

ИЗВЕСТИЯ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ ПОВОЛЖСКИЙ РЕГИОН

ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ

№ 4 (32)

2020

СОДЕРЖАНИЕ

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

- Якунина А. В., Сеницына Ю. В., Крутова Е. К., Веселов А. П.** Изучение влияния пирабактина на урожайность растений гороха посевного *Pisum sativum* L. и анализ изменений перекисного окисления липидов и выхода электролитов как возможных факторов этого воздействия 3
- Карпова Г. А.** Активизация ранних ростовых и метаболических процессов зерновых культур при использовании регуляторов роста 13
- Солдатов С. А., Карпова Г. А.** Способы преодоления покоя семян и особенности культивирования растений рода *Iris* в условиях *in vitro* 24

БОТАНИКА

- Зверева Г. К.** Пространственная организация хлоренхимы в осях метелок фестукоидных злаков 32
- Афонин А. А.** Поливариантность развития побегов *Salix viminalis* на фоне избыточного атмосферного увлажнения 44
- Томашевич М. А., Воробьева И. Г.** Взаимоотношения растений рода *Syringa* и фитопатогенов в условиях Сибири 54

ЭКОЛОГИЯ

- Неведров Н. П., Смицкая Г. И.** Влияние обработки загрязненных тяжелыми металлами почв удобрением-сорбентом на анатомические и морфологические показатели роста газонных трав 67
- Половникова М. Г., Воскресенская О. Л.** Содержание фенольных соединений в вегетативных органах газонных растений в условиях урбанизированной среды 76

**UNIVERSITY PROCEEDINGS
VOLGA REGION**

NATURAL SCIENCES

№ 4 (32)

2020

CONTENTS

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

<i>Yakunina A. V., Sinitsyna Yu. V., Krutova E. K., Veselov A. P.</i> The study of the pirabactin effect on the yield of <i>Pisum sativum</i> L. and analysis of changes in lipid peroxidation and electrolytes leakage as possible factors of this effect	3
<i>Karpova G. A.</i> The activation of early growth and metabolic processes of grain crops using growth regulators	13
<i>Soldatov S. A., Karpova G. A.</i> Methods for overcoming seed dormancy and features of Iris cultivation in <i>in vitro</i> conditions	24

BOTANY

<i>Zvereva G. K.</i> The spatial organization of chlorenchyma in the panicle branches of festucoid cereals	32
<i>Afonin A. A.</i> Polyvariant development of <i>Salix viminalis</i> shoots on the background of excessive atmospheric humidification	44
<i>Tomoshevich M. A., Vorob'eva I. G.</i> Interrelations between <i>Syringa</i> plants and phytopathogens in Siberia	54

ECOLOGY

<i>Nevedrov N. P., Smitskaya G. I.</i> The impact of fertilizing sorbent treatment of soils polluted with heavy metals on anatomic and morphological growth properties of turfgrass	67
<i>Polovnikova M. G., Voskresenskaya O. L.</i> The content of phenolic compounds in vegetative organs of law plants under conditions of urbanized environment	76

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.151

DOI 10.21685/2307-9150-2020-4-1

А. В. Якунина, Ю. В. Синицына, Е. К. Крутова, А. П. Веселов

ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ ПИРАБАКТИНА НА УРОЖАЙНОСТЬ РАСТЕНИЙ ГОРОХА ПОСЕВНОГО *PISUM SATIVUM* L. И АНАЛИЗ ИЗМЕНЕНИЙ ПЕРЕКИСНОГО ОКИСЛЕНИЯ ЛИПИДОВ И ВЫХОДА ЭЛЕКТРОЛИТОВ КАК ВОЗМОЖНЫХ ФАКТОРОВ ЭТОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

Аннотация.

Актуальность и цели. В последнее десятилетие все более перспективным направлением становится разработка препаратов – синтетических регуляторов роста, являющихся экологически безопасными средствами повышения устойчивости и урожайности сельскохозяйственных растений. Цель исследования – изучение влияния искусственного фитогормона пирабактина на урожайность гороха, выращенного в полевых условиях, а также – на показатели перекисного окисления липидов (ПОЛ) и выход электролитов в клетках растений.

Материалы и методы. Растения гороха выращивали в полевых условиях, одну группу растений обрабатывали фитогормоном на стадии семян, другую – на стадии посевов. Для обработки семян использовали пирабактин в концентрации 0,3 мкмоль/л, для обработки посевов – в концентрации 1 мкмоль/л. Контрольные растения обрабатывали соответствующим количеством воды. Измеряли такие параметры, как биологическая урожайность, содержание диеновых конъюгатов, содержание оснований Шиффа, выход электролитов, рассчитывали индекс стабильности мембран.

Результаты. Обработка семян пирабактином увеличивала биологическую урожайность растений гороха на 33 %, обработка посевов – на 17 %. При этом при любом виде обработки не изменялись выход электролитов и содержание продуктов ПОЛ.

Выводы. Пирабактин повышал биологическую урожайность гороха как при обработке семян, так и при обработке посевов. Однако пирабактин не влиял на выход электролитов и содержание продуктов ПОЛ. Таким образом, пирабактин может быть использован для повышения урожайности растений гороха, но механизм его стимулирующего действия, по-видимому, не связан с клеточными мембранами.

Ключевые слова: пирабактин, урожайность, перекисное окисление липидов, выход электролитов, устойчивость.

© Якунина А. В., Синицына Ю. В., Крутова Е. К., Веселов А. П., 2020. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

A. V. Yakunina, Yu. V. Sinitsyna, E. K. Krutova, A. P. Veselov

THE STUDY OF THE PIRABACTIN EFFECT ON THE YIELD OF *PISUM SATIVUM* L. AND ANALYSIS OF CHANGES IN LIPID PEROXIDATION AND ELECTROLYTES LEAKAGE AS POSSIBLE FACTORS OF THIS EFFECT

Abstract.

Background. In the last decade, an increasingly advanced direction has become the development of drugs – synthetic growth regulators, which are environmentally safe drugs of stability increasing and productivity of agricultural plants. The purpose of the research is to study the effect of the artificial phytohormone pirabactin on the yield of peas grown in the field, as well as on the indicators of lipid peroxidation (LPO) and the electrolytes leakage in plant cells.

Materials and methods. Pea plants were grown in the field, one group of plants was treated with phytohormone at the seed stage, the other – at the crop stage. For the seed treatment pirabactin was used at a concentration of 0,3 $\mu\text{mol/l}$, for crop treatment – at a concentration of 1 $\mu\text{mol/l}$. Control plants were treated with an appropriate amount of water. The biological yield, content of diene conjugates, Schiff bases, the electrolytes leakage were measured, and the membrane stability index was calculated.

Results. Seed treatment with pirabactin increased the biological yield of pea plants by 33 %, crop treatment – by 17 %. Pirabactin, with any type of treatment, did not affect the electrolytes leakage and the content of LPO products.

Conclusions. Pirabactin increased the biological yield of peas both in seed treatment and in crop treatment. However, pirabactin did not affect on the electrolytes leakage and the content of LPO products. Thus, pirabactin can be used to increase the yield of pea plants, but the mechanism of its stimulating action, apparently, is not associated with cell membranes.

Keywords: pirabactin, yield, lipid peroxidation, electrolytes leakage, resistance.

Введение

Фитогормоны играют важную роль в формировании урожая растений [1]. Разработка препаратов на основе фитогормонов в настоящее время является перспективным направлением сельского хозяйства, и некоторые средства уже активно применяются для повышения устойчивости и урожайности растений [2].

Пирабактин – это синтетический регулятор роста, по химической природе сульфонамид, является функциональным аналогом абсцизовой кислоты. Абсцизовая кислота (АБК) – стрессовый гормон растений, основными эффектами которого являются стимуляция закрытия устьиц в условиях водного дефицита и ингибирование прорастания семян. Применение АБК ограничено ее фотолabileностью, умеренной химической стойкостью и быстрой катаболической инактивацией цитохромом P450s [3]. В связи с этим синтетические агонисты с улучшенными по сравнению с природным гормоном свойствами представляют особый интерес. Так, использование агонистов АБК в качестве регуляторов роста позволит контролировать потребление воды растениями и повышать урожайность в условиях засухи [4]. Пирабактин, в отличие от самой абсцизовой кислоты, активирует лишь несколько из 14 ее рецепторов

у растений, необходимых для эффективного противостояния засухе. Возможно, применение пирабактина может способствовать повышению устойчивости растений к засухе [5].

Данные о влиянии пирабактина на процессы ПОЛ немногочисленны. Имеются сведения о том, что в условиях искусственной засухи пирабактин вызывал уменьшение содержания диеновых конъюгатов в растениях пшеницы по сравнению с необработанными растениями в условиях засухи на 53 % и повышал стабильность мембран на 19 % [6]. В исследовании на растениях зеленой капусты было показано, что применение пирабактина увеличивало стабильность мембраны и не влияло на содержание малонового диальдегида (вторичного продукта ПОЛ) [7]. Гораздо больше информации о действии природного гормона абсцизовой кислоты (АБК), аналогом которого является пирабактин. Так показано, что АБК увеличивала устойчивость вязов к водному стрессу путем предупреждения оксидативных повреждений мембраны. Засуха индуцировала окислительный стресс, но применение АБК повышало устойчивость к засухе путем усиления антиоксидантной системы [8]. Часто эффектом предварительной обработки растений АБК является снижение содержания малонового диальдегида (вторичного продукта ПОЛ), что в свою очередь уменьшает степень окислительного стресса [9, 10]. Однако есть и такие данные, в которых показано противоположное действие АБК, а именно, повышение содержания малонового диальдегида. Вместе с этим, как правило, повышается и активность антиоксидантных ферментов [11]. Следовательно, АБК и ее агонисты могут менять интенсивность процессов липопероксидации, поэтому в исследованиях после обработки растений данным фитогормонами и их аналогами необходима проверка про- и антиоксидантного состояния клеточных мембран.

Целью работы было изучение влияния пирабактина на урожайность растений гороха, выхода электролитов и показателей перекисного окисления липидов в мембранах (содержание диеновых конъюгатов и оснований Шиффа) в клетках и тканях.

Материалы и методы

Растения гороха посевного (*Pisum sativum* L.) сорта Альбумен выращивали совместно с овсом сорта Борец в полевых условиях на делянках площадью 200 м². Исследования проводились на светло-серой лесной легкосуглинистой почве. Закладка опытных делянок проводилась согласно методике полевого опыта по Доспехову [12]. Расход семян с учетом их всхожести и чистоты составил для гороха $1,02 \cdot 10^6$ семян на 1 га, овса – $1,3 \cdot 10^6$ семян на 1 га. Перед посевом каждого нового варианта сеялка заполнялась новыми семенами. Сначала сеяли варианты, предполагающие обработку семян, затем – сплошной сев необработанными семенами. После посева было проведено прикатывание делянок.

Группа растений была поделена на две части: одни растения подвергались воздействию фитогормона на стадии семян, другие – на стадии посевов. На семена гороха перед посадкой распыляли раствор пирабактина в концентрации 0,3 мкмоль/л, семена контрольных растений обрызгивали эквивалентным количеством воды, затем семена высушивались до воздушно-сухого со-

стояния и высевались на делянки. У другой группы высевали необработанные семена, а на стадии формирования у растений гороха четырех листьев проводили опрыскивание посевов пирабактином в концентрации 1 мкмоль/л. Контролем служили растения, обработанные эквивалентным количеством воды. Концентрации растворов пирабактина были выбраны на основе предварительного эксперимента [13].

Через две недели после обработки посевов фитогормонами проводили определение биохимических параметров в листьях растений гороха всех экспериментальных групп. С каждой делянки собирали по 20 растений, при этом растения аккуратно выкапывали, не повреждая корневую систему, помещали во влажную закрытую камеру и максимально быстро доставляли в лабораторию (в течение 40–50 мин). Для исследования использовали листья третьего и четвертого яруса, считая сверху. Исследования были проведены в пяти биологических повторностях, все растения находились на вегетативной стадии роста (до закладки бутонов).

Интенсивность перекисного окисления липидов определяли по накоплению первичных продуктов ПОЛ – диеновых конъюгатов и конечных – оснований Шиффа. Определение их содержания основано на поглощении липидным экстрактом монохроматического светового потока в ультрафиолетовой области спектра при 233 нм [14]. Флуоресценция конечных продуктов ПОЛ (основания Шиффа) обусловлена легко возбуждаемой 6 π -электронной конъюгированной системой 1-амино-3-иминопропеновых групп. Эти флуоресцирующие хромофоры имеют характерные максимумы возбуждения и испускания флуоресценции при 360 и 440 нм соответственно. По содержанию оснований Шиффа можно судить о конечных этапах ПОЛ [15]. Содержание диеновых конъюгатов (ДК) выражали в единицах оптической плотности на грамм сухого веса ($E_{233}/\text{г}$ сухого веса), содержание оснований Шиффа (ОШ) – $E_{440}/\text{г}$ сухого веса. Стабильность мембран определяли по выходу электролитов с помощью кондуктометрического метода анализа, основанного на измерении удельной электропроводности анализируемого раствора [16]. Выход электролитов (ВЭ) и индекс стабильности мембран (ИСМ) рассчитывали по формулам, приведенным ниже:

$$\text{ВЭ} = 100 \cdot ((C_1 - C_0) / (C_2 - C_0)),$$

где C_0 – электропроводимость воды (мкСм); C_1 – электропроводимость раствора до кипячения; C_2 – электропроводимость раствора после кипячения.

Полученную величину ВЭ пересчитывали на сухой вес анализируемой пробы и выражали в мкСм/г сухого веса:

$$\text{ИСМ} (\%) = (1 - [(C_1 - C_0) / (C_2 - C_0)]) \cdot 100.$$

После созревания плодов оценивали биологическую урожайность (урожайность на корню) – количество зерна, плодов, корнеплодов и другой продукции на каждом гектаре поля перед началом уборки. Для определения биологической урожайности за 1–2 дня до начала уборки с каждой делянки отбиралось 4 снопа с площади 0,25 м², с каждого снопа измеряли 25 растений гороха согласно методике снопового анализа. Определяли вес семян гороха в сумме со всех 4 снопов (с 1 м²) и определяли биологическую (сноповую) урожайность гороха с 1 га [17].

Обработку результатов эксперимента проводили статистически. Рассчитывали среднее значение, ошибку среднего. Статистическую значимость различий определяли по коэффициенту Стьюдента. Минимальное количество измерений каждого показателя для каждой группы – 5 [18]. Для некоторых показателей рассчитывали наименьшую существенную разницу при 5 %-м уровне значимости ($НСР_{05}$). Этот показатель широко используется в сельскохозяйственных исследованиях в настоящее время [12].

Результаты и обсуждение

Пирабактин увеличивал биологическую урожайность растений гороха при обработке семян на 33 % и обработке посевов на 17 % (табл. 1).

Таблица 1

Влияние пирабактина на биологическую урожайность гороха

Вариант опыта	Биологическая урожайность при обработке семян, т/га	Биологическая урожайность при обработке посевов, т/га
Контроль	2,19	2,35
Пирабактин	2,92*	2,75*
$НСР_{05}$	0,38	0,32

Примечание. * – различия статистически значимы, разница превышает $НСР_{05}$ ($НСР_{05}$ – наименьшая существенная разница при 5 %-м уровне значимости).

Обработка семян, судя по полученным результатам, эффективнее, так урожайность при этом выше. Наши результаты согласуются с теми, что были получены нами ранее. Так, в полевых опытах на растениях гороха пирабактин приводил к повышению урожайности на 22,2 % при обработке семян и на 7,3 % при опрыскивании посевов [19]. В другом исследовании было показано, что опрыскивание посевов гороха и пшеницы пирабакином повышало сохранность растений перед уборкой и их хозяйственнозначимую урожайность на 20–30 %. В условиях засухи предварительная обработка фитогормоном способствовала уменьшению интенсивности транспирации, что можно проследить по сохранению более высоких показателей влажности почвы по сравнению с почвой на делянке с необработанными растениями [20].

Несмотря на то, что пирабактин часто рассматривают в качестве перспективного регулятора роста растений, в литературе имеются противоречивые сообщения о том, что прямое применение пирабактина нецелесообразно для использования в сельском хозяйстве, поскольку его действие наиболее сильно проявляется на семенах, а не на растительных тканях. Пирабактин в основном активен как ингибитор прорастания семян, но он не действует на растения на вегетативной стадии и не предотвращает потерю воды растениями. Вероятно, сомнения в эффективности применения пирабактина в сельском хозяйстве основаны на том, что данный гормон преимущественно использовался для изучения работы рецепторов АБК и механизмов ее действия и не изучался как регулятор роста растений [21–23].

Авторами данной статьи было предположено, что механизм действия пирабактина на урожайность мог быть связан с изменением свойств мембран, которые оценивали по выходу электролитов и содержанию продуктов липопероксидации (табл. 2).

Результаты исследования влияния пирабактина
на содержание диеновых конъюгатов (ДК) и оснований Шиффа (ОШ)
и выход электролитов (ВЭ) у растений гороха

Вариант опыта	ДК, E ₂₃₃ /г сухого веса	ОШ, E ₄₄₀ /г сухого веса	ВЭ, мкСм/ г сухого веса	ИСМ, %
Обработка посевов				
Контроль	10,84 ± 2,23	12,68 ± 0,82	183,81 ± 23,46	90,80
Пирабактин	10,09 ± 0,99	13,34 ± 0,54	168,04 ± 5,21	91,06
Обработка семян				
Контроль	7,74 ± 0,55	12,98 ± 0,51	343,71 ± 85,29	83,71
Пирабактин	11,20 ± 2,01	15,90 ± 1,62	222,96 ± 17,32	87,49

При обработке посевов пирабактином не было выявлено статистически значимых различий (с уровнем значимости $p < 0,05$) в содержании продуктов ПОЛ и выходе электролитов по сравнению с контролем, т.е. гормон не влиял на данные параметры растения. Обработка семян пирабактином показала лишь тенденцию к накоплению продуктов ПОЛ, как первичных, так и вторичных. Одновременно при этом не наблюдалось статистически значимых изменений показателя выхода электролитов. Таким образом, предпосевная обработка семян раствором пирабактина не вызывала усиления окислительных процессов в мембранах клеток растений и не уменьшала интенсивность процессов липопероксидации. Следовательно, пирабактин при данном виде обработки не смещал прооксидантно-антиоксидантного равновесия и выход электролитов, т.е. не происходило изменений окислительных процессов и проницаемости мембран клеток.

В зонах наибольшей активности перекисного окисления мембранных фосфолипидов возникают каналы повышенной пассивной проницаемости, через которые могут свободно проходить ионы и вода. Имеются данные о том, что пирабактин увеличивает количество растворимых катионов, особенно калия в апикальной части листа зеленой капусты [7]. Но наши результаты исследований, проводившиеся на растениях гороха, не показали изменений в суммарном выходе электролитов. Повышение урожайности при отсутствии изменений в выходе электролитов свидетельствует о том, что пирабактин сохранял стабильность мембран клеток, и таким образом растение не увеличивало затраты ресурсов на адаптацию к стрессу, а использовало их для роста и развития, что в итоге и определяло высокую урожайность.

Возможно, пирабактин также увеличивал урожайность гороха, повторяя другие эффекты абсцизовой кислоты, как например, оптимизация процесса транспирации или запуск синтеза протекторных белков, но это уже будет целью дальнейших исследований.

Заключение

1. Пирабактин оказывал положительное действие на урожайность растений гороха при использовавшихся видах обработки.

2. Пирабактин не изменял состояния мембран, не модифицировал выход электролитов и интенсивность ПОЛ.

3. Вероятно, действие пирабактина связано не с изменением проницаемости мембран клеток и уровня ПОЛ, а скорее со стабилизацией этих показателей, а также, возможно, с какими-то другими эффектами, свойственными его природному аналогу – АБК.

Библиографический список

1. **Шакирова, Ф. М.** Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция / Ф. М. Шакирова. – Уфа : Гилем, 2001. – 160 с.
2. **Eyidogan, F.** Signal transduction of phytohormones under abiotic stress / F. Eyidogan, M. T. Oz, M. Yucel, H. A. Oktem // *Phytohormones and Abiotic Stress Tolerance in Plants* / eds.: N. A. Khan [et al.]. – Berlin ; Heidelberg : Springer-Verlag, 2012. – P. 1–48.
3. **Helander, J. D. M.** Chemical manipulation of plant water use / J. D. M. Helander, A. S. Vaidya, S. R. Cutler // *Bioorganic & Medicinal Chemistry*. – 2016. – Vol. 24. – P. 493–500.
4. Structural basis for selective activation of ABA receptors / F. Peterson, E. Burgie, S. Park [et al.] // *Nature Structural and Molecular Biology*. – 2010. – № 17. – P. 1109–1113. – URL: <https://doi.org/10.1038/nsmb.1898>
5. Identification and mechanism of ABA receptor antagonism / K. Melcher, Y. Xu, L. Ng [et al.] // *Nature Structural and Molecular Biology*. – 2010. – № 17. – P. 1102–1108. – URL: <https://doi.org/10.1038/nsmb.1887>
6. **Горшкова, А. Д.** Исследование влияния пирабактина на устойчивость клеток пшеницы / А. Д. Горшкова, Ю. В. Сеницына, Е. К. Крутова // *Биосистемы: организация, поведение, управление* : тез. докл. 71-й Всерос. с междунар. участием школы-конф. молодых ученых (г. Нижний Новгород, 17–20 апреля 2018 г.). – Нижний Новгород : Изд-во ННГУ, 2018. – С. 67.
7. **Miret, J. A.** ABA signalling manipulation suppresses senescence of a leafy vegetable stored at room temperature / J. A. Miret, S. Sergi Munne-Bosch, P. P. Dijkwel // *Plant Biotechnology Journal*. – 2018. – № 16. – P. 530–544.
8. **Dias, M. C.** Improving elms performance under drought stress: The pretreatment with abscisic acid / M. C. Dias, H. Oliveira, A. Costa, C. Santos // *Environmental and Experimental Botany*. – 2014. – Vol. 100. – P. 64–73.
9. Nitric oxide mediates abscisic acid induced light-tolerance in leaves of tall fescue under high-light stress / Yuefei Xu, Juanjuan Fu, Xitong Chu, Yongfang Sun, He Zhou, Tianming Hu // *Scientia Horticulturae*. – 2013. – Vol. 162. – P. 1–10.
10. Влияние АБК на содержание пролина, полиаминов и цитокининов в растениях хрустальной травки при солевом стрессе / Н. И. Шевякова, Л. И. Мусатенко, Л. А. Стеценко, В. Ю. Ракитин, Н. П. Веденичева, В. В. Кузнецов // *Физиология растений*. – 2013. – Т. 60, № 6. – С. 784–792.
11. **Hung, K. T.** Hydrogen peroxide is necessary for abscisic acid-induced senescence of rice leaves / K. T. Hung, C. H. Kao // *Journal of Plant Physiology*. – 2004. – Vol. 161. – P. 1347–1357. – URL: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.05.011>
12. **Доспехов, Б. А.** Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – Москва : Колос, 1985. – 416 с.
13. Влияние фитогормонов и их аналогов на прорастание семян и морфометрические показатели проростков / О. Н. Шерстнева, Л. М. Сурова, Ю. В. Сеницына, М. Н. Агеева, Я. В. Середнева, В. А. Воденев, В. С. Сухов // *Современные проблемы науки и образования*. – 2015. – № 6. – URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=23287>
14. **Камышников, В. С.** Справочник по клинико-биохимической диагностике / В. С. Камышников. – Минск : Беларусь, 2000. – 896 с.
15. **Bidlack, W. R.** Fluorescent products of phospholipids during lipid peroxidation / W. R. Bidlack, A. L. Tappel // *Lipids*. – 1973. – Vol. 8, № 4. – P. 203–207.

