

ные технологии в растениеводстве. – Ижевск: РИО ИжГСХА, 2005. – С. 115-121.

8. Сычев В.Г., Соколов О.А., Шмыряева Н.Я. Роль азота в интенсификации продукционного процесса сельскохозяйственных культур. – М.: ВНИИА, 2009. – Т. 1. – 424 с.

9. ГОСТ 9097-82 «Сульфат аммония Технические условия».

10. Агрономическая химия / под ред. А.Г. Шестакова. – М.: Сельхозгиз, 1954. – 432 с.



УДК 633.111:631.811.98

Т.В. Рогожина,
В.В. Рогожин

РОЛЬ ЩИТКА В ПРОРАСТАНИИ ЗЕРНОВОК ПШЕНИЦЫ

Ключевые слова: физиология растений, покой, зерна пшеницы, прорастание, эндосперм, зародыш, щиток, антиоксиданты, пероксидаза, алкогольдегидрогеназа, глюкозо-6-фосфат дегидрогеназа.

Введение

Зерновки злаковых культур после созревания и потери влаги находятся в состоянии вынужденного покоя [1]. Однако при наличии благоприятной температуры (18-25°C) и влажности 45-50% зерновки начинают активно прорастать. Период прорастания зерен пшеницы можно условно разделить на три этапа [2]:

1) набухание – продолжительность 18-24 ч; в это время происходит активное поглощение зерновками воды до их насыщения в 50-55%; по мере поступления воды в зерновках активизируются метаболические процессы, увеличивается дыхательная активность митохондрий, возрастает уровень перекисного окисления липидов;

2) проклевывание – в течение следующих 22-24 ч; в этот период активируются процессы синтеза белков и метаболическая активность ферментов, происходят увеличение размеров и растяжение клеток;

3) прорастание – в течение 5-7 сут.; период, когда активируются процессы синтеза нуклеиновых кислот, иницируются процессы деления и роста клеток, формируются побег и корневая система, происходит рост проростка.

В период прорастания наблюдается истощение эндосперма зерновок, понижается их масса. Проросток быстро растет, происходит удлинение побега и корней, и каждый проросток имеет свой индивидуальный темп развития [2]. До активизации фотосинтетической активности первых листьев снабжение проростка питательными веществами осуществляется за счет биогенных соединений эндосперма. Последний представлен клетками, содержащими запасные пита-

тельные и функционально активные вещества, в частности, ауксины, гиббереллины, цитокинины и другие регуляторы роста [3]. Деление клеток зародыша обеспечивает формирование различных органов растения, тогда как основной функцией щитка (скутеллума) является осуществление связи между эндоспермом и всеми структурами зародыша, посредством специализированного эпителиального слоя, в котором имеется большое количество ферментов и происходят изменения в составе веществ, поступающих из эндосперма в зародыш, а в дальнейшем – в проросток.

Биогенные молекулы поступают в проросток через щиток, который выполняет многообразные функции, специфичность которых зависит от состояния зерновок и их развития [4]. Так, в период вынужденного покоя щиток обеспечивает питание зародыша и поддерживает его функционирование. Секретируемые щитком ферменты катализируют реакции гидролиза биополимеров эндосперма и за счет этого снабжают зародыш питательными веществами. Особое значение в этот период имеет антиоксидантная система (АОС), активность которой позволяет осуществлять контроль за содержанием свободных радикалов, в том числе и активных форм кислорода. Основными компонентами АОС являются низко- и высокомолекулярные антиоксиданты (АО). Эта функция щитка приобретает еще большее значение при поступлении в зерновки воды.

Следует особо отметить действие оксидоредуктаз, в частности пероксидазы, которая как компонент АОС способствует снижению как уровня перекиси водорода, так и токсичных неорганических и органических веществ, выполняя дезинтоксикационную функцию [5]. В период набухания и проклевывания пероксидаза может участвовать в иницировании активности митохондрий. Содержание фермента коррелирует с возрастанием процесса окислительного

фосфорилирования, сопряженного с уровнем потребления кислорода и обусловленного повышением дыхательной активности митохондрий. Пероксидаза в прорастающих зерновках участвует в утилизации избытка кислорода и перекиси водорода, так как фермент катализирует реакции как оксидазного, так и пероксидазного окисления субстратов.

В период покоя и прорастания щиток зерновок пшеницы выполняет секреторную, транспортную и защитную функции.

