методикам для тепличных грунтов (Практикум по агрохимии, 2001). Содержание общего азота, фосфора и калия в листьях, стеблях и корнях роз определяли после мокрого озоления по Гинзбург с концентрированной H₂SO₄ и добавлением концентрированной хлорной кислоты в качестве катализатора: N_{общ} – по Кьельдалю, K₂O – атомно-эмиссионным методом на пламенном фотометре Flama FR 640, Финляндия, P₂O₅ – колориметрически с окрашиванием по Дениже на приборе КФК-3-01 «30МЗ». Водорастворимый калий и фосфор в грунте определяли теми же методами в водной вытяжке из воздушно-сухих образцов при соотношении грунт:вода=1:10. Содержание меди, цинка и железа определяли после сухого озоления и последующего растворения золы в 10% HCl методом атомно-абсорбционной спектроскопии с электротермической атомизацией пробы в графитовых печах с платформой Львова на приборе «МГА-915МД». При озолении растительного материала для определения бора в каждую чашку из кварцевого стекла добавляли 0,1 г CaO. Содержание бора определяли фотометрическим методом с кармином на калориметре КФК-3-01 «30МЗ».

Белковый азот определяли после осаждения белка и мокрого озоления фильтра в концентрированной серной кислоте с добавлением концентрированной хлорной кислоты в качестве катализатора методом Кьельдаля, углеводы – фотометрически с пикриновой кислотой.

В свежей массе растений после соответствующей подготовки (Физиологические и биохимические методы анализа растений, 2000) определяли

активность ферментов аскорбатоксидазы и полифенолоксидазы, которые оценивали по количеству окисленной аскорбиновой кислоты.

Для статистической обработки результатов и их графического представления использовали программы «Excel 2003», «Statistica 6.0».

ГЛАВА 3. Результаты и обсуждения

3.1. Агрохимические показатели грунта

Содержание основных макроэлементов в субстратах, используемых для закладки вегетационных опытов, отличалось по годам (табл. 1). Так, в субстрате для вегетационного опыта в 2012 году содержание азота было на 50% ниже по сравнению с 2011 годом, а содержание водорастворимых форм калия было в 3 раза выше. В современной литературе приведены различные значения оптимальных концентраций калия и фосфора в питательных субстратах для роз (Лях, 1999), однако в большинстве работ они в несколько раз превышают показатели используемых в работе торфо-грунтов по данным элементам питания. Таким образом, в 2011 году на протяжении всего вегетационного опыта растения испытывали недостаток элементов питания, что отразилось на росте и развитии роз. Особенно было необходимо обратить внимание на соотношение основных макроэлементов в грунте ($N:P:K = 15:1:1,5$). То есть, если соотношение фосфора и калия почти полностью соответствуют тому значению, которое в среднем называется для всех культур, в том числе и для роз $N:P:K = 5:1:1,4$ (Федоров, 2007), то для минерального азота оно было в пять раз больше. Конечно, для растений характерна избирательность поглощения, т.е. способность растения потреблять и накапливать в своих тканях элементы минерального питания независимо от соотношения между этими элементами в среде, но при этом ориентируются на элемент, который в минимуме (Ниловская, Арбузова, 1978), а содержание фосфора и калия было очень низким.

Таблица 1. Агрохимические показатели грунтов, используемых для закладки вегетационных опытов.

Показатели	Содержание в грунте, мг/кг	
	2011 г.	2012 г.
Азот (NO_3^-)	1181,1±94,5	586,2±46,9
Фосфор (P_2O_5)	75,2±6,0	54,4±4,3
Калий (K_2O)	113,6±9,1	300,0±21,0
Медь	1,4± 0,1	0,9±0,1
Цинк	7,5±0,6	10,9±0,9
Железо	6,8±0,5	2,1±0,2
Бор	1,3±0,1	3,3±0,3
pH	5,3±0,3	5,5±0,3

Создание критической ситуации для роста и развития исследуемых растений было подтверждено анализом грунта после завершения опыта. Результаты содержания макроэлементов, а также меди и железа в грунтах на момент завершения опыта в 2011 году представлены в таблице 2.

Таблица 2. Агрохимические показатели грунтов, на момент окончания опыта (2011 г.)

Варианты	pH	Азот (NO_3^-)	Фосфор (P_2O_5),	Калий (K_2O)	Cu	Fe
		мг/кг				
Контроль	6,2±0,3	365,1±18,3	50,4±2,5	99,3±5,0	1,2±0,1	2,9±0,1
Cu*2	5,6±0,3	481,3±24,1	7,1±0,4	21,4±1,1	11,2±0,6	2,6±0,1
Fe*2	6,2±0,3	325,4±16,3	17,4±0,9	87,1±4,4	5,4±0,3	10,8±0,5
B*2	6,1±0,3	210,1±10,5	64,8±3,2	136,4±6,8	1,3±0,1	2,8±0,1
B*5	6,3±0,3	365,1±18,3	14,5±0,7	90,7±4,5	1,2±0,1	4,7±0,2
B*10	6,3±0,3	296,8±14,8	10,8±0,5	58,6±2,9	4,8±0,2	1,8±0,1
Σ	6,6±0,3	132,6±6,6	21,9±1,1	44,3±2,2	1,6±0,1	2,0±0,1
B*2+СК	6,0±0,3	348,6±17,4	41,9±2,1	51,6±2,6	1,8±0,1	8,4±0,4
СК	6,2±0,3	325,4±16,3	23,3±1,3	64,7±3,2	1,5±0,1	3,6±0,2

Содержание азота в грунтах на вариантах опыта составило от 130 до 480 мг/кг, что было в 2-9 раз ниже, чем в грунте, используемом для закладки опыта. Содержание калия и фосфора также было ниже в момент окончания исследования в среднем в полтора - два раза. Примерный расчет поглощенных элементов растениями контрольного варианта за период вегетации показал, что именно калий был лимитирующим элементом ($N:P:K = 32:1:0,6$). Содержание меди практически не менялось относительно начального, которое было низким, кроме варианта с внесением меди при некорневой обработке растений. Такая же закономерность наблюдалась и относительно железа. Результаты показывают, что растения потребляли необходимые для накопления вегетативной массы макроэлементы, пока их концентрация не достигла критических значений. Таким образом, низкое содержание макроэлементов и микроэлементов в прикорневой зоне изначально было низким. Поглощение элементов в течение вегетации усугубило ситуацию как по лимитации фосфора и, особенно, калия, так и их соотношения, что привело к низкому количеству растений, вступивших в фазу цветения.

Для создания условий сбалансированного минерального питания растений макроэлементами в вегетационном опыте в 2012 году проводили корневую подкормку смесью Кнопа. Содержание макроэлементов в исходном грунте было более сбалансированным как по общему содержанию (табл. 1), так и по их соотношению $N:P:K = 11:1:5,5$. Результаты содержания макроэлементов в грунте по завершению опыта представлены в таблице 3.

Таблица 3. Агрохимические показатели грунтов, на момент окончания опыта (2012 г.)

Варианты	Азот (NO ₃ ⁻)	Фосфор (P ₂ O ₅),	Калий (K ₂ O)	рН
	мг/кг			
Контроль	897,4±44,9	503,5±25,2	283,3±±14,2	6,4±0,3
В*2	1273,6±63,7	672,1±33,6	442,9±22,1	6,5±0,3
В*5	965,2±48,3	689,9±34,5	397,1±19,9	6,2±0,3
В*10	1000,5±50,0	756,8±37,8	471,4±23,6	6,6±0,3
В*25	870,5±43,5	496,0±24,8	457,1±22,9	6,6±0,3
В*2+СК	923,7±46,2	903,3±45,2	588,2±29,4	6,4±0,3
СК	991,6±49,6	831,7±41,6	500,0±25,0	6,6±0,3

Содержание нитратного азота относительно содержания его в начальном грунте увеличилось, как в контрольном варианте, так и в грунте всех вариантов с обработками. Наибольшее увеличение отмечено на варианте с дополнительной обработкой борной кислотой (в 2 с лишним раза). По-видимому, это произошло за счет корневых подкормок питательной смесью, а также интенсивного процесса нитрификации. Содержание калия возросло не так заметно, в среднем в полтора раза, в то время как фосфора в 10 раз. Столь значительное возрастание содержания фосфора может быть связано с жизнедеятельностью силикатных бактерий, концентрирующихся на агроперлитовом наполнении грунта, что было показано ранее (Кирюшин, 2011) в модельном эксперименте по мобилизации фосфора и калия в грунте торф: перлит. Соотношение элементов в грунте после вегетации растений стало N:P:K = 2:1:0,6, что также свидетельствовало о недостаточной сбалансированности в отношении калия.

Значение pH грунтов, используемых для закладки опыта, в среднем составило 5,4 (табл. 1). По окончании опыта без проведения подкормки смесью Кнопа, pH грунтов отличалось по вариантам в пределах 5,6-6,6 (табл. 2), в то

время как в вегетационном опыте с использованием смеси Кнопа при корневой подкормке растений колебания значений этого показателя были незначительны (табл. 3) и все были выше шести. Следовательно, в процессе культивирования растений происходит подщелачивание грунта. Одной из причин этого может быть жизнедеятельность аммонификаторов, разлагающих как органические вещества грунта, так и корневые экссудаты растений до аммония.

3.2. Морфометрические показатели растений вегетационных опытов

В вегетационном опыте в 2012 году наибольшее количество вегетирующих растений на момент завершения опыта было отмечено на вариантах В*5 и В*25 (рис. 6), на этих же вариантах были отмечены черенки, вступившие в фазу цветения. В то же время среди вегетирующих растений наибольший прирост биомассы наблюдался на вариантах В*2 (69%). Далее располагались варианты Контроль и В*10 (около 40%) и В*5 (34%). На варианте В*25 прирост биомассы был незначителен. Это позволило сделать вывод о том, что 25-кратная доза борной кислоты относительно указанной в смеси Хогланда, угнетает рост и развитие растений. Прирост биомассы на вариантах с обработкой роз раствором салициловой кислоты и суммой кислот был значительно выше в опыте при несбалансированном уровне минерального питания (рис. 5). В опыте с применением смеси Кнопа при корневой обработке значимого прироста на варианте с совместным применением борной и салициловой кислот не было отмечено, а на варианте с обработками салициловой кислотой прирост был в шесть раз меньше, чем при несбалансированном уровне макроэлементов (рис. 5 и 6). Данные результаты показывают «острую» реакцию организма растения на некорневую подкормку препаратом в условиях такого фактора стресса, как дефицит элементов питания.

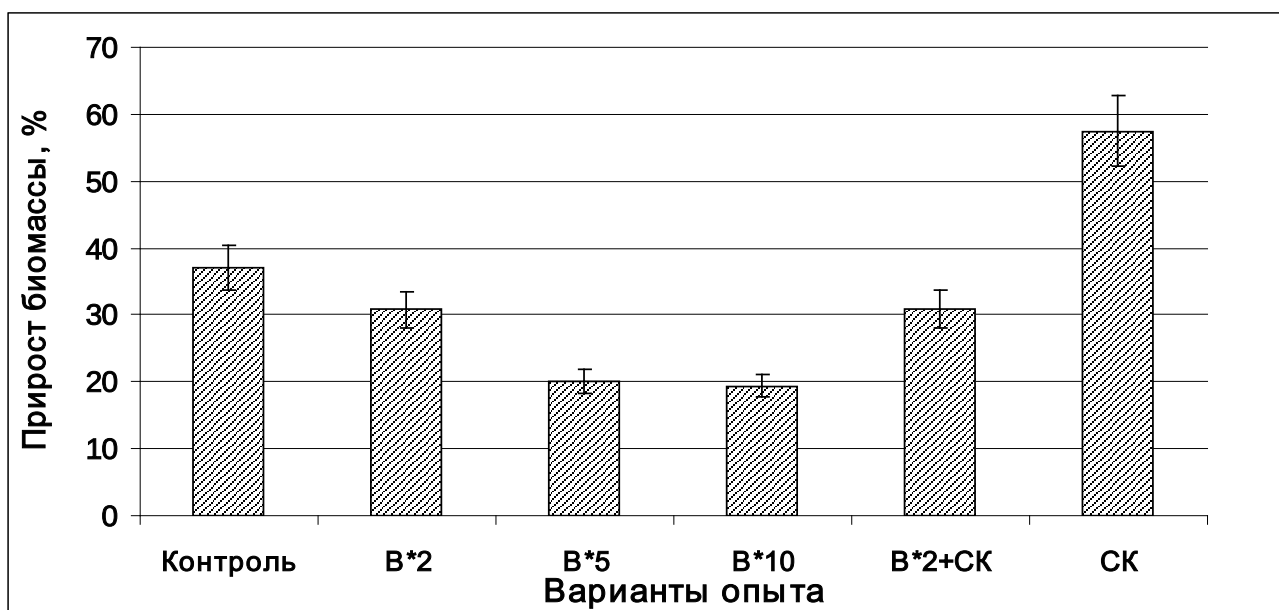


Рисунок 5. Прирост биомассы черенков роз при низком уровне минерального обеспечения по вариантам вегетационных опытов 2011 г.

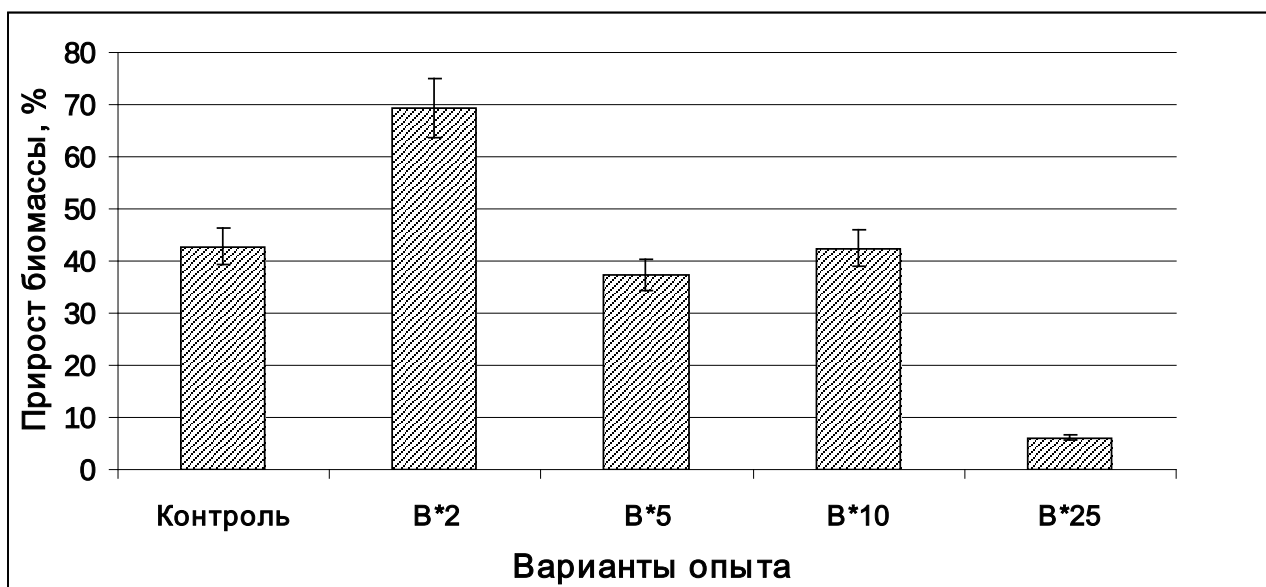


Рисунок 6. Прирост биомассы черенков роз при сбалансированном уровне минерального обеспечения по вариантам вегетационных опытов 2012 г.

Как будет показано ниже (раздел 3.3), содержание суммы сахаров как основного продукта фотосинтеза на данном варианте было ниже, чем на варианте B*2 в 2 раза, что, вероятно, может свидетельствовать о подавлении фотосинтетического процесса и, как следствие, снижение увеличения растительной биомассы.

3.3. Влияние некорневых обработок борной и салициловой кислотой на углеводно-белковый баланс в растениях, содержание и распределение макроэлементов по вегетативным частям растений

О протекании важнейших физиологических процессов в растении, таких как фотосинтез и дыхание, можно судить по состоянию углеводно-белкового баланса в растительном организме. Моносахариды, как продукт фотосинтеза, являются основным субстратом дыхания и, следовательно, получения растением энергии для синтетических процессов.

Содержание моносахаридов в листьях роз было выше на варианте с обработкой салициловой кислотой на 64%, а на варианте с обработкой двумя кислотами – на 79% относительно контрольного варианта (рис. 7).

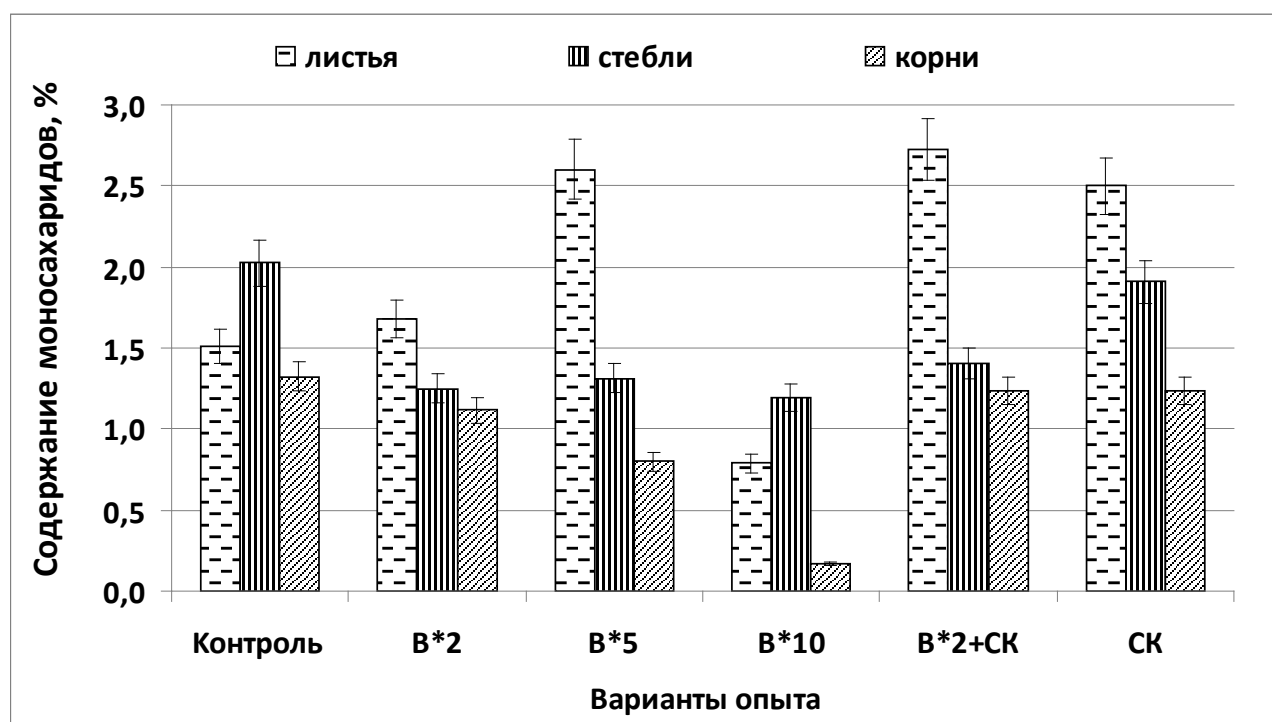


Рисунок 7. Содержание моносахаридов в вегетативных частях роз при несбалансированном уровне минерального питания (2011 г.)

Содержание моносахаридов в корнях роз снижалось по мере увеличения доз борной кислоты и на варианте B*10 было в 6 раз меньше, чем на контрольном варианте и варианте B*2 (рис. 7). Такая тенденция объяснима при учете значения бора в транспорте углеводов в корневую систему, которые растения «сжигают»

как энергетический субстрат для синтеза белка в «биохимической лаборатории» корней (Сабинин, 1975). Действительно, отмечена высокая корреляционная зависимость между содержанием моносахаридов и белкового азота в корнях растений (рис.9) на вариантах с обработкой растворами борной кислоты ($r=0,99$ при $P=0,95$).

Оказывая влияние на углеводный обмен, бор, тем самым, регулирует азотный метаболизм, синтез белков, и как следствие образование корней, рост и развитие растительного организма (Битюцкий, 2005).