16. Лукаткин, А. С. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода / А. С. Лукаткин, Н. Н. Гришенкова // Поволжский экологический журнал. – 2005. – № 1. – С. 3–11.
17. Опытное дело в полеводстве / ред. Г. Ф. Никитенко. – Москва : Россельхозиздат, 1982. – 190 с.
18. Гланц, С. Медико-биологическая статистика / С. Гланц. – Москва : Практика, 1998. – 459 с.
19. Якунина, А. В. Влияние пирабактина на особенности протекания электрических реакций и на морфометрические показатели растений гороха / А. В. Якунина, Ю. В. Синецына, Е. К. Крутова, Е. В. Михалёв // Биосистемы: организация, поведение, управление : тез. докл. 72-й Всерос. с междунар. участием школы-конф. молодых ученых (г. Нижний Новгород, 23–26 апреля 2019 г.). – Нижний Новгород : Изд-во ННГУ, 2019. – С. 263.
20. Влияние агониста АБК – пирабактина – на рост, продуктивность и устойчивость растений пшеницы и гороха / Ю. В. Синецына, А. В. Якунина, Е. К. Крутова, В. С. Сухов, А. П. Веселов // Вестник защиты растений. – 2016. – № 3 (89). – С. 153, 154.
21. Ng, L. M. Absciscic acid signaling as a target for enhancing drought tolerance / L. M. Ng // Abiotic and Biotic Stress in Plants: Recent Advances and Future Perspectives. – 2016. – Ch. 19. – P. 441–461. – URL: <http://dx.doi.org/10.5772/61317>
22. An ABA-mimicking ligand that reduces water loss and promotes drought resistance in plants / M. J. Cao [et al.] // Cell Research. – 2013. – № 23. – P. 1043–1054. – URL: <https://doi.org/10.1038/cr.2013.95>
23. A novel ABA functional analogue B2 enhances drought tolerance in wheat / Y. Zhou, R. He, Y. Guo [et al.] // Scientific reports. – 2019. – № 9 (2887). – 9 p. – URL: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39013-8>

References

1. Shakirova F. M. *Nespecificity of plant resistance to stress factors and its regulation* [Non-specific plant resistance to stress factors and its regulation]. Ufa: Gilem, 2001, 160 p. [In Russian]
2. Eyidogan F., Oz M. T., Yucel M., Oktem H. A. *Phytohormones and Abiotic Stress Tolerance in Plants*. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2012, pp. 1–48.
3. Helander J. D. M., Vaidya A. S., Cutler S. R. *Bioorganic & Medicinal Chemistry*. 2016, vol. 24, pp. 493–500.
4. Peterson F., Burgie E., Park S. et al. *Nature Structural and Molecular Biology*. 2010, no. 17, pp. 1109–1113. Available at: <https://doi.org/10.1038/nsmb.1898>
5. Melcher K., Xu Y., Ng L. et al. *Nature Structural and Molecular Biology*. 2010, no. 17, pp. 1102–1108. Available at: <https://doi.org/10.1038/nsmb.1887>
6. Gorshkova A. D., Sinitsyna Yu. V., Krutova E. K. *Biosistemy: organizatsiya, povedenie, upravlenie: tez. dokl. 71-y Vseros. s mezhdunar. uchastiem shkoly-konf. molodykh uchennykh (g. Nizhny Novgorod, 17–20 aprelya 2018 g.)* [Biosystems: organization, behavior, management: proceedings of the 71st All-Russian conference of young scientists with the participation of schools (Nizhny Novgorod, April 17–20, 2018)]. Nizhny Novgorod: Izd-vo NNGU, 2018, p. 67. [In Russian]
7. Miret J. A., Munne-Bosch S. Sergi, Dijkwel P. P. *Plant Biotechnology Journal*. 2018, no. 16, pp. 530–544.
8. Dias M. C., Oliveira H., Costa A., Santos C. *Environmental and Experimental Botany*. 2014, vol. 100, pp. 64–73.
9. Xu Yuefei, Fu Juanjuan, Chu Xitong, Sun Yongfang, Zhou He, Hu Tianming. *Scientia Horticulturae*. 2013, vol. 162, pp. 1–10.
10. Shevyakova N. I., Musatenko L. I., Stetsenko L. A., Rakitin V. Yu., Vedenicheva N. P., Kuznetsov V. V. *Fiziologiya rasteniy* [Plant physiology]. 2013, vol. 60, no. 6, pp. 784–792. [In Russian]

11. Hung K. T., Kao S. H. *Journal of Plant Physiology*. 2004, vol. 161, pp. 1347–1357. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.05.011>
12. Dospekhov B. A. *Metodika polevogo opyta* [Field experiment technique]. Moscow: Kolos, 1985, 416 p. [In Russian]
13. Sherstneva O. N., Surova L. M., Sinitsyna Yu. V., Ageeva M. N., Seredneva Ya. V., Vodeneev V. A., Sukhov V. S. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya* [Modern issues of science and education]. 2015, no. 6. Available at: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=23287> [In Russian]
14. Kamyshnikov V. S. *Spravochnik po kliniko-biokhimicheskoy diagnostike* [Clinical and biochemical diagnostics handbook]. Minsk: Belarus', 2000, 896 p. [In Russian]
15. Bidlack W. R., Tappel A. L. *Lipids*. 1973, vol. 8, no. 4, pp. 203–207.
16. Lukatkin A. S., Grishenkova N. N. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal* [Volga regional ecological journal]. 2005, no. 1, pp. 3–11. [In Russian]
17. *Opytnoe delo v polevodstve* [Experiments in field cultivation]. Ed. by G. F. Nikitenko. Moscow: Rossel'khozizdat, 1982, 190 p. [In Russian]
18. Glants S. *Mediko-biologicheskaya statistika* [Biomedical statistics]. Moscow: Praktika, 1998, 459 p. [In Russian]
19. Yakunina A. V., Sinitsyna Yu. V., Krutova E. K., Mikhalev E. V. *Biosistemy: organizatsiya, povedenie, upravlenie: tez. dokl. 72-y Vseros. s mezhdunar. uchastiem shkol'nykh molodykh uchenykh (g. Nizhny Novgorod, 23–26 aprelya 2019 g.)* [Biosystems: organization, behavior, management: proceedings of the 72nd All-Russian conference of young scientists with the participation of schools (Nizhny Novgorod, April 23–26, 2019)]. Nizhny Novgorod: Izd-vo NNGU, 2019, p. 263. [In Russian]
20. Sinitsyna Yu. V., Yakunina A. V., Krutova E. K., Sukhov V. S., Veselov A. P. *Vestnik zashchity rasteniy* [Plant Protection Bulletin]. 2016, no. 3 (89), pp. 153, 154. [In Russian]
21. Ng L. M. *Abiotic and Biotic Stress in Plants: Recent Advances and Future Perspectives*. 2016, part 19, pp. 441–461. Available at: <http://dx.doi.org/10.5772/61317>
22. Cao M. J. et al. *Cell Research*. 2013, no. 23, pp. 1043–1054. Available at: <https://doi.org/10.1038/cr.2013.95>
23. Zhou Y., He R., Guo Y. et al. *Scientific reports*. 2019, no. 9 (2887), 9 p. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39013-8>

Якунина Анастасия Вадимовна

аспирант, Национальный
исследовательский Нижегородский
государственный университет
имени Н. И. Лобачевского
(Россия, г. Нижний Новгород,
проспект Гагарина, 23)

E-mail: yakunina.anastasia@gmail.com

Yakunina Anastasiya Vadimovna

Postgraduate student, Lobachevsky State
National Research University
of Nizhny Novgorod
(23 Gagarina avenue,
Nizhny Novgorod, Russia)

Синицына Юлия Витальевна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра биохимии и биотехнологии,
Национальный исследовательский
Нижегородский государственный
университет имени Н. И. Лобачевского
(Россия, г. Нижний Новгород,
проспект Гагарина, 23)

E-mail: jsin@inbox.ru

Sinitsyna Yuliya Vital'evna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of biochemistry
and biotechnology, Lobachevsky State
National Research University
of Nizhny Novgorod
(23 Gagarina avenue,
Nizhny Novgorod, Russia)

Крутова Елена Константиновна

кандидат биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой ботаники,
физиологии и защиты растений,
Нижегородская государственная
сельскохозяйственная академия
(Россия, г. Нижний Новгород,
проспект Гагарина, 97)

E-mail: elena.krutova@mail.ru

Krutova Elena Konstantinovna

Candidate of biological sciences, associate
professor, head of the sub-department
of botany, physiology and plant protection,
Nizhny Novgorod State Agricultural
Academy (97 Gagarina avenue,
Nizhny Novgorod, Russia)

Веселов Александр Павлович

доктор биологических наук, профессор,
кафедра биохимии и биотехнологии,
Национальный исследовательский
Нижегородский государственный
университет имени Н. И. Лобачевского
(Россия, г. Нижний Новгород,
проспект Гагарина, 23)

E-mail: veselov-ap@yandex.ru

Veselov Aleksandr Pavlovich

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of biochemistry and
biotechnology, Lobachevsky State National
Research University of Nizhny Novgorod
(23 Gagarina avenue, Nizhny Novgorod,
Russia)

Образец цитирования:

Якунина, А. В. Изучение влияния пирабактина на урожайность растений гороха посевного *Pisum sativum* L. и анализ изменений перекисного окисления липидов и выхода электролитов как возможных факторов этого воздействия / А. В. Якунина, Ю. В. Сеницына, Е. К. Крутова, А. П. Веселов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2020. – № 4 (32). – С. 3–12. – DOI 10.21685/2307-9150-2020-4-1.

АКТИВИЗАЦИЯ РАННИХ РОСТОВЫХ И МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР ПРИ ИСПОЛЬЗОВАНИИ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА

Аннотация.

Актуальность и цели. В настоящее время достаточное внимание уделяется анализу воздействия природных и синтетических регуляторов роста и их влиянию на индукторные процессы морфогенеза растений. Вопросы изучения процессов роста с учетом внешней регуляции данного процесса на уровне целого растительного организма с фиксацией изменений линейных и объемных показателей его органов являются актуальными. Цель исследований заключалась в изучении влияния природных и синтетических регуляторов роста на ростовые и метаболические процессы зерновых культур на ранних этапах развития растений.

Материалы и методы. В качестве объектов исследования использованы: яровая пшеница сорта Тулайковская 10, ячмень сорта Нутанс 642, овес сорта Аллур. Предпосевная обработка семян проведена регуляторами роста: мелафен ($1 \cdot 10^{-7}$ %), пирafen ($1 \cdot 10^{-7}$ %), пектин ($5 \cdot 10^{-2}$ %), крезацин ($1 \cdot 10^{-3}$ мл/л), рибав-Экстра ($1 \cdot 10^{-4}$ мл/л), циркон ($4 \cdot 10^{-3}$ мл/л). Исследования проведены в полевых мелкоделяночных опытах, где определены динамика формирования корневой системы по показателям объема корневой системы, динамика роста листовой поверхности, содержание NPK и сырой вес растений на ранних этапах роста и развития.

Результаты. У зерновых злаков характерен активный рост корневой системы в ювенильный период. В исследованиях, проведенных на овсе, показано, что независимо от погодных условий увеличение объема корневой системы происходило до фазы молочной спелости. Максимальная скорость ростовых процессов под действием пектина и мелафена отмечена на первых этапах развития растений. Превышение над контролем в фазы кущения и выхода в трубку составляло 21,4–37,5 и 17,8–45,5 % соответственно ($P < 0,05$). Наибольшее увеличение объема корневой системы растений яровой пшеницы под действием мелафена и рибав-Экстра отмечено в фазу кущения и составило 12,8 и 21,3 % соответственно ($P < 0,05$). В опытах на ячмене значимый эффект наблюдался в варианте с мелафеном. Формирование корневой системы шло интенсивнее, чем на контроле на 33,9 % в фазу кущения и на 38,4 % в фазу выхода в трубку ($P < 0,05$). В исследованиях на овсе показано, что в контрольном варианте содержание азота в зеленой массе растений в течение всей вегетации находилось на низком уровне. При этом содержание фосфора и калия было оптимальным. Обработка регуляторами роста привела к повышению содержания азота в растениях овса в 1,12 и 1,09 раза (мелафен и пектин соответственно). Растения ячменя в контрольном варианте без дополнительного внесения удобрений на ранних этапах роста содержали 3,20 % азота в пересчете на абсолютно сухое вещество, что характеризует недостаток данного элемента. Применение регуляторов роста привело к увеличению содержания азота в 1,09–1,12 раза (куще-

ние) и в 1,13–1,18 раза (выход в трубку). Площадь листовой поверхности овса в фазу кущения увеличивалась под действием пектина и мелафена на 4,8–14,8 %. В фазу выхода в трубку – на 21,6–31,1 %. На яровой пшенице максимальное влияние оказали мелафен и рибав-Экстра. В фазу кущения прирост составил 19,3 и 26,8 % соответственно, в фазу выхода в трубку – 22,4 и 32,7 %. На ячмене отмечено, что в ювенильный период под действием регуляторов роста превышение контрольных показателей составило 18,8–23,7 %. Изменялись параметры листовых пластин (длина листа), без изменения количества листьев на растении. Сырая масса растений изменялась в соответствии с изменениями роста корневой системы и листовой поверхности. Однако превышение контрольных значений по показателям сырого веса растений было несколько ниже, чем суммарный эффект от стимуляции роста корня и показателей объема корневой системы и листовой поверхности изучаемых растений.

Выводы. Определено, что эндогенная регуляция способствует активизации ростовых и метаболических процессов вегетативных органов растений на ювенильном этапе морфогенеза. Наибольшая скорость роста наблюдается в возрастные периоды, соответствующие фазам кущения и выхода в трубку на всех изучаемых культурах.

Ключевые слова: регуляторы роста, объем корневой системы, содержание NPK, площадь листовой поверхности, сырой вес растений, овес, яровая пшеница, ячмень.

G. A. Karpova

THE ACTIVATION OF EARLY GROWTH AND METABOLIC PROCESSES OF GRAIN CROPS USING GROWTH REGULATORS

Abstract.

Background. At present, sufficient attention is paid to the analysis of the effect of natural and synthetic growth regulators and their influence on the induction processes of plant morphogenesis. The issues of studying the growth processes taking into account the external regulation of this process at the level of the whole plant organism with the fixation of changes in the linear and volumetric indicators of its organs are relevant. The purpose of the research was to study the effect of natural and synthetic growth regulators on the growth and metabolic processes of grain crops at the early stages of plant development.

Materials and methods. The objects of study were: spring wheat of the Tulaykovskaya 10, barley of the Nutans 642, and the Allur oats. Presowing seed treatment was carried out with growth regulators: melafen ($1 \cdot 10^{-7}$ %), pyrafen ($1 \cdot 10^{-7}$ %), pectin ($5 \cdot 10^{-2}$ %), crezacin ($1 \cdot 10^{-3}$ ml/l), ribav-Extra ($1 \cdot 10^{-4}$ ml/l), zircon ($4 \cdot 10^{-3}$ ml/l). The studies were carried out in small-plot field experiments, where the dynamics of the formation of the root system in terms of the volume of the root system, the dynamics of growth of the leaf surface, the content of NPK and the wet weight of plants at the early stages of growth and development were determined.

Results. Cereals are characterized by active growth of the root system during the juvenile period. In studies carried out on oats, it was shown that, regardless of weather conditions, an increase in the volume of the root system occurred until the stage of milky ripeness. The maximum rate of growth processes under the influence of pectin and melafen was noted at the first stages of plant development. The excess over the control in the tillering and tubing phases was 21,4–37,5 and 17,8–45,5 %, respectively ($P < 0,05$). The greatest increase in the volume of the root system of spring wheat plants under the influence of melafen and ribava-Extra was noted in the tillering phase and amounted to 12,8 and 21,3 %, respectively ($P < 0,05$). In ex-

periments on barley, a significant effect was observed in the variant with melafen. The formation of the root system proceeded more intensively than in the control by 33,9 % in the tillering phase and by 38,4 % in the tubing phase ($P < 0,05$). In studies on oats, it was shown that in the control variant, the nitrogen content in the green mass of plants during the entire growing season was at a low level. At the same time, the content of phosphorus and potassium was optimal. Treatment with growth regulators led to an increase in the nitrogen content in oat plants by 1,12 and 1,09 times (melafen and pectin, respectively). Barley plants in the control variant without additional fertilization at the early stages of growth contained 3,20 % nitrogen in terms of absolutely dry matter, which characterizes the lack of this element. The use of growth regulators led to an increase in nitrogen content by 1,09–1,12 times (tillering) and by 1,13–1,18 times (going into the tube). The leaf surface area of oats in the tillering phase increased under the influence of pectin and melafen by 4,8–14,8 %. In the phase of entering the tube – by 21,6–31,1 %. On spring wheat, Melafen and Ribav-Extra had the greatest influence. In the tillering phase, the increase was 19,3 and 26,8 %, respectively, in the stemming phase – 22,4 and 32,7 %. On barley, it was noted that in the juvenile period under the influence of growth regulators, the excess of the control indicators was 18,8–23,7 %. The parameters of leaf plates (leaf length) changed without changing the number of leaves on the plant. The wet weight of the plants changed in accordance with changes in the growth of the root system and leaf surface. However, the excess of the control values in terms of the wet weight of plants was slightly lower than the total effect of stimulating root growth and indicators of the volume of the root system and leaf surface of the studied plants.

Conclusions. It was determined that endogenous regulation promotes the activation of the growth and metabolic processes of the vegetative organs of plants at the juvenile stage of morphogenesis. The highest growth rate is observed in the age periods corresponding to the tillering and stemming phases in all studied crops.

Keywords: growth regulators, root system volume, NPK, leaf area, green weight of plants, oats, spring wheat, barley.

Введение

В настоящее время проблема эндогенной регуляции роста стала самостоятельной, в решении которой рассматривают главные объекты: протопласты, клетки и ткани как основные структурные элементы растущего организма. Одновременно рассматривают основные метаболические процессы, протекающие в изолированных органах, а также физиологические аспекты роста и дифференцировки высших растений. Существенные достижения наблюдаются в области инструментальных методов анализа фитогормонов и ингибиторов, позволяющих определять эти соединения количественно. Отдельно рассматриваются методические подходы к изучению эндогенных регуляторных факторов растительного организма. Особое внимание уделяется анализу воздействия природных и синтетических регуляторов роста, их влиянию на эпигенетические аспекты роста и индукторные процессы морфогенеза [1–3].

На уровне целого растительного организма актуальным является изучение процессов роста с фиксацией изменений линейных и объемных показателей его органов с учетом внешней регуляции данного процесса.

Материалы и методы

Исследования проведены при закладке полевых мелкоделяночных опытов на коллекционном участке ФГБОУ ВО «Пензенский ГАУ». Основные

учеты и анализы проведены на базе кафедры «Общая биология и биохимия» ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет» и ФГБУ ГЦАС «Пензенский».

Объект исследования – овес сорта Аллюр.

Схема опыта: 1 – контроль (обработка семян водой); 2 – мелафен ($1 \cdot 10^{-7} \%$); 3 – пектин ($5 \cdot 10^{-2} \%$).

Объект исследования – яровая пшеница сорта Тулайковская 10.

Схема опыта: 1 – контроль (обработка семян водой); 2 – мелафен ($1 \cdot 10^{-7} \%$); 3 – крезацин ($1 \cdot 10^{-3}$ мл/л); 4 – рибав-Экстра ($1 \cdot 10^{-4}$ мл/л); 5 – циркон ($4 \cdot 10^{-3}$ мл/л).

Объект исследования – ячмень сорта Нутанс 642.

Схема опыта: 1 – контроль (обработка семян водой); 2 – мелафен ($1 \cdot 10^{-7} \%$); 3 – пирафен ($1 \cdot 10^{-7} \%$); 4 – пектин ($5 \cdot 10^{-2} \%$).

Обработка регуляторами роста проводилась непосредственно перед посевом семян рабочими растворами соответствующих концентраций.

Определение объема корневой системы растений, площади листовой поверхности, сырого веса, содержания NPK в зеленой массе растений проводили по общепринятым методикам [4]. Все полученные результаты подвергались статистической обработке с целью достоверности их анализа [5].

Результаты и обсуждение

Корень – первый из вегетативных органов, начинающий свой рост при прорастании семян всех растений. Транспортная, механическая и поглощательная функции корней общеизвестны. Однако не менее важной является метаболическая функция корня.

Находясь в тесных взаимоотношениях корень и побег постоянно взаимодействуют. Такая связь определяет донорно-акцепторные отношения, которые затрагивают не только обмен продуктами жизнедеятельности, но и прямую зависимость ростовых процессов взаимодействующих органов.

У зерновых злаков характерен активный рост корневой системы в ювенильный период. Все продукты деятельности листьев в данный момент, в основном, расходуются на формирование корней. С переходом к генеративному развитию рост корней замедляется, а в период созревания зерна рост корней не только прекращается, но возможно и отмирание их части. Такой корневой опад неизбежен, но имеет определенное положительное значение, так как сохраняет часть органических веществ в почве, что в дальнейшем будет способствовать ее плодородию [6, 7].

По сравнению с другими злаками овес имеет определенные преимущества. Формирующийся у растений овса, особенно при благоприятных условиях, второй узел кущения отличает его от других зерновых культур. Таким образом, у растений овса существует потенциальная возможность к развитию большего количества корней, по сравнению с пшеницей или ячменем. При этом формируется мощная мочковатая корневая система, обладающая высокой поглощательной способностью. Важной особенностью корневой системы овса является также способность к потреблению из почвы труднорастворимых соединений.

В исследованиях, проведенных на овсе сорта Аллюр показано, что независимо от погодных условий увеличение объема корневой системы проис-

ходило до фазы молочной спелости. Но скорость роста менялась по межфазным периодам. За три года исследований максимальный рост корней фиксировался в период всходы-выход в трубку, что соответствует биологическим характеристикам растений овса (табл. 1). Затем происходит снижение скорости роста, которая в период формирования зерна минимальна. Причем данная тенденция отмечена во всех вариантах опыта, включая контрольные значения. Это дает возможность предположить, что использование регуляторов роста не изменяет направленность процессов, происходящих в растениях (динамика роста корня), но может влиять на их скорость и интенсивность. Показано, что максимальный эффект давал мелафен, при использовании которого объем корневой системы увеличивался на 16,2–45,5 % за весь период вегетации. Пектин был менее эффективен, но и при его использовании растения овса формировали корневую систему более развитую, чем в контрольном варианте. Превышение контрольных значений составляло 10,1–21,4 %. Важно отметить, что на первых этапах развития растений скорость ростовых процессов под действием регуляторов роста была максимальной. Превышения над контролем в фазы кущения и выхода в трубку составляли 21,4–37,5 и 17,8–45,5 % соответственно ($P < 0,05$).

Таблица 1

Объем ($M \pm m$, $n = 20$) корневой системы зерновых культур
(на одно растение, см³)

Вариант	Фазы развития растений	
	кущение	выход в трубку
Овес, сорт Аллюр		
Контроль	0,56 ± 0,06	1,01 ± 0,07
Мелафен	0,77 ± 0,11	1,47 ± 0,13
Пектин	0,68 ± 0,04	1,19 ± 0,08
Яровая пшеница, сорт Тулайковская 10		
Контроль	0,47 ± 0,03	1,45 ± 0,03
Мелафен	0,53 ± 0,02	1,57 ± 0,06
Крезацин	0,44 ± 0,04	1,44 ± 0,04
Рибав-Экстра	0,57 ± 0,04	1,65 ± 0,06
Циркон	0,44 ± 0,06	1,48 ± 0,05
Ячмень, сорт Нутанс 642		
Контроль	0,40 ± 0,02	1,25 ± 0,15
Мелафен	0,54 ± 0,04	1,73 ± 0,23
Пирафен	0,51 ± 0,02	1,66 ± 0,13
Пектин	0,50 ± 0,06	1,65 ± 0,16

Яровая пшеница характеризуется образованием большого количества придаточных корней. Для нее характерна мочковатая корневая система, которая позволяет развивать ей большую поглощающую поверхность. Более интенсивный рост корней наблюдается в первую половину вегетации. Пита-

тельные вещества фотосинтеза тратятся в основном на нарастание корневой системы. Процесс укоренения при благоприятных условиях может продолжаться до молочно-восковой спелости, но чаще он прекращается к фазе цветения, так как растение к этому времени исчерпывает свои корнеобразовательные возможности. Обработка семян яровой пшеницы регуляторами роста способствовала изменению объема корневой системы в течение всего периода вегетации. Максимальные превышения изучаемого показателя под действием мелафена и рибав-Экстра отмечены в фазу кущения и составили 12,8 и 21,3 % соответственно ($P < 0,05$). Крезацин и циркон не оказали влияния на рост корней яровой пшеницы.

Согласно литературным данным, особенностью ярового ячменя как культуры является слабое по сравнению с другими злаками развитие корневой системы, а также их меньшая поглотительная способность [8]. Росту корня на ранних этапах развития растений ячменя придается особое значение, так как только при наличии дополнительных колеептельных и узловых корней возможно нормальное развитие всего растения в целом. Исследования, проведенные на ячмене Нутанс 642, показали, что рост и формирование корневой системы в значительной степени обусловлены гидротермическими условиями. Однако регуляторы роста оказывают значительное влияние на изучаемый показатель. Именно на первых этапах роста растений ячменя отмечалось максимальное стимулирующее воздействие. Наибольший эффект наблюдался в варианте с мелафеном. Формирование корневой системы шло интенсивнее, чем на контроле на 33,9 % в фазу кущения и на 38,4 % в фазу выхода в трубку ($P < 0,05$). Объем корневой системы в вариантах с пектином и пирафеном увеличивался на 25,0–27,5 % в фазу кущения и 32,0–32,8 % соответственно ($P < 0,05$). При этом различия по степени воздействия в данных вариантах не были существенными.

Исходя из анализа представленных данных, можно заключить, что регуляторы роста оказывают положительное влияние на ростовые процессы корневой системы растений на этапе ювенильности. При этом именно в данный период скорость ростовых процессов возрастает наиболее значительно, чем показано максимальными превышениями над контрольными значениями за весь период измерений.

Быстрый активный рост растений на начальных этапах развития приводит к активному поглощению ими элементов минерального питания. Ранние с возрастной точки зрения части растения содержат больше основных органо-генов и физиологически активных веществ, а с увеличением их возраста – количество значительно снижается. Однако на содержание основных элементов в растении оказывает влияние степень доступности и концентрации минеральных соединений в почве, а также температурные условия, условия увлажненности и аэрации в зоне корней, поглотительная способность корневой системы. Таким образом, количественное содержание элементов минерального питания в растениях может варьировать.

Поступление азота у изучаемых растений наиболее активно проходит на первых этапах развития, т.е. в ювенильный период, несмотря на то, что потребность в данном элементе сохраняется до созревания зерна. Общеизвестно, что на фоне достаточного азотного снабжения процессы роста всех ор-

ганов растений значительно увеличиваются, повышается скорость роста листьев, что фиксируется показателями нарастания биомассы в целом [6].

Важность фосфора как одного из основных органогенов определена его участием в составе органических соединений, которые являются определяющими в обмене веществ растений. Недостаток его отрицательно сказывается на процессах дыхания, фотосинтеза и других физиологических функциях организма. Необходимость данного элемента отмечена не только на ранних этапах роста и развития растений, связанных с ростом и синтетическими функциями растений, но и в момент формирования урожая, когда идет заложение запасных питательных веществ семени.

Необходимость калия у зерновых культур отмечается несколько позднее, чем азота и фосфора (период от выхода в трубку до молочной спелости зерна). Несмотря на это, важность данного элемента в минеральном питании неоспорима.

Учитывая, что существуют определенные уровни-параметры содержания минеральных элементов в растениях, которые отражают уровень их обеспеченности основными органогенами, результаты, полученные в исследованиях, необходимо сопоставлять с этими значениями. Таким образом, можно судить о достаточном или недостаточном содержании азота, фосфора и калия для нормального роста и развития растений.

В наших исследованиях, проведенных на овсе, показано, что в контрольном варианте содержание азота в зеленой массе растений в течение всей вегетации находилось на низком уровне. При этом содержание фосфора и калия было оптимальным. Обработка регуляторами роста привела к повышению содержания азота в растениях овса в 1,12 и 1,09 раза (мелафен и пектин соответственно). Общее содержание азота в растениях выходило за пределы низкого уровня и достигало оптимальных значений только во вторую половину вегетации (табл. 2).

Таблица 2

Содержание NPK в зеленой массе растений
(% на абсолютно-сухое вещество, средние значения)

Вариант	Фазы развития растений					
	кущение			выход в трубку		
	N	P	K	N	P	K
Овес, сорт Аллюр						
Контроль	4,75	0,96	5,01	2,44	0,66	4,13
Мелафен	4,90	1,09	5,85	2,92	0,83	4,50
Пектин	4,98	1,01	5,70	2,76	0,80	4,49
Ячмень, сорт Нутанс 642						
Контроль	3,20	0,40	3,68	2,72	0,47	3,10
Мелафен	3,59	0,50	4,05	3,22	0,59	3,53
Пирафен	3,52	0,48	4,01	3,12	0,58	3,50
Пектин	3,49	0,46	3,94	3,08	0,54	3,47

Несмотря на то, что обеспеченность растений овса фосфором и калием без обработки уже находилась на оптимальном уровне, использование регуляторов роста повышало содержание данных элементов в растениях. Количество фосфора в варианте с мелафеном на первых этапах развития растений было выше контрольных значений на 13,5–25,8 %. Содержание калия увеличивалось на 8,9–16,8 % ($P < 0,05$). Пектин также вызывал повышение содержания данных элементов в растениях овса, но в меньшей степени.

Важно отметить, что обеспеченность фосфором и калием в период кущения-выход в трубку достигала высокого уровня, что не могло не способствовать активизации не только процессов роста вегетативных органов, но и всех метаболических процессов, происходящих в растениях.

Растения ячменя в контрольном варианте без дополнительного внесения удобрений на ранних этапах роста содержали 3,20 % азота в пересчете на абсолютно сухое вещество, что соответствует недостатку данного элемента. Применение регуляторов роста привело к увеличению его содержания в 1,09–1,12 раза. Благодаря такому воздействию обеспеченность азотом несколько превышала границы низкого уровня содержания элемента.

Фиксация данных по азоту в период трубкования в зеленой массе контрольных растений показала, что и в этот момент роста и развития обеспеченность была недостаточной. При использовании регуляторов роста содержание азота возрастало в 1,13–1,18 раза, и показатели соответствовали оптимальному уровню.

Степень обеспеченности растений ячменя фосфором и калием была аналогичной в контрольном варианте, т.е. соответствовала низкому уровню, как в фазу кущения, так и в фазу выхода в трубку.