Секреторная функция щитка основана на следующем:

1) в эпителиальных клетках щитка функционирует АТФаза, за счет работы которой в окружающую среду поступают органические кислоты, разрушающие структуру клеток эндосперма;

2) органические кислоты щитка закисляют среду и активируют действие гидролаз, которые расщепляют биополимеры эндосперма;

3) эпителиальные клетки щитка секреторуют в эндосперм кислые гидролазы, катализирующие реакции гидролиза пептидных и гликозидных связей белков и полисахаридов эндосперма, и в результате в среде накапливаются аминокислоты, пептиды, моно- и олигосахариды;

Секреторная активность щитка активируется цитокинами и ауксинами, а синтез и секреция гидролаз в алейроновых клетках находятся под контролем гиббереллина. Последний поступает в алейроновые клетки из щитка и зародыша [6].

Транспортная функция щитка заключается в следующем:

1) осуществляет избирательный транспорт питательных веществ и фитогормонов из эндосперма в зародыш в период прорастания;

2) поддерживает осмотический потенциал, способствующий направленному движению веществ в зародыш;

3) создает условия для направленного движения воды в зародыш в период покоя и при набухании зерновок;

4) препятствует потере воды зародышем в период покоя; в генерации воды принимает участие пероксидаза, катализирующая реакции оксидазного и пероксидазного окисления субстратов.

Защитная функция щитка заключается в следующем:

1) высокая активность антиоксидантной системы, которая способна подавлять генерирование свободных радикалов, в том числе и активных форм кислорода, контролировать уровень перекисного окисления липидов (ПОЛ);

2) действие оксидаз, в том числе пероксидаза, направлено на дезинтоксикационную функцию, обуславливая понижение содержания фенольных и других соединений, накапливающихся в эндосперме в период прорастания зерновок;

3) дегидрогеназы щитка способствуют снижению токсичности, образуемых в метаболических процессах спиртов и альдегидов.

Активность дегидрогеназ, кофакторами которых служат НАД⁺ и НАДН, свидетельствует об уровне энергетических процессов в клетках живых организмов. Это прежде всего касается анаэробных метаболических процессов. С помощью алкогольдегидрогеназы (АДГ) в клетках регулируется уровень эндогенных спиртов и альдегидов. Последние представляют собой высокорекреационные органические соединения, способные реагировать со свободными аминогруппами аминокислот и белков с образованием оснований Шиффа. Реакция с поверхностными NH₂-группами белков обуславливает их модификацию, провоцируя аутокаталитические процессы по их утилизации.

Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа (Г6ФДГ) катализирует лимитирующую стадию пентозофосфатного пути окисления глюкозы. Процесс обеспечивает накопление в клетках различных моносахаридов и НАДФН. Последний участвует в реакциях синтеза стероидов и других метаболических процессах.

Поэтому **целью исследований** было изучение роли щитка в прорастании зерен пшеницы. В соответствии с поставленной целью были определены следующие **задачи**: 1) изучить состояние антиоксидантной системы щитка в процессе набухания; 2) определить уровень перекисного окисления липидов и содержание антиоксидантов в зародыше, щитке и эндосперме в начальный период поступления воды в зерна пшеницы; 3) определить активность ферментов (пероксидаза, Г6ФДГ и АДГ) в период набухания в различных частях зерновок пшеницы; 4) обосновать роль щитка в прорастании зерновок пшеницы.

Материалы и методы исследований

Исследования проводили на зерновках пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Приленская 19, которые замачивали в дистиллированной воде в течение 24 ч, а затем проращивали на фильтровальной бумаге в чашках Петри при 23°C на свету в течение 7 сут., смачивая их дистиллированной водой (10 мл на чашку Петри). Количество зерновок в одной чашке – 100 шт. Опыты проводили в трех биологических повторностях (по 3-4 аналитических в каждой). Образцы для анализа отбирали в одно и то же время суток.