Максимальное содержание общего азота в корнях роз было отмечено при некорневой обработке растений раствором борной кислоты в концентрации 6,1 г/л (В*10) и превышало содержание данного макроэлемента в других вариантах в среднем на 50% (рис. 8). Содержание общего азота в листьях возрастало по мере увеличения доз борной кислоты и на вариантах В*5 и В*10 было выше, чем на контрольном варианте на 25% и на 32%, соответственно.

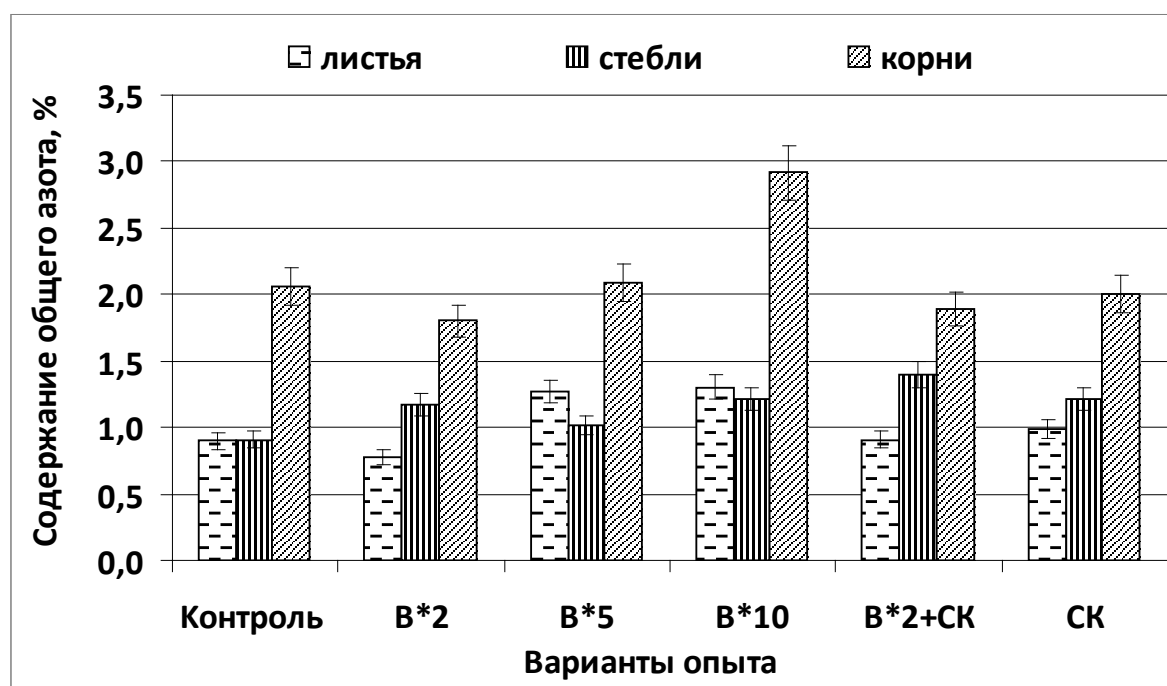


Рисунок 8. Содержание общего азота в вегетативных частях роз при несбалансированном уровне минерального питания (2011 г.)

Содержание белкового азота в корнях растений (рис. 9) в вегетационном опыте без применения смеси Кнопа в качестве корневой подкормки имело ту же

зависимость от доз борной кислоты, вносимой при некорневой обработке, что и содержание общего азота. Таким образом, данные исследования показали положительный эффект некорневых обработок борной кислотой на азотный метаболизм роз при недостаточном минеральном питании.

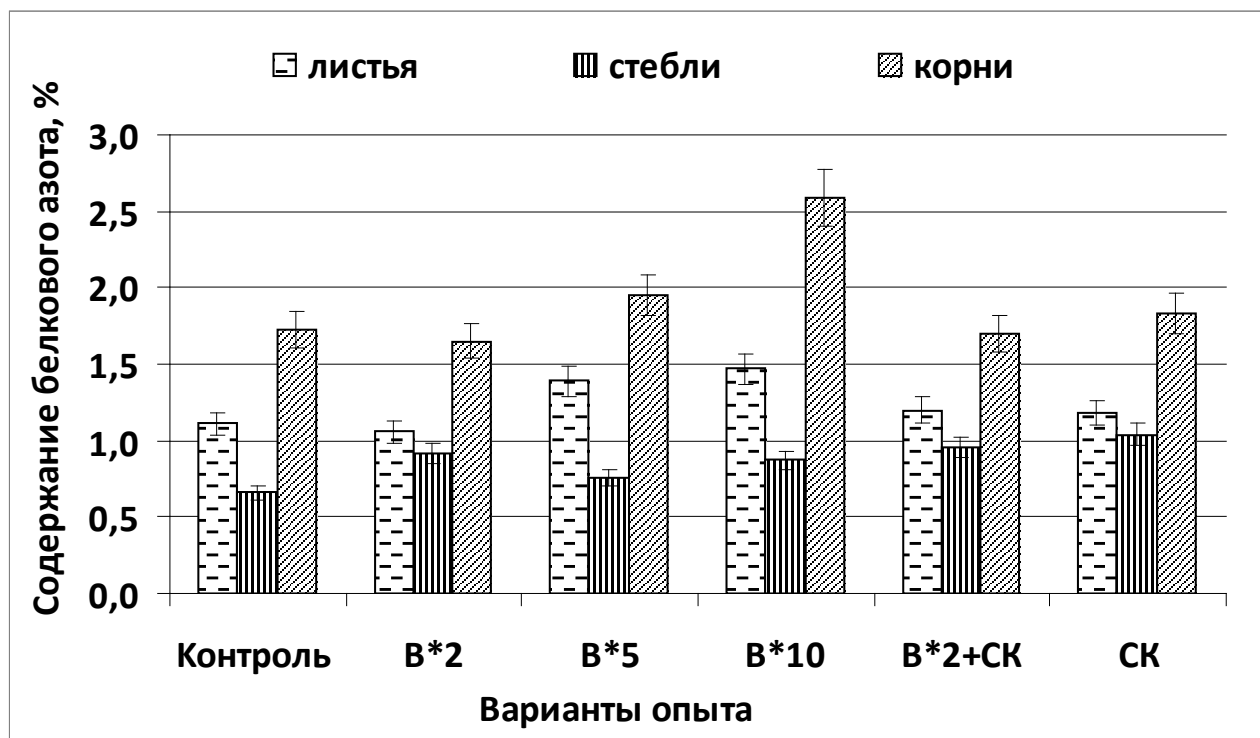


Рисунок 9. Содержание белкового азота в вегетативных частях роз при несбалансированном уровне минерального питания (2011 г.)

Отношение количества общего азота к белковому в корнях растений на всех вариантах было более близко к единице, нежели в других вегетативных органах (рис. 10), но на контрольном варианте оно было больше, чем на вариантах с обработками, а минимально составило на варианте с внесением 5-ти кратной дозы борной кислоты относительно смеси Хогланда (B*5). Это показывает, что биосинтез белка происходит более интенсивно в корневой системе роз, как в контрольном варианте опыта, так и в вариантах с применением препаратов кислот.

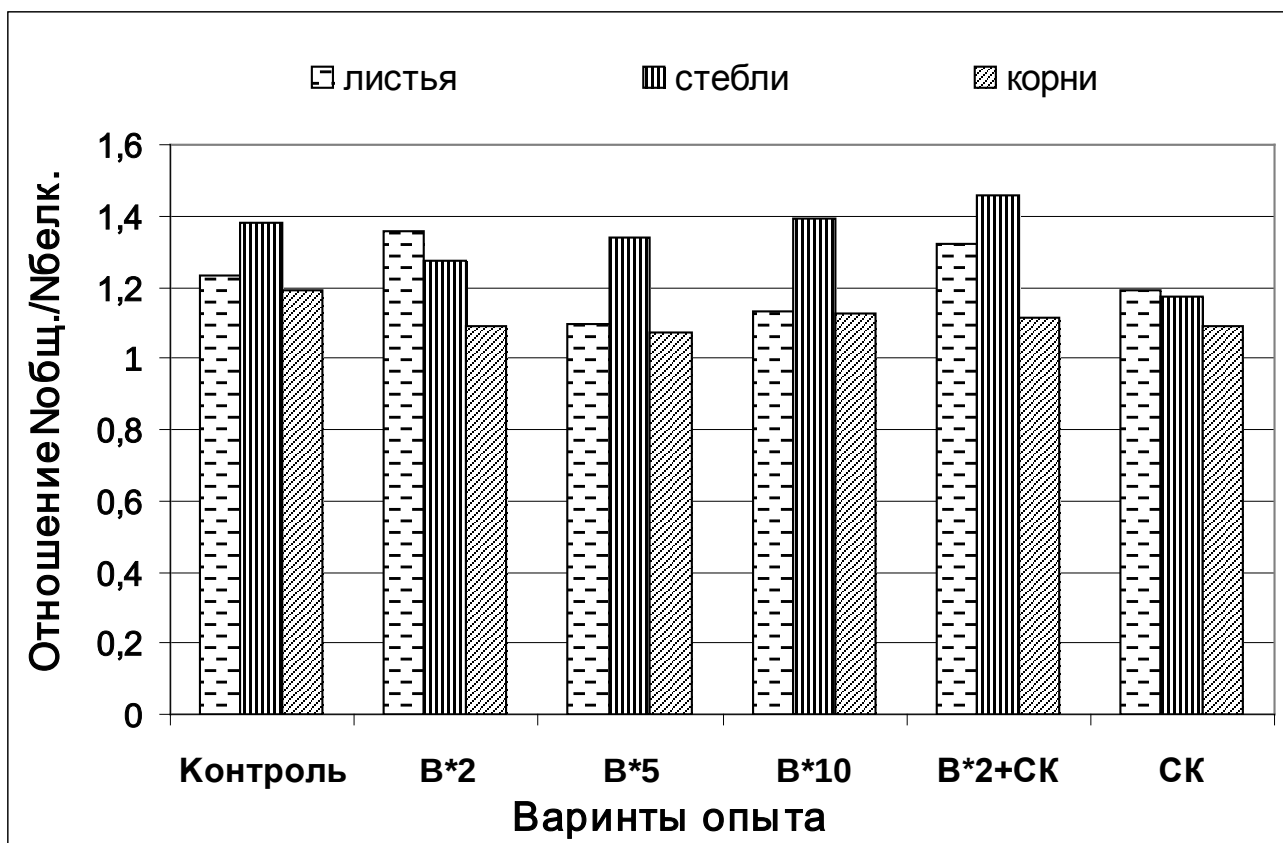


Рисунок 10. Отношение общего и белкового азота в вегетативных частях растений при несбалансированном уровне минерального питания

При проведении корневой подкормки смесью Кнопа содержание моносахаридов в листьях роз значительно не отличалось на вариантах с внесением борной кислоты в сравнении с этими показателями в вегетационном опыте с низким уровнем обеспеченности элементами питания.

Содержание моносахаридов в листьях роз вегетационного опыта с внесением смеси Кнопа, при корневой подкормке на вариантах с обработкой салициловой кислотой было в 1,5-2 раза ниже, чем на тех же вариантах опыта без подкормки питательной смесью (рис. 11). По-видимому, уменьшение влияния обработок салициловой кислотой на углеводный обмен в розах при более благоприятных условиях питания определяется снижением стрессовой нагрузки на организм растения, и, как следствие, отсутствие необходимости вовлечения салицилатов в механизмы синтеза антистрессовых белков и соответствующее усиление фотосинтеза для производства сахаридов.

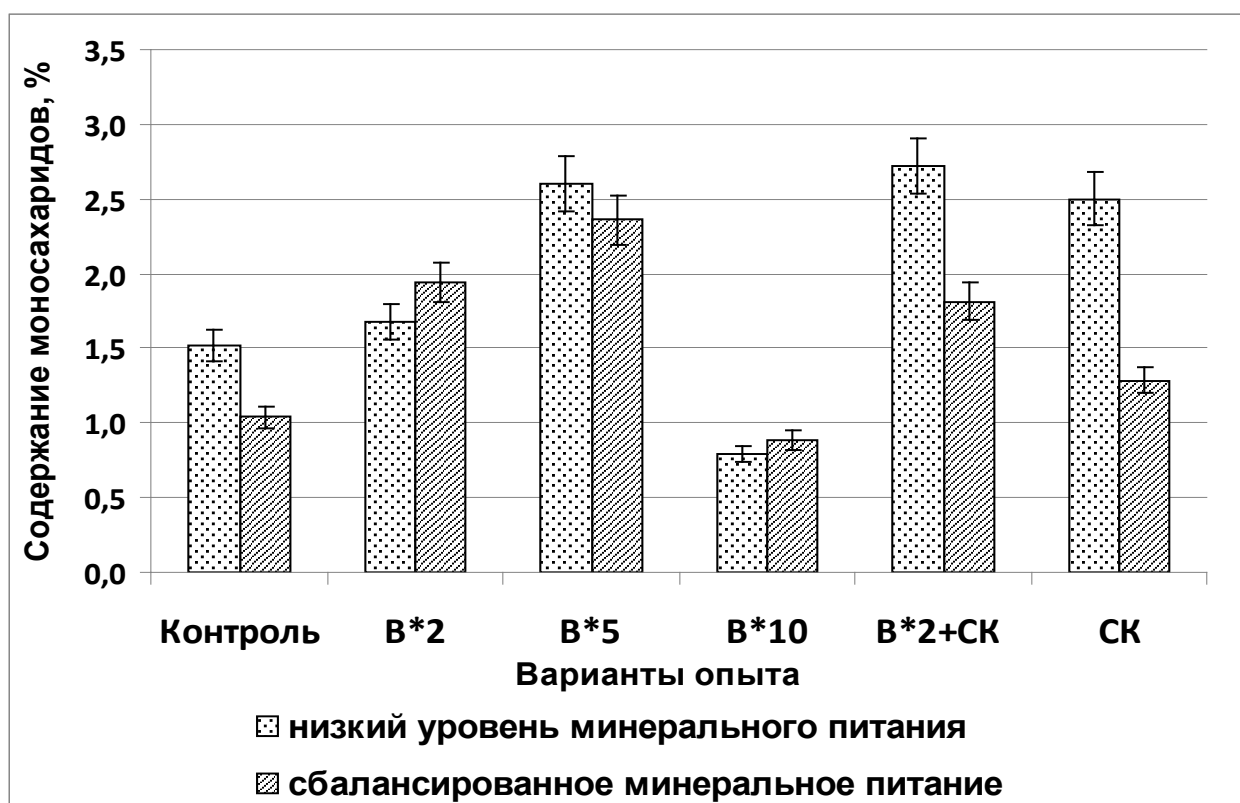


Рисунок 11. Сравнение содержания моносахаридов в листьях роз при низком и сбалансированном уровне минерального обеспечения по вариантам вегетационных опытов 2011-2012 гг.

При сбалансированном минеральном питании, содержание общего азота в корнях растений на вариантах В*25 и СК было выше контрольного варианта на 58% и 46 % соответственно, на вариантах с другими обработками значимого отличия не наблюдалось (рис. 12). Корневая подкормка растений смесью Кнопа повысила содержание азота во всех вегетативных частях растений относительно опыта с низким уровнем минерального питания (рис. 8), но на контрольном варианте, вариантах В*2 и с применением салициловой кислоты это увеличение составило более чем в 2 раза, на других вариантах – меньше. Нижняя граница оптимального содержания азота в листьях роз - 2,4 % (Лях, 1999), в нашем исследовании этот уровень был достигнут только на контрольном варианте и на вариантах с высокой дозой борной кислоты (В*25) и с обработкой салициловой кислотой при некорневой подкормке.

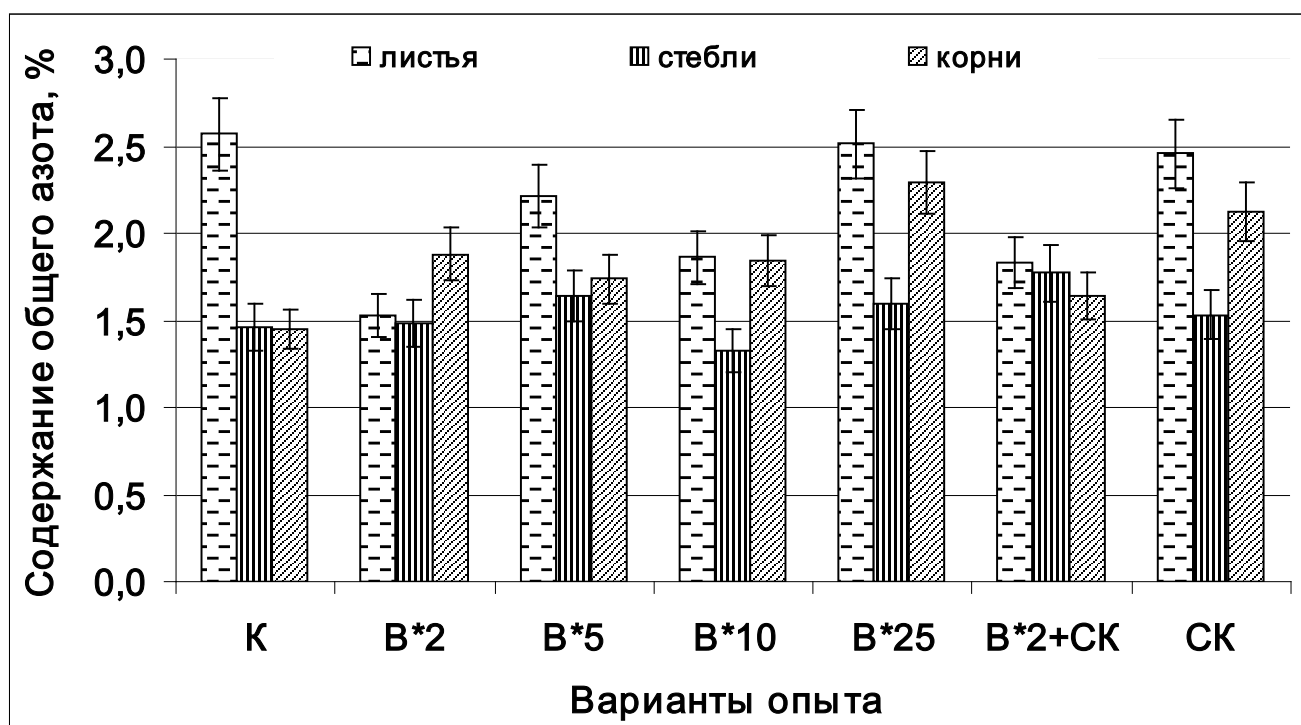


Рисунок 12. Содержание общего азота в вегетативных частях роз при сбалансированном уровне минерального питания (2012 г.)

В опыте с низким уровнем минерального питания на вариантах с обработкой салициловой кислотой содержание углеводов в листьях было выше контрольного варианта на 40% в варианте B*2+СК и на 50% на варианте СК (рис. 13). Также подобная тенденция наблюдалась при обработке роз раствором борной кислоты в концентрации 3 г/л (B*5). Увеличение содержания углеводов в листьях может свидетельствовать о более активном протекании фотосинтеза в растении, и косвенно являться подтверждением более устойчивого состояния организма при проведении соответствующих корневых подкормок, чем без них.