Применение мелафена, пектина и пирафена вызывало повышение концентрации элементов в вегетативных органах ячменя, что приводило к среднему уровню содержания, характерному для данной культуры на ранних этапах роста и развития растений. Согласно полученным данным количество фосфора возрастало в 1,15–1,25 раза, калия – в 1,07–1,14 раза.

Рост корневой системы, активное поглощение элементов минерального питания нашли свое отражение и в формировании площади листовой поверхности растений. Учитывая степень взаимодействия органов в составе целого растения, можно предположить активацию ростовых процессов листьев при использовании регуляторов роста. Однако степень активации может существенно отличаться, так как стимуляция роста подземных органов не всегда вызывает стимуляцию роста надземных в той же степени.

В исследованиях, проведенных на овсе, установлено, что максимальная листовая поверхность одного растения в неблагоприятные годы составляла 83,56–97,33 см². В благоприятные годы по температурным показателям и влагообеспеченности возрастала до 163,00–197,00 см².

В вариантах с регуляторами роста в течение всего периода измерений было отмечено превышение контрольных значений по площади листовой поверхности. Но максимальный эффект отмечен именно на первых этапах роста и развития растений. В фазу кущения площадь листовой поверхности увеличивалась под действием пектина и мелафена на 4,8–14,8 %. В фазу выхода в трубку – на 21,6–31,1 % ($P < 0,05$) (табл. 3).

Таблица 3

Площадь ($M \pm m$, $n = 20$) листовой поверхности зерновых культур
(на одно растение, см²)

Вариант	Фазы развития растений	
	кущение	выход в трубку
Овес, сорт Аллюр		
Контроль	53,36 ± 2,95	79,27 ± 5,64
Мелафен	64,05 ± 4,15	101,3 ± 6,31
Пектин	60,30 ± 3,82	91,39 ± 4,27
Яровая пшеница, сорт Тулайковская 10		
Контроль	40,33 ± 2,70	65,00 ± 4,33
Мелафен	48,12 ± 2,45	79,54 ± 5,15
Крезацин	42,24 ± 3,61	69,96 ± 3,74
Рибав-Экстра	51,12 ± 3,24	86,25 ± 6,12
Циркон	42,69 ± 2,19	71,93 ± 3,56
Ячмень, сорт Нутанс 642		
Контроль	54,02 ± 3,15	82,15 ± 6,15
Мелафен	66,83 ± 5,32	104,69 ± 7,46
Пирафен	64,18 ± 3,71	102,81 ± 6,87
Пектин	64,17 ± 2,94	101,09 ± 5,96

Варьирование числа листьев на одном растении яровой пшеницы по годам невелико и редко выходит за рамки одного метамера. Гораздо сильнее условия выращивания сказываются на размерах листьев.

Предпосевная обработка семян мелафеном и рибавом-Экстра способствовала повышению площади листовой поверхности растений на 19,3 и 26,8 (фаза кущения) и 22,4 и 32,7 (фаза выхода в трубку) соответственно.

Для ярового ячменя характерен более короткий период вегетации по сравнению с другими зерновыми культурами. При этом возможность получения высокого урожая может напрямую зависеть от развития листового аппарата растений. Быстрый рост листьев и заложение большего их числа на ранних этапах морфогенеза становится компенсацией при условии более коротких межфазных периодов. Отмечено, что в ювенильный период роста, соответствующий фазам кущения и выхода в трубку, превышение контрольных показателей составило 18,8–23,7 % ($P < 0,05$). Изменялись параметры листовых пластин (длина листа), без изменения количества листьев на растении.

Согласно проведенным исследованиям, сырая масса растений изменялась в соответствии с изменениями роста корневой системы и листовой поверхности (табл. 4). Однако превышение контрольных значений по показателям сырого веса растений было несколько ниже, чем суммарный эффект от стимуляции роста корня и показателей объема корневой системы и листовой поверхности изучаемых растений.

Сырой вес ($M \pm m$, $n = 20$) растений зерновых культур
(на одно растение, г)

Вариант	Фазы развития растений	
	кущение	выход в трубку
Овес, сорт Аллюр		
Контроль	$2,45 \pm 0,15$	$6,01 \pm 0,46$
Мелафен	$3,10 \pm 0,36$	$7,88 \pm 0,54$
Пектин	$2,93 \pm 0,21$	$7,69 \pm 0,39$
Яровая пшеница, сорт Тулайковская 10		
Контроль	$3,10 \pm 0,11$	$4,72 \pm 0,23$
Мелафен	$3,49 \pm 0,08$	$5,27 \pm 0,15$
Крезацин	$3,00 \pm 0,07$	$4,89 \pm 0,19$
Рибав-Экстра	$3,69 \pm 0,07$	$6,01 \pm 0,21$
Циркон	$3,04 \pm 0,10$	$4,99 \pm 0,17$
Ячмень, сорт Нутанс 642		
Контроль	$2,85 \pm 0,09$	$5,46 \pm 0,62$
Мелафен	$3,47 \pm 0,12$	$7,33 \pm 0,84$
Пирафен	$3,35 \pm 0,09$	$6,97 \pm 0,46$
Пектин	$3,37 \pm 0,07$	$6,97 \pm 0,39$

Сырая масса одного растения овса в варианте с мелафеном в фазу кущения составила 3,1 г, что превышало контрольные показатели на 25,6 %. В варианте с пектином данный показатель увеличивался на 19,6 %. В фазу выхода в трубку превышения контроля в обоих вариантах были значительнее и составляли 31,1 и 27,9 % соответственно ($P < 0,05$).

В исследованиях на яровой пшенице показано, что максимальный стимулирующий эффект от воздействия регуляторами роста получен также в ювенильный период. В фазу кущения сырой вес растений в варианте с мелафеном был выше контрольных значений на 12,6 %, в варианте с рибавом-Экстра – на 19,0 %. В фазу выхода в трубку превышение над контролем составляло 11,6 и 27,3 % соответственно ($P < 0,05$).

В соответствии с ростом листовой поверхности были проведены наблюдения и за изменением показателей сырой массы растений ячменя. Установлено, что в период от кущения до выхода в трубку она увеличивалась по отношению к контролю на 26,7–32,9 % ($P < 0,05$).

Таким образом, определено, что эндогенная регуляция способствует активизации ростовых и метаболических процессов вегетативных органов растений. Наибольшая скорость роста наблюдается в возрастные периоды, соответствующие фазам кущения и выхода в трубку на всех изучаемых культурах.

Библиографический список

1. Влияние синтетических аналогов ауксинов – 2,4-Д и α -НУК – на ростовые и биосинтетические характеристики суспензионной культуры клеток *tribulusterrestris* L / С. В. Томилова, М. Т. Ханды, Д. В. Кочкин, Б. А. Галишев, А. Г. Ключин, А. М. Носов // Физиология растений. – 2020. – Т. 67, № 4. – С. 389–399.

2. **Творогова, В. Е.** Генетическая регуляция зиготического эмбриогенеза у покрытосеменных растений / В. Е. Творогова, Л. А. Лутова // Физиология растений. – 2018. – Т. 65, № 1. – С. 1–14.
3. **Ларская, И. А.** Характер участия олигосахарина OS-RG в ИУК-индуцируемом формировании адвентивных корней / И. А. Ларская, Т. С. Барышева, А. И. Заботин, Т. А. Горшкова // Физиология растений. – 2015. – Т. 62, № 2. – С. 186–194.
4. Практикум по физиологии растений / Н. Н. Третьяков, Л. А. Паничкин, М. Н. Кондратьев [и др.]. – Москва : КолосС, 2003. – 288 с.
5. **Доспехов, Б. А.** Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – Москва, 1985. – 351 с.
6. **Кумаков, В. А.** Биологические основы возделывания яровой пшеницы по интенсивной технологии / В. А. Кумаков. – Москва : Росагропромиздат, 1988.
7. **Баталова, Г. А.** Биология и генетика овса / Г. А. Баталова, Е. М. Лисицын, И. И. Русаков. – Киров : Зональный НИИСХ Северо-Востока, 2008. – 456 с.
8. **Лапина, В. В.** Влияние регуляторов роста на структуру патогенного комплекса корневых гнилей ячменя / В. В. Лапина, Н. В. Смолин, А. С. Савельев, А. П. Овчинников // Нива Поволжья. – 2011. – № 3 (20). – С. 33–38.

References

1. Tomilova S. V., Khandy M. T., Kochkin D. V., Galishev B. A., Klyushin A. G., Novosov A. M. *Fiziologiya rasteniy* [Plant physiology]. 2020, vol. 67, no. 4, pp. 389–399. [In Russian]
2. Tvorogova V. E., Lutova L. A. *Fiziologiya rasteniy* [Plant physiology]. 2018, vol. 65, no. 1, pp. 1–14. [In Russian]
3. Larskaya I. A., Barysheva T. S., Zabotin A. I., Gorshkova T. A. *Fiziologiya rasteniy* [Plant physiology]. 2015, vol. 62, no. 2, pp. 186–194. [In Russian]
4. Tret'yakov N. N., Panichkin L. A., Kondrat'ev M. N. et al. *Praktikum po fiziologii rasteniy* [Practical work on plant physiology]. Moscow: KolosS, 2003, 288 p. [In Russian]
5. Dospikhov B. A. *Metodika polevogo opyta* [Field experiment technique]. Moscow, 1985, 351 p. [In Russian]
6. Kumakov V. A. *Biologicheskie osnovy vozdel'yvaniya yarovoy pshenitsy po intensivnoy tekhnologii* [Biological bases of cultivation of spring wheat using intensive technology]. Moscow: Rosagropromizdat, 1988. [In Russian]
7. Batalova G. A., Lisitsyn E. M., Rusakov I. I. *Biologiya i genetika ovsa* [Biology and genetics of oats]. Kirov: Zonal'nyy NIISKh Severo-Vostoka, 2008, 456 p. [In Russian]
8. Lapina V. V., Smolin N. V., Savel'ev A. S., Ovchinnikov A. P. *Niva Povolzh'ya* [Niva Povolzhya journal]. 2011, no. 3 (20), pp. 33–38. [In Russian]

Карпова Галина Алексеевна

доктор сельскохозяйственных наук,
доцент, заведующий кафедрой общей
биологии и биохимии, Пензенский
государственный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: pollylina@mail.ru

Karpova Galina Alekseevna

Doctor of agricultural sciences, associate
professor, head of the sub-department
of general biology and biochemistry,
Penza State University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

Образец цитирования:

Карпова, Г. А. Активизация ранних ростовых и метаболических процессов зерновых культур при использовании регуляторов роста / Г. А. Карпова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2020. – № 4 (32). – С. 13–23. – DOI 10.21685/2307-9150-2020-4-2.

СПОСОБЫ ПРЕОДОЛЕНИЯ ПОКОЯ СЕМЯН И ОСОБЕННОСТИ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ РАСТЕНИЙ РОДА *IRIS* В УСЛОВИЯХ *IN VITRO*

Аннотация.

Актуальность и цели. Изучение природы органического покоя семян и условий его преодоления важно для культивирования многих растений. Разработка способов и технологий выращивания в условиях *in vitro* позволяет получить здоровый посадочный материал и ускоряет процесс выведения новых сортов растений, что дает возможность сохранить генетические ресурсы культурных и дикорастущих видов. Целью исследований являлось изучение особенностей преодоления покоя семян ирисов и последующее введение в культуру *in vitro* полученных проростков растений.

Материалы и методы. Семена исследуемых видов ирисов (*Iris pseudacorus* L.; *I. graminea* L.; *I. ensata* Thunb.; *I. missouriensis* Nutt.; *I. sibirica* L.; *I. Halophila* Pall.) собирались в Пензенском ботаническом саду имени И. И. Спрыгина в 2017–2018 гг. В лабораторных условиях изучали особенности прорастания семян при воздействии внешних факторов – температуры, света, скарификации. Проросшие семена были посажены в культуру *in vitro*. Экспланты культивировали в стерильных условиях. Питательная среда – среда *Murashige, Skoog* с добавлением 3-индолилуксусной кислоты (2 мг/л) и гибберелловой кислоты (2 мг/л), содержание сахарозы – 20 г/л, глюкозы – 10 г/л. Растения выращивали при естественном освещении (8000–10 000 лк) и температуре (+20–25 °С). Биологическая повторность опыта – десятикратная.

Результаты. В ходе исследования было выяснено, что лабораторная всхожесть при обычном замачивании семян, прошедших предварительную сухую холодную стратификацию, и проращивании при температуре +3 °С в условиях темноты была максимальной. Предварительное промораживание повышало их всхожесть. Отмечено, что наиболее высокие показатели фиксировались при наименьших сроках хранения семян и условии их полного созревания. Среди изученных видов ирисов наименее прихотливым оказался ирис сибирский (*I. sibirica* L.) с максимальным процентом взошедших семян. Были подобраны оптимальные условия для введения проростков ириса в культуру *in vitro*. Разработана методика введения в среду *in vitro* растений рода *Iris*, благодаря которой можно получить растения с 93 % всхожестью семян и 80 % гарантией того, что в питательной среде не будут развиваться патогенные организмы. Важными аспектами в выращивании ирисов в искусственной среде являются правильная стерилизация семян, удаление семенной кожуры и подбор подходящей питательной среды.

Выводы. Сухая холодная стратификация в течение 30 дней и проращивание при температуре +3 °С при отсутствии света нарушают глубокий физиологический покой семян у *I. pseudacorus* L., *I. graminea* L., *I. ensata* Thunb., *I. missouriensis* Nutt., *I. sibirica* L. и стимулируют их прорастание. Для нарушения

комбинированного покоя у *I. halophila* Pall. дополнительно нужна скарификация. Разработана оптимальная схема стерилизации проростков ирисов при введении в культуру *in vitro*: 0,5 % KMnO_4 (15 мин) → 1 % CuSO_4 (15 мин) → 70 % этанол (1 мин) → 3 % р-р H_2O_2 (1 мин) → многократная промывка стерильной дистиллированной водой. Подобран состав питательной среды для культивирования *in vitro* – среда *Murashige, Skoog* с добавлением 3-индолилуксусной кислоты (2 мг/л) и GA_3 (2 мг/л), содержание сахарозы – 20 г/л, глюкозы – 10 г/л.

Ключевые слова: Iris, покой семян, прорастание семян, культура *in vitro*.

S. A. Soldatov, G. A. Karpova

METHODS FOR OVERCOMING SEED DORMANCY AND FEATURES OF IRIS CULTIVATION IN *IN VITRO* CONDITIONS

Abstract.

Background. The state of organic seed dormancy is an important adaptation mechanism for the conservation of the species. However, the presence of deep dormancy makes the cultivation of many plants difficult. The development of methods and technologies for growing plants *in vitro* allows to preserve some rare species. This method allows to obtain healthy planting material and significantly speeds up the process of breeding new varieties as well as preserves the genetic resources of cultivated and wild plant species. The purpose of this research is to study the peculiarities of overcoming the dormancy of iris seeds and the subsequent introduction of seedlings into *in vitro* culture.

Materials and methods. The seeds of the studied iris varieties (*Iris pseudacorus* L.; *I. graminea* L.; *I. ensata* Thunb.; *I. missouriensis* Nutt.; *I. sibirica* L.; *I. halophila* Pall.) were collected in 2017–2018 in Penza Botanical Garden named after I. Sprygin. In laboratory conditions were studied the features of seed germination under the influence of various factors – the change of temperature and light, scarification. Sprouted seeds were planted *in vitro*. The explants were cultured in sterile conditions on a nutrient medium *Murashige, Skoog* with the addition of phytohormones – auxin (0,5–2 mg/l) and Gibberellin GA_3 (2 mg/l), sucrose content – 20 g/l, glucose – 20 g/l. 10 seedlings of five plant species were grown under natural light and at room temperature.

Results. During the study it was found that laboratory germination of seeds after cold dry stratification reached its maximum at +3 °C. Illumination had no effect on seed germination in the studied plant species. At the same time pre-freezing increased seed germination. It was also concluded that the less the seeds were in storage, the higher their germination was. Among the studied species of irises, the Siberian iris (*I. sibirica* L.) turned out to be the least whimsical and this sort has the highest percentage of seed germination. Optimal conditions were selected for the introduction of iris seedlings *in vitro*. A scheme has been developed for the introduction of plants of Iris into the medium *in vitro*, thanks to which it is possible to obtain plants with 93 % seed germination and with an 80 % guarantee that no pathogenic organisms will grow in the nutrient medium. The important points in the cultivation of irises in an artificial environment are the correct sterilization of seeds, the removal of the seed coat and the selection of a suitable nutrient medium.

Conclusions. The influence of temperature, illumination and cold dry stratification on the germination of iris seeds disturb the deep dormancy of *I. pseudacorus* L., *I. graminea* L., *I. ensata* Thunb., *I. missouriensis* Nutt., *I. sibirica* L. seeds and pro-

mote their germination. To disturb the dormancy of *I. halophila* Pall seeds it was essential to use additional scarification. Also there was created a special way of seed sanification before planting them *in vitro*: 0,5 % KMnO₄ (15 minutes) → 1 % CuSO₄ (15 minutes) → 70 % ethanol (1 minute) → 3 % solution of H₂O₂ (1 minute) → repeated washing with sterile distilled water. The composition of the nutrient medium for *in vitro* cultivation was also selected as follows – the Murashige, Skoog medium with the addition of 3-indoleacetic acid (2 mg/l) and GA₃ (2 mg/l), the content of sucrose is 20 g/l, glucose is 10 g/l.

Keywords: Iris, seed dormancy, seed germination, *in vitro*.

Введение

Многие виды растений рода *Iris* в некоторых регионах России считаются редкими и занесены в Красную книгу [1].

Растения рода *Iris* могут размножаться двумя способами: семенами и вегетативно. В культуре наиболее распространенным является вегетативное размножение. Особенности семенного размножения на сегодняшний день мало изучены. Для всех растений, в том числе и для растений рода *Iris*, характерен покой семян, который является естественным механизмом защиты растений при неблагоприятных факторах внешней среды. Наличие покоя семян затрудняет их культивирование. Поэтому изучение органического покоя семян и условий его преодоления весьма актуально.

Методы биотехнологии растений дают новые возможности для решения проблемы сохранения редких видов. При культивировании растений в условиях *in vitro* наблюдаются различия в потребностях к минеральному составу среды, присутствию фитогормонов и других факторах. Для введения каждой новой формы в условиях *in vitro* необходимо оптимизировать состав питательной среды, совершенствовать методы размножения.

Разработка методов культивирования растений в условиях *in vitro* позволяет получить здоровый посадочный материал, значительно ускорить селекционный процесс, сохранить генетические ресурсы культурных и дикорастущих видов растений [2].

Цель данной работы – изучение особенностей преодоления покоя семян ирисов и разработка методики введения в культуру *in vitro* полученных проростков растений.

Материалы и методика

Объектами исследования были шесть видов ирисов: ирис болотный – *Iris pseudacorus* L.; ирис злаковидный – *I. graminea* L.; ирис мечевидный – *I. ensata* Thunb.; ирис миссурийский – *I. missouriensis* Nutt.; ирис сибирский – *I. sibirica* L.; ирис солелюбивый – *I. halophila* Pall. [3]. Семена исследуемых видов ирисов собирались в Пензенском ботаническом саду имени И. И. Спрыгина в 2017–2018 гг. [4].

Семена проращивали в чашках Петри, на фильтровальной бумаге в условиях термостата (ТС-1/80 СПУ). В каждую чашку Петри помещали по 20 семян ($n = 5$).

Был заложен опыт по прорастанию семян в разных температурных и световых условиях. Измерение интенсивности освещения проводили в 12 ч дня с помощью люксметра Ю-116.

Для определения особенностей прорастивания семян ирисов в разных условиях они были подвержены следующим воздействиям:

1) часть семян каждого из исследуемых видов были предварительно заморожены в климатотермостате (KRIO-VT-01);

2) часть семян прорастивалась с семенной кожурой, а с части семян семенная кожура была удалена;

3) при различных освещенности и колебаниях температур.

Методика определения всхожести различных цветочно-декоративных культур описана в ГОСТ 24933.2–81 «Семена цветочных культур. Методы определения всхожести и энергии прорастания», в соответствии с которым нормально проросшими семенами считаются те семена, которые имеют хорошо развитые, здоровые корешки и хорошо развитые и неповрежденные гипокотиль, эпикотиль и первичные листочки [5].

Результаты исследований были подвергнуты статистической обработке. Биологическая повторность опыта – десятикратная.

Для введения растений ириса в культуру *in vitro* семена прорастивали в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге, при естественном освещении (8000–10 000 лк) и температуре (+20–25 °C), подвергнув предварительной стерилизации по схеме: 1 % р-р KMnO_4 (10 мин) → 70 % р-р этанола (1 мин) → 3 % р-р H_2O_2 (1 мин).

Далее проводили поэтапную стерилизацию проросших семян перед внесением в питательную среду: 0,5 % KMnO_4 (15 мин) → 1 % CuSO_4 (15 мин) → 70 % этанол (1 мин) → 3 % р-р H_2O_2 (1 мин) → многократная промывка стерильной дистиллированной водой.

Для культивирования растений использовали среду Murashige, Skoog [6]. Автоклавирование среды проводилось при 123 °C в течение 40 мин (Tuttnauer 2540 ML, AUTOCLAVE – STEAMSTERILIZER). pH среды довели до 5,8. Для этого использовали 0,1 н HCl и 0,1 н NaOH. Содержание сахарозы – 20 г/л, глюкозы – 10 г/л. В качестве экзогенных регуляторов роста использовали: 3-индолилуксусную кислоту (2 мг/л) и гибберелловую кислоту (2 мг/л). Все манипуляции с изолированными тканями (введение в культуру, пересадка на свежую питательную среду) проводились в асептическом помещении (ламинар-боксе – LAMSYSTEMS, класс II / тип А) стерильными инструментами. Растения выращивали при естественном освещении (8000–10 000 лк) и температуре (+20–25 °C).

Результаты и обсуждение

Для семян исследуемых видов ириса характерен комбинированный и физиологический покой различной глубины (A_{Φ} - B_{1-3} ; B_{1-3}). *I. sibirica* – B_3 . *I. pseudacorus* – B_3 . *I. graminea* – B_3 . *I. halophila* – A_{Φ} - B_3 . *I. ensata* – B_3 . *I. missouriensis* – B_3 [7, 8].

У всех изученных видов замораживание семян резко повышает их всхожесть. Удаление семенной кожуры не влияет на процесс прорастания у видов: *I. sibirica*, *I. pseudacorus*, *I. graminea*, *I. ensata*, *I. missouriensis*. У *I. halophila* скарификация стимулирует данный процесс, что обусловлено более плотными семенными покровами, затрудняющими поступление воды для обеспечения пусковых механизмов прорастания. К тому же у вида *I. ha-*

halophila присутствует глубокий физиологический покой в комбинации с физическим покоем.



Рис. 1. Проростки *Iris graminea* L.

Колебания температуры ($t = +3\text{ }^{\circ}\text{C}$ и $t = +20\text{ }^{\circ}\text{C}$, смена температур каждые 24 ч) снижают всхожесть и замедляют процесс прорастания семян. Оптимальной температурой для прорастания семян является температура $+3\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Всхожесть семян, прошедших предварительную сухую холодную стратификацию в течение 30 дней и проращивание при температуре $+3\text{ }^{\circ}\text{C}$, была максимальной. При этом наличие света является ингибирующим фактором для прорастания семян и развития проростков.

Таблица 1

Всхожесть семян растений рода *Iris*
при различных условиях проращивания (%)

Виды	Естественная освещенность, $t = +20\text{ }^{\circ}\text{C}$, контроль	Естественная освещенность, колебания температур	Без освещения $t = +20\text{ }^{\circ}\text{C}$	Без освещения $t = +3\text{ }^{\circ}\text{C}$
Ирис болотный (<i>I. pseudacorus</i> L.)	72	50	73	76
Ирис злаковидный (<i>I. graminea</i> L.)	62	50	66	87
Ирис мечевидный (<i>I. ensata</i> Thunb.)	60	45	65	84
Ирис миссурийский (<i>I. missouriensis</i> Nutt.)	63	40	67	85
Ирис сибирский (<i>I. sibirica</i> L.)	74	56	70	93
Ирис солелюбивый (<i>I. halophila</i> Pall.)	72	52	80	85

После проращивания было целесообразным использование этих семян для изучения культивирования ирисов в условиях *in vitro*.

На основе проведенных исследований была разработана схема культивирования различных видов растений рода *Iris*: стерилизация семян в дезинфицирующих растворах → проращивание в чашках Петри на дистиллирован-

ной воде при комнатной температуре и естественном освещении → удаление семенной кожуры → стерилизация проростков в дезинфицирующих растворах → пересев проростков в культуру *in vitro*. Данная схема при введении в культуру оказалась удачной. Предварительная стерилизация семян и проростков, а также удаление семенной кожуры привели к снижению зараженности до 20 %.

Всего исследовалось шесть видов растений. Анализировали по 10 проростков каждого вида. Все исследуемые виды ириса в среде росли примерно с одинаковой скоростью, побеги длиной 2 см удалось получить через 7–8 дней, а побеги 6 см через 15–17 дней после введения проростков в среду культивирования.

В 80 % случаев пробирки со средой не были заражены бактериями или грибной микрофлорой.

На интенсивный рост растений оказывали влияние такие факторы, как:

- состав питательной среды (различные соли, витамины, органические кислоты, которые создают растениям комфортные условия для питания и развития);

- фитогормоны, такие как 3-индолилуксусная кислота (2 мг/л) и гибберелловая кислота (2 мг/л), которые вызывают резкое ускорение роста зеленой массы растений.

Таким образом, подбор оптимальных условий культивирования (состав питательной среды, концентрации витаминов и фитогормонов, режим освещения, температура) влияет на рост и развитие растений. Соблюдение стерильности – одно из основных условий работы с растениями в условиях *in vitro*.

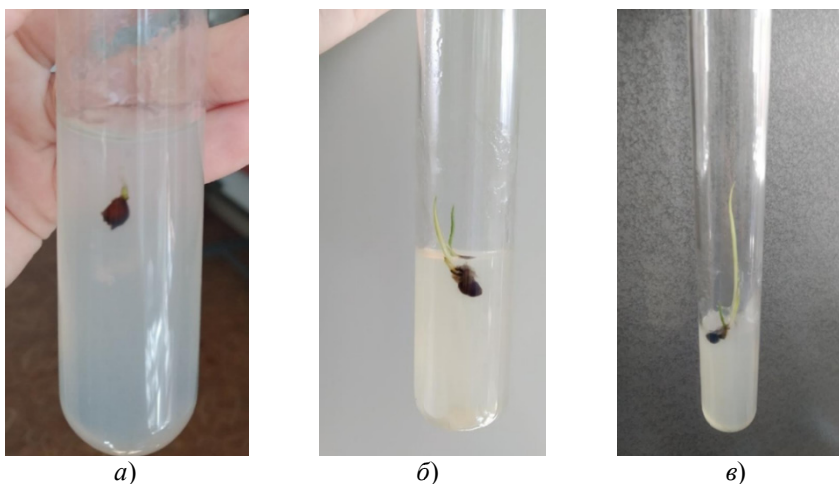


Рис. 2. Проростки *Iris sibirica* L. сразу после внесения в питательную среду (а), через 7 дней после внесения в питательную среду (б), через 15 дней после внесения в питательную среду (в)

Закключение

Установлена оптимальная температура для прорастания семян растений рода *Iris*: +3 °С. При данной температуре всхожесть семян разных видов ирисов возрастала на 5,6–40,3 % по сравнению с контролем. Колебания тем-

пературы ($t = +3\text{ }^{\circ}\text{C}$ и $t = +20\text{ }^{\circ}\text{C}$, смена температур каждые 24 ч) снижает всхожесть и замедляет процесс прорастания семян на 19,4–30,5 % по сравнению с контролем. Предварительное промораживание повышает всхожесть семян.