Для анализа продуктов тиобарбитуровой кислоты и антиоксидантов 1 г зерен гомогенизировали в фарфоровой ступке с 3 мл 50%-ного этанола, гомогенат центрифугировали 10 мин. при 7000 г. Супернатант для исследования активности пероксидазы получали аналогично, используя 0,1 М Na-фосфатный буфер, pH 7,0. Содержание малонового диальдегида (МДА) исследовали по реакции с тиобарбитуровой кислотой (ТБК) при 532 нм ($\epsilon = 155 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ [7]) с нашими модификациями [8]. К 0,5 мл супернатанта последовательно добавляли 0,5 мл 1%-ного раствора тритона X-100, 0,2 мл 0,6 М HCl и 0,8 мл 0,06 М ТБК. Смесь нагревали на кипящей водяной бане 10 мин. Охлаждение проводили 30 мин. Для стабилизации окраски добавляли 0,2 мл 5 мМ трилона Б и 5-10 мл 96%-ного этанола. Контролем служила проба, в которую добавляли те же растворы, кроме ТБК. Содержание МДА в проростках выражали в нмоль/г сухой массы. Анализ антиоксидантов проводили по методике [9]. К 0,2 мл супернатанта последовательно добавляли 0,2 мл 0,5%-ного о-фенантролина в 96%-ном этаноле и 0,2 мл 0,2%-ного FeCl_3 в 96%-ном этаноле. Затем объем доводили до 3 мл 96%-ным этанола и выдерживали 10 мин. в темноте. Определение антиоксидантов проводили по калибровочному графику, построенному для дигидрохверцетина. Количество антиоксидантов, содержащихся в зерновках пшеницы, рассчитывали в мкмоль/г сухой массы [10].

Супернатант для определения активности пероксидазы и других ферментов получали путем гомогенизирования в фарфоровой ступке навески семян (1 г) или сырой массы проростков в 3 мл 0,1 М Na-фосфатного буфера (pH 7,0), а затем гомогенат центрифугировали в течение 10 мин. при 7000 г. Активность АДГ определяли по скорости окисления этанола и образования НАДН при 340 нм ($\epsilon=6,22 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$) [10]. К 2,2 мл 0,1 М глицин-NaOH буфера pH 10 добавляли 0,1 мл 36 мМ раствора НАД и 0,1 мл 0,41 М раствора этанола. Реакцию инициировали введением 0,1 мл раствора супернатанта. За меру активности фермента принимали количество микромолей НАДН, восстановленного за 1 мин. 1 г сухой массы. Активность глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназы определяли по [11], последовательно внося в кювету 2,2 мл 0,01 М трис-HCl буферного раствора (pH 7,4), 0,1 мл 0,1 М раствора MgCl_2 , 0,1 мл 0,025 М раствора НАДФ⁺ и 0,1 мл 0,05 М раствора глюкозо-6-фосфата. Реакцию инициировали введением 0,1 мл раствора супернатанта. За меру активности фермента принимали количество микромолей НАДФН, восстановленного за 1 мин. в процессе окисления глюкозо-6-

фосфата 1 г сухой массы. Активность пероксидазы определяли по начальной скорости окисления в присутствии о-дианизидина перекисью водорода [10, 12]. К 2,5 мл 0,1 М Na-фос-фатного буфера (pH 7,0), добавляли 0,2 мл раствора супернатанта и 0,1 мл 0,43 мМ раствора о-дианизидина в 96%-ном этаноле. Реакцию инициировали введением 0,1 мл 16 мМ перекиси водорода. Увеличение поглощения раствора регистрировали при 460 нм ($\epsilon = 30 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ [12]) для продукта окисления о-дианизидина, после быстрого перемешивания реагентов. За единицу активности фермента принимали количество о-дианизидина (мкмоль), окисленного за 1 мин. 1 г сухой массы.

Спектрофотометрические исследования проводили на двухлучевом спектрофотометре DMS 100 S (Varian, США). В работе использовали НАДФ⁺, НАД⁺ и глюкозо-6-фосфат фирмы Reanal (Венгрия); о-фенантролин фирмы Serva (Германия); ТБК – о.с.ч. (Реахим), тритон X-100 – препарат фирмы Ferak Berlin (Западный Берлин); этанол, очищенный перегонкой; о-дианизидин марки «ч.», очищенный возгонкой в вакууме; перекись водорода (30%-ный водный раствор), дигидрохверцетин и другие соли марки «о.ч.». Результаты обрабатывали статистически по Лакину [13]. При оценке достоверности использовали критерий Стьюдента при 5%-ном уровне значимости.

Результаты и их обсуждение

Поступление воды в различные части зерновок происходит неравномерно. Активнее вода проникает в зародыш, причем быстрая стадия продолжается в течение первых 6-8 ч (табл. 1). За этот промежуток времени зародыш пшеницы практически полностью становится готовым к прорастанию. Затем водой насыщается щиток, и вода медленнее всего поступает в эндосперм. Последний поглощает воду за 6-8 ч в два раза медленнее, чем зародыш. Такая значительная разница в скорости поступления воды обусловлена тем, что в зерновках пшеницы масса зародыша составляет всего 3-4% от общей массы, тогда как на массу эндосперма приходится от 75-80%. Малые размеры зародыша позволяют ему быстрее насыщаться водой, активизируя механизмы прорастания.