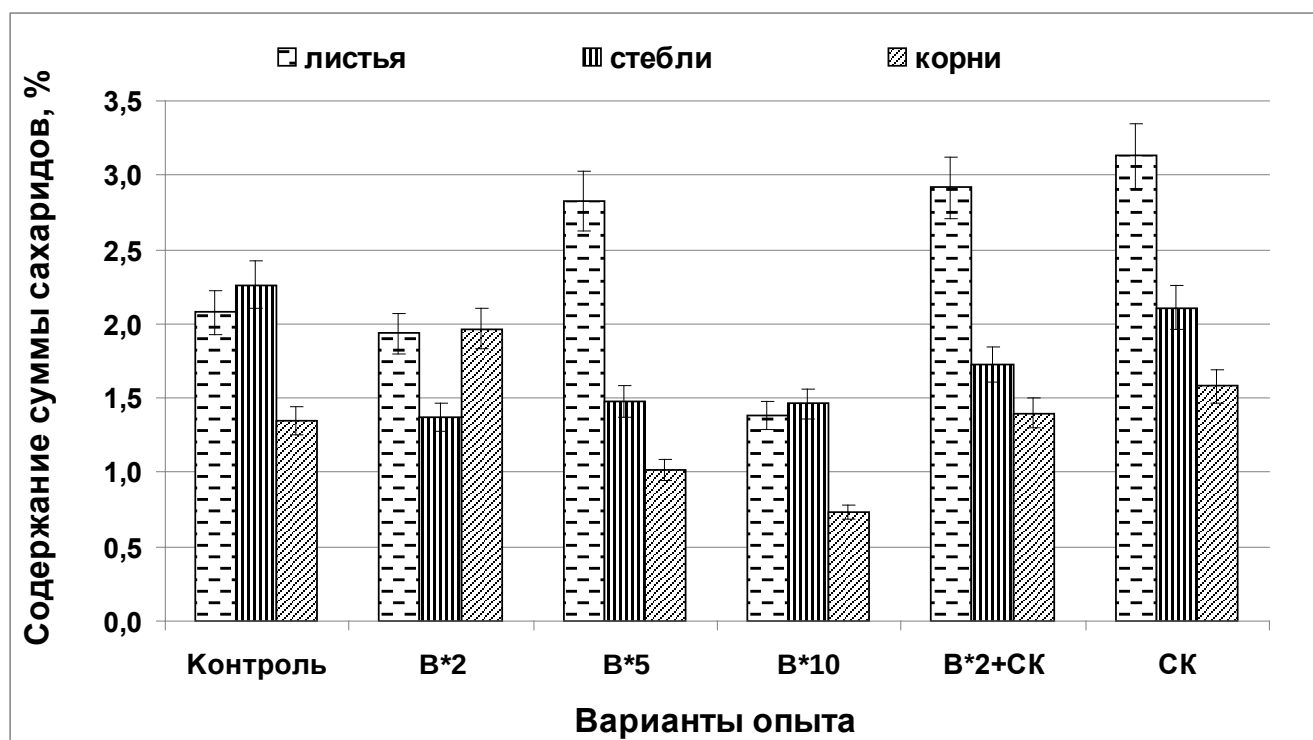


Рисунок 13. Содержание суммы сахаридов в вегетативных частях роз при несбалансированном уровне минерального питания по вариантам вегетационного опыта 2011 г.

Содержание суммы сахаридов в стеблях роз снижалось по мере увеличения доз борной кислоты, вносимой при некорневой подкормке (рис. 14), и на варианте с обработкой 25- кратной дозой было в 2 раза ниже, чем на контрольном варианте и варианте с внесением 2 - кратной дозы борной кислоты относительно принятой в смеси Хогланда. При некорневой обработке растений раствором салициловой кислоты содержание суммы сахаров в корнях роз было более чем в 2 раза выше относительно контрольного варианта опыта, что свидетельствует о транспорте продуктов фотосинтеза в «биохимическую лабораторию (Сабинин, 1971) корневой системы роз. Кроме того, как показано, (Raskin, 1992) СК способствует развитию адвентивных корней у растений, что, возможно, наблюдается и в нашем опыте.

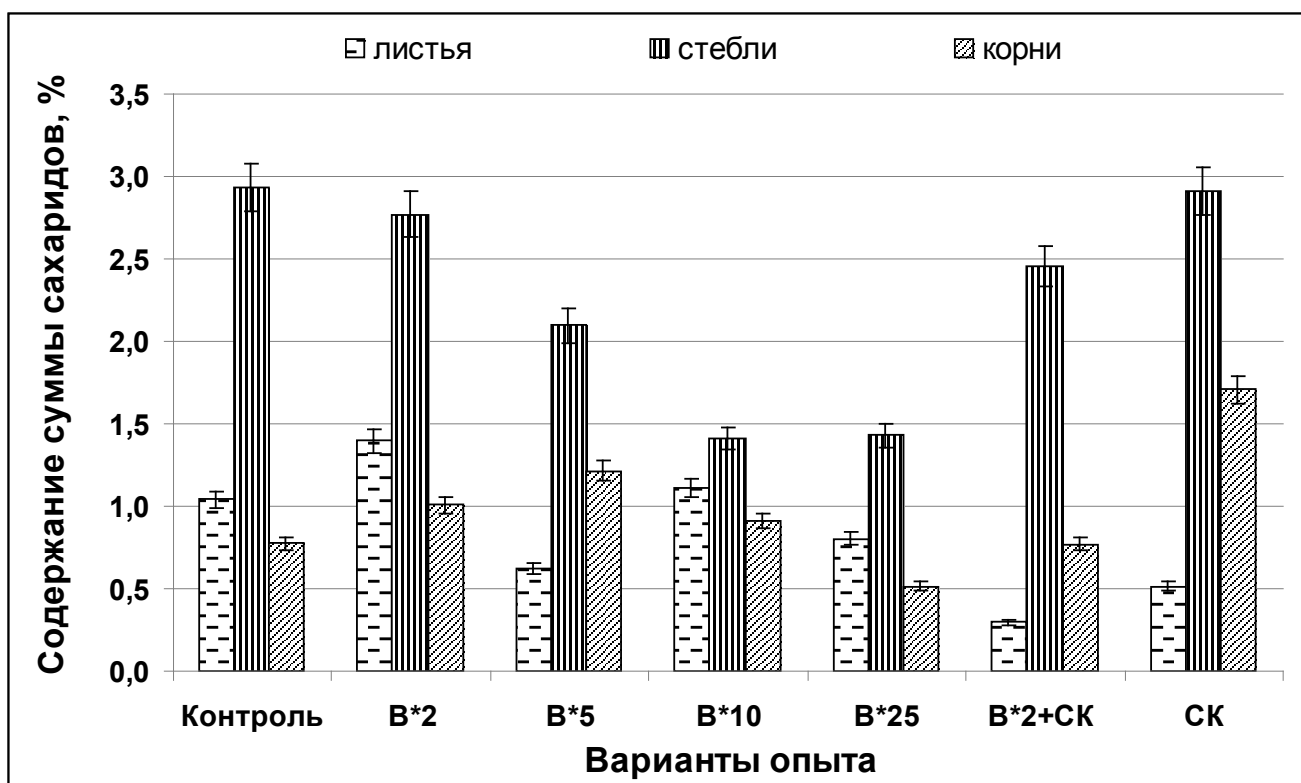


Рисунок 14. Содержание суммы сахаридов в вегетативных частях роз при сбалансированном уровне минерального питания по вариантам вегетационного опыта 2012 г.

Важнейшими элементами для питания растений наряду с азотом являются фосфор и калий. Калий влияет на транспорт углеводов за счёт образования градиента электрического потенциала на ситовидных пластинках, при его недостатке нарушается транспорт сахарозы по флоэме (Физиология растений, 2004), а также K^+ – активируемый фермент – крахмалсинтаза, осуществляет присоединение глюкозы к крахмалу, в результате происходит удлинение полисахаридной цепи (Физиология растений, 2005).

Содержание калия в листьях при низком уровне минерального питания на вариантах В*2+СК и СК было выше на 34% и 26%, соответственно, относительно контрольного варианта (рис.15). Также, содержание данного макроэлемента в стеблях роз увеличилось по сравнению с контролем на варианте СК на 35 %. Вероятно, это связано с тем, что одной из функций салициловой кислоты, как фитогормона, является ее регулирующая роль в устьичных движениях (Raskin, 1992; Запрометов, 1996), следовательно, она влияет на углеводный обмен и

интенсивность фотосинтеза в растениях. Как было показано выше (рис. 3), на вариантах с обработкой этим препаратом наблюдалось увеличение содержания углеводов в листьях, которое, в свою очередь, связано с повышенным содержанием калия на данных вариантах. Коэффициент корреляции между калием и суммой сахаридов составил $r = 0,7$ ($P=0,95$) для всех частей растений.

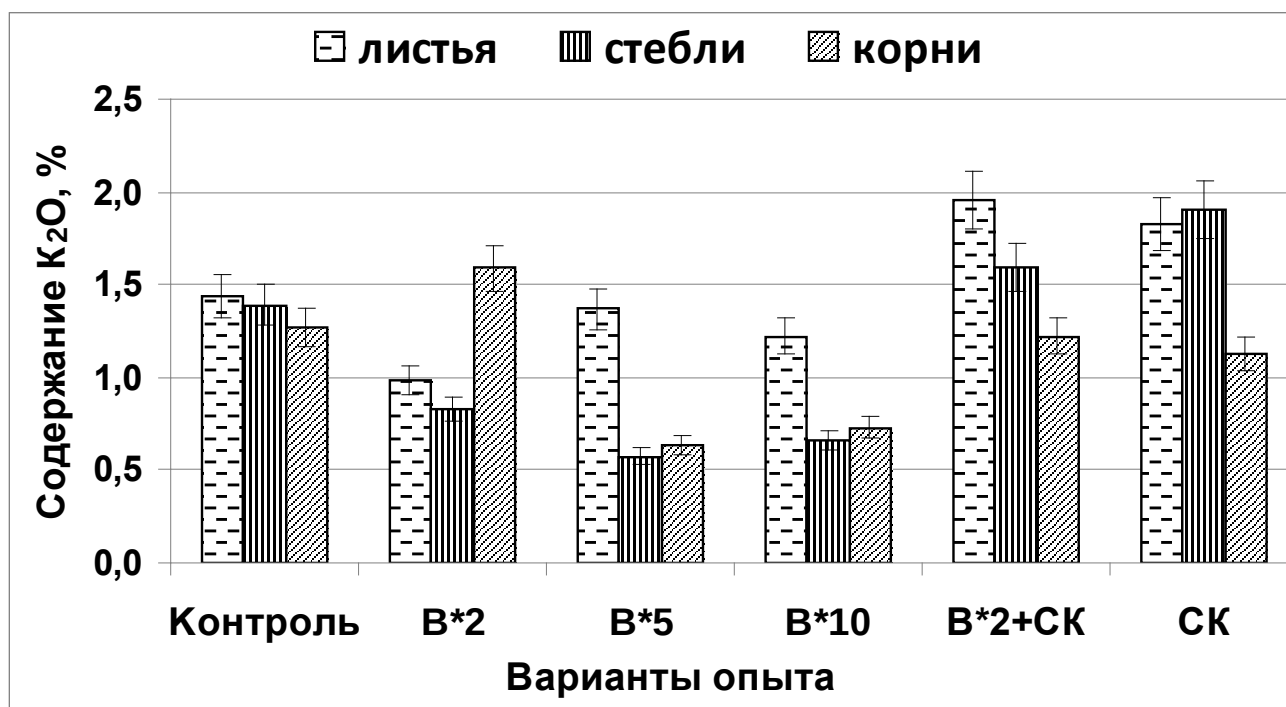


Рисунок 15. Содержание калия в вегетативных частях роз при несбалансированном минеральном питании по вариантам вегетационного опыта 2011 г.

На фоне проведения корневой подкормки растений смесью Кнопа по завершению вегетационного опыта содержания калия в листьях значимо не отличалось от контрольного варианта (рис. 16). При некорневой обработке салициловой кислотой содержание данного макроэлемента в корнях роз возросло на 32% относительно контрольного варианта, что подтверждает высказанное выше предположение.

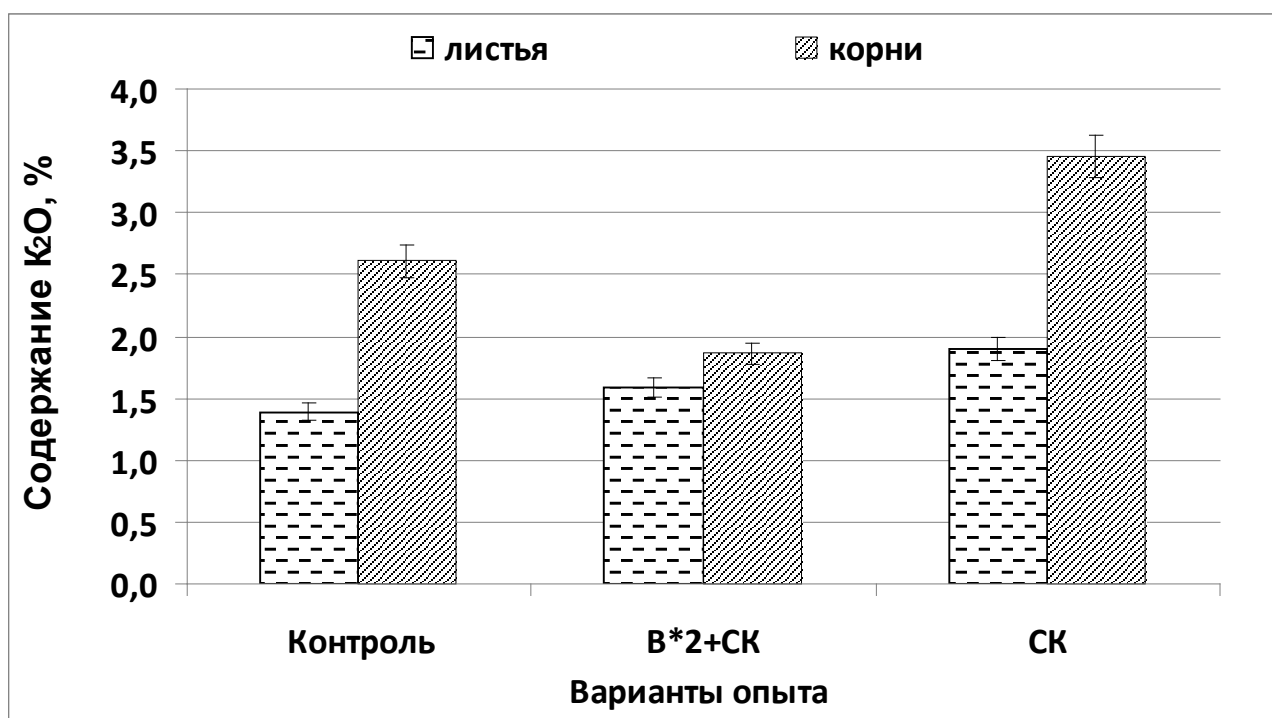


Рисунок 16. Содержание калия в листьях и корнях роз при сбалансированном уровне минерального обеспечения по вариантам вегетационных опытов 2012 г.

Содержание фосфора в корнях роз было ниже при некорневой обработке борной кислотой по сравнению с контролем (рис. 17). На варианте В*2 оно снизилось на 67% по сравнению с контрольным вариантом, на вариантах В*5 и В*10 – на 44%. Вероятно, это связано с тем, что у хорошо обеспеченных фосфором растений часть фосфатов транспортируется по ксилеме в листья, а транспорт по корню осуществляется в виде фосфорных эфиров сахаридов. Бор влияет на транспорт сахаридов в растениях и тем самым способствует транспорту фосфора в листья. Это может быть косвенно подтверждено увеличением содержания фосфора в листьях на варианте В*5 почти в два раза по сравнению с контролем (рис. 17). Как было показано выше (рис. 7), содержание моносахаридов в листьях роз также выше на варианте с обработкой листьев раствором борной кислоты в концентрации В*5 как при низком, так и при сбалансированном уровне минерального питания.

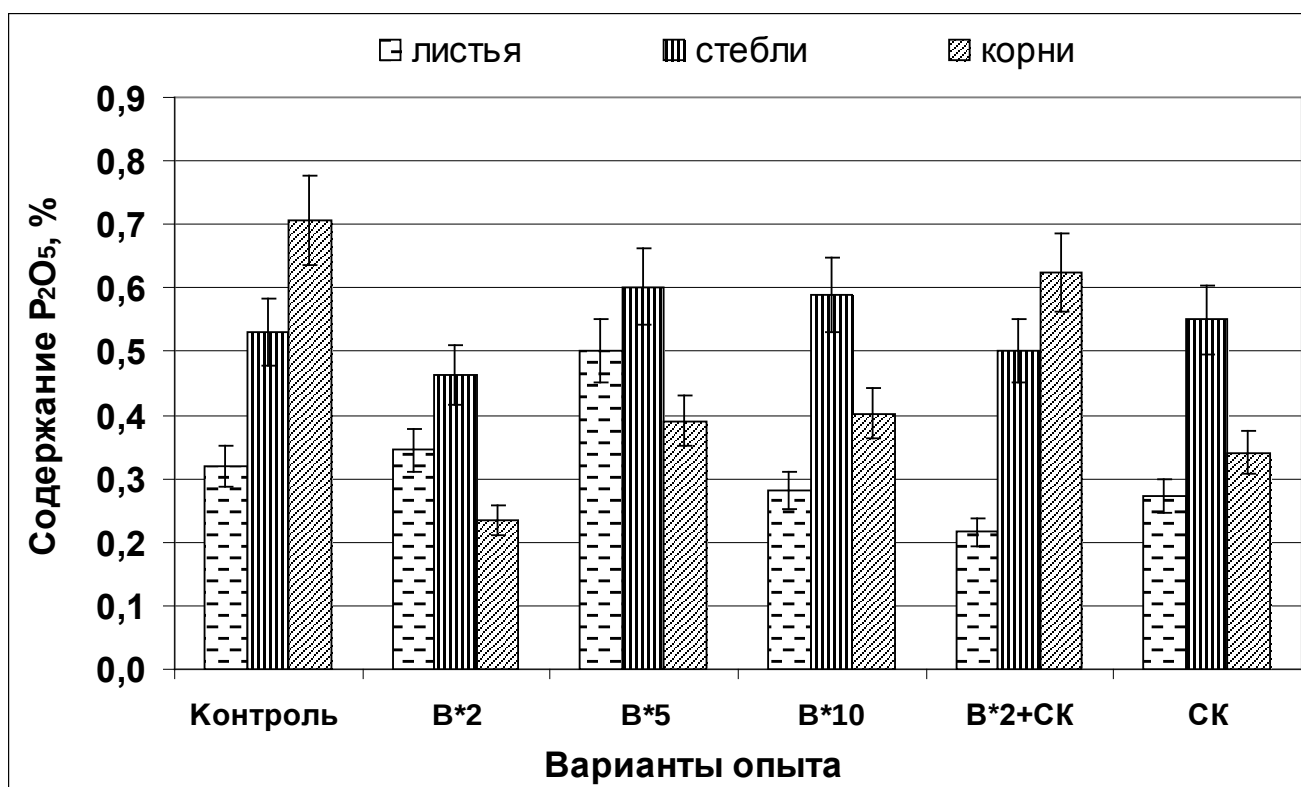


Рисунок 17. Содержание фосфора в вегетативных частях роз при несбалансированном уровне минерального питания по вариантам вегетационного опыта 2011 г.

Аналогичные данные были получены при корневой обработке растений смесью Кнопа на протяжении вегетационного опыта (рис. 18). Содержание фосфора в корнях роз при обработке растений раствором борной кислоты в двух меньших концентрациях (B*2 и B*5) было ниже по сравнению с контрольным вариантом в среднем на 50%, а в листьях на варианте с обработкой в концентрации 1,2 г/л (B*2) содержание данного макроэлемента возросло на 50% относительно контроля.

В отличие от вегетационного опыта без использования корневой подкормки в данном опыте обработка растений салициловой кислотой и смесью кислот показала значимое увеличение содержания фосфора в листьях растений по сравнению с контрольным вариантом на 62% (СК) и 30% (СК + B*2). Так как фосфор отвечает за энергетику превращение углеводов в растениях, увеличение его содержания в листьях роз под действием салициловой и борной кислоты

свидетельствует о нормальном протекании углеводного обмена. В подтверждении этого содержание суммы сахаридов в этих вариантах опыта было выше в листьях относительно контрольного варианта (рис.14).