Свет является ингибирующим фактором для всхожести семян и прорастания проростков у большинства изученных видов ириса. Всхожесть семян снизилась на 1,4–11,1 % по сравнению с контролем. У ириса сибирского всхожесть семян при наличии света оказалась выше на 5,4 % по сравнению с вариантом без освещения.

Разработана схема введения в среду *in vitro* растений рода *Iris*: стерилизация семян в дезинфицирующих растворах → проращивание в чашках Петри на дистиллированной воде при комнатной температуре и естественном освещении → удаление семенной кожуры → стерилизация проростков в дезинфицирующих растворах → пересев проростков в культуру *in vitro* на питательную среду Murashige, Skoog. Оптимизирован гормональный состав питательной среды и содержание сахаров для культивирования растений рода *Iris*: сахароза – 20 г/л, глюкоза – 10 г/л, 3-индолилуксусная кислота (2 мг/л) и гибберелловая кислота (2 мг/л).

Библиографический список

1. **Набиева, А. Ю.** Микрклональное размножение некоторых редких видов рода *Iris* L. / А. Ю. Набиева // Труды Томского государственного университета. Сер.: Биология. Ботанические сады. Проблемы интродукции. – Томск, 2010. – С. 270, 271.
2. Использование методов биотехнологии растений для сохранения и изучения биоразнообразия мировой флоры / В. Б. Белокурова, Е. В. Листван, П. Д. Майстров, Й. Й. Сикура, Ю. Ю. Глеба, Н. В. Кучук // Цитология и генетика. – 2005. – № 1. – С. 41–51.
3. Плантариум. Определитель растений on-line. – URL: <http://www.plantarium.ru/> (дата обращения: 10.09.2020).
4. Ботанический сад. – URL: <https://botsad.pnzgu.ru> (дата обращения: 10.09.2020).
5. ГОСТ 24933.2–81. Семена цветочных культур. Методы определения всхожести и энергии прорастания. – URL: <http://vsegost.com/Catalog/13/13865.html> (дата обращения: 10.09.2020).
6. **Широков, А. И.** Основы биотехнологии растений : электронное учеб.-метод. пособие / А. И. Широков, Л. А. Крюков. – Нижний Новгород : Нижегородский государственный ун-т, 2012. – 49 с.
7. **Николаева, М. Г.** Биология семян / М. Г. Николаева, И. В. Лянгузова, Л. М. Поздова. – Санкт-Петербург, 1999. – 231 с.
8. **Николаева, М. Г.** Справочник по проращиванию покоящихся семян / М. Г. Николаева, М. В. Разумова, В. Н. Гладкова. – Ленинград : Наука, 1985. – 347 с.

References

1. Nabieva A. Yu. *Trudy Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya: Botanicheskie sady. Problemy introduksii* [Proceedings of Tomsk State University. Series: Biology. Botanical garden. Induction issues]. Tomsk, 2010, pp. 270, 271. [In Russian]
2. Belokurova V. B., Listvan E. V., Maystrov P. D., Sikura Y. Y., Gleba Yu. Yu., Kuchuk N. V. *Tsitologiya i genetika* [Cytology and genetics]. 2005, no. 1, pp. 41–51. [In Russian]
3. *Plantarium. Opredelitel' rasteniy on-line* [Plantarium. On-line plants determinant]. Available at: <http://www.plantarium.ru/> (accessed Sept. 10, 2020). [In Russian]

4. *Botanicheskiy sad* [Botanical garden]. Available at: <https://botsad.pnzgu.ru> (accessed Sept. 10, 2020). [In Russian]
5. GOST 24933.2–81. *Semena tsvetochnykh kul'tur. Metody opredeleniya vskhozhesti i energii prorastaniya* [Flower seeds. Methods for determining germination and germination energy]. Available at: <http://vsegost.com/Catalog/13/13865.html> (accessed Sept. 10, 2020). [In Russian]
6. Shirokov A. I., Kryukov L. A. *Osnovy biotekhnologii rasteniy: elektronnoe ucheb.-metod. posobie* [Fundamentals of plant biotechnology: e-learning methodological allowance]. Nizhniy Novgorod: Nizhegorodskiy gosudarstvennyy un-t, 2012, 49 p. [In Russian]
7. Nikolaeva M. G., Lyanguzova I. V., Pozdova L. M. *Biologiya semyan* [Seed biology]. Saint-Petersburg, 1999, 231 p. [In Russian]
8. Nikolaeva M. G., Razumova M. V., Gladkova V. N. *Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchikhsya semyan* [Dormant seed germination guide]. Leningrad: Nauka, 1985, 347 p. [In Russian]

Солдатов Сергей Александрович

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра общей биологии и биохимии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: soldatov_sa@mail.ru

Soldatov Sergey Aleksandrovich

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of general
biology and biochemistry, Penza State
University (40 Krasnaya street, Penza,
Russia)

Карпова Галина Алексеевна

доктор сельскохозяйственных наук,
доцент, заведующий кафедрой общей
биологии и биохимии, Пензенский
государственный университет (Россия,
г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: pollylina@mail.ru

Karpova Galina Alekseevna

Doctor of agricultural sciences, associate
professor, head of the sub-department
of general biology and biochemistry, Penza
State University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

Образец цитирования:

Солдатов, С. А. Способы преодоления покоя семян и особенности культивирования растений рода *Iris* в условиях *in vitro* / С. А. Солдатов, Г. А. Карпова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2020. – № 4 (32). – С. 24–31. – DOI 10.21685/2307-9150-2020-4-3.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ХЛОРЕНХИМЫ В ОСЯХ МЕТЕЛОК ФЕСТУКОИДНЫХ ЗЛАКОВ

Аннотация.

Актуальность и цели. Изучение структуры ассимиляционной ткани в надземных органах фестукоидных злаков позволяет более полно оценить функционирование их генеративных побегов. Более часто рассматривается клеточная организация мезофилла их листьев, особенно в связи с широким присутствием клеток сложной формы, генеративные органы в этом отношении менее изучены. Веточки метелки являются частью генеративной сферы метельчатых злаков.

Материалы и методы. Строение хлоренхимы и пространственные формы ассимиляционных клеток боковых осей метелок изучены на примере семи видов фестукоидных злаков, отличающихся по экологическим особенностям и структуре мезофилла листьев: *Achnatherum splendens*, *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Hierochloa odorata*, *Milium effusum*, *Poa angustifolia*, *Puccinellia tenuissima*. Растения отбирались в состоянии бутонизации и начала цветения в разных природно-географических зонах Западной Сибири. Исследовалось анатомическое строение средней части боковых осей метелок первого порядка на мацерированных препаратах, а также на поперечных и продольных срезах.

Результаты и выводы. В боковых осях метелки фестукоидных злаков структура хлоренхимы имеет более простое строение по сравнению с листовыми пластинками и состоит из клеток, отличающихся как по форме, так и размерам, что во многом связано с их видовыми и экологическими особенностями. Ассимиляционные клетки характеризуются разнообразием трехмерных конфигураций, среди сложных форм чаще всего встречаются плоские ячеистые клетки разной степени выраженности. У *B. inermis* значительная часть клеток имеет более сложные объемные формы, сочетающие лопастные проекции на поперечных сечениях и ячеистые конфигурации в продольном направлении. Такие клетки можно охарактеризовать как дважды и трижды сложные ячеисто-лопастные. Для побегов одного вида в веточках метелки по сравнению со стеблем и листьями просматривается усложнение формы ассимиляционных клеток, что, вероятно, может способствовать усилению газообмена генеративной сферы фестукоидных злаков.

Ключевые слова: фестукоидные злаки, боковые оси метелок, анатомия, хлоренхима, трехмерные формы ассимиляционных клеток.

THE SPATIAL ORGANIZATION OF CHLORENCHYMA IN THE PANICLE BRANCHES OF FESTUCOID CEREALS

Abstract.

Background. The study of the assimilative tissue structure in the elevated organs of festucoid cereals allows to estimate functioning of their generative shoots. The cellular organization of the mesophyll of their leaves is more often considered, especially in connection with the wide presence of cells of complex shape; the generative organs in this respect are less studied. Panicle twigs are part of the generative sphere of panicle grasses.

Materials and methods. The structure of the chlorenchyma and the spatial forms of assimilative cells of the branches of panicles were studied on the example of 7 species of festucoid grasses that differ in ecological features and the structure of the mesophyll of leaves: *Achnatherum splendens*, *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Hierochloe odorata*, *Milium effusum*, *Poa angustifolia*, *Puccinellia tenuissima*. Plants were selected in a condition of the budding and the beginning of flowering in different natural and geographical zones of Western Siberia. The anatomical structure of the middle part of the primary branches of the panicles was investigated on macerative preparations, as well as on transverse and longitudinal sections.

Results and conclusions. In the panicle branches of festucoid grasses, the structure of chlorenchyma has a simpler structure compared to leaf blades and consists of cells that differ both in shape and size, which is largely due to their species and ecological features. Assimilation cells are characterized by a variety of three-dimensional configurations; among complex forms, flat cellular cells of varying degrees of intensity are most often found. At *B. inermis* a considerable part of the cells have more complex three-dimensional forms, combining lobular projections on cross sections and cellular configurations in the longitudinal direction. Such cells can be characterized as twice and thrice complex cellular-lobed. For shoots of the same species, in the panicle branches in comparison with the stem and leaves, a complication of the shape of assimilative cells is observed, which, probably, can contribute to increased gas exchange of the generative sphere of festucoid cereals.

Keywords: festucoid cereals, primary branches of the panicles, anatomy, chlorenchyma, three-dimensional forms of assimilative cells.

Введение

В мезофилле листьев фестукоидных злаков различают клетки простой формы, имеющие ровные или чуть волнистые стенки, и клетки сложной формы с хорошо выраженными складками и выростами, последние отмечаются как у культурных [1–5], так и дикорастущих видов [6–9]. Хлоренхима в разной степени развита и в других надземных органах злаков, изучение ее клеточной организации важно для более полного понимания функционирования побегов в целом. Так, структура ассимиляционной ткани в стеблях фестукоидных злаков по сравнению с листьями более упрощенная [10]. В соцветиях как особом типе побеговой системы большую роль играют оси, которые можно рассматривать как их стебли. У злаков широко распространено соцветие метелка, оно имеет главную ось и моноподиально разветвленные боковые оси разного порядка, заканчивающиеся простыми колосками, при этом от основания к верхушке отмечается обеднение ветвления [11, 12]. Основание главной оси располагается во влагалищной части верхнего листа стебля.

Исследования по анатомическому строению осей метелки злаков многочисленны и в основном охватывают описание эпидермы, гиподермы, проводящих пучков и клеток паренхимной ткани [13, 14]. В некоторых работах выделяют особенности расположения хлорофиллоносной паренхимы [15, 16], при этом у C_4 злаков обращают внимание на соотношение крапц-обкладки и хлоренхимы вокруг проводящих пучков [17].

Задачей данного исследования было выявление особенностей структуры хлорофиллоносной паренхимы в осях метелок фестукоидных злаков как части их генеративной сферы.

Материалы и методы исследования

Строение хлоренхимы и пространственные формы ассимиляционных клеток боковых осей метелок изучены на примере семи видов фестукоидных злаков, отличающихся по экологическим особенностям и структуре мезофилла листьев: *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Bromopsis inermis* (Leysser) Holub, *Dactylis glomerata* L., *Hierochloe odorata* (L.) Beauv., *Milium effusum* L., *Poa angustifolia* L., *Puccinellia tenuissima* Litv. ex Krecz. Отбор растительных образцов проводился в разных природно-географических зонах Западной Сибири. Названия видов растений приведены по «Конспекту флоры Азиатской России: Сосудистые растения» [18].

Исследовалось анатомическое строение средней части боковых осей метелок первого порядка у злаков, находящихся в состоянии колошения и начала цветения. Конфигурацию клеток рассматривали на мацерированных препаратах [19], а также на поперечных и продольных срезах, фиксированных в смеси Гаммалунда соцветий [20]. Продольные срезы осуществлялись около эпидермы перпендикулярно радиусу оси (парадермальный срез) и через середину оси по ее диаметру (радиальный срез). При характеристике хлоренхимы опирались на предложенные нами ранее классификацию клеточных форм и схему расположения ассимиляционных клеток в пространстве листа злаков [8, 21]. Проекция ассимиляционных клеток подразделялись на простые (округлые или вытянутые без выраженных складок) и сложные (отличающиеся наличием хорошо выраженных выростов и складок). Среди сложных форм выделяли ячеистые, состоящие из секций или клеточных ячеек, напоминающих палисадные клетки, и лопастные, имеющие разнообразные выросты. При этом нередко проявляются промежуточные конфигурации, в которых сочетаются ячеистые или лопастные очертания с элементами губчатости (ячеисто-губчатые, губчато-лопастные и др.). Лопастные проекции клеток обнаруживаются на поперечных сечениях, ячеистые клетки расположены вдоль листа и ориентированы своими эллипсоидными звеньями как перпендикулярно эпидерме (клетки первой группы), так и параллельно ей (клетки второй группы). Клетки первой группы по своей роли приближаются к палисадной паренхиме двудольных растений, а клетки второй группы – к губчатой ткани. Клетки сложных форм могут быть плоскими (сложные контуры имеются только в одной плоскости) и более усложненными (сложные контуры имеются в двух или трех плоскостях), среди последних наиболее часты дважды и трижды сложные ячеисто-лопастные.

Для определения плотности хлоропластов в осях метелки использовались подходы, предложенные рядом авторов [5, 22]. Количественные данные обработаны статистически с помощью программы Snedecor [23]. В таблицах указаны средние значения и стандартные ошибки.

Результаты и обсуждение

У рассматриваемых злаков боковые веточки метелки различаются по размерам и форме поперечного сечения (рис. 1). Более толстые они у *D. glomerata* и *A. splendens*, а наиболее тонкие – у *P. tenuissima*. Утолщение наружной стенки эпидермы составляет 28–43 %, что близко к таковому для стеблей у соответствующих видов. Устьица в основном погруженные или расположенные вровень с эпидермой, лишь у *M. effusum* они чуть приподнимающиеся. Наиболее крупные устьица у мезофитов *B. inermis* и *D. glomerata*, а самые мелкие – у ксерофитов *A. splendens* и *P. tenuissima*.

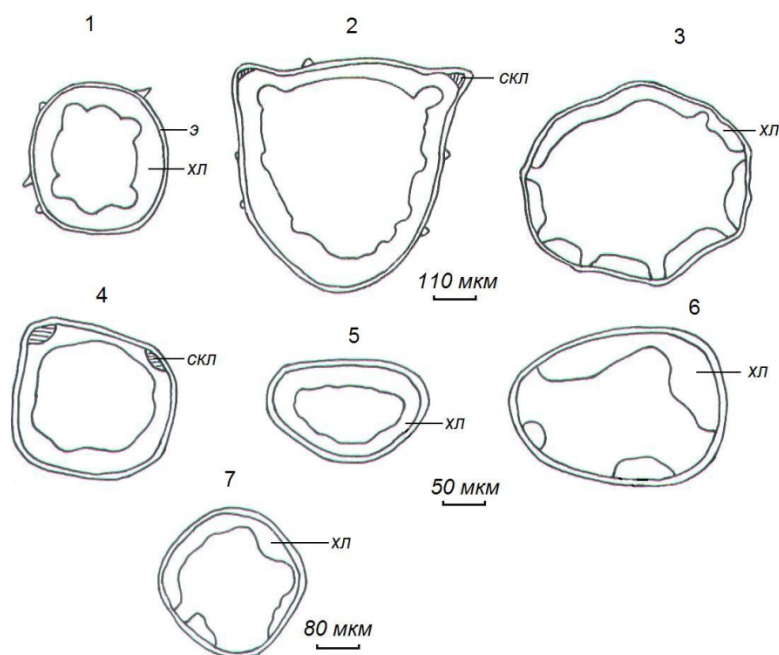


Рис. 1. Расположение хлоренхимы на поперечных сечениях боковых осей метелок первого порядка у фестукоидных злаков.

Виды растений: 1 – *Bromopsis inermis*; 2 – *Dactylis glomerata*; 3 – *Achnatherum splendens*; 4 – *Puccinellia tenuissima*; 5 – *Poa angustifolia*; 6 – *Hierochloe odorata*; 7 – *Milium effusum*; э – эпидерма; скл – склеренхима; хл – хлоренхима

Хлоренхима сосредоточена субэпидермально в виде прерывистой или непрерывной полосы в 1–4 ряда клеток (табл. 1). На поперечных сечениях осей соцветия клетки хлоренхимы у большинства рассматриваемых злаков имеют округлые или немного овальные проекции (рис. 2). Небольшая складчатость клеточных оболочек отмечается у *D. glomerata*, а наиболее глубокие и разнообразные складки характерны для ассимиляционных клеток *B. inermis* (рис. 3).

Количественно-анатомические показатели эпидермы и хлоренхимы боковых веточек метелки у фестукоидных злаков

Вид	Поперечный срез			Длина устьиц на продольном срезе, мкм
	Толщина, мкм		Число слоев хлоренхимы	
	эпидермы	наружной стенки эпидермы		
<i>A. splendens</i>	12,2 ± 0,18	5,3 ± 0,13	2—4	24,9 ± 0,63
<i>B. inermis</i>	17,0 ± 0,37	4,7 ± 0,14	1—3	50,3 ± 0,70
<i>D. glomerata</i>	16,2 ± 0,36	4,9 ± 0,02	2—4	40,4 ± 0,43
<i>H. odorata</i>	14,7 ± 0,25	4,7 ± 0,16	1—3	37,5 ± 0,40
<i>M. effusum</i>	12,7 ± 0,48	4,2 ± 0,22	1—3	36,1 ± 0,77
<i>P. angustifolia</i>	13,0 ± 0,40	4,2 ± 0,17	1—2	31,7 ± 0,65
<i>P. tenuissima</i>	11,4 ± 0,30	4,0 ± 0,23	2—4	24,1 ± 0,31

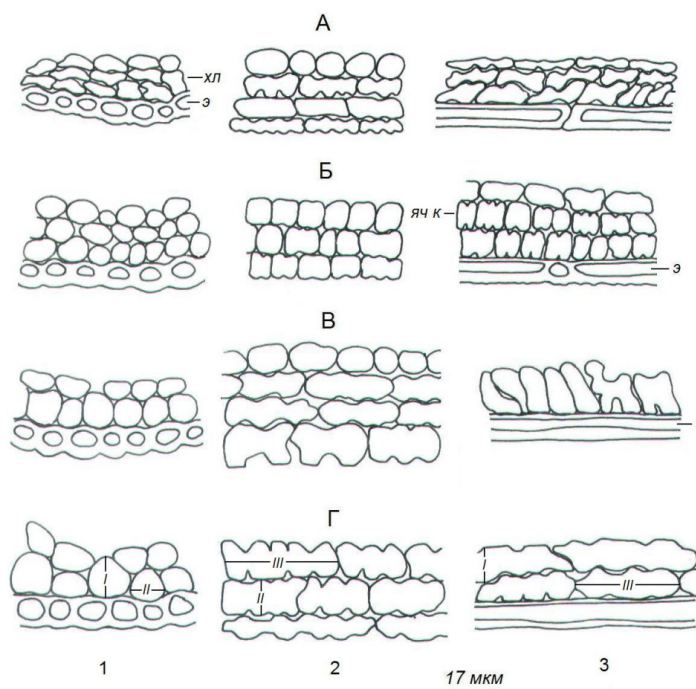


Рис. 2. Строение ассимиляционной паренхимы боковых осей метелок первого порядка у фестукоидных злаков с проекциями простой формы на поперечных срезах.

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный; 3 – радиальный. Виды растений:

а – *Puccinellia tenuissima*; б – *Achnatherum splendens*; в – *Poa angustifolia*;
 г – *Hierochloa odorata*. Размеры клеток: I – высота; II – ширина; III – толщина.
 яч к – проекции клеток ячеистой формы. Остальные обозначения см. рис. 1.

При сопоставлении размеров и формы клеточных проекций на поперечных и продольных срезах в хлоренхиме осей метелки обнаруживаются клетки простой и сложной формы. Среди клеток простой формы чаще встре-

чаются палисадообразные и удлинённые вдоль оси соцветия, среди клеток сложной формы более всего ячеистых клеток разной степени выраженности. Ячеистые клетки своими наибольшими проекциями раскрываются на продольных сечениях осей, при этом одни проявляются на радиальных срезах и аналогичны палисадным, а другие отчетливы на тангентальных срезах и приближаются по роли к губчатой паренхиме.

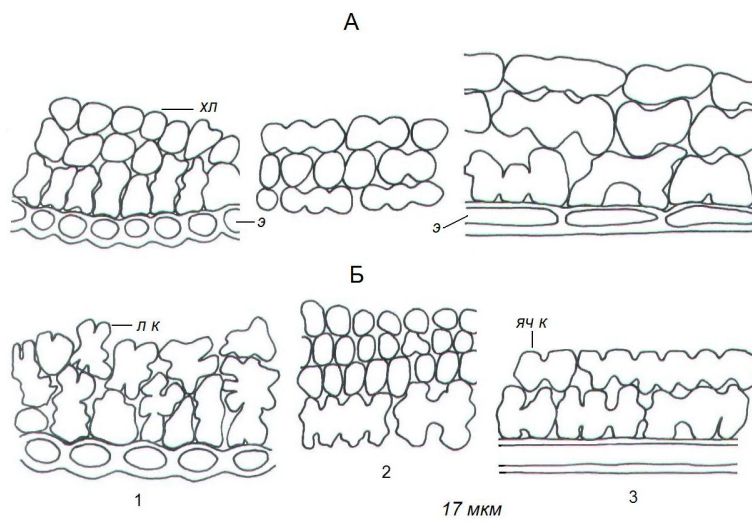


Рис. 3. Строение хлоренхимы боковых осей метелок первого порядка у *Dactylis glomerata* (а) и *Bromopsis inermis* (б).

л к – проекции клеток лопастной формы. Остальные обозначения см. рис. 1, 2

На парадермальных сечениях клеточные проекции расположены рядами вдоль оси. Вытянутые и весьма разнообразные они у *M. effusum*, у остальных видов просматривается дифференциация рядов клеток, различающихся как по форме, так и по размерам (табл. 2). При этом наблюдается в основном чередование удлиненных форм с чуть волнистыми оболочками, более коротких проекций с прямыми стенками и отдельных рядов ячеистых конфигураций.

На радиальных сечениях осей выявляются палисадообразные и ячеистые клетки первой группы. Так, практически нет таковых у *H. odorata*, немногочисленные ячеистые клетки отмечаются у *P. angustifolia* и *P. tenuissima*. Первые два ряда хлоренхимы осей соцветия *A. splendens* состоят преимущественно из мелких слабоячеистых и реже палисадных клеток. Крупные плоские ячеистые и губчато-ячеистые клетки первой группы часто встречаются в субэпидермальном слое ассимиляционной ткани *D. glomerata*, но особенно хорошо они развиты в веточках метелки *B. inermis*. У *B. inermis* в большом обилии обнаруживаются также трижды сложные ячеисто-лопастные клетки, отличающиеся складчатыми формами в поперечнике и ячеистыми в продольном направлении. В хлоренхиме *D. glomerata* подобные клетки единичны.

В целом ассимиляционные клетки субэпидермального слоя осей метелки у рассматриваемых злаков характеризуются разнообразием трехмерных форм, что свидетельствует о сочетании световых и теневых черт в организа-

ции их фотосинтетической ткани. В последующих слоях клетки хлоренхимы располагаются более рыхло, за ячеистыми и губчато-ячеистыми формами следуют простые, часто удлинённые.

Таблица 2
Размеры ассимиляционных клеток субэпидермального слоя
боковых веточек метелки у фестукоидных злаков

Вид	Форма клетки	Размеры клеток, мкм		
		высота	ширина	толщина
<i>A. splendens</i>	простая	10,4 ± 0,36	10,8 ± 0,22	12,8 ± 0,41
	слабоячеистая	12,0 ± 0,20	9,8 ± 0,36	12,3 ± 0,47
<i>B. inermis</i>	ячеистая	28,2 ± 0,97	19,5 ± 0,60	48,1 ± 4,26
	ячеисто-лопастная	22,0 ± 0,81	25,1 ± 2,44	47,1 ± 4,02
<i>D. glomerata</i>	палисадная	29,1 ± 1,44	18,6 ± 0,64	16,2 ± 1,28
	ячеистая	25,9 ± 1,68	14,4 ± 0,70	31,9 ± 2,32
<i>H. odorata</i>	простая	15,7 ± 0,85	18,0 ± 0,75	45,5 ± 2,07
	ячеистая	16,8 ± 0,54	18,7 ± 0,95	50,9 ± 3,48
<i>M. effusum</i>	простая	14,3 ± 0,33	14,2 ± 0,45	42,9 ± 1,98
<i>P. angustifolia</i>	простая	12,1 ± 0,34	10,2 ± 0,57	39,6 ± 3,09
	ячеистая	17,3 ± 0,48	19,5 ± 0,55	35,1 ± 1,47
<i>P. tenuissima</i>	палисадная	15,9 ± 0,85	10,6 ± 0,31	10,2 ± 0,38
	простая	10,4 ± 0,42	10,4 ± 0,33	22,3 ± 1,55
	слабоячеистая	10,3 ± 0,62	11,3 ± 0,42	22,1 ± 2,07

Примечание. Высота и ширина определялись на поперечных срезах, толщина – на продольных срезах.

Плотность хлоропластов в осях метелки колеблется достаточно широко – от 3 до 20 млн/см², что обусловлено различиями в пластидном наполнении клеток и мощности развития фототрофной ткани, при этом высокие значения наблюдаются у ксерофитов и луговых мезофитов, а наиболее низкие – у гигромезофита *H. odorata* и лесного мезофита *M. effusum* (табл. 3). Основная часть зеленых пластид сосредоточена в мезофилле, на долю клеток паренхимной обкладки приходится 5–19 % от их общего содержания, достигая до 29 % лишь у *H. odorata*.

По сравнению со стеблем [10], в осях метелки у всех видов злаков наблюдается появление фракций ассимиляционных клеток более сложной формы. Так, хлоренхима стебля *A. splendens*, *P. tenuissima*, *P. angustifolia*, *H. odorata* и *M. effusum* в подавляющем большинстве состоит из клеток простых очертаний, а в веточках их соцветий присутствуют слабоячеистые и ячеистые клетки. При сопоставлении со стеблем увеличивается доля ячеистых клеток в осях метелки *D. glomerata*, а у *B. inermis* плоские ячеистые клетки сменяются дважды и трижды сложными ячеисто-лопастными.