Щиток тоже мал по своим размерам, его насыщение водой обусловлено влиянием близкого расположения эндосперма. Вода, поступающая в щиток, частично проникает в эндосперм. Вместе с водой в эндосперм экстрагируются и ферменты, участвующие в реакциях гидролиза биополимеров.

Таблица 1

Влажность эндосперма, щитка и части зародыша без щитка пшеницы сорта Приленская 19 при набухании в дистиллированной воде 23°С

Время набухания, ч	Влажность органов зерновок пшеницы, %		
	зародыш без щитка	щиток	эндосперм
2	35,2±4,1	29,6±3,2	16,2±1,5
4	44,3±5,2	38,4±4,1	21,3±1,7
6	49,5±5,4	44,3±4,3	25,4±2,1
8	52,6±6,4	46,4±4,5	28,5±2,2
10	55,7±6,3	47,3±4,4	32,3±2,5
12	57,5±6,5	49,1±4,6	34,6±2,8
14	59,6±6,7	50,3±4,8	37,3±3,2
16	60,2±6,8	51,2±5,1	39,2±3,3
18	61,4±6,5	52,3±5,2	41,5±4,0
20	62,3±7,1	53,2±5,2	44,1±4,5
22	63,4±7,2	54,3±5,3	47,3±4,4
24	64,5±7,2	56,6±5,5	49,8±4,8

Таким образом, из данных таблицы 1 следует, что к 10 ч зародыш практически полностью насыщается водой и готов к активному росту. Подтверждением этому является высокий уровень ПОЛ в зародыше, свидетельствующий о высокой дыхательной активности его клеток (табл. 2). При этом уровень ПОЛ в щитке в начальный период набухания почти в 2 раза ниже, чем в зародыше. Процесс перекисного окисления в щитке сдерживается высокой концентрацией антиоксидантов, что свидетельствует о наличии взаимной зависимости между содержанием антиоксидантов и уровнем ПОЛ в этой части зародыша.

Поступление воды активизирует активность метаболических процессов в различных частях зерновок. При этом уровень ПОЛ в зародыше и эндосперме коррелятивно связан с содержанием антиоксидантов в этих частях зерновок.

Вначале процесса набухания в щитке отмечается высокое содержание антиоксидан-

тов. Так, содержание АО в щитке в первые часы поступления воды в 2,4 раза больше, чем в зародыше, и в 1,5 раза выше эндосперма. При этом уровень ПОЛ в щитке в этот период ниже, чем в зародыше, в 1,9 раза и в 1,2 раза – эндосперма (табл. 2).

Через 22-24 ч набухания в щитке содержание АО понижается в 1,5-2,6 раза, а уровень ПОЛ возрастает в 6,3-7,0 раз (табл. 2). Это соответствует обратной корреляции этих параметров в щитке при набухании ($r=-0,82$).

В конце первых суток набухания в зародыше и эндосперме содержание АО возрастает, соответственно, в 2,7 и 3,3 раза, одновременно с повышением уровня ПОЛ в 3,3 и 2,2 раза. При этом проявляется высокая положительная корреляция между уровнем ПОЛ и содержанием АО в зародыше и эндосперме ($r=0,87$ и $r=0,74$).

Таблица 2

Содержание антиоксидантов и малонового диальдегида в органах зерновок пшеницы сорта Приленская 19 в зависимости от времени набухания

Время набухания, ч	Содержание антиоксидантов, мкмоль/г сухой массы			Содержание малонового диальдегида, нмоль/г сухой массы		
	зародыш	щиток	эндосперм	зародыш	щиток	эндосперм
2	1,22	2,98	0,200	10,0	5,2	6,0
4	1,27	3,29	0,205	11,1	7,4	7,4
6	1,36	3,01	0,241	12,6	6,5	8,4
8	1,56	2,94	0,255	15,9	9,4	6,9
10	2,42	2,62	0,270	18,4	9,8	5,8
12	1,44	2,45	0,274	21,0	16,4	4,2
14	2,16	2,58	0,540	21,0	27,7	5,6
16	3,28	2,68	0,485	22,2	27,4	12,4
18	3,30	1,84	0,552	22,6	29,4	11,2
20	3,44	1,82	0,519	27,6	31,4	11,7
22	3,39	1,13	0,552	29,7	32,7	12,2
24	3,33	1,98	0,657	33,2	36,5	13,3