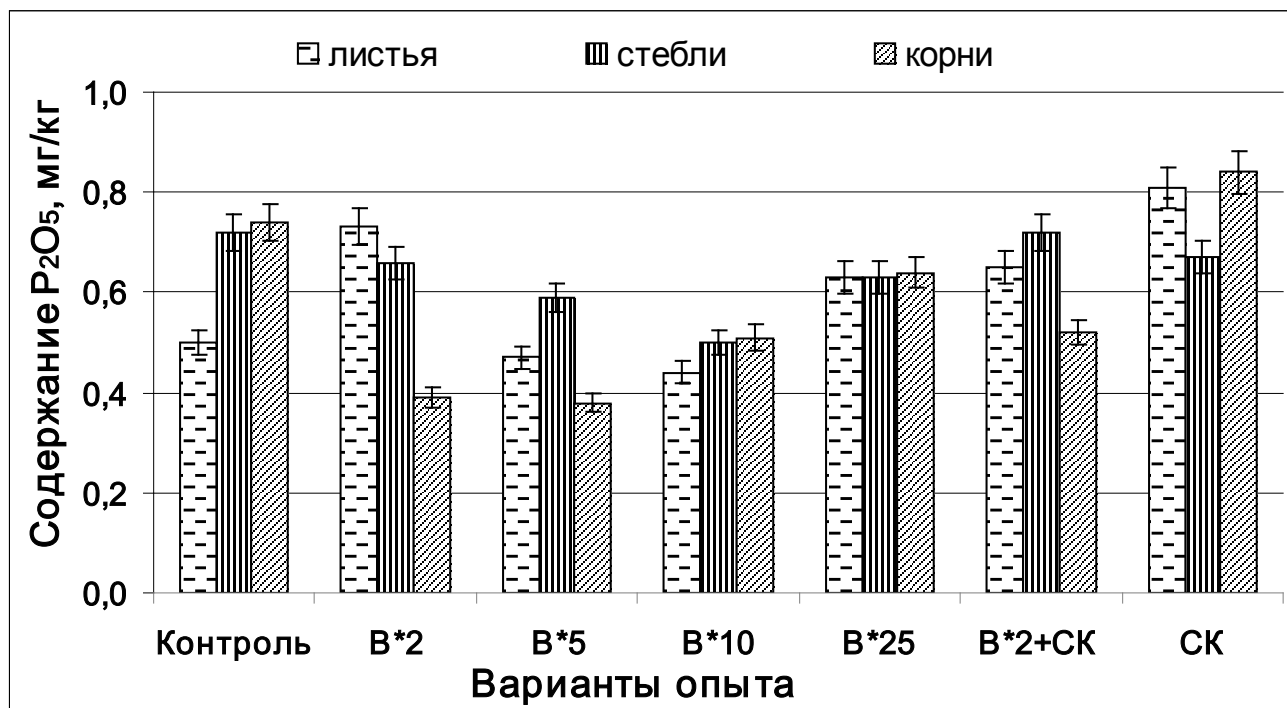


Рисунок 18. Содержание фосфора в вегетативных частях роз при сбалансированном минеральном питании роз по вариантам вегетационного опыта 2012 г.

3.4. Влияние борной и салициловой кислоты на показатель устойчивости (пассивный иммунитет) растений к инфекционным заболеваниям (по сумме органических кислот) и окислительно-восстановительные процессы дыхательной цепи растений (по активности полифенолоксидазы и аскорбатоксидазы)

При увеличении концентрации борной кислоты, вносимой при некорневой обработке, сумма органических кислот в стеблях роз была в 7-20 раз выше по сравнению с контрольным вариантом (рис. 19), и максимально составила 2,1 % на варианте с обработкой борной кислотой в концентрации 6,1 г/л (В*10). При некорневой обработке салициловой кислотой сумма органических кислот также возросла относительно контроля в 4 раза, при совместном применении кислот – в 11 раз. Такая тенденция соотносится с теорией Комеса (Шкаликов, Дьяков, Смирнов и др, 2005), согласно которой повышение кислотности клеточного сока свидетельствует об укреплении пассивного иммунитета растения.

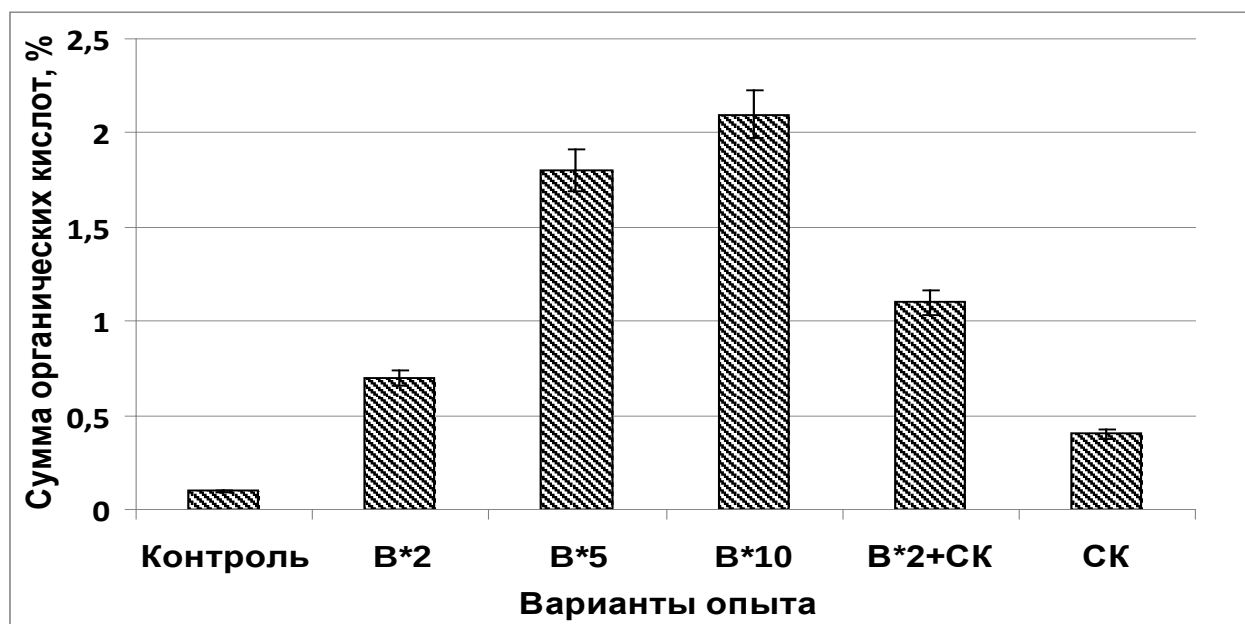


Рисунок 19. Содержание суммы органических кислот в стеблях роз при низком уровне минерального питания на вариантах вегетационного опыта 2011 г.

Активность полифенолоксидазы в корнях растений была на 90% выше на вариантах с двукратной и пятикратной дозой борной кислоты относительно рекомендованной в смеси Хогланда, чем на вариантах с более высокими дозами бора и контрольном варианте (рис. 20). Активность этого фермента в листьях наоборот резко возрастала с увеличением доз борной кислоты, но по сравнению с контрольным вариантом была ниже на варианте В*10 и В*25 в среднем на 20%. Как отмечалось в литературе (Skok, McIlrath, 1958; Битюцкий 1999), в условиях недостатка бора накопление фенолов сопровождается увеличением активности полифенолоксидазы. Бораты могут быть прямыми ингибиторами этого фермента, однако, это имеет место лишь при концентрации элемента более 0,01 М, т.е. в 12 раз превышающей содержание этого элемента в нормальных клетках (Skok, McIlrath, 1958).

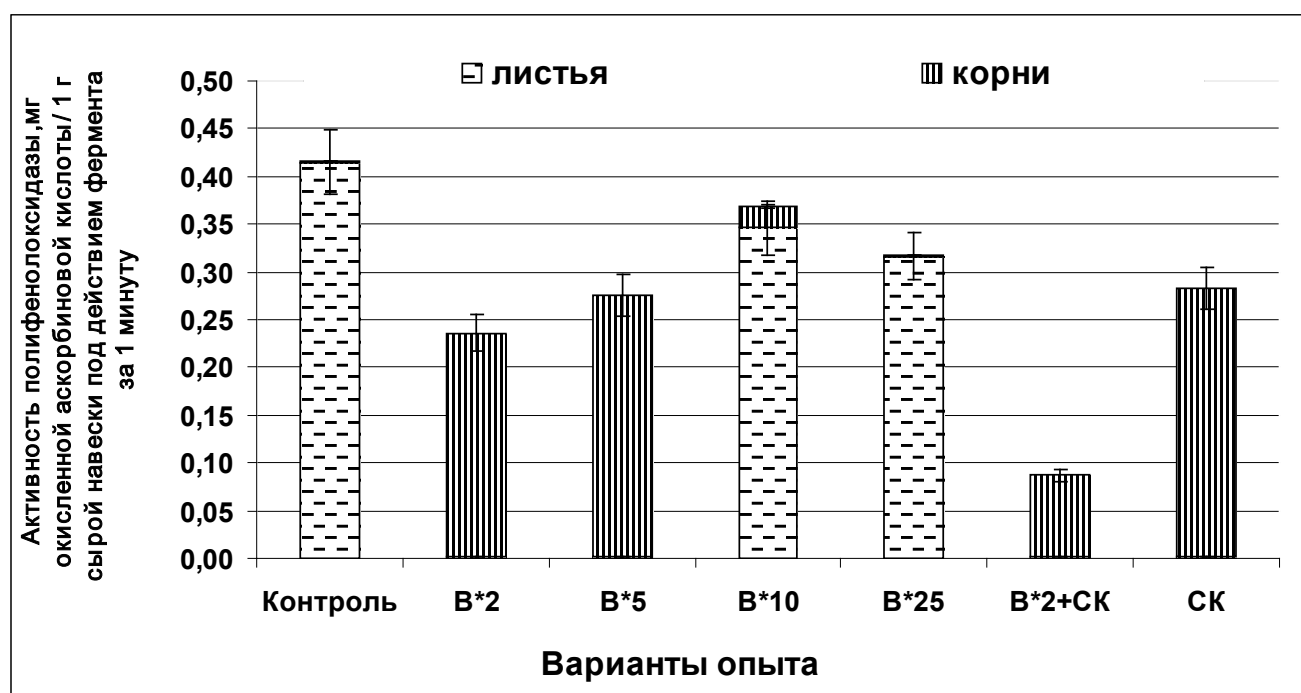


Рисунок 20. Активность полифенолоксидазы в листьях и корнях роз при сбалансированном уровне минерального питания по вариантам вегетационных опытов 2012 г.

Активность аскорбатоксидазы в корнях растений увеличивалась с ростом концентрации бора, вносимой при некорневой обработке, и на варианте В*25

составила 0,300 мг окисленной аскорбиновой кислоты/ г сырой навески, что было в 5 раз выше, чем на варианте В*2 (рис. 21).

Активность данного фермента в листьях роз повышалась при некорневой обработке салициловой кислотой, и на данном варианте была более чем в 2 раза выше по сравнению с контрольным вариантом. По-видимому, это связано с тем, что салициловая кислота участвует в функционировании НАДФН-оксидазной системы, за метаболическую активность которой отвечает аскорбатоксидаза антиоксидантный фермент. Увеличение концентрации салицилата в растительной клетке повышает активность этого фермента. В состав фермента аскорбатоксидазы входит медь, и, как будет показано на рисунке 18, содержание этого элемента в листьях роз на вариантах с обработкой салициловой кислотой увеличивалось пропорционально росту активности фермента.

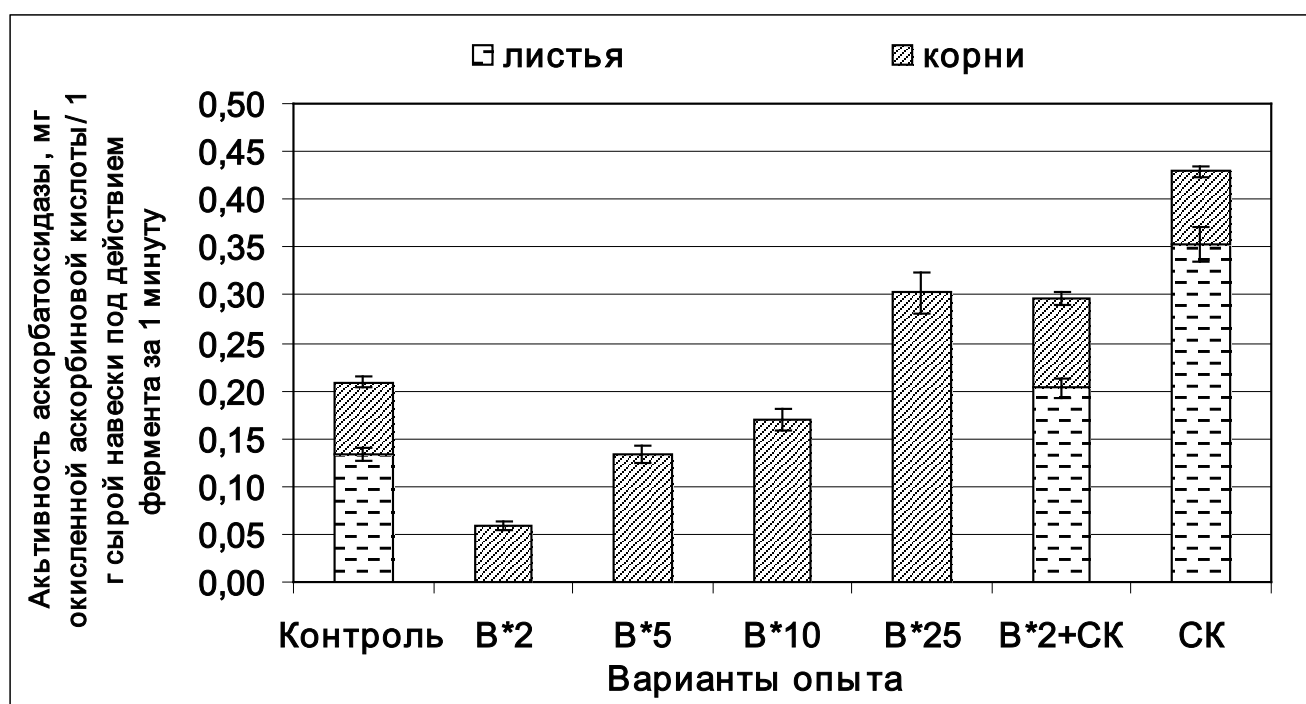


Рисунок 21. Активность аскорбатоксидазы в листьях и корнях роз при сбалансированном уровне минерального питания по вариантам вегетационных опытов 2012 г.

Медь входит в состав пластоцианина – фермента контролирующего работу электронно-транспортной цепи фотосинтеза, функционирующей между

фотосистемой I и II. При недостатке меди в листьях (менее 4 мг/кг, Ноллендорф, 1978) наблюдается уменьшение интенсивности фотосинтеза, что приводит к снижению содержания сахаридов в листьях. При обработке салициловой кислотой содержание меди в листьях роз возросло относительно контроля в 2 раза, при некорневой подкормке борной кислотой её содержание на варианте В*5 возросло на 42% относительно варианта В*2, на 68% относительно варианта В*25 и более чем в 2 раза увеличилось по отношению к контрольному варианту и варианту В*10 (рис. 22). Как было показано выше, содержание суммы сахаридов имело тенденцию к снижению с увеличением доз бора, вносимых при некорневой обработке, и на варианте с обработкой 25-кратной дозой борной кислоты было в 2 раза ниже, чем на варианте с двукратной обработкой. Полученные данные свидетельствуют о том, что для нормального протекания процесса фотосинтеза оптимальной дозой борной кислоты при некорневой обработке является доза равная 3,1 г/л (вариант В*2).

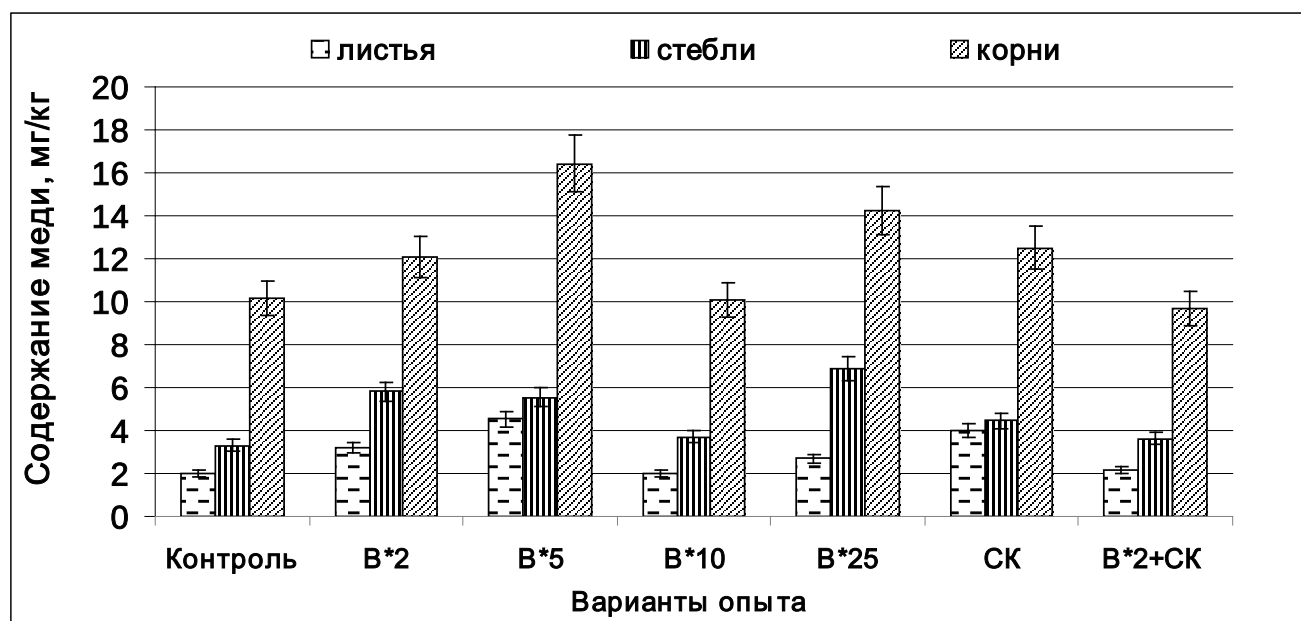


Рисунок 22. Содержание меди в вегетативных частях роз при сбалансированном уровне минерального питания по вариантам вегетационных опытов 2012 г.

В опыте при низком уровне минерального питания на всех вариантах наблюдалось распределение меди по вегетативным частям растений в сторону

накопления его в корнях (рис. 23). На вариантах с некорневой обработкой растений медью и суммой микроэлементов, её содержание в корнях было ниже, чем в листьях, но в тоже время увеличивалось относительно контрольного и других вариантов. Вероятно, последнее связано с тем, что активное образование ферментов, содержащих медь, идет в корнях растений, и обработка роз солями микроэлементов запускает и стимулирует этот процесс. Та же тенденция была отмечена относительно железа и цинка.

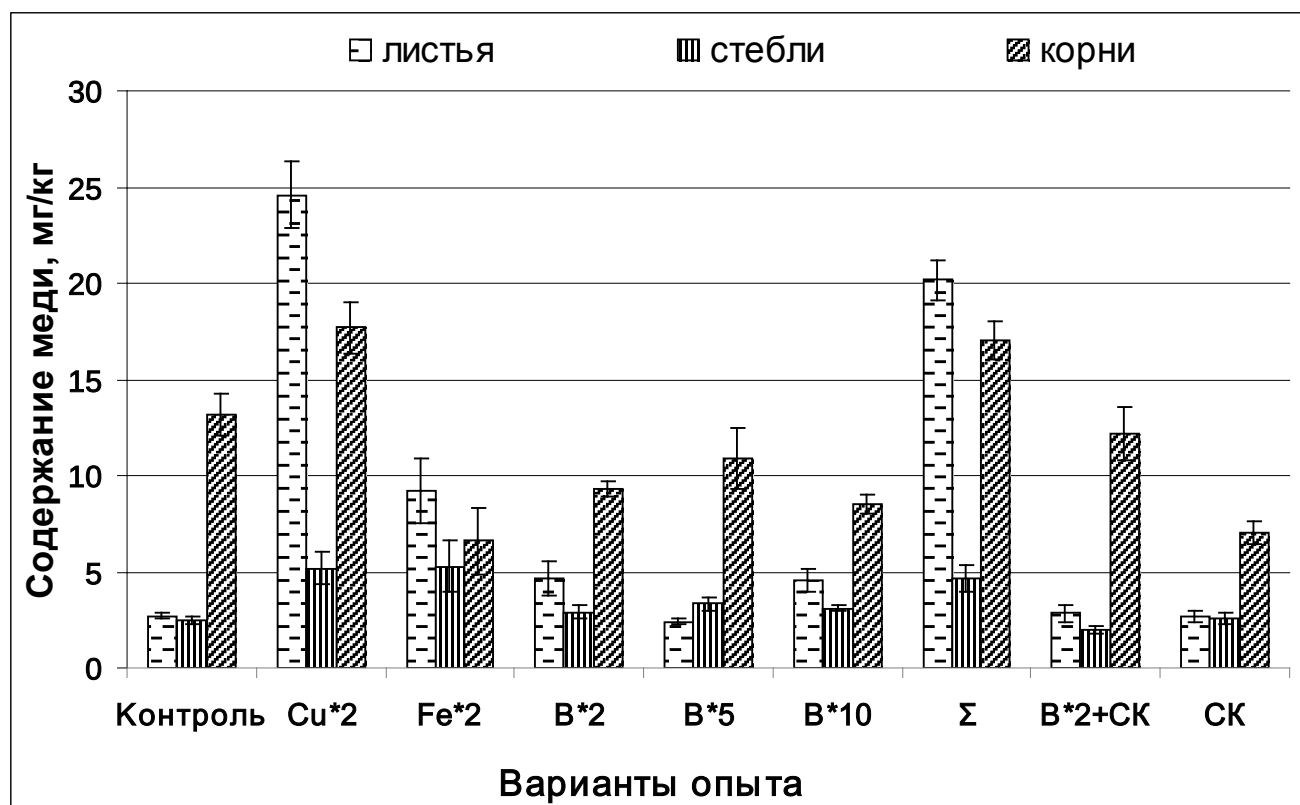


Рисунок 23. Содержание меди в вегетативных частях роз при несбалансированном уровне минерального питания по вариантам вегетационных опытов 2011 г.