В осях метелки при сопоставлении со средней частью стебля резко снижено присутствие склеренхимы, в 1,2–3,6 раза сокращается расстояние

между соседними проводящими пучками, число слоев хлоренхимы в среднем не увеличивается, но ее распределение под эпидермой более равномерное, это приводит к возрастанию плотности хлоропластов у большинства видов злаков в 1,1–2,4 раза. Отметим, что в веточках метелки *A. splendens* густота зеленых пластид увеличивается в 13 раз, что, вероятно, обусловлено более крупными листовыми влагалищами, укутывающими стебель. Лишь в осях метелки *H. odorata* обнаружилось снижение концентрации хлоропластов в 1,5 раза по сравнению со стеблем, что может быть связано с большей его открытостью из-за мелких и быстро засыхающих листьев.

Таблица 3

Количественные показатели пластидного аппарата
боковых веточек метелки у фестукоидных злаков

Вид	Число хлоропластов в мезофилле		Число хлоропластов в паренхимной обкладке	
	в клетке (ячейке) (I)	в 1 см ² боковой поверхности, млн (II)	(I)	(II)
<i>A. splendens</i>	10,3 ± 0,47	19,63	14,4 ± 0,97	1,31
<i>B. inermis</i>	9,7 ± 0,46	12,50	28,3 ± 1,93	0,74
<i>D. glomerata</i>	10,9 ± 0,34	7,29	28,6 ± 1,94	1,18
<i>H. odorata</i>	16,1 ± 1,09	3,87	26,0 ± 2,02	1,60
<i>M. effusum</i>	20,5 ± 0,73	4,74	19,8 ± 1,39	0,66
<i>P. angustifolia</i>	20,2 ± 1,48	6,04	21,3 ± 1,38	1,36
<i>P. tenuissima</i>	9,0 ± 0,33	9,44	17,3 ± 0,85	2,27

Возрастание участия ассимиляционных клеток сложной формы в осях метелки отмечается и по сравнению с листьями [24]. Так, фотосинтетическая ткань листовых пластинок *A. splendens*, *P. tenuissima*, *P. angustifolia* и *M. effusum* в основном состоит из клеток простой формы, немногочисленные ячеистые клетки встречаются в мезофилле *H. odorata* и *D. glomerata*, а для *B. inermis* характерно широкое присутствие плоских ячеистых и губчато-ячеистых клеток.

Веточки метелки являются частью генеративной сферы метельчатых злаков, фотосинтетическая активность соцветий которых имеет важное значение в формировании семенной продуктивности. Так, на примере 230 образцов голозерного овса показана высокая корреляция между урожайностью растений и длиной метелки [25]. Во время цветения и созревания овса отмечают возрастание фотосинтетической активности перикарпия, колосковых и цветковых чешуй [26]. В целом вклад метелки в формирование урожая в период налива зерна у *Avena sativa* L. достигает до 35–63 % [27–29]. На примере двудольных растений с дорсивентральным строением листьев также показаны прямые корреляции между отношением открытой поверхности мезофилла и хлоропластов на единицу листовой площади и скоростью ассимиляции CO₂ при высоком освещении [30–33].

В веточках метелки фестукоидных злаков так же, как и в стебле, более простая организация хлоренхимы по сравнению с листовыми пластинками.

Вместе с тем усложнение конфигураций ассимиляционных клеток и увеличение густоты хлоропластов приводит к возрастанию площади поверхности фотосинтетической паренхимы и зеленых пластид, что может быть структурной основой для усиления газообмена в осях соцветий.

Заключение

Ассимиляционная ткань в осях метелок фестукоидных злаков расположена субэпидермально и сложена из клеток, отличающихся по форме и размерам, что во многом связано как с видовыми, так и экологическими особенностями растений. У большинства видов злаков наблюдается сочетание удлиненных и более коротких клеток простой формы, а также ячеистых клеток разной степени выраженности, что в целом свидетельствует о переходных чертах организации хлоренхимы в сторону усложнения трехмерных клеточных конфигураций. Среди рассмотренных злаков лишь у *B. inermis* фототрофная ткань осей метелки полностью состоит из клеток сложной формы, как плоских ячеистых, так и трижды сложных ячеисто-лопастных. В пределах побегов одного вида в осях соцветий по сравнению со стеблем наблюдается усложнение пространственных форм клеток хлоренхимы, что, вероятно, может способствовать усилению газообмена генеративной сферы фестукоидных злаков.

Библиографический список

1. **Tuan, H. C.** Studies on the leaf cells of wheat. Morphology of the mesophyll cells / H. C. Tuan // *Acta Botanica Sinica*. – 1962. – Vol. 10, № 4. – P. 291–297.
2. **Chonan, N.** Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot / N. Chonan // *Tohoku Journal of Agricultural Research*. – 1965. – Vol. 16, № 1. – P. 1–12.
3. **Parker, M. L.** The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species / M. L. Parker, M. A. Ford // *Annals of Botany*. – 1982. – Vol. 49, № 2. – P. 165–176.
4. **Sasahara, T.** Influence of Genome on Leaf Anatomy of *Triticum* and *Aegilops* / T. Sasahara // *Annals of Botany*. – 1982. – Vol. 50, № 4. – P. 491–497.
5. **Березина, О. В.** К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (*Poaceae*) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток / О. В. Березина, Ю. Ю. Корчагин // *Ботанический журнал*. – 1987. – Т. 72, № 4. – С. 535–541.
6. **Chonan, N.** Comparative anatomy of mesophyll among the leaves of gramineous crops / N. Chonan // *Japan Agricultural Research Quarterly*. – 1978. – Vol. 12. – P. 128–131.
7. **Зверева, Г. К.** Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков / Г. К. Зверева // *Ботанический журнал*. – 2007. – Т. 92, № 7. – С. 997–1011.
8. **Зверева, Г. К.** Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (*Poaceae*) и ее экологическое значение / Г. К. Зверева // *Ботанический журнал*. – 2009. – Т. 94, № 8. – С. 1204–1215.
9. **Спивак, В. А.** Изменчивость морфогенетической структуры клеток мезофилла дикорастущих злаков в зависимости от архитектоники листовой пластинки / В. А. Спивак, Е. В. Гулина // *Вестник Саратовского госагроуниверситета имени Н. И. Вавилова*. – 2011. – № 5. – С. 30–33.
10. **Зверева, Г. К.** Анатомическое строение хлоренхимы стебля у дикорастущих фестукоидных злаков / Г. К. Зверева // *Ботанические исследования в Сибири*. – Красноярск : Поликом, 2012. – Вып. 20. – С. 57–64.

11. **Федоров, А. А.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие / А. А. Федоров, З. Т. Артюшенко. – Ленинград : Наука, 1979. – 296 с.
12. **Кардашевская, В. Е.** Злаки : учеб. пособие / В. Е. Кардашевская. – Якутск : Изд-во Якутского ун-та, 2003. – 180 с.
13. Loss-of-function mutations in the rice homeobox gene OSH15 affect the architecture of internodes resulting in dwarf plants / Y. Sato, N. Sentoku, Y. Miura, H. Hirochika, H. Kitano, M. Matsuoka // *The EMBO Journal*. – 1999. – Vol. 18, № 4. – P. 992–1002.
14. Study on panicle enclosure characteristics and morphological and anatomical structure of uppermost internode in CMS line of rice / G.-L. Zhang, F.-Y. Zhang, Y. Yang, D.-Y. Lei, L.-Y. Chen // *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*. – 2010. – Vol. 36, № 1. – P. 1–4.
15. **Bonnett, O. T.** The oat plant: its histology and development / O. T. Bonnett // *Illinois Agricultural Experiment Station Bulletin*. – 1961. – Vol. 672. – P. 1–112.
16. **Петрова, Л. П.** Анатомо-морфологические особенности зеленых частей соцветия *Oryza sativa* (Poaceae) / Л. П. Петрова, А. Г. Ляховкин // *Ботанический журнал*. – 1989. – Т. 74, № 2. – С. 200–208.
17. **Aliscioni, S. S.** Rachis of the genus *Paspalum* L. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): Anatomy and taxonomic significance of the primary branches of the inflorescences / S. S. Aliscioni, S. S. Denham // *Flora*. – 2008. – Vol. 203. – P. 60–76.
18. Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. – 640 с.
19. **Possingham, J. V.** Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach / J. V. Possingham, W. Saurer // *Planta*. – 1969. – Vol. 86, № 2. – P. 186–194.
20. **Гродзинский, А. М.** Краткий справочник по физиологии растений / А. М. Гродзинский, Д. М. Гродзинский. – Киев : Наукова думка, 1973. – 591 с.
21. **Зверева, Г. К.** Клетки хлоренхимы сложной формы у растений из семейств Poaceae и Pinaceae / Г. К. Зверева // *Растительный мир Азиатской России*. – 2020. – № 1 (37). – С. 11–17.
22. **Горышина, Т. К.** Фотосинтетический аппарат растений и условия среды / Т. К. Горышина. – Ленинград : Изд-во ЛГУ, 1989. – 204 с.
23. **Сорокин, О. Д.** Прикладная статистика на компьютере / О. Д. Сорокин. – Новосибирск, 2004. – 162 с.
24. **Зверева, Г. К.** Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (Poaceae) / Г. К. Зверева. – Новосибирск : Изд-во НГПУ, 2011. – 201 с.
25. **Isachkova, O. A.** Morphological and biological features of the panicle variety naked oats / O. A. Isachkova, B. L. Ganichev // *Eastern European Scientific Journal*. – 2014. – № 3. – P. 14–20.
26. **Wirth, E.** Enzyme activities and products of CO₂ fixation in various photosynthetic organs of wheat and oat / E. Wirth, G. Kelly, G. Fischbeck, E. Latzko // *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*. – 1977. – Vol. 82. – P. 78–87.
27. **Jennings, V. M.** Genotypic differences in photosynthetic contributions of plant parts to grain yield in oats / V. M. Jennings, R. M. Shibles // *Crop Science*. – 1968. – Vol. 8, № 2. – P. 173–175.
28. **Нальборчик, Э.** Роль различных органов фотосинтеза в формировании урожая зерна злаков / Э. Нальборчик // *Вопросы селекции и генетики зерновых культур*. – Москва, 1983. – С. 224–230.
29. **Насыров, Ю. С.** Генетическая модификация углеродного обмена: перспективы повышения продуктивности растений / Ю. С. Насыров // *Журнал всесоюзного химического общества имени Д. И. Менделеева*. – 1986. – Т. 31, № 6. – С. 583–588.
30. **Nobel, P. S.** Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate and illumination level during development of *Plectranthus parviflorus* Henkel / P. S. Nobel, L. J. Zaragoza, W. K. Smith // *Plant Physiology*. – 1975. – Vol. 55. – P. 1067–1070.

31. **Patton, L.** Some relationships between leaf anatomy and photosynthetic characteristics of willow / L. Patton, M. B. Jones // *New Phytologist*. – 1989. – Vol. 111, № 4. – P. 657–661.
32. **Evans, J.** The relationships between CO₂ transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tobacco leaves / J. Evans, S. von Caemmerer, B. A. Setchell, G. S. Hudson // *Australian Journal of Plant Physiology*. – 1994. – Vol. 21. – P. 475–495.
33. **Evans, J. R.** Carbon dioxide diffusion inside leaves / J. R. Evans, S. von Caemmerer // *Plant Physiology*. – 1996. – Vol. 110. – P. 339–346.

References

1. Tuan H. C. *Acta Botanica Sinica*. 1962, vol. 10, no. 4, pp. 291–297.
2. Chonan N. *Tohoku Journal of Agricultural Research*. 1965, vol. 16, no. 1, pp. 1–12.
3. Parker M. L., Ford M. A. *Annals of Botany*. 1982, vol. 49, no. 2, pp. 165–176.
4. Sasahara T. *Annals of Botany*. 1982, vol. 50, no. 4, pp. 491–497.
5. Berezina O. V., Korchagin Yu. Yu. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1987, vol. 72, no. 4, pp. 535–541. [In Russian]
6. Chonan N. *Japan Agricultural Research Quarterly*. 1978, vol. 12, pp. 128–131.
7. Zvereva G. K. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2007, vol. 92, no. 7, pp. 997–1011. [In Russian]
8. Zvereva G. K. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2009, vol. 94, no. 8, pp. 1204–1215. [In Russian]
9. Spivak V. A., Gulina E. V. *Vestnik Saratovskogo gosagrouniversiteta imeni N. I. Vavilova* [Bulletin of Saratov State Agricultural University named after N. I. Vavilov]. 2011, no. 5, pp. 30–33. [In Russian]
10. Zvereva G. K. *Botanicheskie issledovaniya v Sibiri* [Botanic researches in Siberia]. Krasnoyarsk: Polikom, 2012, iss. 20, pp. 57–64. [In Russian]
11. Fedorov A. A., Artyushenko Z. T. *Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Sotsvetie* [Atlas of descriptive morphology of higher plants. Inflorescence]. Leningrad: Nauka, 1979, 296 p. [In Russian]
12. Kardashevskaya V. E. *Zlaki: ucheb. posobie* [Cereals: a textbook]. Yakutsk: Izd-vo Yakutskogo un-ta, 2003, 180 p. [In Russian]
13. Sato Y., Sentoku N., Miura Y., Hirochika H., Kitano H., Matsuoka M. *The EMBO Journal*. 1999, vol. 18, no. 4, pp. 992–1002.
14. Zhang G.-L., Zhang F.-Y., Yang Y., Lei D.-Y., Chen L.-Y. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*. 2010, vol. 36, no. 1, pp. 1–4.
15. Bonnett O. T. *Illinois Agricultural Experiment Station Bulletin*. 1961, vol. 672, pp. 1–112.
16. Petrova L. P., Lyakhovkin A. G. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1989, vol. 74, no. 2, pp. 200–208. [In Russian]
17. Aliscioni S. S., Denham S. S. *Flora*. 2008, vol. 203, pp. 60–76.
18. *Konspekt flory Aziatskoy Rossii: Sosudistye rasteniya* [Abstract of flora of Asian Russia: Vascular plants]. Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2012, 640 p. [In Russian]
19. Possingham J. V., Saurer W. *Planta*. 1969, vol. 86, no. 2, pp. 186–194.
20. Grodzinskiy A. M., Grodzinskiy D. M. *Kratkiy spravochnik po fiziologii rasteniy* [A quick reference of plant physiology]. Kiev: Naukova dumka, 1973, 591 p. [In Russian]
21. Zvereva G. K. *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii* [The flora of Asian Russia]. 2020, no. 1 (37), pp. 11–17. [In Russian]
22. Goryshina T. K. *Fotosinteticheskiy apparat rasteniy i usloviya sredy* [Photosynthetic apparatus of plants and environmental conditions]. Leningrad: Izd-vo LGU, 1989, 204 p. [In Russian]
23. Sorokin O. D. *Prikladnaya statistika na komp'yutere* [Applied statistics on a computer]. Novosibirsk, 2004, 162 p.

24. Zvereva G. K. *Anatomicheskoe stroenie mezofilla list'ev zlakov (Poaceae)* [Anatomical structure of the mesophyll of cereal leaves (Poaceae)]. Novosibirsk: Izd-vo NGPU, 2011, 201 p. [In Russian]
25. Isachkova O. A., Ganichev B. L. *Eastern European Scientific Journal*. 2014, no. 3, pp. 14–20.
26. Wirth E., Kelly G., Fischbeck G., Latzko E. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* [Journal of Plant Physiology]. 1977, vol. 82, pp. 78–87.
27. Jennings V. M., Shibles R. M. *Crop Science*. 1968, vol. 8, no. 2, pp. 173–175.
28. Nal'borchik E. *Voprosy seleksii i genetiki zernovykh kul'tur* [Issues of cereals' breeding and genetics]. Moscow, 1983, pp. 224–230. [In Russian]
29. Nasyrov Yu. S. *Zhurnal vsesoyuznogo khimicheskogo obshchestva imeni D. I. Mendeleeva* [Journal of the All-Union Chemical Society named after D. I. Mendeleev]. 1986, vol. 31, no. 6, pp. 583–588. [In Russian]
30. Nobel P. S., Zaragoza L. J., Smith W. K. *Plant Physiology*. 1975, vol. 55, pp. 1067–1070.
31. Patton L., Jones M. B. *New Phytologist*. 1989, vol. 111, no. 4, pp. 657–661.
32. Evans J., von Caemmerer S., Setchell B. A., Hudson G. S. *Australian Journal of Plant Physiology*. 1994, vol. 21, pp. 475–495.
33. Evans J. R., von Caemmerer S. *Plant Physiology*. 1996, vol. 110, pp. 339–346.

Зверева Галина Кимовна

доктор биологических наук, старший научный сотрудник, профессор кафедры биологии и экологии, Новосибирский государственный педагогический университет (Россия, г. Новосибирск, ул. Виллюйская, 28); главный научный сотрудник, Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий Российской академии наук (Россия, Новосибирская область, р. п. Краснообск)

E-mail: labsp@ngs.ru

Zvereva Galina Kimovna

Doctor of biological sciences, senior researcher, professor of the sub-department of biology and ecology, Novosibirsk State Pedagogical University (28 Vilyuiskaya street, Novosibirsk, Russia); principal researcher, Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of the Russian Academy of Sciences (Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia)

Образец цитирования:

Зверева, Г. К. Пространственная организация хлоренхимы в осях метелок фестоуквидных злаков / Г. К. Зверева // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2020. – № 4 (32). – С. 32–43. – DOI 10.21685/2307-9150-2020-4-4.

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ ПОБЕГОВ *SALIX VIMINALIS* НА ФОНЕ ИЗБЫТОЧНОГО АТМОСФЕРНОГО УВЛАЖНЕНИЯ

Аннотация.

Актуальность и цели. Ива корзиночная – *Salix viminalis* – высокопродуктивный вид ив, который используется для создания сырьевых плантаций. Обоснована необходимость изучения внутриклоновой изменчивости сезонной динамики суточного прироста побегов *S. viminalis*. Цель – выявить возможное влияние избыточного атмосферного увлажнения в виде периодических ливневых дождей на динамику развития побегов *S. viminalis*.

Материалы и методы. Объект: модельная инбредно-клоновая популяция *S. viminalis*. Происхождение основателей: автохтонная популяция *S. viminalis* Брянского лесного массива. Материал: растущие однолетние побеги черенковых саженцев первого года жизни. Для получения и обработки исходных данных применяли комплекс методов экспериментальной ботаники, хронобиологии, анализа рядов динамики.

Результаты. На суглинистых серых лесных почвах на фоне избыточного атмосферного увлажнения годичный прирост побегов экспериментальных клонов составил 130...200 см при среднем суточном приросте 1,4...1,5 см/сут и максимальном приросте до 3,1...3,3 см/сут. Сезонный тренд суточного прироста охарактеризовался отрицательной динамикой. Выявлена цикличность сезонной динамики суточного прироста с интервалом между пиками около 20 сут. Установленная цикличность связана с периодичностью ливневых осадков. Выявлены внутриклоновая поливариантность морфогенеза побегов и внутриклоновая дискретность траекторий развития побегов.

Выводы. В условиях эксперимента исследуемые клоны *S. viminalis* показали достаточно высокую продуктивность по длине побегов. Динамика суточного прироста определяется взаимодействием сезонных трендов и циклических колебаний. Периодичность ливневых осадков оказывает модулирующее влияние на цикличность суточного прироста. Полученные результаты рекомендуют учитывать при проектировании и создании сырьевых плантаций ивы корзиночной для получения стабильно высоких урожаев биомассы.

Ключевые слова: ива корзиночная, *Salix viminalis*, избыточное атмосферное увлажнение, периодичность ливневых осадков, суточный прирост побегов, сезонная динамика прироста, дискретность развития, поливариантность морфогенеза.

А. А. Афонин

POLYVARIANT DEVELOPMENT OF *SALIX VIMINALIS* SHOOTS ON THE BACKGROUND OF EXCESSIVE ATMOSPHERIC HUMIDIFICATION

Abstract.

Background. Basket willow – *Salix viminalis* – a highly productive type of willows that is used to create raw material plantations. The necessity of studying the in-

traclonal variability of seasonal dynamics of daily shoots increment is justified. The purpose of the research is to identify the possible influence of excessive atmospheric humidification (such as periodic cloudbursts) on the dynamics of *S. viminalis* shoot development.

Materials and methods. The object of the research is a model inbred-clonal population of *S. viminalis*. The origin of the founders is an autochthonous population of *S. viminalis* in the Bryansk forest area. The materials are increasing annual shoots of one-year saplings from cuttings. To obtain and process the initial data, a set of methods of experimental botany, chronobiology, and analysis of time series were used.

Results. On loamy gray forest soils on the background of excessive atmospheric humidification, the annual growth of shoots of experimental clones was 130–200 cm with an average daily growth of 1,4–1,5 cm/day and a maximum growth of up to 3,1–3,3 cm/day. The seasonal trend of daily growth was characterized by negative dynamics. The cyclical nature of the seasonal dynamics of the daily increase with an interval between peaks of about 20 days was revealed. The established cyclicity is related to the periodicity of torrential rain. Intracolon polyvariance of shoot morphogenesis and intracolon discreteness of shoot development trajectories were revealed.

Conclusions. Under the experimental conditions, the studied clones of *S. viminalis* showed a fairly high productivity along the length of the shoots. The dynamics of daily growth is determined by the interaction of seasonal trends and cyclical fluctuations. The frequency of torrential rain has a modulating effect on the cyclicity of daily increment. The results are recommended to be taken into account when designing and creating raw plantations of basket willow to obtain consistently high yields of biomass.

Keywords: basket willow, *Salix viminalis*, excessive atmospheric humidification, periodicity of torrential rain, daily growth of shoots, seasonal dynamics of growth, discreteness of development, polyvariety of morphogenesis.

Ивы (*Salix*, Salicaceae, Malpighiales) – одна из наиболее многочисленных групп древесных растений умеренного климатического пояса Северного полушария [1]. Ива корзиночная – *S. viminalis* – широко известный представитель кустарниковых ив Старого Света с обширным ареалом евроазиатского бореального типа [2]. Как и большинство видов ив, *S. viminalis* характеризуется высоким уровнем межпопуляционного и внутривидового полиморфизма, способностью к межвидовой гибридизации [3]. С экологической точки зрения, *S. viminalis* – типичный пойменно-аллювиальный вид, предпочитающий хорошо дренированные почвы легкого механического состава [4]. Легко размножается как семенами, так и черенками, что способствует успешной популяционно-клоновой селекции [5]. Благодаря таким особенностям, как быстрый рост и неприхотливость, используется для создания сырьевых плантаций [6], а также в различных экологических проектах [7, 8]. Однолетние побеги *S. viminalis* традиционно служат источником высококачественного прута для плетения [9].

Для производства биомассы ив весьма желательным признаком является быстрый и стабильный рост побегов [10]. Однако при эксплуатации плантаций ив возникает проблема недобора урожая [11]. Причины снижения продуктивности могут быть самыми разнообразными [9]. Для обеспечения устойчивости культур к комплексу абиотических и биотических стрессоров не-

обходимо обеспечить быстрый рост черенковых саженцев в первый год жизни. Это повышает конкурентоспособность по отношению к сорнякам (соответственно, снижаются затраты на борьбу с сорной растительностью [9]) и позволяет саженцам развить мощную корневую систему, способную поглощать почвенную воду даже при недостаточном атмосферном увлажнении [12].

Фактическая продуктивность ивовых плантаций обычно связывается с эдафо-гидрологическими и погодными условиями [13]. Высокопродуктивные ивы успешно укореняются на умеренно увлажненных почвах легкого механического состава [14]. На переувлажненных слабо дренированных почвах продуктивность ив, как в первые, так и в последующие годы существования культур, существенно снижается [15].

Современные тенденции в изменении климата проявляются в виде непредсказуемости осадков в вегетационный период, что, несомненно, сказывается на производительности биомассы ив, особенно в умеренных, северных широтах [16]. При этом возникает стресс, обусловленный чередованием эпизодов избыточного увлажнения и последующей засушливой погоды [17]. Ростовые реакции *S. viminalis* на избыток влаги, связанные с внутриклоновой изменчивостью побегов однолетних черенковых саженцев, до сих пор изучены недостаточно.

Цель исследования – выявить возможное влияние избыточного атмосферного увлажнения в виде периодических ливневых дождей на динамику развития побегов в клонах ивы корзиночной.

Материалы и методы

Исследования проводились в салицетуме Брянского государственного университета (53°16'23.50"с.ш., 34°21'11.50"в.д.). Тип почв: серые лесные на лёссовидном покровном суглинке с меловыми подстилающими породами. Тип лесорастительных условий (ТЛУ): ДЗ (мезогигрофильная дубрава). Объект исследования – модельная инбредно-клоновая популяция *S. viminalis*. Материал для исследования: нарастающие однолетние побеги.

Исходный генетический материал (семена) был собран на территории Брянского лесного массива в автохтонной популяции *S. viminalis*. Модельная популяция создана на основе семьи, полученной в культуре путем регулярного инбридинга на протяжении трех поколений: F_0 (исходная генерация, посев 2001 г.), F_1 (первое поколение, сибсы, посев 2004 г.), F_{2b} (второе поколение, беккросс, посев 2009 г.). Генеалогия семьи описана нами ранее [18].

Для создания модельной популяции использовали генеты (клоны) $vi\ 40\varphi$ (F_1 2004 г.) и $vi\ 43\sigma$ (F_{2b} 2009 г.) с высокими значениями годичного прироста побегов (свыше 3,0 м на многолетних корнях). В качестве контроля использовали высокопродуктивную генету (клон) *S. viminalis* «Тернопольская» – $vi\ T\sigma$ (происхождение: Западная Украина) [15]. Указанные генеты расчереновали весной 2020 г. За год до черенкования (весной 2019 г.) маточные особи были коротко обрезаны для получения достаточного количества побегов, используемых в качестве посадочного материала. Для черенкования использовали нижние и средние части однолетних побегов. Длина черенков 25...30 см при диаметре 1,0...1,5 см. Черенки были высажены в подготовленные с осени посадочные ямы размером 40 × 40 × 40 см. Схема

размещения тригональная, с расстоянием между посадочными местами 1 м (расчетная плотность посадки 11 500 шт./га). Количество черенков *vi* 40 – 18 шт., *vi* 43 – 18 шт., *vi* T (контроль) – 10 шт. Дата посадки – 15.04 (температура почвы на глубине 10...40 см +4 °C). Посадка черенков – вертикальная с заглублением до одной почки на уровне почвы. Все саженцы формировались в один побег.

Наблюдения за развитием побегов производили в течение вегетационного периода 2020 г., который охарактеризовался определенной спецификой агрометеорологических условий [19]. Осадки в течение вегетационного периода выпадали неравномерно. Началу активной вегетации предшествовал сухой апрель. Почти весь май преобладала прохладная сухая погода. С конца мая и до середины июля на фоне повышенных среднесуточных температур воздуха (в среднем на 2,1 °C выше нормы) осадки выпадали преимущественно в виде трех сильных дождей: 29.05...2.06 (171 мм), 19...23.06 (94 мм), 14...15.07 (56 мм). В итоге, с 29.05 по 15.07 на территории района исследований наблюдалось избыточное атмосферное увлажнение (286 мм осадков, что более чем в 2 раза больше нормы), прежде всего, за счет ливней, выпадавших с периодичностью около 20 сут. С середины июля и до начала сентября на фоне нормальных температур воздуха наблюдался дефицит осадков за исключением относительного сильного дождя 30.07...2.08 (21 мм).