Таблица 3

Активность алкогольдегидрогеназы, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы и пероксидазы в органах зерновок пшеницы сорта Приленская 19 в зависимости от времени набухания

Время набухания, ч	Активность АДГ, мкмоль/мин. г сухой массы			Активность Г-6-ФДГ, мкмоль/мин. г сухой массы			Активность пероксидазы, мкмоль/мин. г сухой массы		
	зародыш	щиток	эндосперм	зародыш	щиток	эндосперм	зародыш	щиток	эндосперм
1	10,8	4,0	1,4	0,53	0,41	0,06	32,0	1,6	6,1
2	12,2	4,3	1,7	0,43	0,15	0,05	26,0	2,1	4,5
3	18,4	3,8	1,7	0,99	0,16	0,05	42,8	2,9	2,9
4	27,0	3,3	0,9	0,38	0,16	0,07	49,2	6,3	2,6
5	20,9	3,5	1,7	0,10	0,09	0,05	37,8	1,8	2,6
6	28,8	2,3	1,0	0,28	0,12	0,06	46,4	1,5	2,1
7	36,0	3,4	1,5	0,39	0,09	0,05	48,9	0,98	3,2
8	20,4	2,8	1,1	0,35	0,08	0,05	47,2	1,1	3,1
9	22,2	3,0	1,8	0,45	0,05	0,07	35,7	1,3	3,5
10	22,9	4,8	1,9	0,52	0,16	0,08	40,2	0,6	2,0
11	28,7	2,5	2,9	0,73	0,12	0,09	38,2	0,79	2,1
12	37,1	6,4	2,0	0,98	0,30	0,12	48,9	1,4	2,2
13	25,5	4,7	1,8	0,76	0,07	0,10	34,7	3,2	2,3
14	26,7	6,3	1,7	0,91	0,18	0,15	44,4	6,6	7,8
15	23,9	3,5	1,8	0,90	0,22	0,15	33,8	3,3	4,0
16	50,0	5,4	2,3	0,64	0,12	0,12	51,1	7,0	6,6
17	57,2	13,5	4,0	0,37	0,05	0,10	45,9	7,2	2,7
18	53,9	13,9	3,7	0,42	0,06	0,10	46,1	9,5	6,3
19	52,4	15,7	3,4	0,47	0,14	0,09	42,4	2,5	4,8
20	86,4	4,2	3,7	1,06	0,20	0,17	53,0	4,2	3,8
21	33,7	6,9	3,2	0,81	0,08	0,15	68,0	3,2	4,5
22	74,2	4,7	4,8	0,57	0,07	0,15	52,8	1,8	4,6
23	75,0	7,2	2,9	0,49	0,08	0,20	68,1	2,0	2,6
24	95,7	13,4	4,2	0,37	0,11	0,19	75,7	2,1	5,3

Наличие обратной корреляции между уровнем ПОЛ и содержанием АО свидетельствует о том, что в щитке протекают специфичные процессы коррекции этих параметров, обуславливающих его участие в выполнении дезинтоксикационной функции. Кроме того, высокий уровень ПОЛ в клетках позволяет активизировать работу транспортных систем щитка, обеспечивая быструю экстракцию гидролаз.

Для подтверждения этой точки зрения нами были изучены активности некоторых оксидоредуктаз (АДГ, Г-6-ФДГ и пероксидаз) зерновок пшеницы. Показано, что наибольшая активность ферментов отмечается в зародыше, затем несколько меньше – в щитке и эндосперме (табл. 3).

В период набухания отмечаются сильные колебания в активности исследуемых ферментов, с проявлением нескольких максимумов активности во времени: 3-4, 6-7, 11-12, 16-17, 20-21 и 24 ч.

В течение 24 ч набухания зерновок активность АДГ в зародыше возрастает в 9,8, щитке – 3,4, эндосперме – 3,0 раза. В этот же период активность Г-6-ФДГ в зародыше понижается на 25-30%, щитке – на 70-80%, а в эндосперме возрастает в 3,2 раза. При этом пероксидазная активность практически всегда возрастает в зародыше в 2,4 раза, щитке – на 25-30%, эндосперме – на 15-60%.

В динамике работы ферментов отмечаются как минимумы, так и максимумы про-

явления активности. Причем величины экстремумов у каждого фермента имеют индивидуальные значения и изменяются импульсивно. Так, активность АДГ в процессе набухания зерновок может колебаться в зародыше в пределах от 10,8 до 95,7, в щитке – 2,3-15,7, эндосперме – 0,9-4,2 мкмоль/мин. г сухой массы.