Цинк вместе с медью входит в состав фермента супероксиддисмутазы, который отвечает за детоксикацию супероксидного анион-радикала, и таким образом обеспеченность им растений влияет на работу антиоксидатной системы. Так, содержание цинка в листьях роз на варианте с некорневой обработкой борной кислотой в концентрациях 1,3 г/л (B*2) и 3,1 г/л (B*5) в 3-5 раз превышает его содержание в листьях растений других вариантов (рис. 24). Содержание данного микроэлемента в корнях максимально на вариантах с внесение

салициловой кислоты и борной кислоты в концентрации 15,2 г/л (В*25). Коэффициент корреляции между содержанием меди и цинка в листьях составил 0,78 ($P=0,95$).

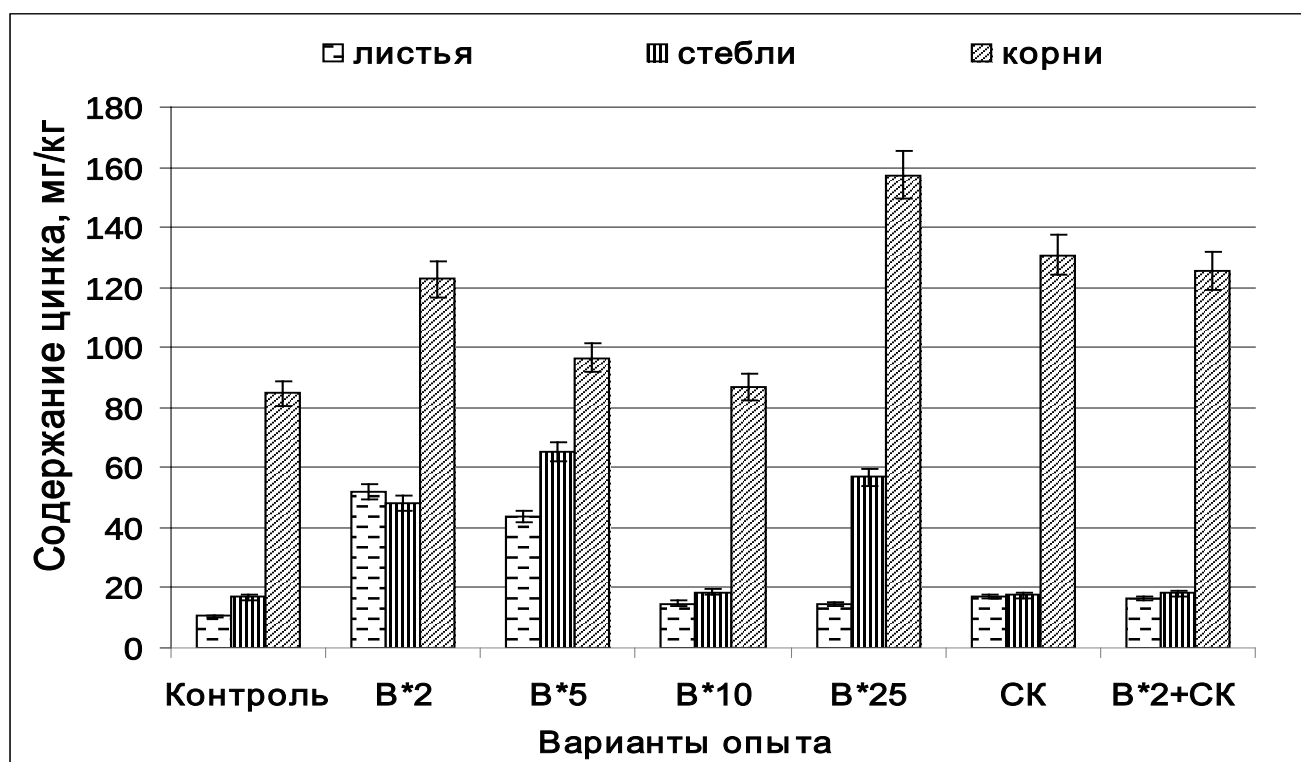


Рисунок 24. Содержание цинка в вегетативных частях роз при сбалансированном уровне минерального питания по вариантам вегетационного опыта 2012 г.

Железо входит в состав цитохромов, важнейших компонентов окислительно-восстановительных систем хлоропластов и электрон-транспортной цепи дыхания, а также ферментов антиоксидантной системы - пероксидазы и каталазы (Кретович, 1971, Физиология растений, 2005). В опыте с несбалансированным уровнем минерального питания содержание железа в листьях на вариантах с внесением различных доз бора при некорневой обработке возросло относительно контрольного варианта в 1,5 – 2 раза (В*2 – на 70 %, В*5 – на 140 %, В*10 – на 98%) (рис. 25).

На варианте с некорневой обработкой растений железом его содержание в корнях снизилось относительно контрольного варианта в 1,5 раза. Это же

отмечалось относительно варианта с двукратной дозой борной кислоты относительно смеси Хогланда.

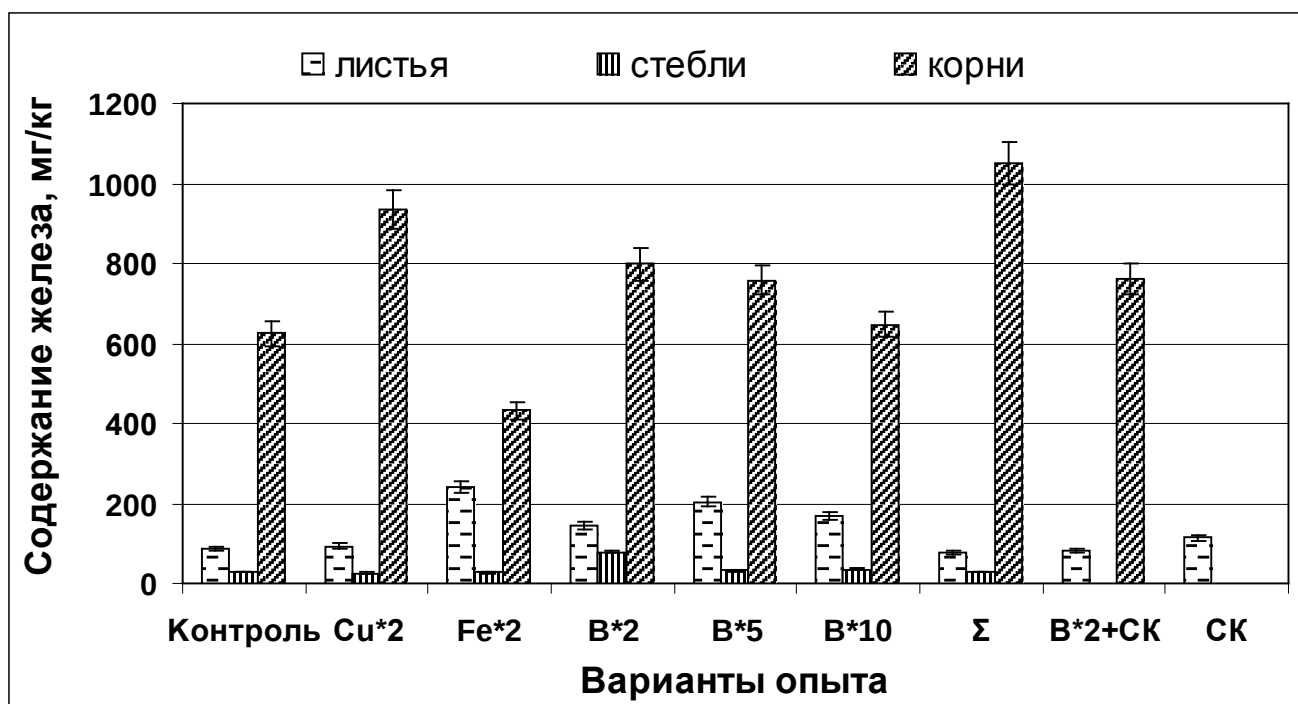


Рисунок 25. Содержание железа в вегетативных частях роз при несбалансированном уровне минерального питания по вариантам вегетационных опытов 2011 г.

В опыте при сбалансированном минеральном питании максимальное содержание железа в корнях роз было отмечено на варианте с некорневой обработкой борной кислотой в пятикратной дозе относительно концентрации в смеси Хогланда, и оно превышает содержание на других вариантах более чем в 2 раза (рис. 26). Также на этом варианте отмечено наибольшее содержание железа в стеблях растений относительно других вариантов, за исключением варианта В*25.

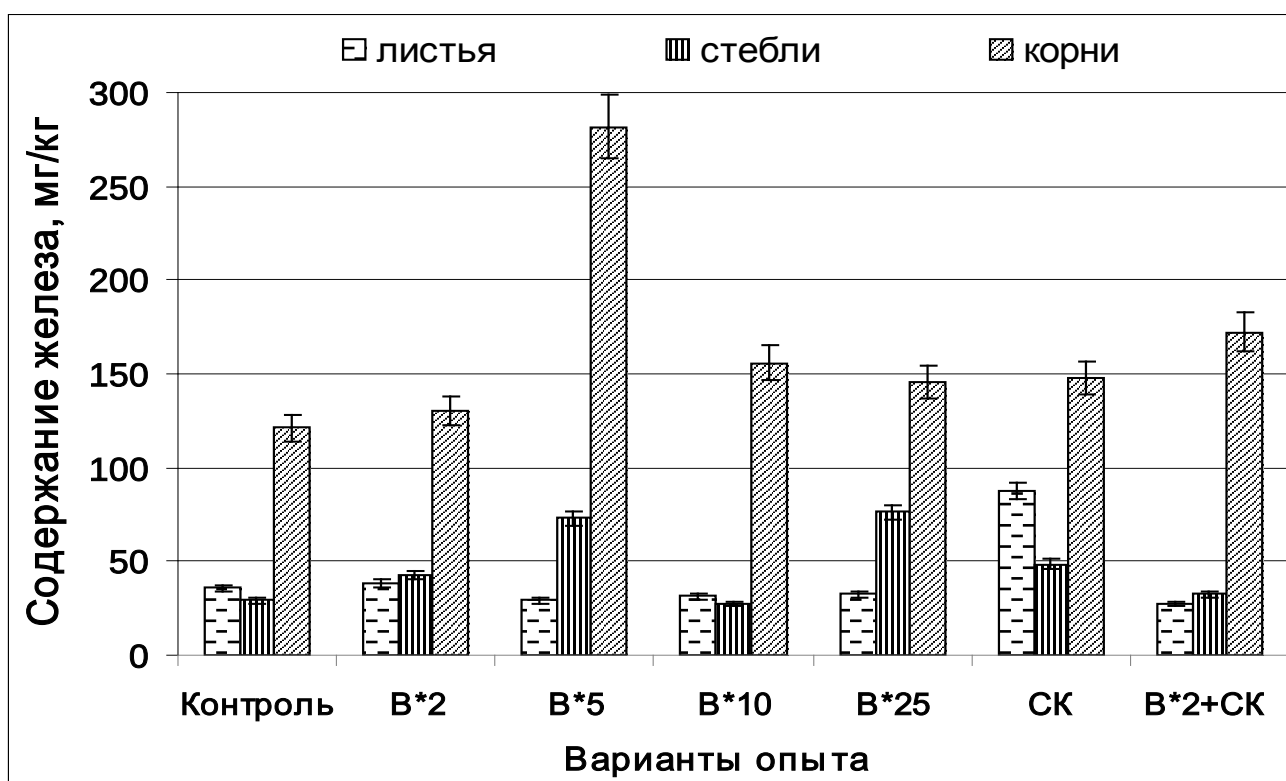


Рисунок 26. Содержание железа в вегетативных частях роз при сбалансированном уровне минерального питания по вариантам вегетационных опытов 2012 г.

Содержание бора в корнях растений резко возрастает на варианте с 25-ти кратной дозой бора относительно контрольного варианта и варианта В*2 в 14 раз, относительно В*10 и В*5 – в 5,5 и 8 раз соответственно. Концентрация бора в листьях на варианте В*25 составила 242 мг/кг сухой массы, в корнях - 329 мг/кг (рис. 27). Как было показано выше, на данном варианте отмечалось нарушение углеводного обмена, а также угнетение роста и развития растений, что свидетельствует о токсичности таких концентраций бора в листьях.

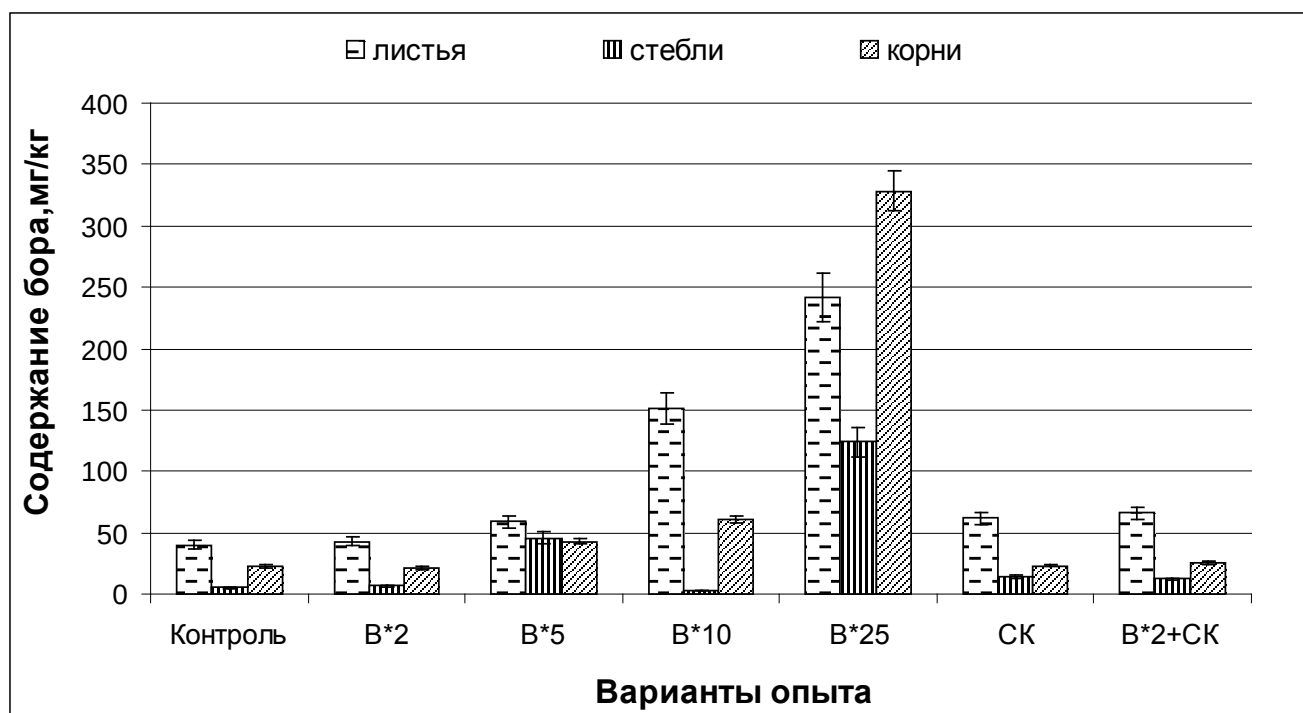


Рисунок 27. Содержание бора в вегетативных частях роз при сбалансированном уровне минерального питания по вариантам вегетационных опытов 2012 г.

Таким образом, исходя из данных приведенных выше, можно сделать заключение, что некорневая обработка роз раствором борной кислоты в концентрации 3,1 г/л, оказывая влияние на активность ферментов, содержание суммы органических кислот и микроэлементов, способствует нормальному протеканию окислительно-восстановительных процессов дыхательной цепи растений и повышает показатель их устойчивости (пассивный иммунитет) растений.

3.4. Влияние некорневых обработок медью, железом и суммой микроэлементов на углеводно-белковый баланс в растениях, содержание и распределение макроэлементов по вегетативным частям растений

Как было показано в литературе, наряду с бором большую роль в поддержании нормального роста и развития растений играют такие микроэлементы, как медь и железо (Битюцкий, 2011). Влияние микроэлементов на углеводно-белковый обмен и на ферментативные процессы в растениях на фоне низкого уровня минерального питания выражено наиболее ярко.

Содержание общего азота во всех вегетативных частях растений на вариантах с внесением меди, железа и при совместном применении микроэлементов значимо не отличалось от контрольного варианта (рис. 28).

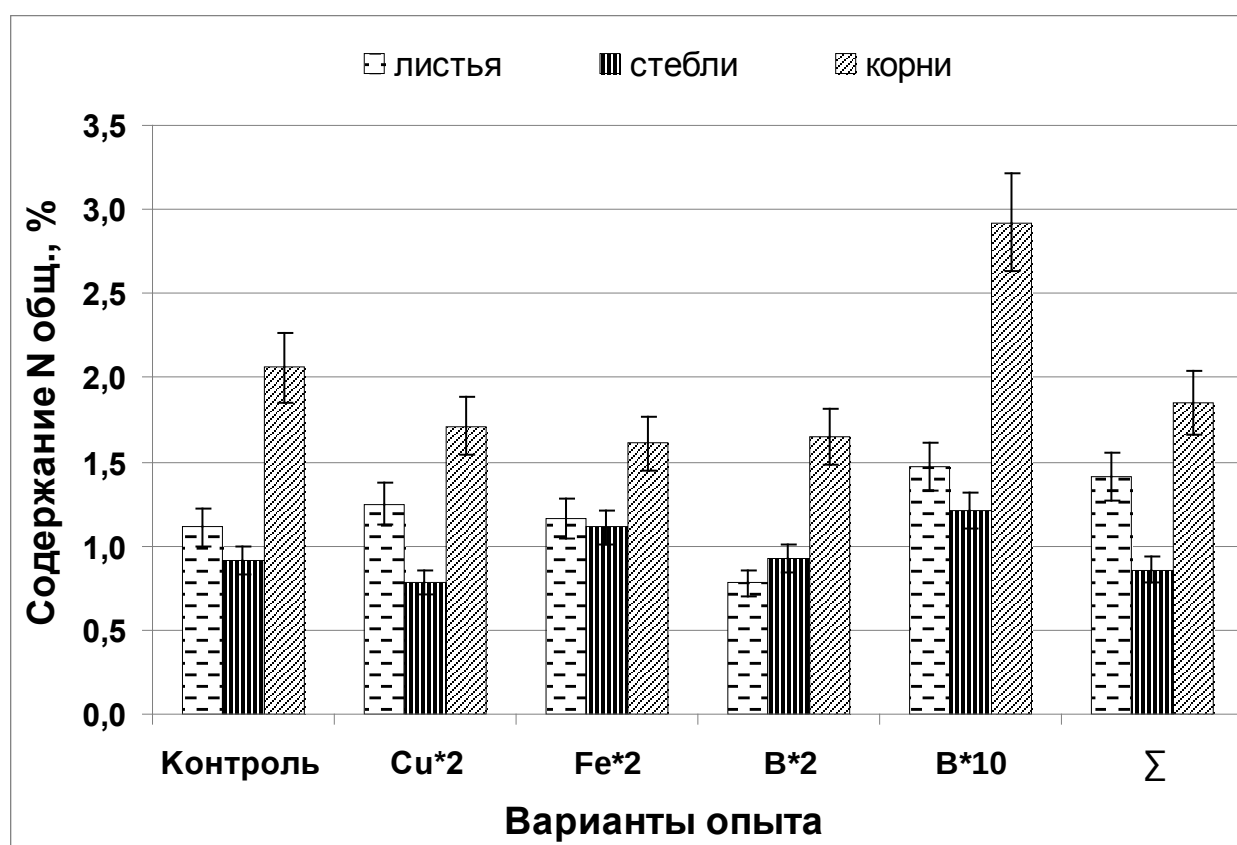


Рисунок 28. Содержание общего азота в вегетативных частях роз некорневых обработках медью, железом и суммой микроэлементов (несбалансированный уровень минерального питания, 2011 г.)