Для получения и обработки исходных данных использовали алгоритм, описанный нами ранее [20]. Наблюдения за развитием побегов проводили с 09.05 по 10.09. Каждые 4 сут замеряли длину побегов: L , см (выполнено 1117 измерений). Все даты, в которые проводились наблюдения, пронумеровали в соответствии с днями вегетационного периода (1, 5, 9... t_i). В итоге получили эмпирические ряды динамики нарастания побегов – $L(t)$, см. Для дальнейшего анализа отобрали нормально развитые побеги длиной не менее 130 см, завершившие рост в период с 17.08 по 10.09: 13 побегов клона *vi* 40, 11 побегов клона *vi* 43 и 10 побегов контрольного клона *vi* T. На основании эмпирических рядов $L(t)$ вычислили ряды сезонной динамики суточного прироста побегов $\Delta L(t)$, выровненные методом скользящего интервала продолжительностью 8 сут с шагом 4 сут (вычислено 943 значения ΔL). Группировку побегов производили на основании сравнительного анализа траекторий развития – $\Delta L(t)$. Для каждой группы рассчитали и визуализировали средние ряды $\Delta L(t)$.

Результаты

Активный рост побегов всех клонов начался 09.05. В клонах *vi* 40 и *vi* 43 рост побегов завершился 25.08...29.08, а в контрольном клоне *vi* T – 02.09...10.09. Годичный прирост побегов клона *vi* 40 составил $L = 138...205$ см (при среднем суточном приросте $\Delta L_{cp} = 1,54 \pm 0,033$ см/сут), клона *vi* 43 – $L = 132...192$ см (при среднем суточном приросте $\Delta L_{cp} = 1,41 \pm 0,032$ см/сут), контрольного клона *vi* T – $L = 207...261$ см (при среднем суточном приросте $\Delta L_{cp} = 1,93 \pm 0,047$ см/сут). Средний суточный прирост побегов контрольного клона *vi* T выше, чем в клонах *vi* 40 и *vi* 43 ($P < 0,001$), а средний суточный прирост побегов клона *vi* 40 выше, чем у клона *vi* 43 ($P < 0,05$).

Траектории развития побегов – ряды сезонной динамики суточного прироста $\Delta L(t)$ – показаны на рис. 1.

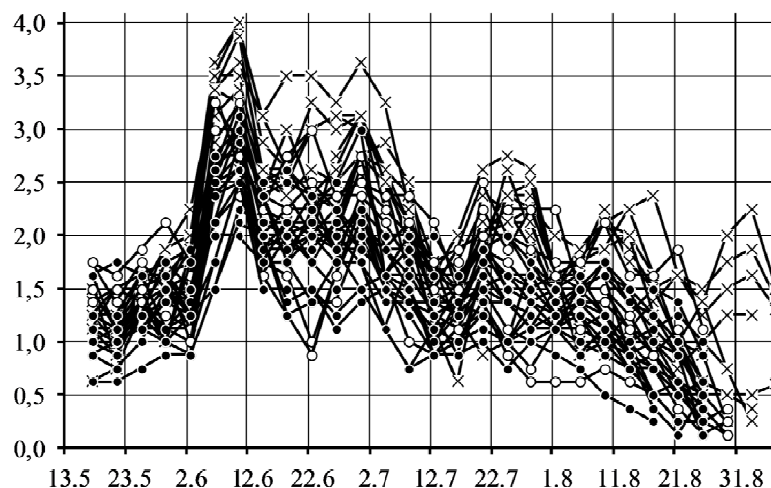


Рис. 1. Сезонная динамика суточного прироста побегов в клонах:
по оси абсцисс – даты вегетационного периода 2020 г.;
по оси ординат – суточный прирост побегов (см/сут);
обозначения клоновой принадлежности: ○ – vi 40, ● – vi 43, × – vi T

На всех изученных побегах, начиная с 10.06, сезонный тренд динамики $\Delta L(t)$ характеризуется уменьшением суточного прироста с $\Delta L = 2,91 \pm 0,088$ см/сут (10.06) до $\Delta L = 0,63 \pm 0,073$ см/сут (25.08). В то же время сезонная динамика $\Delta L(t)$ у всех изученных побегов характеризуется определенной цикличностью, обусловленной чередованием пиков и провалов ΔL . Интервал между пиками (или провалами) составляет примерно 20 сут, что соответствует периодичности ливневых осадков (максимумы 31.05, 21.06, 14.07 и 01.08). При этом датам провалов ΔL (22.06, 12.07, 01.08) соответствуют даты интенсивного выпадения осадков, а пики ΔL (10.6, 30.06, 24.07) обнаружены в промежутках интервалов дат между дождями.

В период с 14.06 по 30.06 (что соответствует сильным ливням 19.06...23.06) выявлена дискретность различий между рядами динамики $\Delta L(t)$ в пределах каждого клона. На этом основании на саженцах экспериментальных клонов vi 40 и vi 43 было выделено по три группы побегов, а на саженцах контрольного клона vi T – две группы побегов. В клонах vi 40 и vi 43 объем I группы составил 6 побегов, II группы – 11 побегов, III группы – 6 побегов. Для каждой группы побегов клонов vi 40 и vi 43 были вычислены средние ряды $\Delta L(t)$: me I, me II, me III.

Средние траектории развития побегов разных групп показаны на рис. 2.

Средние значения суточного прироста в I и II группах побегов клонов vi 40 и vi 43 практически совпадают: $\Delta L_I = 1,59 \pm 0,051$ см/сут и $\Delta L_{II} = 1,54 \pm 0,032$ см/сут. В III группе побегов средний суточный прирост достоверно ($P < 0,001$) ниже: $\Delta L_{III} = 1,28 \pm 0,041$ см/сут.

До 14.08 ряды динамики $\Delta L(t)$ во всех группах побегов синхронизированы: после периода стабильного прироста (до 02.06) ΔL резко возрастает. Далее – в период с 14.06 по 30.06 – в I группе побегов клонов vi 40 и vi 43 выявлен пик ΔL 22.06, во II группе побегов ΔL стабилизирован, а в III группе выявлен провал ΔL . После 30.06 ряды динамики $\Delta L(t)$ во всех группах побегов вновь синхронизируются, различаясь только по средним значениям ΔL .

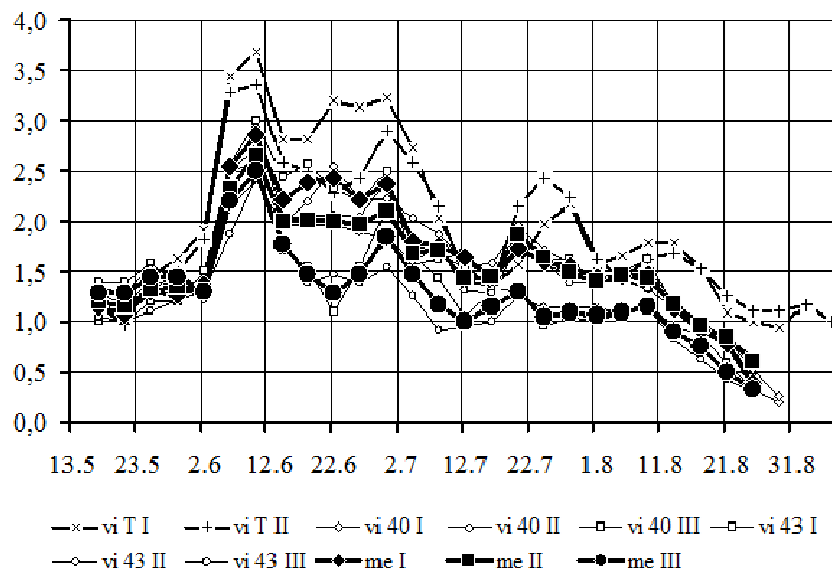


Рис. 2. Сезонная динамика суточного прироста в группах побегов:
по оси абсцисс – даты вегетационного периода 2020 г.;
по оси ординат – суточный прирост побегов (см/сут);
в легенде приведены обозначения групп побегов

Ряды динамики $\Delta L(t)$ побегов контрольного клона $vi\ T$ отличаются от вышеописанных рядов, прежде всего большими значениями ΔL , однако в период с 12.07 по 20.07 (что соответствует ливням 14.07...15.07) эти различия исчезают. Ряды динамики $\Delta L(t)$ I группы побегов контрольного клона $vi\ T$ сходны по конфигурации с I группой побегов клонов $vi\ 40$ и $vi\ 43$, а ряды динамики $\Delta L(t)$ II группы побегов контрольного клона – с III группой побегов клонов $vi\ 40$ и $vi\ 43$.

Обсуждение

В условиях данного эксперимента – ТЛУ D3, серые лесные почвы на лёссовидных покровных суглинках, избыточное атмосферное увлажнение в виде периодических ливневых осадков – однолетние черенковые саженцы двух экспериментальных клонов *S. viminalis*, полученных на основе генетического материала из автохтонной популяции на территории Брянского лесного массива, показали достаточно высокую продуктивность по длине однолетних побегов. Годичный прирост побегов нормально развитых саженцев составил 130...200 см. Однако контрольный клон – *S. viminalis* «Тернопольская» – в этих же условиях показал более высокие результаты – 200...260 см.

Развитие побегов на черенках, высаженных в середине апреля, началось в первой декаде мая. Побеги экспериментальных клонов завершили свой рост в конце августа, побеги контрольного клона – в первой декаде сентября. Суточный прирост стремительно возрастал с начала июня и достиг абсолютного максимума к 10 июня. После прохождения этого максимума и до конца вегетационного периода сезонный тренд суточного прироста охарактеризовался отрицательной динамикой. При этом сезонная динамика прироста побегов не связана со значениями среднегодовых приростов.

На протяжении летних месяцев (июнь – июль) сезонная динамика прироста носила циклический характер, обусловленный чередованием пиков и провалов суточного прироста с периодом около 20 сут. Инфрадианные (многодневные) ритмы развития побегов *S. viminalis* с периодом 16...24 сут выявлены нами ранее [18, 20].

В условиях данного эксперимента сезонная динамика прироста оказалась связанной с периодичностью ливневых осадков. В интервалах дат между ливнями выявлено возрастание, а затем снижение суточного прироста. Данная закономерность согласуется с гипотезой Н. П. Кренке об омолаживающем действии дождей [21]. В то же время колебания суточного прироста с периодом около 20 сут продолжались в конце лета после завершения сезона ливней (особенно ярко эти колебания проявились на побегах контрольного клона).

В пределах каждого клона выявлена поливариантность морфогенеза – индивидуальные реакции саженцев на избыток атмосферного увлажнения во второй половине июня: примерно за 10 сут до сильного ливня (23.06) и примерно через 10 сут после него. В экспериментальных клонах одна группа саженцев отреагировала на этот ливень в соответствии с теорией циклического старения-омоложения Н. П. Кренке [21], другая группа показала нейтральную реакцию на ливень, а часть – стала увеличивать суточный прирост примерно за 10 сут до ливня. Распределение саженцев по группам близко к биномиальному, что указывает на случайный (разумеется, в известной мере) характер ростовых реакций. Таким образом, для траекторий развития побегов установлена их дискретность.

Вероятно, ливневые осадки оказывают разнонаправленное действие на сезонную динамику прироста: в одних случаях избыточное увлажнение обеспечивает успешный рост, в других случаях замедляет (возможно, из-за возникновения анаэробных условий в зоне роста и функционирования корней), и, наконец, два этих вектора могут взаимно компенсировать друг друга.

На основании анализа полученных результатов можно предположить, что сезонная динамика суточного прироста побегов определяется взаимодействием эндогенных и экзогенных факторов, что согласуется с идеями И. Г. Серебрякова [22]. Основу цикличности развития побегов составляют эндогенные (многодневные, инфрадианные) ритмы с периодом примерно 20 сут, общие для экспериментальных клонов и контроля. Однако не исключено, что экзогенные ритмы (в виде периодических ливней) оказывают модулирующее влияние на неравномерность развития побегов.

Уникальность вегетационного периода 2020 г. в том, что временные интервалы между ливнями оказались равными периоду инфрадианных ритмов. При этом периодичность ливней случайным (разумеется, в известной мере) образом была синхронизирована с эндогенными ритмами, а именно: в интервалах между ливнями наблюдались максимумы суточного прироста.

Заключение

1. На серых лесных почвах в условиях избыточного атмосферного увлажнения однолетние черенковые саженцы двух клонов *S. viminalis*, полученных на основе генетического материала из автохтонной популяции Брян-

ского лесного массива, показали достаточно высокую продуктивность по годичному приросту побегов (130...200 см).

2. Сезонные тренды динамики прироста побегов на протяжении летних месяцев вегетационного периода характеризуются отрицательной динамикой. В то же время сезонная динамика прироста носит циклический характер, обусловленный чередованием пиков и провалов суточного прироста с периодом около 20 сут. Цикличность сезонной динамики прироста побегов определяется взаимодействием эндогенных инфрадианных ритмов развития и экзогенных ритмов, обусловленных периодичностью ливневых осадков.

3. Выявлена внутриклоновая поливариантность морфогенеза побегов в виде различных ростовых реакций на чередование дождливых и относительно сухих периодов в пределах периода вегетации. Установлена внутриклоновая дискретность траекторий развития побегов.

4. Полученные результаты рекомендуется учитывать при проектировании и создании сырьевых плантаций ивы корзиночной для получения стабильно высоких урожаев биомассы.

Библиографический список

1. Phylogeny of *Salix* subgenus *Salix* s.l. (Salicaceae): delimitation, biogeography, and reticulate evolution / J. Wu, T. Nyman, D.-C. Wang, G. W. Argus, Y.-P. Yang, J.-H. Chen // BMC Evolutionary Biology. – 2015. – Vol. 15, № 31. – DOI 10.1186/s12862-015-0311-7.
2. Genetic and morphological evidence for introgression between three species of willows / J. Fogelqvist, A. V. Verkhovina, A. I. Katyshev [et al.] // BMC Evolutionary Biology. – 2015. – Vol. 15 (1), № 193. – DOI 10.1186/s12862-015-0461-7.
3. Genetic diversity, population structure and phenotypic variation in European *Salix viminalis* L. (Salicaceae) / S. Berlin, S. O. Trybush, J. Fogelqvist [et al.] // Tree Genetics and Genomes. – 2014. – Vol. 10 (6). – P. 1595–1610. – DOI 10.1007/s11295-014-0782-5.
4. Кулагин, А. Ю. Сравнительная экология ивы корзиночной и ивы шерстисто-побеговой / А. Ю. Кулагин // Экология. – 1982. – № 4. – С. 51–55.
5. Fuchylo, Ya. D. Selection bases of developing new varieties of willow family (Salicaceae Mirb.) to create energy plantations / Ya. D. Fuchylo, A. A. Afonin, M. V. Sbytna // Plant Varieties Studying and Protection. – 2016. – № 4 (33). – P. 18–25. – DOI 10.21498/2518-1017.4(33).2016.88607.
6. High-density linkage mapping and evolution of paralogs and orthologs in *Salix* and *Populus* / S. Berlin, U. Lagercrantz, S. von Arnold, T. Öst, A.-C. Rönnerberg-Wästljung // BMC Genomics. – 2010. – Vol. 11 (1), № 129. – DOI 10.1186/1471-2164-11-129.
7. Fredette, C. Willows for environmental projects: A literature review of results on evapotranspiration rate and its driving factors across the genus *Salix* / C. Fredette, M. Labrecque, Y. Comeau, J. Brisson // Journal of Environmental Management. – 2019. – Vol. 246. – P. 526–537. – DOI 10.1016/j.jenvman.2019.06.010.
8. Selection of appropriate reference genes for gene expression analysis under abiotic stresses in *Salix viminalis* / V. Ambroise, S. Legay, G. Guerriero, J.-F. Hausman, A. Cuypers, K. Sergeant // International Journal of Molecular Sciences. – 2019. – Vol. 20, № 4210.
9. Керн, Э. Э. Ива, ее значение, разведение и употребление / Э. Э. Керн. – Петроград : Тип. Министерства путей сообщения, 1915. – 132 с.
10. Association mapping in *Salix viminalis* L. (Salicaceae) – identification of candidate genes associated with growth and phenology / H. Hallingbäck, J. Fogelqvist, S. Powers [et al.] // Global Change Biology Bioenergy. – 2015. – Vol. 8 (3). – P. 670–685. – DOI 10.1111/gcbb.12280.

11. Willow productivity from small- and large-scale experimental plantations in Poland from 2000 to 2017 / M. J. Stolarski, D. Niksa, M. Krzyżaniak, J. Tworkowski, S. Szczukowski // *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. – 2019. – Vol. 101. – P. 461–475. – DOI 10.1016/j.rser.2018.11.034.
12. **Welc, M.** Effects of cutting phenology (non-dormant versus dormant) on early growth performance of three willow clones grown under different weed treatments and planting dates / M. Welc, A. Lundkvist, T. Verwijst // *BioEnergy Research*. – 2017. – Vol. 10. – P. 1094–1104. – DOI 10.1007/s12155-017-9871-2.
13. Genetics of phenotypic plasticity and biomass traits in hybrid willows across contrasting environments and years / S. Berlin, H. R. Hallingbäck, F. Beyer, N.-E. Nordh, M. Weih, A.-C. Rönnberg-Wästljung // *Annals of Botany*. – 2017. – Vol. 120 (1). – P. 87–100. – DOI 10.1093/aob/mcx029.
14. **McIvor, I.** Tree willow root growth in sediments varying in texture / I. McIvor, V. Desrochers // *Forests*. – 2019. – Vol. 10, № 517. – DOI 10.3390/f10060517.
15. **Фучило, Я. Д.** Рост и продуктивность некоторых сортов энергетической ивы в зависимости от степени увлажненности почвы / Я. Д. Фучило, М. В. Сбытна, Б. В. Зелинский // *Plant Varieties Studying and Protection*. – 2018. – Т. 14, № 3. – С. 323–327. – DOI 10.21498/2518-1017.14.3.2018.145310.
16. **Fabio, E. S.** Tolerance of novel inter-specific shrub willow hybrids to water stress / E. S. Fabio, C. J. Leary, L. B. Smart // *Trees*. – 2019. – Vol. 33 (4). – P. 1015–1026. – DOI 10.1007/s00468-019-01835-4.
17. **Doffo, G. N.** Physiological responses to alternative flooding and drought stress episodes in two willow (*Salix* spp.) clones / G. N. Doffo, S. E. Monteoliva, M. E. Rodriguez, V. M. C. Luquez // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2017. – Vol. 47. – P. 174–182. – DOI 10.1139/cjfr-2016-0202.
18. **Афонин, А. А.** Хронобиологические аспекты оптимизации пестицидной нагрузки в насаждениях ивы корзиночной (*Salix viminalis* L.) интенсивного типа / А. А. Афонин // *Вестник Нижневартковского государственного университета*. – 2019. – № 2. – С. 43–50. – DOI 10.36906/2311-4444/19-2/06.
19. Погода и климат. Климатический монитор. – URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor/> (дата обращения: 10.09.2020).
20. **Афонин, А. А.** Сезонная динамика нарастания побегов ивы корзиночной (*Salix viminalis*) / А. А. Афонин // *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*. – 2019. – № 4 (28). – С. 26–34. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-3.
21. **Кренке, Н. П.** Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение / Н. П. Кренке. – Москва : Сельхозгиз, 1940. – 135 с.
22. **Серебряков, И. Г.** Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений: к истории вопроса / И. Г. Серебряков // *Ботанический журнал*. – 1966. – Т. 51, № 7. – С. 923–938.

References

1. Wu J., Nyman T., Wang D.-C., Argus G. W., Yang Y.-P., Chen J.-H. *BMC Evolutionary Biology*. 2015, vol. 15, no. 31. DOI 10.1186/s12862-015-0311-7.
2. Fogelqvist J., Verkhovina A. V., Katyshev A. I. et al. *BMC Evolutionary Biology*. 2015, vol. 15 (1), no. 193. DOI 10.1186/s12862-015-0461-7.
3. Berlin S., Trybush S. O., Fogelqvist J. et al. *Tree Genetics and Genomes*. 2014, vol. 10 (6), pp. 1595–1610. DOI 10.1007/s11295-014-0782-5.
4. Kulagin A. Yu. *Ekologiya* [Ecology]. 1982, no. 4, pp. 51–55. [In Russian]
5. Fuchylo Ya. D., Afonin A. A., Sbytna M. V. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2016, no. 4 (33), pp. 18–25. DOI 10.21498/2518-1017.4(33).2016.88607.
6. Berlin S., Lagercrantz U., von Arnold S., Öst T., Rönnberg-Wästljung A.-C. *BMC Genomics*. 2010, vol. 11 (1), no. 129. DOI 10.1186/1471-2164-11-129.

7. Fredette C., Labrecque M., Comeau Y., Brisson J. *Journal of Environmental Management*. 2019, vol. 246, pp. 526–537. DOI 10.1016/j.jenvman.2019.06.010.
8. Ambroise V., Legay S., Guerriero G., Hausman J.-F., Cuypers A., Sergeant K. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019, vol. 20, no. 4210.
9. Kern E. E. *Iva, ee znachenie, razvedenie i upotreblenie* [Willow, its meaning, breeding and use]. Petrograd: Tip. Ministerstva putey soobshcheniya, 1915, 132 p. [In Russian]
10. Hallingbäck H., Fogelqvist J., Powers S. et al. *Global Change Biology Bioenergy*. 2015, vol. 8 (3), pp. 670–685. DOI 10.1111/gcbb.12280.
11. Stolarski M. J., Niksa D., Krzyżaniak M., Tworkowski J., Szczukowski S. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. 2019, vol. 101, pp. 461–475. DOI 10.1016/j.rser.2018.11.034.
12. Welc M., Lundkvist A., Verwijst T. *BioEnergy Research*. 2017, vol. 10, pp. 1094–1104. DOI 10.1007/s12155-017-9871-2.
13. Berlin S., Hallingbäck H. R., Beyer F., Nordh N.-E., Weih M., Rönnberg-Wästljung A.-C. *Annals of Botany*. 2017, vol. 120 (1), pp. 87–100. DOI 10.1093/aob/mcx029.
14. McIvor I., Desrochers V. *Forests*. 2019, vol. 10, no. 517. DOI 10.3390/f10060517.
15. Fuchilo Ya. D., Sbytina M. V., Zelinskiy B. V. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018, vol. 14, no. 3, pp. 323–327. DOI 10.21498/2518-1017.14.3.2018.145310.
16. Fabio E. S., Leary C. J., Smart L. B. *Trees*. 2019, vol. 33 (4), pp. 1015–1026. DOI 10.1007/s00468-019-01835-4.
17. Doffo G. N., Monteoliva S. E., Rodríguez M. E., Luquez V. M. C. *Canadian Journal of Forest Research*. 2017, vol. 47, pp. 174–182. DOI 10.1139/cjfr-2016-0202.
18. Afonin A. A. *Vestnik Nizhnevartovskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of Nizhnevartovsk State University]. 2019, no. 2, pp. 43–50. DOI 10.36906/2311-4444/19-2/06. [In Russian]
19. *Pogoda i klimat. Klimaticheskiy monitor* [Weather and climate. Climate monitor]. Available at: <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor/> (accessed Sept. 10, 2020). [In Russian]
20. Afonin A. A. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* [University proceedings. Volga region. Natural sciences]. 2019, no. 4 (28), pp. 26–34. DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-3. [In Russian]
21. Krenke N. P. *Teoriya tsiklicheskogo stareniya i omolozheniya rasteniy i prakticheskoe ee primeneniye* [The theory of cyclic aging and rejuvenation of plants and its practical application]. Moscow: Sel'khozgiz, 1940, 135 p. [In Russian]
22. Serebryakov I. G. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1966, vol. 51, no. 7, pp. 923–938. [In Russian]

Афонин Алексей Алексеевич

доктор сельскохозяйственных наук,
профессор, кафедра биологии, Брянский
государственный университет
имени академика И. Г. Петровского
(Россия, г. Брянск, ул. Бежицкая, 14)

E-mail: afonin.salix@gmail.com

Afonin Aleksey Alekseevich

Doctor of agricultural sciences, professor,
sub-department of biology, Bryansk State
University named after academician
I. G. Petrovsky (14 Bezhitskaya street,
Bryansk, Russia)

Образец цитирования:

Афонин, А. А. Поливариантность развития побегов *Salix viminalis* на фоне избыточного атмосферного увлажнения / А. А. Афонин // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2020. – № 4 (32). – С. 44–53. – DOI 10.21685/2307-9150-2020-4-5.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ РОДА SYRINGA И ФИТОПАТОГЕНОВ В УСЛОВИЯХ СИБИРИ¹

Аннотация.

Актуальность и цели. Приводятся результаты многолетних исследований возбудителей заболеваний листьев *Syringa josikaea* Jacq. и *S. vulgaris* L. в урбанизированной среде и коллекциях арборетумов Сибири. Дана биология, морфология и симптоматика шести фитопатогенов: *Erysiphe syringae* Schwein., *Heterosporium syringae* Oudem., *Septoria syringae* Sacc. & Speg., *Ascochyta syringae* Bres., *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link, *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., *Leptoxylum fumago* (Woron.) R. C. Srivast.

Материалы и методы. Фитопатологические исследования растений рода *Syringa* L. проводили на территории пяти сибирских городов. Идентификации патогенов осуществляли стандартными методами.

Результаты. В условиях Сибири установлены различия в проявлении симптомов и морфологии отдельных патогенных микромицетов. Доказано, что возбудитель мучнистой росы стабильно формирует телеморфу на территории Сибири, в отличие от Европейской части России. Показано значение особенностей цикла развития гриба в конкретных условиях для разработки системы мероприятий по ограничению его распространенности и вредоносности.

Выводы. Установлено, что на сирени в условиях Сибири формирование патогенной микобиоты осуществляется двумя путями: перенос патогенов вместе с растениями-интродуцентами на новые территории и переход сапрофитных грибов к факультативному паразитизму.

Ключевые слова: взаимоотношения патоген-хозяин, фитопатогены листьев, грибы, *Syringa*, Сибирь, арборетум, урбанизированная среда.

М. А. Tomoshevich, I. G. Vorob'eva

INTERRELATIONS BETWEEN SYRINGA PLANTS AND PHYTOPATHOGENS IN SIBERIA

Abstract.

Background. The article presents the results of many research's years on leaf pathogens *Syringa josikaea* Jacq. and *S. vulgaris* L. in the urban environment and collections of Siberian arboretums. The biology, morphology and symptoms of 6 phytopathogens are given: *Erysiphe syringae* Schwein., *Heterosporium syringae* Oudem., *Septoria syringae* Sacc. & Speg., *Ascochyta syringae* Bres., *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link, *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., *Leptoxylum fumago* (Woron.) R. C. Srivast.

¹ Работа выполнена в рамках проекта VI.52.1.2 «Анализ внутривидовой структуры ресурсных растений Азиатской России, отбор и сохранение генофонда». Номер государственной регистрации АААА-А17-117012610054-6.