Активность Г-6-ФДГ в период набухания колебалась в зародыше от 0,1 до 1,06, щитке – 0,05-0,3, эндосперме – 0,05-0,17 мкмоль/мин. г сухой массы.

Пероксидазная активность во время набухания также колебалась в зародыше от 26,0 до 75,7, щитке – 1,1-9,5, эндосперме – 2,1-7,8 мкмоль/мин. г сухой массы.

Наличие экстремумов в активности ферментов свидетельствуют о величине процессов синтеза и протеолиза белков в клетках различных частей зерновок пшеницы и включение их во время набухания.

Выводы

1. Изучение начальных этапов прорастания зерновок позволяет выявить особенности проявления действия антиоксидантной системы и ферментов в зародыше, щитке и эндосперме зерен пшеницы. Установлены взаимная связь и зависимость между уровнем ПОЛ и содержанием антиоксидантов в различных частях зерновок пшеницы в период их набухания.

2. Показано, что поступление воды активизирует активность метаболических про-

цессов в различных частях зерновок. При этом уровень ПОЛ в зародыше и эндосперме коррелятивно связан с содержанием антиоксидантов в этих частях зерновок, тогда как в щитке отмечается обратная корреляция этих параметров.

3. В работе ферментов (АДГ, Г6ФДГ и пероксидаза) отмечаются как минимумы, так и максимумы проявления активности. Причем величины экстремумов у каждого фермента имеют индивидуальные значения. В период набухания отмечаются сильные колебания в активности исследуемых ферментов, что свидетельствует о протекании процессов синтеза и протеолиза белков в клетках различных частей зерновок пшеницы и включение их во время набухания. Кроме того, можно отметить, что в процессе набухания наблюдается импульсивный характер проявления активности исследованных ферментов, обуславливающий их индивидуальную ритмику.

4. Низкая пероксидазная активность и снижение содержания антиоксидантов в щитке в период набухания свидетельствуют о том, что в этой части зародыша создаются условия для протекания свободнорадикальных реакций. При этом на щиток возлагается регуляторная функция, обеспечивающая избирательное поступление из эндосперма питательных веществ и фитогормонов в зародыш.

Библиографический список

1. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. – Л.: Наука, 1985. – 347 с.
2. Рогожина Т.В., Рогожин В.В. Физиолого-биохимические механизмы прорастания

зерновок пшеницы // Вестник АГАУ. – 2011. – № 8. – С. 17-21.

3. Рогожин В.В. Биохимия растений. – СПб.: ГИОРД, 2012. – 432 с.

4. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. – Л.: Наука, 1987. – 103 с.

5. Рогожин В.В., Курилюк Т.Т. Роль пероксидазы в механизмах покоя и прорастания зерновок некоторых злаковых культур // Известия ТСХА. – 2010. – № 4. – С. 22-32.

6. Полевой В.В. Физиология растений. – М.: Высш. шк., 1989. – С. 283-285.

7. Владимиров Ю.А., Арчаков А.И. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. – М.: Наука, 1972. – 252 с.

8. Рогожин В.В., Курилюк Т.Т. Влияние ультрафиолетового облучения семян на процессы перекисного окисления липидов в проростках пшеницы // Биохимия. – 1996. – Т. 61. – № 8. – С. 1432-1439.

9. Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 430 с.

10. Рогожин В.В. Практикум по биологической химии. – СПб.: Лань, 2006. – 256 с.

11. Методы биохимических исследований / под ред. М.Н. Прохоровой. – Л., 1982. – 271 с.

12. Лебедева О.В., Угарова Н.Н., Березин И.В. Кинетическое изучение реакции окисления о-дианизидина перекисью водорода в присутствии пероксидазы из хрена // Биохимия. – 1977. – Т. 42. – № 8. – С. 1372-1379.

13. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.



УДК 631.5:633.11 (571.17)

**В.В. Гребенникова,
Н.Н. Чуманова**

ОЦЕНКА ИЗМЕНЕНИЯ АГРОФИЗИЧЕСКИХ И ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ЧЕРНОЗЕМА ВЫЩЕЛОЧЕННОГО ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СИСТЕМАХ ОБРАБОТКИ ПОЧВЫ

Ключевые слова: обработка почвы, плотность, структура, водопрочность, за-

пасы влаги, продуктивность, минимально-нулевая обработка, слой почвы.