На варианте с двукратной дозой борной кислоты относительно смеси Хогланда содержание общего азота в корнях роз также не превышало контрольного варианта, а значимое увеличение наблюдалось только при обработке растений борной кислотой в концентрации 6 г/л (В*10). Другая тенденция отмечалась при рассмотрении содержания белкового азота в различных вариантах опытов (рис. 25).

Максимальное содержание белкового азота наблюдалось на варианте с совместном применении микроэлементов при некорневой обработке (рис. 29). Данный вид обработки, как будет описано ниже, положительно влияет на углеводно-белковый обмен в растениях, что подтверждается распределение моносахаридов в розах по вариантам опыта (рис 30). Некорневые обработки растений солями других микроэлементов значимо не влияли на содержание и распределения белкового азота в растениях относительно контрольного варианта.

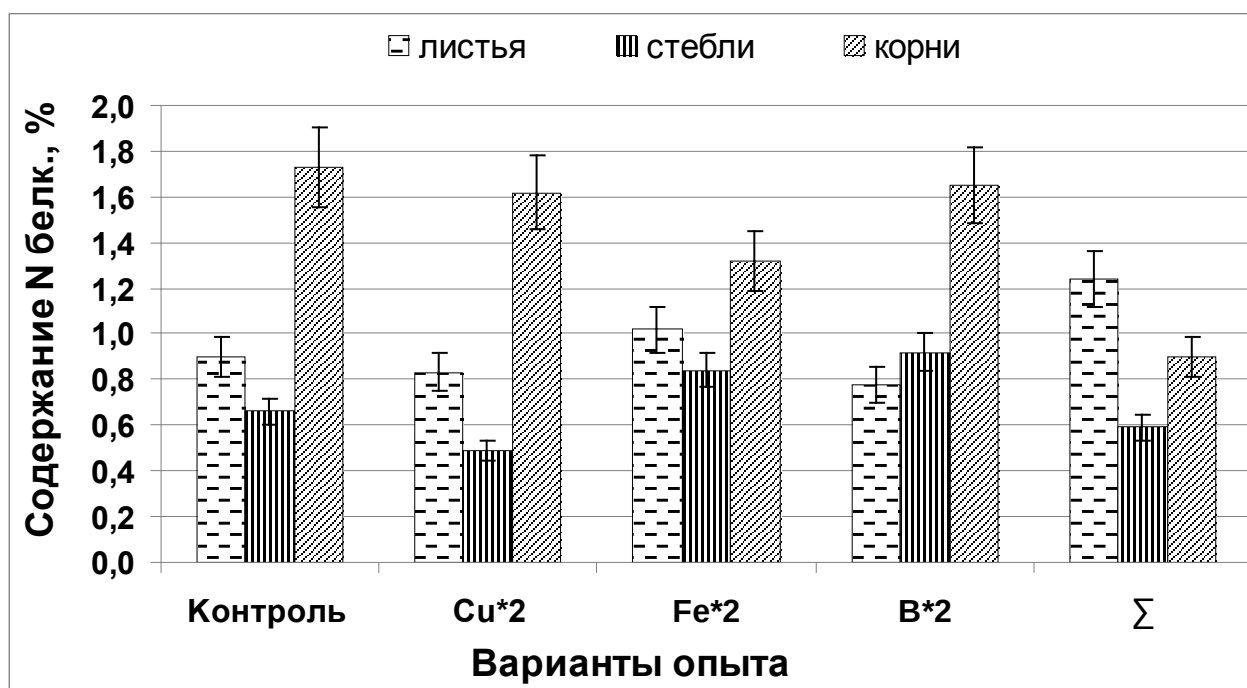


Рисунок 29. Содержание белкового азота в вегетативных частях роз некорневых обработках медью, железом и суммой микроэлементов (несбалансированный уровень минерального питания, 2011 г.)

Содержание моносахаридов на варианте с некорневой обработкой суммой микроэлементов в листьях и корнях растений в полтора раза ниже, чем на

контрольном варианте (рис. 30). Моносахариды являются топливом для синтеза белковых соединений, поэтому их низкое содержание и повышенное содержание белкового азота в растениях свидетельствует о положительном влиянии обработки на углеводно-белковый обмен в растениях.

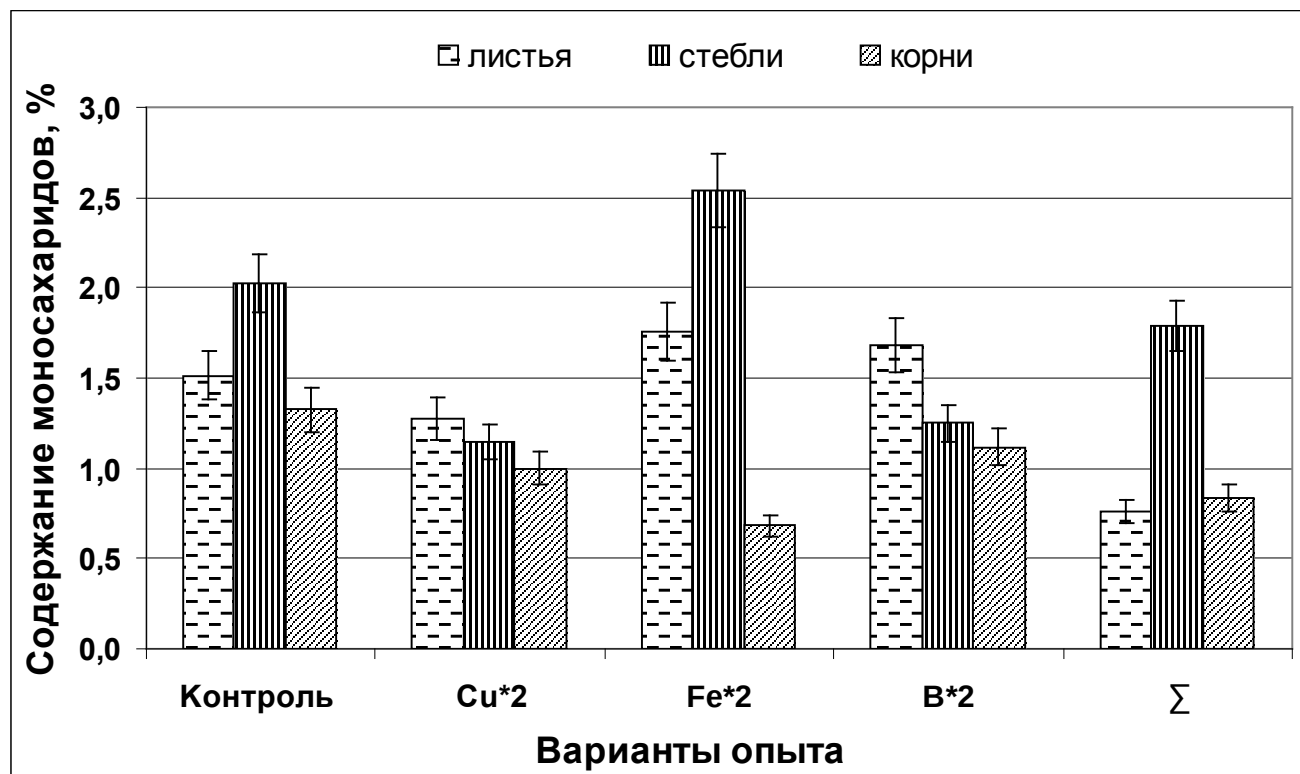


Рисунок 30. Содержание моносахаридов в вегетативных частях при некорневых обработках медью, железом и суммой микроэлементов (несбалансированный уровень минерального питания, 2011 г.)

Содержание калия в листьях на вариантах с внесением меди, железа и смеси микроэлементов при некорневой обработке было выше, чем на контрольном варианте на 58, 42 и 52% соответственно (рис. 31). Согласно данным Ляха (2000), диапазон содержания калия в листьях роз в защищенном грунте, при котором наблюдается оптимальный рост и развитие растений, составляет 1,87 – 2,95 %. Исходя из наших данных, все некорневые обработки, кроме двукратной дозы бора, повышают уровень содержания калия в листьях до оптимальных значений.

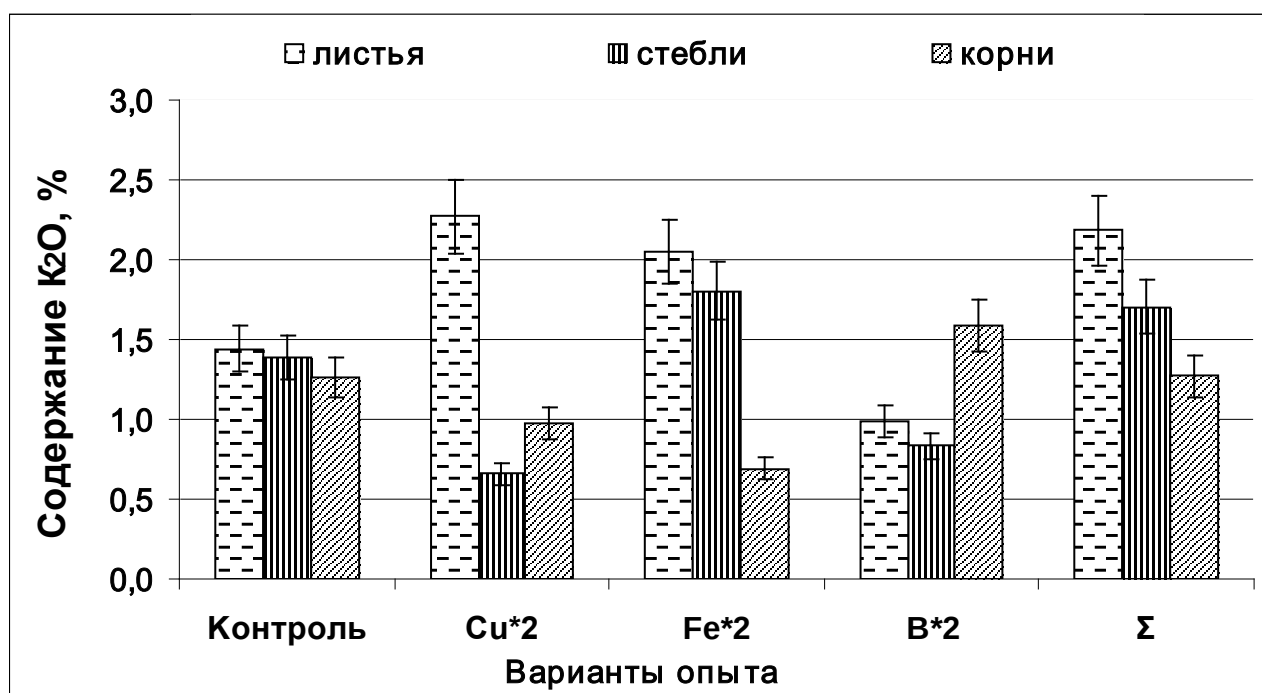


Рисунок 31. Содержание калия в вегетативных частях роз при некорневых обработках медью, железом и суммой микроэлементов (несбалансированный уровень минерального питания, 2011 г.)

При рассмотрении содержания фосфора в растениях наблюдалась тенденция снижения его содержания относительно контроля на всех вариантах некорневой обработки роз (рис. 32). Несмотря на это, во всех вариантах содержание данного макроэлемента не опускалась ниже оптимального значения 0,22-0,27 % (Лях, 2000). Возможно, это связано с конкуренцией фосфора и железа в корнях растений, способности растения абсорбировать и удерживать ионы Fe^{+2} , Fe^{+3} в растворенном состоянии (количество подвижного железа уменьшается с увеличением концентрации фосфора в растительных тканях); а также наличием железо-фосфорного преципитата на поверхности или внутри корней (Ронен, 2007). Это может быть косвенно подтверждено высоким содержанием железа на варианте Cu*2 относительно контроля.

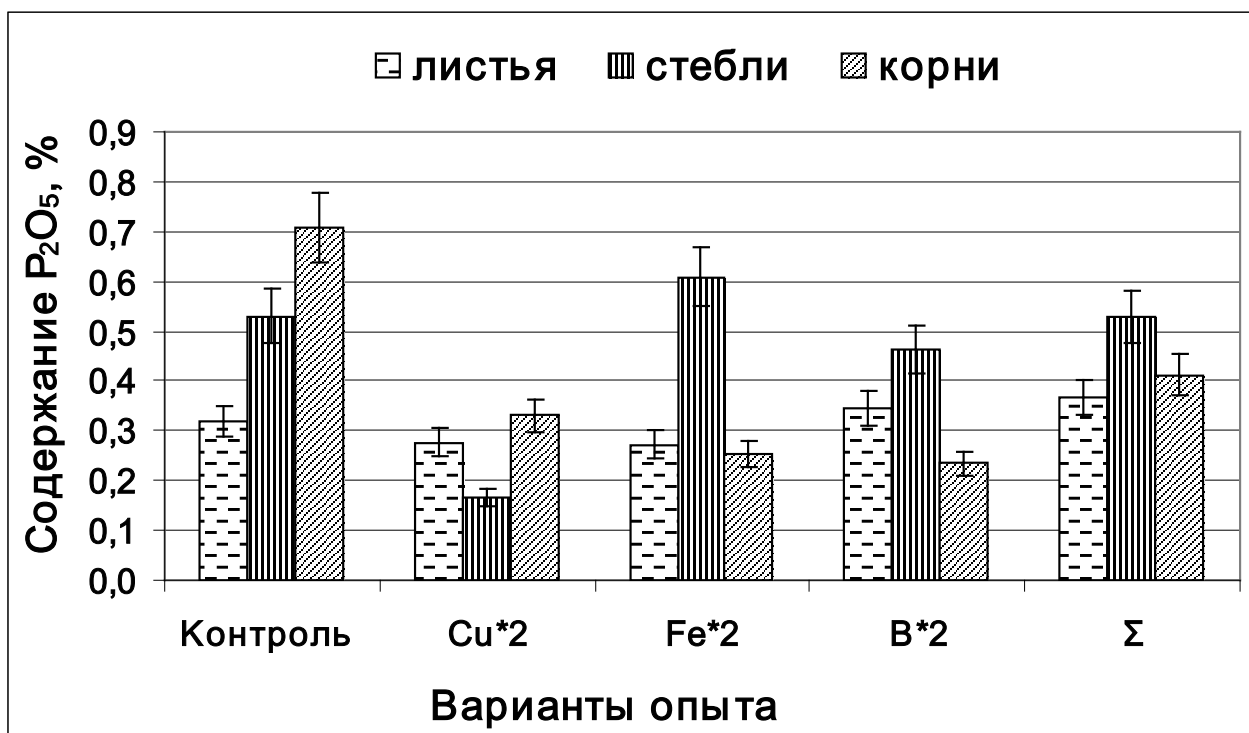


Рисунок 32. Содержание фосфора в вегетативных частях роз при некорневых обработках медью, железом и суммой микроэлементов (несбалансированный уровень минерального питания, 2011 г.)

Для сравнения влияния доз борной кислоты при некорневой обработке на содержание бора, меди, моносахаридов и активность аскорбатоксидазы в розах был проведен кластерный анализ с использованием этих показателей. Кластерный подход (рис. 33) позволил показать, что варианты с обработкой борной кислоты в концентрациях 3,1 г/л (В*5) и 6,1 г/л (В*10) наиболее сильно отличались от других вариантов и составили отдельный кластер. Опираясь на данные наших исследований, можно предположить, что подобное выделение вариантов в разные кластеры связано с тем, что некорневая обработка В*5 и В*10 оказала схожее положительное влияние на активацию защитных механизмов в растении, путем регулирования содержания микроэлементов, углеводов и активности ферментов, в то время как на других вариантах это влияние было не выражено.

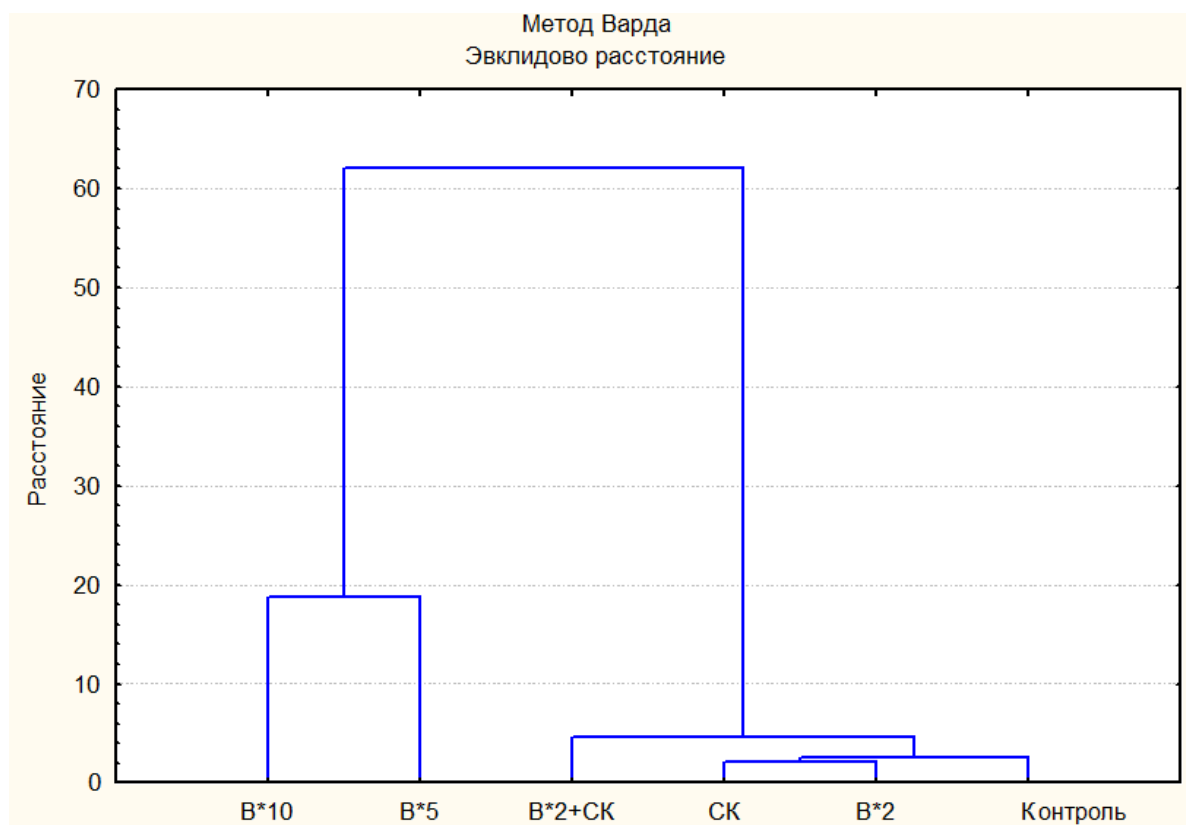


Рисунок 33. Сравнение различных вариантов некорневой обработки роз на фоне низкого уровня обеспеченности элементами питания с использованием кластерного анализа

При сбалансированном уровне минерального питания такого явного выделения отдельных вариантов обработок при проведении кластерного анализа по выбранным показателям не было отмечено.

Заключение

Проведенные исследования показали, что некорневая обработка роз растворами борной и салициловой кислот при правильном подборе концентраций оказывает положительное влияние на протекание физиологических процессов в растительной клетке (на углеводно-белковый обмен, окислительно-восстановительные реакции), как на фоне недостаточного минерального питания, так и при корневой подкормке макроэлементами. Однако, при несбалансированном уровне питания реакция растительного организма на обработки антистрессовой салициловой кислотой, а также совместно с борной кислотой проявлялась более заметно на накопление биомассы, чем при дефиците питательных элементов. Также установлено положительное влияние обработок на работу защитных механизмов в растении и на пассивный иммунитет, путем участия салициловой кислоты и бора в регулировании работы ферментов полифенолоксидазы и аскорбатоксидазы. Отмечено влияние некорневой обработки роз раствором суммы солей меди и железа и борной кислоты на углеводно-белковый обмен на фоне недостаточного минерального питания.

Выводы

1. Показано, что максимальное увеличение биомассы растений (на 69%) за период вегетации отмечено на варианте с обработкой борной кислотой в концентрации 3,1 г/л.