© Томошевич М. А., Воробьева И. Г., 2020. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеются место.

Materials and methods. Phytopathological studies of plants of *Syringa* L. were carried out in 5 Siberian cities. Identification of pathogens was carried out by standard methods.

Results. In Siberia, differences in the manifestation of symptoms and morphology of individual pathogenic micromycetes were established. It has been proven that the powdery mildew pathogen stably forms a teleomorph in Siberia, in contrast to the European part of Russia. The significance of the features of the fungus development cycle in specific conditions is shown for the development of a system of measures to limit its spread and harmfulness.

Conclusions. It was found that the formation of pathogenic mycobiota on lilacs in Siberia is carried out in two ways: the transfer of pathogens together with plants-introducers to new territories and the transition of saprophytic fungi to optional parasitism.

Keywords: pathogen-host relationship, foliar pathogens, fungi, *Syringa*, Siberia, arboreta, cities.

Введение

В составе рода *Syringa* более 30 видов, растущих в Юго-Восточной Европе и Восточной Азии. Это высокодекоративные и красивоцветущие листопадные кустарники, которые широко используются для озеленения. В одиноких, групповых и аллеиных посадках в Сибирском регионе наиболее широко используются виды: *S. josikaea* Jacq., *S. vulgaris* L., реже – *S. amurensis*, *S. wolffi*. На основе двух видов сирени (*S. josikaea*, *S. vulgaris*) в России создано большое число сортов, представляющих большой интерес для садово-паркового строительства и озеленения городов Сибири. Некоторые из них являются уникальными, так как созданы на основе аналитической селекции и их сохранение в интродукционных центрах – одна из важных задач общей проблемы изучения и сохранения биологического многообразия [1].

Считается, что сирень по сравнению с другими декоративными растениями менее восприимчива к болезням. По данным литературы на сирени зарегистрированы болезни различной этиологии: грибные (пятнистости, вертициллезное увядание, фитофтороз, млечный блеск, мучнистая роса и др.), бактериальные (некроз), вирусные (кольцевая пятнистость, мозаики, скручивание листьев) и микоплазменные (метельчатость) [2–4]. Так, в Крыму на сирени обнаружены возбудители некроза коры – *Diplodia syringae* Auersw., трахеомикозного увядания *Verticillium albo-atrum* R., *Fusarium oxysporum* Schl.; фитофтороза – *Phytophthora cactorum* (Lib. & Coch.) Schroet.; аскохитоза – *Ascochyta orientalis* Bond; альтернариоза – *Alternaria tenuis* Nees; септориоза – *Septoria syringae* Sacc. & Speg; мучнистой росы – *Microsphaera syringae* Jacz. и бактериоза – *Pseudomonas syringae* van Hall. [5]. На Украине из всех обнаруженных возбудителей заболевания патоген *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. встречается больше всего – 22 %, *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link. – 12,3 %, *Phyllactinia suffulta* Sacc. f. *syringae* Jacz. и *Botrytis cinerea* Pers. – чуть больше 8 %, *Cercospora lilacis* (Desm.) Sacc., *Ascochyta syringae* Bres. и *Phyllosticta syringae* West. – менее 5 % и *Septoria syringae* Sacc. et. Speg. – 1,0 % [6].

Известно, что состав возбудителей заболеваний растений в разных регионах имеет свою специфику, что обусловлено различным составом аборигенной флоры, интродукционным генофондом, климатическими условиями. В этой связи для оценки потенциального вреда от фитопатогена необходимо

проведение комплексных исследований, включающих анализ биологии развития паразитных грибов и путей формирования патоккомплексов в конкретных эколого-географических условиях [7, 8].

В настоящей статье дается анализ патогенной микобиоты видов сирени в коллекциях арборетумов и урбанизированной среде Сибири.

Материалы и методы

Исследования по изучению патогенных микромицетов растений рода *Syringa* L. проводили на территории пяти сибирских городов: Новосибирск, Кемерово, Барнаул, Красноярск и Томск.

Мониторинг патогенов сирени осуществлялся в 59 различных городских объектах озеленения (парки, скверы, магистрали, бульвары и др.): Новосибирск – 22, Красноярск – 11, Кемерово и Барнаул – по 10, Томск – 8, а также в следующих дендрариях: Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск), Института леса имени В. Н. Сукачева СО РАН (г. Красноярск) на двух участках: «Погорельский бор» (Емельяновский район, 40 км севернее Красноярска) и в Академгородке; Южно-сибирского ботанического сада и Института садоводства имени Лисавенко (г. Барнаул).

Фитопатологические исследования проводились детально-маршрутным методом ежегодно с мая по сентябрь, каждые 10 дней в дендрарии ЦСБС СО РАН в течение 1997–2017 гг., в насаждениях Новосибирска – в 2004–2016 гг. В других городских посадках и дендрариях растения обследовались в 2006–2010 гг., ежегодно, минимум два раза за сезон.

При обнаружении заболеваний проводилось описание симптомов заболевания, отбор и закладка в гербарий пораженных частей растений для последующей идентификации патогена стандартными методами [9–11]. При работе использовали микроскопы фирмы Carl ZEISS Axio Lab и SteREO Discovery V12 с цветными цифровыми камерами высокого разрешения Axio-Cam MRc5 и с программой AxioVision 4.8 для обработки изображений. Идентификация грибов проводилась в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН и Ботаническом институте имени В. Л. Комарова РАН.

Результаты и обсуждение

Многолетние фитопатологические обследования в сибирском регионе двух видов сирени (*S. josikaea* Jacq., *S. vulgaris* L.) позволили выявить следующие возбудителей заболеваний листьев, встречающихся ежегодно или периодически и приводящих к снижению декоративности и устойчивости растений: *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., *Ascochyta syringae* Bres., *Heterosporium syringae* Oudem., *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link, *Erysiphe syringae* Schwein. (син. *Microsphaera jaczewskii* U. Braun.), *Septoria syringae* Sacc. & Speg., *Leptoxylum fumago* (Woron.) R. C. Srivast.

На протяжении всего периода исследований в арборетумах и во всех ландшафтных объектах, где произрастает *S. vulgaris*, отмечено поражение растений мучнистой росой.

На *S. josikaea* мучнистая роса отмечена только в городских насаждениях (в отдельных парках и скверах).

Первые признаки мучнистой росы (патоген – *Erysiphe syringae*) появлялись в середине июля, а максимальное развитие болезни наступало в конце

августа. В ходе наблюдений установлены различия в симптомах проявления болезни и морфологии патогена. Чаще всего грибок формировал налет белого, серого или грязно-серого цвета с обеих сторон листа. На верхней стороне он войлочный (очагами) или паутинистый (по всей пластинке) (рис. 1), а с нижней – паутинистый исчезающий. Конидиальное спороношение образовывалось ограниченно или отсутствовало вовсе.



Рис. 1. Признаки поражения мучнистой росой листьев сирени обыкновенной:
 а – сплошной паутинистый налет (Новосибирск 14.09.08);
 б – локальный (в виде пятен) налет (Кемерово 16.09.08)

Формирование плодовых тел было приурочено к середине августа. В отдельных случаях закладка плодовых тел наблюдалась позже (третья декада августа – первая декада сентября). Клейстотеции (94–105 мкм в диаметре) закладывались обильно на верхней, нижней или с обеих сторон листа. Преимущественно они располагались группами, в отдельных случаях – равномерно по всей поверхности. Придатки 8–15, экваториальные, прямые, бесцветные. Полное четырех-, пятидихотомическое ветвление придатков грибок формировал в единичных случаях (рис. 2, а). Такой тип ветвления придатков наблюдали в дендрариях или крупных парках. В остальных случаях преобладало одно-, трехдихотомическое ветвление (рис. 2, б). Сумки (2–7), эллипсоидальные, 45×30 мкм. Аскоспоры эллипсоидальные, $18,8 \times 7,5$ мкм. Часто споры не были сформированы к концу вегетации.

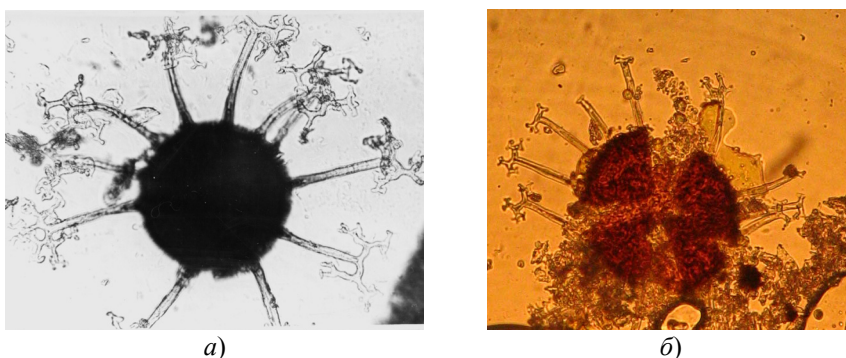


Рис. 2. Придатки плодового тела микромицета *Erysiphe syringae*:
 а – 4–5 дихотомическое ветвление; б – 1–3 дихотомическое ветвление

Редукция придатков плодовых тел и незрелость телеморфы в большинстве городских насаждений, вероятно, связаны с тем, что возбудитель мучнистой росы чувствителен к атмосферным загрязнениям. На это указывают работы ряда авторов, в которых показано, что в условиях техногенного загрязнения развитие грибов, в том числе и возбудителя мучнистой росы, ингибируется [12–14].

В последние годы отмечено появление мучнистой росы на сирени венгерской (рис. 3).

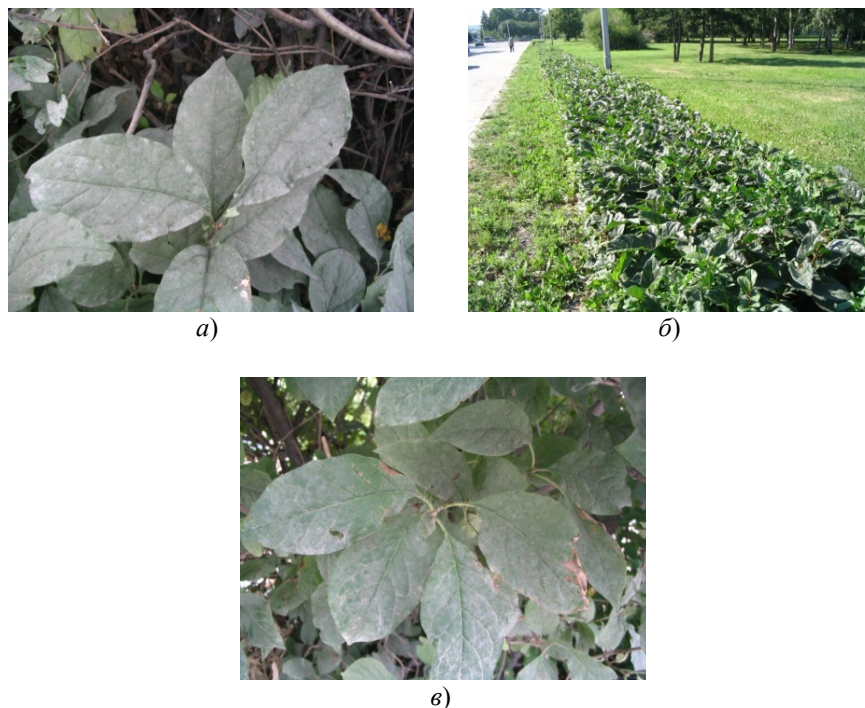


Рис. 3. Признаки поражения листьев мучнистой росой сирени венгерской:
а – Новосибирск 27.07.06; б – Барнаул 27.07.08; в – Томск 16.08.07

Исследованиями авторов данной статьи доказано, что в условиях Сибири гриб стабильно образует большое количество клейстотециев [18]. При этом в ряде европейских стран патоген *E. syringae* редко формирует плодовые тела и распространяется, преимущественно, в анаморфной стадии [15–17]. Имеются сведения об экспансии в Европу азиатского *K*-типа возбудителя мучнистой росы, связанной в том числе с интродукцией сирени [19]. Так, молекулярный анализ 139 образцов мучнисто-росяных грибов рода *Syringa*, собранных в Северной Америке, Европе и Азии, выявил наличие двух типов патогенов (*K*- и *S*-типы), трудно отличающихся по морфологическим признакам. При этом отмечается, что *K*-тип характеризуется обильным образованием клейстотециев и преобладает в Центральной Азии, а *S*-тип – формирует очень скудное сумчатое плодоношение и распространен в Европе. Исследователи Сико с соавторами [19] указывают на продвижение азиатского *K*-типа в Европу в конце прошлого века и постепенное вытеснение им *S*-типа (рис. 4).



Рис. 4. Распространение К-типа и S-типа мучнисто-росяных грибов на сирени

По мнению авторов, именно этим можно объяснить разницу в развитии анаморфы и телеморфы мучнисто-росяного гриба в Сибири и Европе.

Патоген *Heterosporium syringae* вызывает бурую пятнистость листьев (гетероспориоз) и обнаружен в посадках сирени обыкновенной и венгерской в арборетуме и на урбанизированных территориях г. Новосибирска. Болезнь проявлялась в начале августа, ежегодно. Распространение и интенсивность заболевания достигало пика уже во второй декаде августа при благоприятных условиях (повышенная влажность воздуха и умеренно теплая погода).

Зафиксированы различные варианты проявления заболевания (рис. 5). Фитопатоген формировал пепельного, бурого или темно-бурого цвета с широкой темно-коричневой каймой пятна вытянутой (реже округлой) формы вдоль жилок или по краям листа. Часто некротическая ткань в центре пятна светлела. Конидиеносцы пучками, простые, изогнутые, в нижней части немного утолщенные, $43\text{--}92 \times 4\text{--}7$ мкм, оливково-коричневые. Конидии овальные (удлиненно-яйцевидные), вначале бесцветные, затем коричневые, с 0–3 перегородками, $10\text{--}22 \times 8,2$ мкм, мелкощетинистые. Гриб характеризуется обильным открытым спороношением с обеих сторон листа, что способствует быстрому его распространению воздушно-капельным путем и усилению вредоносности заболевания в короткие сроки. При сильном поражении пораженные листья засыхают. Ослабление растений, вызванное фитопатогеном, отражается на активности и продолжительности цветения в следующем году.

Микромицет *Septoria syringae*, вызывающий септориоз листьев, обнаружен в посадках сортовой сирени обыкновенной, в основном в арборетумах Института садоводства имени Лисавенко, ЦСБС СО РАН и Института леса имени В. Н. Сукачева.

Заболевание проявлялось ежегодно с обеих сторон листа, в виде слегка охряно-желтых с темной каймой пятен различной формы (рис. 6, а, б). Пикниды разбросанные, приплюснутые, образовывались на пятнах на верхней стороне листа, $61,39\text{--}87,86$ мкм в диаметре, открывающиеся широким отверсти-

ем. Ткань оболочки пикниды паренхиматическая, состоящая из широких охряных клеток. Конидии цилиндрические, палочковидные, на обоих концах закругленные, прямые или слегка изогнутые, с одной неясной перегородкой, $18,52\text{--}24,21 \times 1,3\text{--}2,7$ мкм (рис. 6, в, г). При благоприятных условиях распространение и интенсивность болезни достигали максимума уже к концу июля, вызывая полное опадение листьев. Гриб зимовал на опавших листьях.



Рис. 5. Признаки поражения листьев сирени обыкновенной возбудителем *Heterosporium syringae*

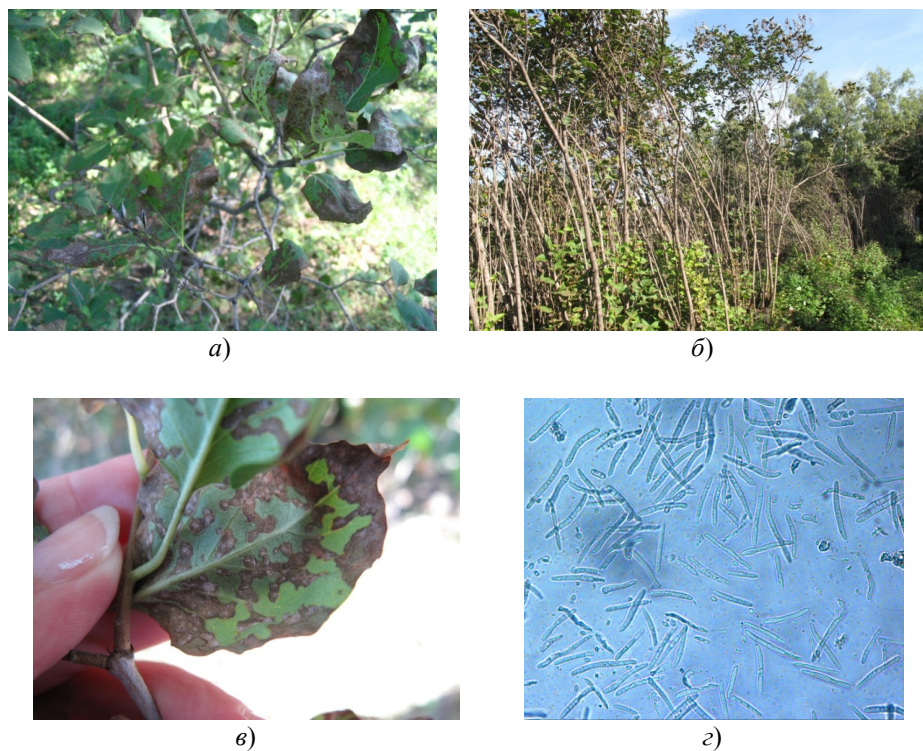


Рис. 6. Развитие септориоза листьев на сирени обыкновенной:

а – Институт Леса имени В. Н. Сукачева 24.08.07;
б – Институт садоводства имени Лисавенко 08.08.10;
в – пикниды на листе; г – споры гриба

Аскохитоз листьев (патоген *Ascochyta syringae*) обнаружен в коллекции сортовых сиреней Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Данное заболевание появилось на указанной территории в последние годы и проявляется периодически. На верхней стороне листьев фиксировались угловатые, светло-коричневые пятна, окаймленные коричневым ободком. В центре пятен формируются пикниды, шаровидные, блестящие, выступающие на поверхности пораженной ткани, 88–125,0 × 150,0–176 мкм в диаметре, с округлым устьищем до 26,5 мкм. Споры бесцветные, эллипсоидальные, цилиндрические с закругленными концами, одноклеточные или с перегородкой 9,9–13,95 × 4,5–5,4 мкм (рис. 8). Пораженные листья желтеют и усыхают. Развитие заболевания наблюдалось в августе-сентябре.



Рис. 8. Микромицет *Ascochyta syringae*:
а – поражение листьев; б – спороношение гриба

Микромицет *Leptoxylum fumago* развивался на листьях и побегах сирени в конце июля – начале августа. Листья и побеги покрывались черным «сажистым» налетом, что приводило к резкому сокращению ассимиляционной поверхности листьев, снижению декоративности растений и, как следствие, ослаблению растений. Нередко совместно с фумаго развивались виды рода *Stemphylium* Wallr.

Ежегодно в городских посадках и периодически в арборетумах на сирени обнаруживали сапротрофные грибы *A. alternata*, *C. herbarum*, которые формировали свое спороношение вблизи структур грибов *H. syringae* или *L. fumago*, усиливая при этом развитие болезней. Отмечается, что массовое развитие сапротрофных грибов становится одним из источников формирования патоконкомплекса сиреней в условиях Сибири, поскольку процесс адаптации сапротрофных грибов к питанию на живых растениях в природе осуществляется достаточно широко [20–22].

В отличие от сирени обыкновенной и венгерской на сирени амурской (*S. amurensis*) в течение 15 лет исследований не выявлено листовых патогенов в условиях Сибири, хотя в естественном ареале вида (Дальний Восток) на нем отмечен целый комплекс микромицетов, которые ежегодно вызывают сильное развитие болезней (*Erysiphe syringae* Schwein. (син. *Microsphaera jaczewskii* U. Braun.), *Phyllosticta syringae* West., *Septoria syringae* Sacc. & Speg.) [23, 24]. Этот факт еще раз подтверждает мысль о том, при интродукции

в новых эколого-географических условиях на растениях формируется определенный состав возбудителей заболеваний, отличный от ареала произрастания культуры (естественных мест обитания).

Многими авторами отмечено, что большинство агрессивных чужеродных видов, в том числе и фитопатогенов, зачастую не представляют опасность в своем регионе, так как поражаемые ими виды растений часто более устойчивы, чем виды интродуцированные или они находятся под контролем естественных врагов [25–29].

Изучение динамики патогенной микобиоты древесных растений в Сибири позволило выявить основные источники ее формирования: переход возбудителей заболеваний с аборигенных растений на интродуценты; перенос патогенов вместе с растениями-интродуцентами на новые территории; переход сапротрофных грибов к факультативному паразитизму; освоение грибами новых питающих растений из близких родов [30]. Авторами данной статьи установлено, что в условиях Сибири формирование патогенной микобиоты сирени осуществляется преимущественно двумя путями: перенос патогенов вместе с растениями-интродуцентами и переход сапротрофных грибов к факультативному паразитизму.

Для сохранения биоразнообразия и поддержания декоративности коллекции растений необходимо сдерживать распространение и развитие фитопатогенов. При этом большое значение имеет уточнение жизненного цикла грибов в конкретных условиях. Авторскими исследованиями установлено, что в сибирском регионе грибок *Erysiphe syringae* может развиваться по полному и сокращенному циклам.

Летом на экзофитной грибнице формируются конидии (анаморфная стадия) патогена, которые в течение всего вегетационного периода растений дают несколько генераций, вызывая новые заражения листьев и побегов. По полному циклу развития грибок во второй половине вегетации формирует клейстотеции (телеморфная стадия), которые зимуют на опавшей листве. На следующий год весной из плодовых тел выходят аски с аскоспорами, которые заражают молодые, распускающиеся листья. По сокращенному циклу зимовка патогена может проходить в виде покоящегося мицелия в почках зараженных побегов, на что указывают ряд авторов [31, 32].

Изучение циклов развития отдельных заболеваний сирени, распространенности и вредоносности заболевания позволяет научно обоснованно применять фундаментальные и оперативные методы защиты растений. Среди фундаментальных методов особое значение принадлежит профилактическим, в том числе агротехническим мероприятиям. В частности, проведенные авторами исследования указывают на необходимость проведения обязательной осенней уборки листвы, которая содержит в себе значительный запас инфекции. В борьбе с пятнистостями листьев уборку опавшей листвы необходимо проводить осенью, а не ранней весной. Следует ограничивать постоянную стрижку кустарников, которая вызывает усиление развития болезней. В связи с этим сирень рекомендуется ограниченно использовать в бордюрных посадках. Особое внимание требуется обращать на фитосанитарное состояние посадочного материала. К сожалению, в отдельных случаях, при обновлении посадок в ландшафтных объектах городов, которое активно ведется в последнее время, используются саженцы с признаками заболеваний.

Таким образом, проведенные многолетние исследования свидетельствуют о необходимости дальнейшего мониторинга возбудителей болезней сирени в коллекциях арборетумов Сибири и урбанизированной среде, что позволит проследить динамику видового состава патогенов, изменения в их циклах развития, установить их экологические ниши, обосновать мероприятия для ограничения распространения и вредоносности фитопатогенов и поддержания биоразнообразия коллекций.

Библиографический список

1. **Коропачинский, И. Ю.** Очередные задачи интродукции древесных растений в Азиатской России / И. Ю. Коропачинский, Т. Н. Встовская, М. А. Томошевич // Сибирский экологический журнал. – 2011. – Т. 18, № 2. – С. 147–170. (**Koropachinskii, I. Yu.** Immediate tasks of introduction of woody plants in Asian Russia / I. Yu. Koropachinskii, T. N. Vstovskaya, M. A. Tomoshevich // Contemporary Problems of Ecology. – 2011. – Т. 4, № 2. – С. 107–125).
2. **Лунева, З. С.** Сирень / З. С. Лунева. – Москва : Агропромиздат, 1989.
3. **Келдыш, М. А.** Болезни и вредители сирени / М. А. Келдыш, О. Н. Червякова // Защита и карантин растений. – 1998. – № 4. – С. 58–61.
4. **Стрекалов, И. Ф.** Сирень / И. Ф. Стрекалов, Н. И. Потапова. – Москва : Фитон+, 2002.
5. **Иванова, О. В.** Фитосанитарное состояние коллекций цветочно-декоративных культур Никитского ботанического сада / О. В. Иванова // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. – 2018. – Т. 147.
6. **Pikovskiy, M. Y.** Pathogenic microflora of Syringa L. plants / M. Y. Pikovskiy, O. V. Kolesnichenko, V. I. Melnyk, S. M. Hrysiuk // Биоресурсы и природопользование. – 2019. – Т. 11, № 1-2. – С. 26–33.
7. **Томошевич, М. А.** Сопряженный анализ арборифлоры и патогенной микобиоты г. Новосибирска / М. А. Томошевич, Е. В. Банаев // Вестник ИрГСХА. – 2011. – Вып. 44, ч. 1. – С. 144–151.
8. **Томошевич, М. А.** О закономерностях структуры комплексов патогенных микромицетов листьев древесных растений в урбэко системах Сибири / М. А. Томошевич, Е. В. Банаев // Сибирский экологический журнал. – 2013. – Т. XX, № 4. – С. 515–522. (**Tomoshevich, M. A.** Concerning Regularities in the Structure of Pathogenic Micromycetes on Leaves of Woody Plants in Urban Ecosystems of Siberia / M. A. Tomoshevich, E. V. Banaev // Contemporary Problems of Ecology. – 2013. – Vol. 6, № 4. – P. 396–401. – DOI 10.1134/S1995425513040124).
9. **Хохряков, М. К.** Методические указания по экспериментальному изучению фитопатогенных грибов / М. К. Хохряков. – Ленинград : Изд-во ВИЗР, 1976. – 65 с.
10. **Дудка, И. А.** Методы экспериментальной микологии : справочник / И. А. Дудка, С. П. Вассер. – Киев : Наукова думка, 1982. – 550 с.
11. Методы определения болезней и вредителей сельскохозяйственных растений / пер. с нем. К. В. Попковой, В. А. Шмыгли. – Москва : Агропромиздат, 1987. – 224 с.
12. **Grzywacz, A.** The impact of industrial air pollutants on the occurrence of several important pathogenic fungi of forest trees in Poland / A. Grzywacz, J. Wazny // Eur. J. For. Pathol. – 1973. – Vol. 3. – P. 129–141.
13. **Гордиенко, П. В.** Антропогенное воздействие на развитие грибных болезней леса / П. В. Гордиенко, М. В. Горленко // Микология и фитопатология. – 1987. – Т. 21, вып. 4. – С. 377–386.
14. **Югасова, Г.** Результаты изучения микофлоры городских насаждений / Г. Югасова // Бюллетень Главного ботанического сада. – 1992. – Вып. 165. – С. 64–71.
15. **Braun, U.** The powdery mildews (Erysiphales) of Europe / U. Braun. – Jena ; Stuttgart ; New York : G. Fisher, 1995. – 337 p.