2. Дозы борной кислоты от 1,2 до 6,1 г/л, применяемые для некорневой обработки на фоне низкого уровня обеспечения элементами питания положительно влияют на интенсивность углеводно-белкового обмена, о чём свидетельствует увеличение содержания белкового азота и снижение количества моносахаридов в корнях роз.

3. При низком уровне обеспечения элементами питания некорневая обработка салициловой кислотой влияла на транспорт и метаболизм углеводов в розах, повышала содержание калия в листьях и в стеблях растений (на 34%) и содержание моносахаридов в листьях (на 70%) относительно контрольного варианта, а при сбалансированном уровне питания – в корнях на 70%.

4. Некорневая обработка роз борной кислотой положительно влияет на пассивный иммунитет растений, в соответствии с теорией Комеса, подкисляя клеточный сок, о чем свидетельствует увеличение содержания суммы органических кислот в 7-20 раз.

5. Обработка листьев борной кислотой в концентрации 1,2 г/л и 3,1 г/л существенно снижала активность полифенолоксидазы в листьях и повышала в корнях роз относительно контрольного варианта, что свидетельствует о возможности регулирования работы полифенолоксидазной системы через проведение некорневых подкормок данным препаратом.

6. Некорневая обработка раствором салициловой кислоты в концентрации 2 мМ/л поддерживает работу антиоксидантной системы растений, приводя к увеличению содержания меди и активности аскорбатоксидазы в листьях роз более чем в 2 раза.

7. Некорневые обработки борной кислотой в концентрации 3,1 и 6,1 г/ л оказали наибольшее влияние на показатели, обеспечивающие устойчивость роз в условиях защищенного грунта.

Список литературы

1. Алиханова О.И. Токсическое действие бора на растение // Агрохимия. 1980. № 7. С. 98-102.
2. Апспок П.И. Микроудобрения. Л.: Колос, 1978. 272 с.
3. Бахтенко Е.Ю., Курапов П.Б. Многообразие вторичных метаболитов высших растений: учебное пособие. Вологда, 2008. С.96-145.
4. Безрукова М.В., Сахабутдинова А.Р., Фатхутдинова Р.А. и др. Влияние салициловой кислоты на содержание гормонов в корнях и рост проростков пшеницы при водном дефиците. // Агрохимия, 2001. - №2. – С. 51-55.
5. Битюцкий Н.П. Микроэлементы и растение. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 1999. 232 с.
6. Битюцкий Н.П. Микроэлементы высших растений. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2011. 368 с.
7. Битюцкий Н.П. Необходимые микроэлементы растений: учеб. для студентов биол. специальностей. СПб: Изд-во «DEAN», 2005. 254 с.
8. Валиева А.И., Абдрахимова Й.Р. Вторичные метаболиты растений: физиологические и биохимические аспекты (Часть 3. Фенольные соединения): Учебно-методическое пособие. – Казань: Казанский Федеральный университет, 2010. - 40 с.
9. Вердеревский Д.Д. Иммуитет растений к паразитарным болезням. – М.: Сельхозгиз, 1959. – 372 с.
10. Войнар А.О. Биологическая роль микроэлементов в организме животных и человека. М.: Высшая школа, 1960. 544 с.
11. Воловник И.П. Холодовая адаптация озимой пшеницы в связи с действием салицилата /И.П.Воловник, Е.В.Аафова, С.А. Романова //тез. докл. шестой Междунар. науч. конф. «Регуляторы роста и развития растений в биотехнологиях», 26 - 28 июля 200Т.-М.: МСХА, 2001. – С.19.

12. Гончарова А.Н. Органические кислоты и их обмен // Реферат по биохимии, Харьков: Министерство Аграрной Политики Украины ТМПХГТУСХ, 2004. – 28 с.
13. Дьяков Ю.Т., Шкаликов В.А. Иммуитет растений: учебник для вузов. – М.: КолосС, 2010. – 190 с.
14. Запрометов М. Н. Фенольные соединения растений и их биогенез// Итоги науки и техники.- Сер. биол. химия.- 1988.- т.27.- 188с.
15. Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В., Брезинский А., Кёрнер К. Ботаника. Физиология растений. М.: Издательский центр «Академия», 2008. 496 с.
16. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 439 с.
17. Кибаленко А.П., Сидоршина Т.Н. Поступление и распределение бора в растениях сахарной свеклы // Применение микроэлементов в сельском хозяйстве. Киев: Наукова думка, 1965. С. 38–45.
18. Кирюшин Е.П. / Автореф...дисс. канд. биол. наук. – М:МГУ. – 2011. – 24 с.
19. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Салициловая кислота и устойчивость растений к абиотическим стрессорам//Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. –2009. – Вип.2(17). - С. 19-39.
20. Кретович В.Л. Основы биохимии растений. М.: Высшая школа, 1971. 463 с.
21. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. - М.: Высшая школа, 2005. - 736 с.
22. Лях В.М. Требование тепличных роз к почвенным условиям // Гавриш.- 1999. - №5. – С.29-31.
23. Лях В.М. Потребность тепличных роз в элементах минерального питания // Гавриш. – 2000 – №1. – С. 27-29

24. Малиновский В.И. Физиология растений. – Владивосток: Изд-во ДВГУ, 2004. – 110 с.
25. Медведев С. С. Физиология растений. – СПб.: Изд-во С.-Петербургского университета, 2004. – 336 с.
26. Медведев С.С., Маркова И.В. Участие салициловой кислоты в гравитропизме у растений. // Доклад АН СССР №316, 1991. – С. 1014-1016.
27. Минаева Т.И.; Назаров В.А. Влияние бора и марганца на продуктивность, химический состав и болезнеустойчивость огурца на разных фонах питания // Защита растений. 1993. № 3. С. 95-102.
28. Ниловская Н.Т., Арбузова И.Н. Об оптимальном соотношении элементов минерального питания для растений //Агрохимия.- 1978.-№5.- С. 138.
29. Ноллендорф В. Ф. Диагностика минерального питания роз //Цветоводство.– 1978. – №7.– С. 15
30. Орлов Д.С. Химия почв. М: Изд-во МГУ, 1992. 400 с.
31. Орлова Э.Д. Диагностика борного питания растений // Комплексная диагностика потребности с.-х. культур в удобрениях. 1991. С. 49–52.
32. Островская Л.К. Железо в растительном мире и карбонатный хлороз.– Киев: Наука,1983.– 136 с.
33. Пашкевич Е.Б., Суворова Е.Е., Верховцева Н.В. Физиолого-биохимические функции бора в растениях // Агрохимия.-2011.-№11.-С. 108-119.
34. Пейве Я. В. Агрохимия и биохимия микроэлементов. Избранные труды. – М.: Наука, 1980.– 430 с.
35. Пейве Я. В. Микроэлементы и ферменты.– Рига: Изд-во АН ЛатССР, 1960. – 136 с.
36. Петрова А.Д. Хемотерапия и размножение садовых культур на питательных средах с фенолкарбоновыми кислотами /А. Д. Петрова, М. Т. Упадышев / Сб. науч. работ Плодоводство и ягодоводство России, Т 7. – М.: РАСХН, 2000.– С. 67-72.

37. Поздняков И.А. Особенности микроклонального размножения шиповника и декоративных сортов рода *Rosa* L.: Автореферат на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук. – М., 2007 - 25 с.
38. Ранен Е. Значение микроэлементов в питании растений. Проблемы и их решения при использовании хелатов // Гавриш. – 2007.–№3.– С. 20-21
39. Рубин Б.А., Арциховская Е.В., В.А. Аксенова. Биохимия и физиология иммунитета растений. - М.: Высшая школа, 1975.- 320 с.
40. Рудакова Э.В., Каракис К.Д., Сидоршина Т.Н. Микроэлементы: поступление, транспорт и физиологические функции в растениях. Киев: Наукова думка, 1987. 184 с.
41. Сабинин Д. А., Избранные труды по минеральному питанию растений. - М.: Наука, 1971. - 512 с.
42. Скулачев В.П. Энергетика биологических мембран. – М.: Наука, 1989. -564 с.
43. Современная микробиология. Прокариоты. Т.2. (под ред. Й.Ленгелера, Г.Древса, Г.Шлегеля) – М.: Мир,2005. – 493 с.
44. Солдатенков С.В. Биохимия органических кислот растений. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1971. – 142 с.
45. Сосновская Т.Ф. Экзогенная салициловая кислота — эликсир протеиназно-ингибиторной системы проростков люпина узколистного / Тез. докл. шестой Междунар. науч. конф. «Регуляторы роста и развития растений в биотехнологиях» (26-28 июля 2001).–М.: МСХА, 2001. - С.65.
46. Федоров А.А. Корневое питание растений. – Уссурийск: Приморская государственная с/х академия, 2007. – 177 с.
47. Физиология растений: Учебник для студ. вузов / Под ред. И. П. Ермакова. М.: Издательский центр «Академия», 2005.- 640 с.
48. Ходяков С.Ф. Изменение содержания цинка и бора в растениях льна-долгунца в зависимости от форм и доз микроудобрений // Агрохимический вестник. 2008. № 1. С. 25–26.

49. Чернавина И.А. Физиология и биохимия микроэлементов. – М.: Изд-во Высшая школа, 1970. – 310 с.
50. Шкаликов В.А., Дьяков Ю.Т. и др. Иммуитет растений. – М.: КолосС, 2005-188 с.
51. Школьник М.Я. Общая концепция физиологической роли бора у растений // Физиология растений. 1974. Том 21, вып.1. С. 174–186.
52. Школьник М.Я. Роль и значение бора и других микроэлементов в жизни растений. Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 222с.
53. Школьник М.Я., Косицин А.В. Влияние бора на скорость включения Р32 в нуклеиновые кислоты подсолнечника // Доклады АН СССР. 1962. Том 144. № 3. С. 662–664.
54. Школьник М.Я., Соловьева Е.А. О физиологической роли бора // Ботанический журнал. 1961. Том 46. № 2. С. 161–173.
55. Школьник М.Я., Стеклова М.М. К вопросу о физиологической роли бора у растений // Доклады АН СССР. 1951. Том 77. № 1. С. 137–140.
56. Agulhon H. Recherches sur la presence et le role du bore chez les vegetaux // These. Paris. 1910. P.158–163.
57. Alaey M., Babalar M., Nadery R., Kafi M. Effect of pre- and postharvest salicylic acid treatment on physio-chemical attributes in relation to vase-life of rose cut flowers // Postharvest Biology and Technology, 2011 – V. 61(1) – P. 91-94.
58. An C, Mou Z. Salicylic acid and its function in plant immunity // Journal of Integrative Plant Biology, 2011. - V. 53(6) – P.412-428.
59. Baker J.E., Gauch G., Dugger W.M. Effect of boron on the water relations of higher plants // Plant Physiol. 1956. Vol. 31. № 2. P. 89–94.
60. Balland D. Les oligoelements, un sujet d'actualite // La France Agr. 1985. Vol. 2089. P. 28–29.
61. Barr R., Böttger M., Crane F. L. The effect of boron on plasma membrane electron transport and associated proton secretion by cultured carrot cells // Biochem. Mol. Biol. Intern. 1993. № 31. P. 31–39.

62. Birnbaum E.H., Dugger W.M, Beasley B.C.A. Interaction of boron with components of Nucleic Acid Metabolism in Cotton ovules cultured in vitro // *Plant Physiol.* 1977. Vol. 59. P. 1034–1038.
63. Blaser-Grill J., Knoppik D., Amberger A., Goldbach H. E. Influence of boron on the membrane potential in *Elodea densa* and *Helianthus annuus* roots and H⁺ extrusion of suspension cultured *Daucus carota* cells // *Plant Physiol.* 1989. № 90. P. 280–284.
64. Bol J. F., Linthorst H. J. M., Cornelissen B. J. C. Plant pathogenesis-related proteins induced by virus infection // *Annu. Rev. Phytopathology*, 1990 – V. 28 – P. 113
65. Bolanos L., Lukaszewski K., Bonilla I., Blevins D. Why boron? // *Plant Physiol. Biochem.* 2004. № 42. P. 907–912.
66. Bolanos L., Mateo P., Bonilla I. Calcium-mediated recovery of boron deficient *Anabaena* sp. PCC 7119 grown under nitrogen fixing conditions // *J. Plant Physiol.* 1993. № 142. P. 513–517.
67. Bower J.C., Gauch H.G. Nonessentiality of boron in fungi and the nature of its toxicity // *Plant Physiol.* 1966. Vol. 41. №2. P. 319–324.
68. Brenchley W.E. Inorganic plant poisons and stimulantr // *Ann. bot. (Gr. Brit.)*. 1914. № 28. P. 3.
69. Brown P. H., Bellaloui N., Wimmer M. A., Bassil E. S., Ruiz J., Hu H., Pfeiffer H., Dannel F., Römheld, V. Boron in plant biology // *Plant Biol.* 2002. № 4. P. 205–223.
70. Cakmak I., Kurz H., Marschner H. Short-term effects of boron, germanium and high light intensity on membrane permeability in boron deficient leaves of sunflower // *Physiol. Plant.* 1995. Vol. 95. P. 11–18.
71. Cakmak I., Römheld V. Boron deficiency-induced impairments of cellular functions in plants // *Plant Soil.* 1997. Vol. 193. P. 71–83.
72. Cervilla L.M, Blasco B, Ríos J.J, Rosales M.A, Rubio-Wilhelmi M.M., Sánchez-Rodríguez E., Romero L., Ruiz J.M. Response of nitrogen metabolism to boron toxicity in tomato plants // *Plant biology.* 2009. № 5. P. 671–677.

73. Chapman K.S.R., Jackson J.F. Increased RNA labeling in boron-deficient root-tip segments// *Phytochemistry*. 1974. Vol. 13. P.1311–1318.
74. Chen Z., Klessing D. F. Identification of soluble salicylic acid binding protein that may function in signal transduction in the plant disease-resistance response // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1991. – V.88 – P. 79-83.
75. Cory S., Finch L.R. Further studies on the incorporation of (³²P) phosphate into nucleic acids of normal and boron-deficient tissue// *Phytochemistry*. 1967. № 6. P. 211–215.
76. Croteau R., Kutchan T.N., Lewis N.G. Natural products (Secondary metabolites). In: *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. Eds. Buchanan B., Gruissem W., Jones R. ASPB, 2000. P.1250-1318.
77. Daniel H.M., Paul G.S., Kakkar V.K., Saini H.S., Sareen K. Effect of boron on protein and nucleic acid contents of wheat plant // *Res Bull Punjab Univ. Sci*. 1970. Vol. 21. P.425–430.
78. Dear J., Aronoff S. Relative kinetics of chlorogenic and caffeic acid during the onset of boron deficiency in sunflower // *Plant Physiol*. 1965 Vol. 40. № 3. P. 458–459.
79. Dell B., Huang L. Physiological response of plants to low Boron // *Plant Soil*. 1997. V. 193. P. 103–120.
80. Diaz A., Fernandez Falcon M., Garcia V., Sosa I. Study of nutrient distribution in the rose bush for foliar diagnostic purposes.-C.S.I.C. // *Agrochimica*.– 1985.– №5.– P.428-433.
81. Dordas C., Brown P.H. Boron deficiency affects cell viability, phenolic leakage and oxidative burst in rose cell cultures // *Plant and Soil*. 2005. V. 268. P. 293–301.
82. Dugger W.M., Humphreys T.E. Influence of boron on enzymatic reactions associated with biosynthesis of sucrose // *Plant Physiol*. 1960. Vol. 35. № 4. P. 523–530.

83. Eaton F.M. Interrelation with the effect of boron and indoleacetic acid on plant growth // Bot. Gaz. 1940. Vol. 101. № 3. P. 701–705.
84. Enyedi A. J., Yalpani N., Silverman P., Raskin I. Signal molecules in systemic plant resistance to pathogens and pests // Cell, 1992. – V.70 – P. 879–886.
85. Ferrol N., Donaire J. P. Effect of boron on plasma membrane proton extrusion and redox activity in sunflower cells // Plant Sci. 1992. Vol. 86. P. 41–47.
86. Findelee P., Goldbach H. E. Rapid effects of boron deficiency on cell wall elasticity modulus in Cucurbita pepo roots // Bot. Acta. 1996. Vol. 109. P. 463–465.
87. Fleischer A., O'Neill M. A., Ehwald R. The pore size of nongraminaceous plant cell walls is rapidly decreased by borate ester cross-linking of the pectic polysaccharide rhamnogalacturonan II // Plant Physiol. 1999. Vol. 121. P. 829–838.
88. Goldbach H. E. Influence of boron nutrition on net uptake and efflux of ^{32}P and ^{14}C -glucose in *Helianthus annuus* roots and cell cultures of *Daucus carota* // J. Plant Physiol. 1985. Vol. 118. P. 431–438.
89. Goldbach H. E., Blaser-Grill J., Lindemann N., Porzelt M., Hörmann C., Lupp B., Gessner B. Influence of boron on net proton release and its relation to other metabolic processes, in Randall, D // D.: Current Topics in Plant Biochemistry and Physiology. 1991. Vol. 10. University of Missouri-Columbia. P. 195–220.
90. Goldbach H. E., Yu Q., Wingender R., Schulz M., Wimmer M., Findelee P., Baluska F. Rapid response reactions of roots to boron deprivation // J. Plant Nutr. Soil Sci. 2001. Vol. 164. P. 173–181.
91. Hayat S., Ahmad A. Salicylic acid: a plant hormone // Springer, 2007. – 400 p.
92. Hayes P.F. Boron deficiency of grapevines // Austral. Grapegrower Winemaker. 1989. Vol. 304. P. 51–54.
93. Heiner E., Goldbach I., Monika A., Wimmer I. Boron in plants and animals: Is there a role beyond cell-wall structure? // J. Plant Nutr. Soil Sci. 2007. Vol.170. P. 39–48.

94. Henzler T., Ye Q., Steudle E. Oxidative gating of water channels (aquaporins) in *Chara* by hydroxyl radicals // *Plant Cell Environ.* 2004. Vol. 27. P. 1184–1195.
95. Hewitt E.J. The essential nutrient elements: requirements and interactions in plants. In: *Plant Physiology*, vol. (ed. F.C. Steward). New-York, London, 1963. P. 137-360.
96. Iwai H., Masaoka N., Ishii T., Satoh S. A pectin glucuronyltransferase gene is essential for intercellular attachment in the plant meristem // *Proc. Natl. Acad. Sci. Unit. States Am.* 2002. Vol. 99. P. 16319–16324.
97. Johnson D.L., Albert L.S. Effect of selected nitrogen- bases and boron on the ribonucleic acid content, elongation and visible deficiency symptoms of tomato root tips // *Plant Physiol.* 1967. Vol. 42. № 9. P. 1307–1309.
98. Kastori R., Plesnicar M., Pankovic D., Sakac Z. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and soluble carbohydrates in sunflower leaves as affected by boron deficiency // *J. Plant Nutr.* 1995. Vol. 18. P. 1751–1763.
99. Kawano T., Furuichi T. Salicylic acid as a defense-related plant hormone: roles of oxidative and calcium signaling paths in salicylic acid biology // *Salicylic Acid: A Plant Hormone* / Eds Hayat S., Ahmad A. Berlin: Springer-Verlag, 2007. – P. 277-322.
100. Kohorn B. D., Kobayashi M., Johansen S., Friedman H. P., Fischer A., Byers N. Wall-associated kinase 1 (WAK1) is crosslinked in endomembranes, and transport to the cell surface requires correct cell-wall synthesis // *J. Cell Sci.* 2006. Vol. 119. P. 2282–2290.
101. Larque-Saavedra A. The antitranspirant effect of acetylsalicylic acid in *Phaseolus vulgaris* // *Plant Physiology*, 1978. – V.43 – P. 126–128.
102. Lintle Mohase, Amie J. van der Westhuizen. Salicylic acid is involved in resistance responses in the Russian wheat aphid-wheat interaction // *Journal of Plant Physiology*, 2002. – V. 159(6) – P. 585-590.

103. Lord E. M., Mollet J. C. Plant cell adhesion: A bioassay facilitates discovery of the first pectin biosynthetic gene // *Proc. Natl. Acad. Sci. Unit. States Am.* 2002. Vol. 99. P. 15843–15845.
104. Lorenz O.A. Internal breakdown of table beets / *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta.* 1942. 246 p.
105. Malamy, J., Carr J. P., Klessing D. F, Raskin I. Salicylic acid: a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection // *Science*, 1990. – V.250. – P. 1002–1004.
106. Matsunaga T., Ishii T., Matsumoto S., Higuchi M., Darvill A., Albersheim P., O'Neill M. A. Occurrence of the primary cell wall polysaccharide rhamnogalacturonan II in pteridophytes, lycophytes, and bryophytes. Implications for the evolution of vascular plants // *Plant Physiol.* 2004. Vol. 134. P. 339–351.
107. Maze P. Determination des elements mineraux rares necessaires au developpement du maïs // *Compt. Rend. Acad. Sci.* 1960. Vol. 1915. P. 211–214.
108. Métraux J.-P., Signer H., Ryals J., Ward E., Wyss-Benz, M., Gaudin J., Raschdorf K., Schmid E., Blum W., Inverardi B. Increase in salicylic acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber // *Science*, 1990 – V. 250 – P. 1004.
109. Noguchi K., Ishii T., Matsunaga T., Kakegawa K., Hayashi H., Fujiwara T. Biochemical properties of the cell wall in the *Arabidopsis* mutant *bor1-1* in relation to boron nutrition // *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2003. Vol. 166. P. 175–178.
110. Obermeyer G., Kriechbaumer R., Strasser D., Maschessnig A., Bentrup F.-W. Boric acid stimulates the plasma membrane H⁺-ATPase of ungerminated lily pollen grains // *Physiol. Plant.* 1996. Vol. 98. P. 281–290.
111. Odhnoff C. Boron deficiency and growth // *Physiol. Plant.* 1957. Vol. 10. № 3. P. 984–1000.
112. Parr A. J., Loughman B. C. Boron and membrane function in plants. Metals and micronutrients: uptake and utilization by plants. – New York: Academic Press, 1983. P. 87–107.

113. Pawa S., Ali S. Boron ameliorates fulminant hepatic failure by counteracting the changes associated with the oxidative stress // *Chem. Biol. Interact.* 2006. Vol. 160. P. 89–98.
114. Perkins H.J., Aronoff S. Identification of the blue-fluorescent compounds in boron deficient plants // *Arch. Biochem. Biophys.* 1956. Vol. 64. P. 506–516.
115. Raskin I. Role of salicylic acid in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1992. V.43. P.439-463.
116. Rasmussen J. B., Hammerschmidt R., Zook M. N. Systemic induction of salicylic acid accumulation in cucumber after inoculation with *Pseudomonas syringae* pv *syringae* // *Plant Physiology*, 1991 – V. 97 – P.1342.
117. Reed H.S. A physiological study of boron deficiency in plants. *Hilgardia*. 1947. Vol. 17. P. 377.
118. Reuhs B. L., Glenn J., Stephens S. B., Kim J. S., Christie D. B., Glushka J. G., Zablackis E., Albersheim P., Darvill A. G., O'Neill M. A. L-Galactose replaces L-fucose in the pectic polysaccharide rhamnogalacturonan II synthesized by the L-fucose-deficient *mur1 Arabidopsis* mutant// *Planta*. 2004. Vol. 219. P. 147–157.
119. Robson A. D., Hartley R. D., Jarvis S. C. Effect of copper deficiency on phenolic and other constituents of wheat cell walls// *New. Phytol.* 1981. Vol. 89. P. 361-373.
120. Romero L., Aguilar A. The availability and absorption of boron in soil-plant systems // *Agrochimica*. 1986. T. 30. № 4–5. P. 335-350.
121. Ryals J.A., Neuenschwander U.H., Willits M.G. et al. Systemic acquired resistance // *Plant Cell*, 1996. – V.8 – P. 1809-1819.
122. Ryden P., Sugimoto-Shirasu K., Smith A. C., Findlay K., Reiter W. D., McCann M. C. Tensile properties of *Arabidopsis* cell walls depend on both a xyloglucan cross-linked microfibrillar network and rhamnogalacturonan II-borate complexes // *Plant Physiol.* 2003. Vol. 132. P. 1033–1040.
123. Schettel N. L., Balke N. E., Plant growth response to several allelopathic chemicals // *Weed Science*, 1983. – V. 31 – P. 293–298.

124. Segars W.I. Don't pass by boron // Farm Chemicals intern. 1987. T.1. № 3. P. 60–64.
125. Shang J., et al. A broad-spectrum, efficient and nontransgenic approach to control plant viruses by application of salicylic acid and jasmonic acid // *Planta*, 2011. – V. 233(2) – P. 299-308.
126. Skok J. Relationships of boron nutrition to radiosensitivity of sunflower plants // *Plant Physiol.* 1957. Vol. 32. № 6. P. 648–658.
127. Skok J., McIlrath W.J. Distribution of boron in cells of dicotyledons in relation to growth // *Plant Physiol.* 1958. Vol. 33. P. 428-431.
128. Swapan K. Datta, Sybbaratnam Muthukrishnan Pathogenesis-Related Proteins in Plants – N.W.: CRC Press LLC, 1999 – 303 p.
129. Takano J., Miwa K., von Wiren N., Fujiwara T. Boron dependent endocytosis and degradation of boron transporter AtBOR1 // *Plant Cell Phys.* 2005. Vol. 46. P. 151–157.
130. Tariq Aftab et al. Role of Salicylic Acid in Promoting Salt Stress Tolerance and Enhanced Artemisinin Production in *Artemisia annua* L. // *Journal of Plant Growth Regulation*, 2011. - V. 30(4) – P. 425-435/
131. Torssell K. Chemistry of aryl boric acids on wheat roots and the role boron in plants // *Physiol. Plant.* 1956. Vol. 9. № 4. P. 652–664.
132. Uknes S., Winter A. M., Delaney T., Vernooij B., Morse A., Friedrich L., Nye G., Potter S., Ward E., Ryals J. Biological induction of systemic acquired resistance in *Arabidopsis* // *Plant Cell*, 1993 – V. 4 – P. 645.
133. Van Loon L.C. Pathogenesis-related proteins // *Plant Molecular Biology*, 1985 – V.4 – P.111.
134. Van Loon L.C., Antoniow J.F. Comparison of the effect of salicylic acid and acetylsalicylic acid with virus induced hypersensitivity and acquired resistance in tobacco // *Neth. Plant Pathology*, 1982. – V.88 – P. 237-256.
135. Verstraeten S. V., Lanoue L., Keen C. L., Oteiza P. I. Relevance of lipid polar headgroups on boron-mediated changes in membrane physical properties // *Arch. Biochem. Biophys.* 2005. Vol. 438. P. 103–110.

136. Wadleigh C.H., Shive J.W. A microchemical study of the effect of boron deficiency in cotton seedlings // *Soil Sci.* 1939. Vol. 47. P. 33–36.
137. Wang Z. Y., Tang Y. L., Zhang F. S., Wang H. Effect of boron and low temperature on membrane integrity of cucumber leaves // *J. Plant Nutr.* 1999. Vol. 22. P. 543–550.
138. Warington K. The effect of boric acid and borax on the broad bean and certain other plants // *Ann. Bot (Gr. Brit.)*. 1923. Vol. 37. № 148. P. 629–673.
139. Warington K. The influence of length of day on the response of plants to boron // *Annals of Botany*. 1933. Vol. 47. № 187. P. 429–457.
140. White R. Acetylsalicylic acid (aspirin) induces resistance to tobacco mosaic virus in tobacco // *Virology*, 1979 – V. 99 – P. 410-412.
141. Whittington W.J. The role boron in plant growth. II. The effect on growth of the radicle // *J. Exp. Bot.* 1959. Vol. 10. P. 93–103.
142. Wimmer M. A., Goldbach H. E. Influence of Ca^{2+} and pH on the stability of different boron fractions in intact roots of *Vicia faba* L. // *Plant Biol.* 1999. № 1. P. 632–637.
143. Wimmer M. Untersuchungen zur Funktion von Bor im Apoplasten der Ackerbohne (*Vicia faba* L.) // *Bonner agrikulturchemische Reihe. Agrikulturchemisches Institut, University Bonn, Bonn, Germany.* 2000. Vol. 3. P. 115.
144. Yalpani N., Silverman P., Wilson T. M. A., Kleier D. A., Raskin I. Salicylic acid is a systemic signal and an inducer of pathogenesis-related proteins in virus infected tobacco // *Plant Cell*, 1991 – V. 3 – P. 809.
145. Yu Q., Hlavacka A., Matoh T., Volkmann D., Menzel D., Goldbach H. E., Baluska F. Short-term boron deprivation inhibits endocytosis of cell wall pectins in meristematic cells of maize and wheat root apices // *Plant Physiol.* 2002. № 130. P. 415–421.

Приложение

Таблица П1. Содержание макроэлементов по вегетативным частям растений по вариантам опыта при низком уровне минерального питания.

Вариант опыта	Орган растения	Нобщ.	Нбел.	P2O5	K2O
		%			
Контроль	лист	1,11±0,10	0,9±0,08	0,32±0,03	1,44 ±0,13
	стебель	0,91±0,08	0,66±0,06	0,53±0,05	1,39±0,13
	корень	2,06±0,19	1,73±0,16	0,71±0,07	1,27±0,11
В*2	лист	1,06±0,10	0,78±0,07	0,34±0,03	0,99±0,09
	стебель	1,17±0,11	0,92±0,08	0,46±0,05	0,83±0,08
	корень	1,80±0,16	1,65±0,15	0,23±0,02	1,59±0,14
В*5	лист	1,39±0,13	1,27±0,11	0,50±0,05	1,37±0,12
	стебель	1,02±0,09	0,76±0,07	0,60±0,06	0,57±0,05
	корень	2,09±0,19	1,95±0,18	0,39±0,04	0,63±0,06
В*10	лист	1,47±0,13	1,3±0,12	0,28±0,03	1,22±0,11
	стебель	1,21±0,11	0,87±0,08	0,59±0,06	0,66±0,06
	корень	2,92±0,26	2,59±0,23	0,40±0,04	0,73±0,07
Cu*2	лист	1,25±0,11	0,83±0,07	0,28±0,03	2,27±0,20
	стебель	0,78±0,07	0,49±0,04	0,17±0,02	0,66±0,06
	корень	1,71±0,15	1,62±0,15	0,33±0,03	0,98±0,09
Fe*2	лист	1,16±0,10	1,02±0,09	0,27±0,03	2,05±0,18
	стебель	1,11±0,10	0,84±0,08	0,61±0,06	1,80±0,16
	корень	1,61±0,14	1,32±0,12	0,25±0,03	0,69±0,06
Σ	лист	1,41±0,13	1,24±0,11	0,37±0,04	2,19±0,20
	стебель	0,86±0,08	0,59±0,05	0,53±0,05	1,71±0,15
	корень	1,85±0,17	0,90±0,08	0,41±0,04	1,27±0,11
В*2+СК	лист	1,20±0,11	0,91±0,08	0,22±0,02	1,96±0,18
	стебель	1,40±0,13	0,96±0,09	0,50±0,05	1,59±0,14
	корень	1,89±0,17	1,70±0,15	0,62±0,06	1,22±0,11
СК	лист	1,18±0,11	0,99±0,09	0,27±0,03	1,83±0,16
	стебель	1,22±0,11	1,04±0,09	0,55±0,06	1,90±0,17
	корень	2,00±0,18	1,83±0,16	0,34±0,03	1,13±0,19

Таблица П2. Содержание углеводов и железа по вегетативным частям растений по вариантам опыта при низком уровне минерального питания.

Вариант опыта	Орган растения	Сумма сахаридов	Моносахариды	Железо
		%		мг/кг
Контроль	лист	2,08±0,17	1,52±0,12	85,01±6,80
	стебель	2,26±0,18	2,02±0,16	28,17±2,25
	корень	1,35±0,11	1,32±0,11	624,78±49,98
В*2	лист	1,94±0,16	1,68±0,13	144,30±11,54
	стебель	1,37±0,11	1,25±0,10	185,51±14,84
	корень	1,97±0,16	1,12±0,09	432,54±34,60
В*5	лист	2,83±0,23	2,60±0,21	204,43±16,35
	стебель	1,48±0,12	1,31±0,11	78,74±6,30
	корень	1,01±0,08	0,80±0,06	798,65±63,89
В*10	лист	1,38±0,11	0,79±0,06	168,20±13,46
	стебель	1,46±0,12	1,19±0,10	31,49±2,52
	корень	0,73±0,06	0,17±0,01	758,56±60,68
Cu*2	лист	1,65±0,13	1,27±0,10	93,69±7,50
	стебель	1,44±0,12	1,15±0,09	25,81±2,06
	корень	1,06±0,08	1,00±0,08	934,59±74,77
Fe*2	лист	1,89±0,15	1,76±0,14	242,25±19,38
	стебель	2,81±0,22	2,54±0,20	27,52±2,20
	корень	0,81±0,06	0,68±0,05	418,36±33,47
Σ	лист	2,02±0,16	0,76±0,06	77,95±6,24
	стебель	2,15±0,17	1,79±0,14	35,32±2,83
	корень	1,21±0,10	0,84±0,07	646,98±51,76
В*2+СК	лист	2,91±0,23	2,72±0,22	80,82±6,47
	стебель	1,72±0,14	1,40±0,11	29,26±2,34
	корень	1,40±0,11	1,24±0,10	1050,66±84,05
СК	лист	3,13±0,25	2,50±0,20	113,34±9,07
	стебель	2,11±0,17	1,91±0,15	36,48±2,92
	корень	1,58±0,13	1,23±0,10	760,67±60,85

Таблица ПЗ. Содержание микроэлементов по вегетативным частям растений по вариантам опыта при низком уровне минерального питания.

Вариант опыта	Орган растения	Бор	Цинк	Медь
		мг/кг		
Контроль	лист	6,20±0,56	28,74±2,30	2,72±0,22
	стебель	4,76±0,43	9,73±0,78	2,48±0,20
	корень	7,78±0,70	32,88±2,63	13,12±1,05
В*2	лист	27,68±2,49	5,39±0,43	4,65±0,37
	стебель	0,73±0,07	1,92±0,15	2,88±0,23
	корень	6,49±0,58	66,57±5,33	9,32±0,75
В*5	лист	26,23±2,36	2,50±0,20	2,42±0,19
	стебель	7,82±0,70	5,00±0,40	2,88±0,23
	корень	19,00±1,71	71,43±5,71	10,91±0,87
В*10	лист	48,79±4,39	24,18±1,93	4,55±0,36
	стебель	8,99±0,81	5,84±0,47	3,10±0,25
	корень	10,36±0,93	192,56±15,40	8,53±0,68
Cu*2	лист	5,62±0,51	6,80±0,54	24,58±1,97
	стебель	1,43±0,13	8,95±0,72	5,20±0,42
	корень	6,14±0,55	55,03±4,40	17,68±1,41
Fe*2	лист	10,01±0,90	3,94±0,32	9,19±0,74
	стебель	4,18±0,38	8,42±0,67	5,29±0,42
	корень	4,79±0,43	71,29±5,70	6,62±0,53
Σ	лист	49,35±4,44	5,94±0,48	20,16±1,61
	стебель	8,82±0,79	5,73±0,46	4,64±0,37
	корень	20,84±1,88	64,18±5,13	17,01±1,36
В*2+СК	лист	8,33±0,75	11,56±0,92	2,83±0,23
	стебель	5,35±0,48	8,17±0,65	2,01±0,16
	корень	6,31±0,57	29,59±2,37	12,18±0,97
СК	лист	5,27±0,47	2,92±0,23	2,65±0,21
	стебель	2,90±0,26	8,84±0,71	2,61±0,21
	корень	5,55±0,50	27,18±2,17	7,04±0,56

Таблица П4. Содержание макроэлементов по вегетативным частям растений по вариантам опыта при сбалансированном уровне минерального питания.

Вариант опыта	Орган растения	Но́бщ.	P2O5	K2O
Контроль	лист	2,57±0,21	0,50±0,03	2,12±0,15
	стебель	1,46±0,12	0,72±0,04	1,01±0,07
	корень	1,45±0,12	0,74±0,04	2,61±0,18
В*2	лист	1,53±0,12	0,73±0,04	1,85±0,13
	стебель	1,48±0,12	0,66±0,03	1,20±0,08
	корень	1,88±0,15	0,39±0,02	1,48±0,10
В*5	лист	2,21±0,18	0,47±0,02	1,92±0,13
	стебель	1,64±0,13	0,59±0,03	1,07±0,07
	корень	1,74±0,14	0,38±0,02	1,68±0,12
В*10	лист	1,86±0,15	0,44±0,02	1,68±0,12
	стебель	1,33±0,11	0,50±0,03	1,13±0,08
	корень	1,84±0,15	0,51±0,03	2,16±0,15
В*25	лист	2,51±0,20	0,63±0,03	1,81±0,13
	стебель	1,59±0,13	0,63±0,03	0,63±0,04
	корень	2,29±0,18	0,64±0,03	2,16±0,15
В*2+СК	лист	1,83±0,15	0,65±0,03	1,96±0,14
	стебель	1,77±0,14	0,72±0,04	0,83±0,06
	корень	1,64±0,13	0,52±0,03	1,86±0,13
СК	лист	2,46±0,20	0,81±0,04	2,02±0,14
	стебель	1,53±0,12	0,67±0,03	1,01±0,07
	корень	2,12±0,17	0,84±0,04	3,46±0,24

Таблица П5. Содержание углеводов и железа по вегетативным частям растений по вариантам опыта при сбалансированном уровне минерального питания.

Вариант опыта	Орган растения	Сумма сахаридов	Моносахариды	Железо
		%		мг/кг
Контроль	лист	2,08±0,15	1,04±0,08	35,79±2,15
	стебель	2,93±0,21	1,29±0,10	29,18±1,75
	корень	0,77±0,05	0,61±0,05	121,07±7,26
В*2	лист	3,34±0,23	1,94±0,16	38,15±2,29
	стебель	2,77±0,19	1,48±0,12	42,55±2,55
	корень	1,01±0,07	0,67±0,05	130,11±7,81
В*5	лист	2,99±0,21	2,36±0,19	29,14±1,75
	стебель	2,10±0,15	1,60±0,13	73,12±4,39
	корень	1,21±0,08	0,55±0,04	281,85±16,91
В*10	лист	1,99±0,14	0,89±0,07	31,68±1,90
	стебель	1,41±0,10	0,72±0,06	27,24±1,63
	корень	0,91±0,06	0,33±0,03	155,56±9,33
В*25	лист	1,55±0,11	0,75±0,06	32,76±1,97
	стебель	1,43±0,10	0,65±0,05	76,47±4,59
	корень	0,52±0,04	0,23±0,02	146,11±8,77
В*2+СК	лист	2,11±0,15	1,81±0,14	27,18±1,63
	стебель	2,45±0,17	1,62±0,13	32,44±1,95
	корень	0,77±0,05	0,73±0,06	172,15±10,33
СК	лист	1,80±0,13	1,29±0,10	87,65±5,26
	стебель	2,91±0,20	2,45±0,20	48,64±2,92
	корень	1,77±0,12	0,82±0,07	148,08±8,88

Таблица П6. Содержание микроэлементов по вегетативным частям растений по вариантам опыта при сбалансированном уровне минерального питания.

Вариант опыта	Орган растения	Бор	Цинк	Медь
		мг/кг		
Контроль	лист	40,21±4,02	10,54±0,95	1,99±0,16
	стебель	5,00±0,50	16,93±1,52	3,31±0,26
	корень	22,56±2,26	84,75±7,63	10,17±0,81
В*2	лист	42,90±4,29	52,21±4,70	3,21±0,26
	стебель	7,03±0,70	48,36±4,35	5,80±0,46
	корень	21,12±2,11	122,68±11,04	12,08±0,97
В*5	лист	58,78±5,88	43,72±3,93	4,55±0,36
	стебель	45,81±4,58	65,22±5,87	5,53±0,44
	корень	43,00±4,30	96,53±8,69	16,41±1,31
В*10	лист	151,22±15,12	14,85±1,34	1,98±0,16
	стебель	2,65±0,27	18,48±1,66	3,70±0,30
	корень	60,61±6,06	86,87±7,82	10,10±0,81
В*25	лист	241,72±24,17	14,45±1,30	2,70±0,22
	стебель	123,89±12,39	56,86±5,12	6,86±0,55
	корень	328,62±32,86	157,50±14,18	14,23±1,14
В*2+СК	лист	66,75±6,68	16,50±1,49	2,14±0,17
	стебель	12,14±12,39	18,13±1,63	3,63±0,29
	корень	25,50±2,55	125,00±11,25	9,67±0,77
СК	лист	62,02±6,20	17,13±1,54	3,98±0,32
	стебель	14,15±1,42	17,51±1,58	4,47±0,36
	корень	23,16±2,32	130,77±11,77	12,50±1,00