16. **Савинцева, З. Д.** Мучнисторосяные грибы Кабардино-Балкарии / З. Д. Савинцева // Новости систематики низших растений. – Ленинград : Наука, 1983. – Т. 20. – С. 101–106.
17. **Стефанович, А. И.** Мучнисто-росяные грибы Белоруссии, развивающиеся в конидиальной стадии / А. И. Стефанович // Ботаника. – 1983. – Вып. 25. – С. 184–188.
18. **Томошевич, М. А.** Болезни сирени в насаждениях городов Сибири / М. А. Томошевич, И. Г. Воробьева // Защита и карантин растений. – 2010. – № 5. – С. 51.
19. Molecular evidence in support of recent migration of a powdery mildew fungus on *Syringa* spp. into Europe from East Asia / Y. Seko, A. Bolay, L. Kiss, V. Heluta, B. Grigaliunaite, S. Takamatsu // Plant Pathology. – 2008. – Vol. 57. – P. 243–250.
20. **Горленко, С. В.** Формирование микофлоры интродуцированных растений : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Горленко С. В. – Минск, 1974. – 53 с.
21. **Валиева, Б. Г.** Микобиота и основные болезни растений-интродуцентов ботанических садов, парков Казахстана / Б. Г. Валиева. – Алматы : Онер, 2009. – 352 с.
22. **Воробьева, И. Г.** Сравнительный анализ патогенных микромицетов древесных растений в урбанизированной среде г. Новосибирска. Ч. 1. Скверы и парки / И. Г. Воробьева, М. А. Томошевич // Научные ведомости Белгородского государственного университета. – 2011. – Вып. 14/1, № 3 (98). – С. 100–104.
23. **Бункина, И. А.** Микофлора и грибные болезни зеленых насаждений городов и поселков Дальнего Востока / И. А. Бункина, Э. З. Коваль, Е. С. Нелен. – Владивосток, 1971. – 78 с.
24. **Коваль, Э. З.** Грибные болезни древесных и кустарниковых пород в городах Приморья / Э. З. Коваль // Бюллетень Главного ботанического сада. – 1960. – Вып. 37. – С. 85–92.
25. **Anagnostakis, S. L.** Chestnut blight: the classical problem of an introduced pathogen / S. L. Anagnostakis // Mycologia. – 1987. – Vol. 79. – P. 23–37.
26. **Kenis, M.** How can alien species inventories and interception data help us prevent insect invasions? / M. Kenis, W. Rabitsch, M.-A. Auger-Rozenberg, A. Roques // Bull. Entomol. Res. – 2007. – Vol. 97. – P. 489–502.
27. **Tomoshevich, M.** Foliar fungal pathogens of European woody plants in Siberia: an early warning of potential threats? / M. Tomoshevich, N. Kirichenko, K. Holmes, M. Kenis // Forest Pathology. – 2013. – Vol. 43, № 5. – P. 345–359. – DOI 10.1111/efp.12036.
28. **Brasier, C. M.** Rapid evolutionary changes in a globally invading fungal pathogen (Dutch elm disease) / C. M. Brasier, K. W. Buck // Biol. Invasions. – 2013. – P. 223–233.
29. **Ижевский, С. С.** Инвазия азиатских насекомых-фитофагов в европейскую часть России / С. С. Ижевский // Защита и карантин растений. – 2013. – № 9. – С. 35–39.
30. **Tomoshevich, M. A.** Interrelations between Alien and Native Foliar Fungal Pathogens and Woody Plants in Siberia / M. A. Tomoshevich // Contemporary Problems of Ecology. – 2019. – Vol. 12, № 6. – P. 642–657. – DOI 10.1134/S1995425519060143.
31. **Власов, А. А.** Возбудители мучнистой росы дуба в европейской части СССР / А. А. Власов // Труды института леса. – Москва, 1954. – Т. XVI. – С. 144–177.
32. Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Т. 2. Аскомицеты: Эризифальные, клавиципитальные, гелоциальные / отв. ред. З. М. Азбукина. – Ленинград : Наука, 1991. – 394 с.

References

1. Koropachinskiy I. Yu., Vstovskaya T. N., Tomoshevich M. A. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* [Siberian ecological journal]. 2011, vol. 18, no. 2, pp. 147–170. [In Russian]
2. Luneva Z. S. *Siren'* [Lilac (*Syringa*)]. Moscow: Agropromizdat, 1989. [In Russian]

3. Keldysh M. A., Chervyakova O. N. *Zashchita i karantin rasteniy* [Plant protection and quarantine]. 1998, no. 4, pp. 58–61. [In Russian]
4. Strekalov I. F., Potapova N. I. *Siren'* [Lilac (Syringa)]. Moscow: Fiton+, 2002. [In Russian]
5. Ivanova O. V. *Sbornik nauchnykh trudov Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* [Proceedings of the State Nikitsky Botanical Gardens]. 2018, vol. 147. [In Russian]
6. Pikovskyi M. Y., Kolesnichenko O. V., Melnyk V. I., Hrysiuk S. M. *Bioresursy i prirodopol'zovanie* [Bioresources and nature management]. 2019, vol. 11, no. 1-2, pp. 26–33. [In Russian]
7. Tomoshevich M. A., Banaev E. V. *Vestnik IrGSKhA* [Bulletin of Irkutsk State Agrarian University named after A. A. Ezhevsky]. 2011, iss. 44, part 1, pp. 144–151. [In Russian]
8. Tomoshevich M. A., Banaev E. V. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* [Siberian ecological journal]. 2013, vol. XX, no. 4, pp. 515–522. [In Russian]
9. Khokhryakov M. K. *Metodicheskie ukazaniya po eksperimental'nomu izucheniyu fitopatogennykh gribov* [Guidelines for the experimental study of phytopathogenic fungi]. Leningrad: Izd-vo VIZR, 1976, 65 p. [In Russian]
10. Dudka I. A., Vasser S. P. *Metody eksperimental'noy mikologii: spravochnik* [Experimental mycology methods: a handbook]. Kiev: Naukova dumka, 1982, 550 p. [In Russian]
11. *Metody opredeleniya bolezney i vreditel'nykh sel'skokhozyaystvennykh rasteniy* [Methods for determining diseases and pests of agricultural plants]; transl. from Germ. by K. V. Popkova, V. A. Shmygli. Moscow: Agropromizdat, 1987, 224 p. [In Russian]
12. Grzywacz A., Wazny J. *Eur. J. For. Pathol.* 1973, vol. 3, pp. 129–141.
13. Gordienko P. V., Gorlenko M. V. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and phytopathology]. 1987, vol. 21, iss. 4, pp. 377–386. [In Russian]
14. Yugasova G. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada* [Bulletin of Moscow Botanical Garden]. 1992, iss. 165, pp. 64–71. [In Russian]
15. Braun U. *The powdery mildews (Erysiphales) of Europe*. Jena; Stuttgart; New York: G. Fisher, 1995, 337 p.
16. Savintseva Z. D. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy* [Lower plant taxonomy news]. Leningrad: Nauka, 1983, vol. 20, pp. 101–106. [In Russian]
17. Stefanovich A. I. *Botanika* [Botany]. 1983, iss. 25, pp. 184–188.
18. Tomoshevich M. A., Vorob'eva I. G. *Zashchita i karantin rasteniy* [Plant protection and quarantine]. 2010, no. 5, p. 51. [In Russian]
19. Seko Y., Bolay A., Kiss L., Heluta V., Grigaliunaite B., Takamatsu S. *Plant Pathology*. 2008, vol. 57, pp. 243–250.
20. Gorlenko S. V. *Formirovanie mikoflory introdutsirovannykh rasteniy: avtoref. dis. d-ra biol. nauk* [Formation of mycoflora of introduced plants: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. Minsk, 1974, 53 p. [In Russian]
21. Valieva B. G. *Mikobiota i osnovnye bolezni rasteniy-introdutsentov botanicheskikh sadov, parkov Kazakhstana* [Mycobiota and main diseases of introduced plants of botanical gardens, parks of Kazakhstan]. Almaty: Oner, 2009, 352 p. [In Russian]
22. Vorob'eva I. G., Tomoshevich M. A. *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Belgorod State University]. 2011, iss. 14/1, no. 3 (98), pp. 100–104. [In Russian]
23. Bunkina I. A., Koval' E. Z., Nelen E. S. *Mikoflora i gribnye bolezni zelenykh nasazhdeniy gorodov i poselkov Dal'nego Vostoka* [Microflora and fungal diseases of green spaces of cities and villages of the Far East]. Vladivostok, 1971, 78 p. [In Russian]
24. Koval' E. Z. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada* [Bulletin of Moscow Botanical Garden]. 1960, iss. 37, pp. 85–92.
25. Anagnostakis S. L. *Mycologia* [Mycology]. 1987, vol. 79, pp. 23–37.

26. Kenis M., Rabitsch W., Auger-Rozenberg M.-A., Roques A. *Bull. Entomol. Res.* 2007, vol. 97, pp. 489–502.
27. Tomoshevich M., Kirichenko N., Holmes K., Kenis M. *Forest Pathology*. 2013, vol. 43, no. 5, pp. 345–359. DOI 10.1111/efp. 12036.
28. Brasier C. M., Buck K. W. *Biol. Invasions*. 2013, pp. 223–233.
29. Izhevskiy S. S. *Zashchita i karantin rasteniy* [Plant protection and quarantine]. 2013, no. 9, pp. 35–39. [In Russian]
30. Tomoshevich M. A. *Contemporary Problems of Ecology*. 2019, vol. 12, no. 6, pp. 642–657. DOI 10.1134/S1995425519060143.
31. Vlasov A. A. *Trudy instituta lesa* [Proceedings of the Forest Institute]. Moscow, 1954, vol. XVI, pp. 144–177. [In Russian]
32. *Nizshie rasteniya, griby i mokhoobraznye sovetskogo Dal'nego Vostoka. Griby. T. 2. Askomitsety: Erizifal'nye, klavitsipital'nye, gelotsial'nye* [Lower plants, mushrooms and bryophytes of the Soviet Far East. Mushrooms. Volume 2. Ascomycetes: Erycephalic, clavipital, gelocial]. Execut. ed. Z. M. Azbukina. Leningrad: Nauka, 1991, 394 p. [In Russian]

Томошевич Мария Анатольевна

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, лаборатория дендрологии, Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук (Россия, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101)

E-mail: arysa9@mail.ru

Tomoshevich Mariya Anatol'evna

Doctor of biological sciences, leading researcher, laboratory dendrology, Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (101 Zolotodolinskaya street, Novosibirsk, Russia)

Воробьева Ирина Геннадьевна

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, лаборатория дендрологии, Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук (Россия, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101)

E-mail: vorobig@ngs.ru

Vorob'eva Irina Gennad'evna

Doctor of biological sciences, leading researcher, laboratory dendrology, Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (101 Zolotodolinskaya street, Novosibirsk, Russia)

Образец цитирования:

Томошевич, М. А. Взаимоотношения растений рода *Syringa* и фитопатогенов в условиях Сибири / М. А. Томошевич, И. Г. Воробьева // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2020. – № 4 (32). – С. 54–66. – DOI 10.21685/2307-9150-2020-4-6.

УДК 631.415

DOI 10.21685/2307-9150-2020-4-7

Н. П. Неведров, Г. И. Смицкая

ВЛИЯНИЕ ОБРАБОТКИ ЗАГРЯЗНЕННЫХ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ ПОЧВ УДОБРЕНИЕМ-СОРБЕНТОМ НА АНАТОМИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РОСТА ГАЗОННЫХ ТРАВ¹

Аннотация.

Актуальность и цели. Загрязнение почв городских экосистем тяжелыми металлами угнетает рост газонных трав, что приводит к ухудшению их привлекательности. Авторами проведено исследование влияния применения технологий детоксикации загрязненных тяжелыми металлами почв на анатомо-морфологические показатели роста газонных трав.

Материалы и методы. В ходе лабораторного опыта исследованы изменения морфологических и анатомических параметров надземных органов газонных трав (райграс пастбищный, овсяница красная, мятлик луговой) при выращивании на загрязненном свинцом (34 ПДК) и кадмием (1,4 ПДК) урбаноземе, а также при обработке почвы удобрением-сорбентом, полученным на основе природного материала – глины келловоя (вскрышные породы Михайловского рудника) в различных дозах: 9; 18; 36 т/га.

Результаты. Влияние антропогенных загрязнителей (Pb и Cd) (21 сут) на вегетацию газонных трав в условиях лабораторного опыта не привело к статистически значимым изменениям таких морфометрических параметров надземных органов газонных злаков, как длина побега и площадь листовой пластинки. Загрязнение почв свинцом и кадмием, а также обработка почвы удобрением-сорбентом оказали значимое влияние на продукцию биомассы газонными травами. Действие удобрения-сорбента приводит к стимулированию газообмена и транспирации в растениях. Количество устьиц на листовых пластинках газонных трав при обработке почвы удобрением-сорбентом увеличивалось на 45,7–68,2 %. Изменение мезоструктуры листа (количество устьиц на единицу площади листовой пластинки) газонных трав является более индикативным параметром для определения степени загрязнения окружающей среды Pb и Cd, чем морфометрические характеристики побега.

Выводы. Удобрение-сорбент не только обеспечивало закрепление тяжелых металлов (ТМ) в почве, но и способствовало формированию в растениях защитных механизмов от избыточной их аккумуляции. Использование мезо-

¹ Работа выполнена при частичной поддержке гранта Фонда содействия инновациям, программа «УМНИК», договор (соглашение) № 15096ГУ/2020.

© Неведров Н. П., Смицкая Г. И., 2020. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

структурного подхода позволяет оценить пределы толерантности растений к загрязнению среды обитания, выявить влияние загрязнений ТМ и различных доз удобрения-сорбента на анатомо-морфологическом уровне. Внесение удобрения-сорбента в загрязненный свинцом и кадмием урбанозем позволяет повысить эффективность газообмена и транспирации газонных трав злаковых культур в 2–3,3 раза.

Ключевые слова: газонная трава, глина келловая, удобрение-сорбент, тяжелые металлы, урбаноземы.

N. P. Nevedrov, G. I. Smitskaya

THE IMPACT OF FERTILIZING SORBENT TREATMENT OF SOILS POLLUTED WITH HEAVY METALS ON ANATOMIC AND MORPHOLOGICAL GROWTH PROPERTIES OF TURFGRASS

Abstract.

Background. Heavy metal soil pollution of urban ecosystems inhibits the growth of lawn grasses, which leads to a deterioration in their attractiveness. We have carried out a research that focuses on the influence of heavy metals soil pollution and the use of technologies for their detoxification on the anatomical and morphological indicators of the growth of lawn grasses.

Materials and methods. In the course of the laboratory experiment, the change in the morphological and anatomical parameters of the aboveground organs of lawn grasses (*Lolium perenne*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*) were investigated during the treatment of urban soil polluted by Pb (34 MAC) and Cd (1,4 MAC) with a fertilizer-sorbent based on natural material – Callovian clays (overburden of the Mikhailovsky mine) in doses: 9; 18; 36 t/ha.

Results. The influence of anthropogenic pollutants (Pb and Cd) during 21 days of growing lawn grasses under laboratory conditions did not lead to statistically significant changes in such morphometric parameters of aboveground organs of lawn grasses as shoot length and leaf blade area. Soil pollution by Pb and Cd, as well as soil treatment with a fertilizer-sorbent, had a significant impact on biomass production by lawn grasses. The action of the fertilizer-sorbent stimulates gas exchange and transpiration in plants. The number of stomata on the leaf blades of lawn grasses when the soil was treated with a fertilizer-sorbent increased by 45,7–68,2 %. The change in the mesostructure of the leaf (the number of stomata per unit area of the leaf blade) of lawn grasses is a more indicative parameter for determining the degree of environmental pollution by Pb and Cd than the morphometric characteristics of the shoot.

Conclusions. Fertilizer-sorbent not only ensured the fixation of HMs in the soil, but also contributed to the formation of protective mechanisms in plants against their excessive accumulation. The use of the mesostructural approach makes it possible to estimate the limits of plant tolerance to environmental pollution, to reveal the influence of HM pollution and various doses of fertilizer-sorbent at the anatomical and morphological level. Adding a fertilizer-sorbent to urban soil polluted by Pb and Cd makes it possible to increase the efficiency of gas exchange and transpiration of lawn grasses by 2–3,3 times.

Keywords: lawn grass, clay Callovian, fertilizer is a sorbent, heavy metals, urbanozem.

Введение

Загрязнение почв тяжелыми металлами (ТМ) является одной из приоритетных экологических проблем современности. Особенно остро данная проблема касается почв урбанизированных территорий, где хозяйственная деятельность человека интенсивно трансформирует почвенный покров. Загрязнение почв ТМ характерно как для мегаполисов и крупных промышленных центров, так и для малых провинциальных городов России [1–6]. Например, результаты санитарно-гигиенического мониторинга почв города Курска свидетельствовали о повышении содержания валовых форм Pb, Cd, Zn и Cu в почвах г. Курска на 13–34 % [6]. На фоне несбалансированного природопользования в рамках городских территорий можно наблюдать истощенность почвенных геохимических барьеров, что, в свою очередь, способствует резкому увеличению массовых концентраций подвижных форм ТМ в почвах. Так, в Курске среднее содержание подвижных форм свинца в почвах мониторинговых объектов за последние годы возросло на 93 %, кадмия – на 50 %, цинка – на 9,5 %, меди – на 55,5 % [6].

Рост концентраций подвижных форм ТМ создает угрозу наступления экологического риска в сопредельных компонентах окружающей среды (воды, растения), а также весьма затрудняет возможность сохранения биологического разнообразия городских экосистем. При загрязнении почв ТМ угнетается процесс вегетации растений, как дикорастущих видов в различных растительных ассоциациях, так и культур, используемых в ландшафтном дизайне [7–9]. Газоны – неотъемлемая часть урболандшафтов. Они широко используются в общем ландшафтно-декоративном оформлении парков и скверов, где служат фоном для размещения древесно-кустарниковых и декоративных растений, а также самостоятельно оформляют зеленые городские пространства. При вегетации в загрязненных ТМ почвах или грунтах газоны теряют эстетическую привлекательность. Внесение в почву удобрений-сорбентов, способных нивелировать токсичное действие ТМ, позволит повысить экологическую устойчивость почв и снизит риск возникновения стресса у газонных трав. Целью исследования являлось исследование анатомо-морфологических показателей роста и развития газонных трав в условиях обработки городских загрязненных тяжелыми металлами почв удобрением-сорбентом.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования являлись газонные растения – набор семян злаковых культур: райграс пастбищный 40 %, овсяница красная 35 %, мятлик луговой 20 %, а также загрязненная свинцом городская почва (урбанозем на основе чернозема выщелоченного среднесуглинистого).

В ходе лабораторного опыта в пластиковые контейнеры размером $20 \times 15 \times 6$ см³ помещалась техногенно загрязненная свинцом (1087 мг/кг) и кадмием (2,86 мг/кг) почва массой 0,3 кг. Для снижения токсичности свинца в почвах в других вариантах экспериментов применялось удобрение-сорбент на основе природного материала – глина келловей (вскрышные породы КМА) в дозах: 1,5; 3 и 6 г на сосуд. В качестве контроля использовалась незагрязненная почва без внесенного сорбента и техногенно загрязненная почва

(урбанозем) без внесенного сорбента. В каждый контейнер высевалось по 3 г смеси семян газонных трав. Опыт проводился в четырехкратной повторности.

Вегетация растений продолжалась 21 сут, после истечения которых у растений исследовались морфологические признаки (длина проростков, площадь листовой пластинки, сырая и сухая биомасса надземных органов) и анатомическая структура листа (число устьиц на единицу поверхности листовой пластинки). Статистическая обработка данных производилась с применением средств пакета Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Анализ данных, полученных в ходе вегетационного опыта, позволил выявить существенные различия некоторых морфометрических и анатомических показателей исследуемых газонных растений при их выращивании в необработанной и обработанной удобрением-сорбентом почве, загрязненной свинцом и кадмием.

Влияние антропогенных загрязнителей (Pb и Cd) не приводило к статистически значимым изменениям таких морфометрических параметров надземных органов газонных злаков, как длина побега и площадь листовой пластинки. Высокий уровень загрязнения урбанозема свинцом (34 ПДК) не приводил к отчетливому резко угнетающему рост газонных трав эффекту. По-видимому, это связано с тем, что на данной стадии индивидуального развития растений злаковых трав (ювенильная стадия) загрязнение не сказывается на исследуемых параметрах (рис. 1).

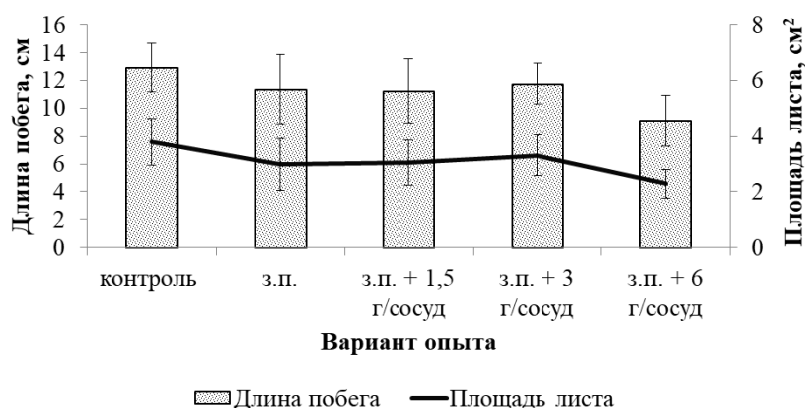


Рис. 1. Влияние загрязнений тяжелыми металлами (ТМ) и различных доз удобрения-сорбента на длину проростков и площадь листьев газонных трав: контроль – незагрязненная почва; загрязненная почва – техногенно загрязненная почва (ТМ); з.п. + 1,5 г/сосуд – техногенно загрязненная почва и сорбент 1,5 г/сосуд; з.п. + 3 г/сосуд – техногенно загрязненная почва и сорбент 3 г/сосуд; з.п. + 6 г/сосуд – техногенно загрязненная почва и сорбент 3 г/сосуд

Однако стоит отметить, что небольшое угнетение роста растений – уменьшение длины побега и площади листовой пластинки – все-таки происходит в варианте опыта с техногенно загрязненной почвой + 6 г/сосуд удобрения-сорбента. По-видимому, утяжеление гранулометрического состава,

вызванного внесением глины келловей в дозе 36 т/га, сказалось на водоудерживающей способности и аэрации почвы.

Загрязнение почв исследуемыми элементами и обработка почвы удобрением-сорбентом оказывало значимое влияние на продукцию биомассы газонными травами. Так, показатель сырой биомассы в варианте опыта с загрязненной свинцом и кадмием почвой оставался неизменным по отношению к контролю. В вариантах опыта с обработкой загрязненной почвы удобрением-сорбентом количество сырой биомассы снижалось на 41,5–60,3 % (рис. 2).

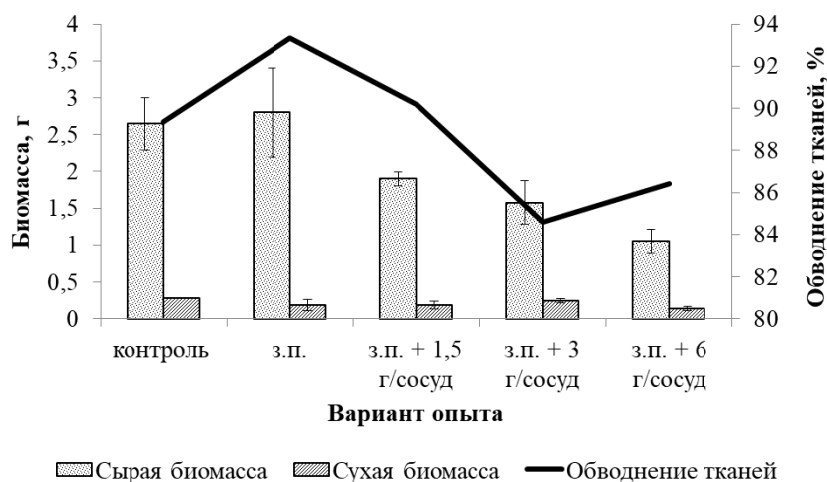


Рис. 2. Влияние загрязнений тяжелыми металлами (ТМ) и различных доз удобрения-сорбента на накопление сырой и сухой массы растениями газонных трав: контроль – незагрязненная почва; загрязненная почва – техногенно загрязненная почва (ТМ); з.п. + 1,5 г/сосуд – техногенно загрязненная почва и сорбент 1,5 г/сосуд; з.п. + 3 г/сосуд – техногенно загрязненная почва и сорбент 3 г/сосуд; з.п. + 6 г/сосуд – техногенно загрязненная почва и сорбент 3 г/сосуд

Полученные значения показателя сухой массы газонных трав показали, что наибольшее накопление биомассы отмечалось в контрольном варианте с незагрязненной почвой. Показатель абсолютно сухой массы надземной части газонных трав при загрязнении почв тяжелыми металлами снижался на 14,2–49,8 % относительно незагрязненного контроля. При обработке загрязненного урбанозема удобрением-сорбентом в дозе 3 г/сосуд показатель сухой массы газонных трав значимо ($p < 0,05$) возрастал на 30,6 % относительно загрязненного ТМ урбанозема без обработки удобрением-сорбентом и достигал значений сухой массы растений контрольного варианта с чистой почвой. Показатель обводнения тканей надземной части газонных трав заметно снижался в вариантах опыта с обработкой почвы удобрением-сорбентом, следовательно, доля сухой биомассы растений газонных трав увеличивалась. Это можно объяснить высоким содержанием элементов минерального питания растений во вносимой в почву в качестве удобрения-сорбента глине келловей (K_2O – 3,3 %, P_2O_5 – 0,5 %, $N_{общ}$ – 0,3 %, $Fe_{общ}$ – 3,9 %).

Обобщая результаты, можно отметить, что техногенное загрязнение урбанозема свинцом и кадмием оказывало неоднозначное влияние на изучае-

мые морфометрические параметры растений злаковых (газонных трав). Наиболее отзывчивым к загрязнению свинцом морфометрический показатель являлся показатель сухой массы надземной части растений газонных трав, который в перспективе можно использовать в качестве индикатора угнетения газонных трав первые 20 дней их вегетации.

Количество устьиц на единицу площади листовой пластинки является индикативным параметром для определения степени загрязнения окружающей среды свинцом и кадмием. В большинстве случаев под влиянием промышленных загрязнений в значительной степени изменяются размеры устьиц. Как правило, количество устьиц, формируемых у растений в условиях загрязнения почв ТМ, отличается от растений вегетирующих на незагрязненных почвах. К тому же количественные значения этого показателя могут варьировать как в сторону его увеличения, так и в сторону уменьшения [10]. Имеются данные, подтверждающие тот факт, что число устьиц может определяться концентрацией тяжелых металлов в почве, так как, по-видимому, содержание ТМ в почве может являться лимитирующим фактором [11].

Полученные авторами данные свидетельствуют о том, что загрязнение тяжелыми металлами приводит к снижению количества устьиц на 47,5 % по сравнению с контрольным вариантом (незагрязненная почва) (рис. 3). Это также доказывает показатель обводнения тканей газонных трав (см. рис. 2), который значительно выше в варианте опыта с техногенно загрязненным урбаноземом, чем в контрольном варианте, что, определенно, связано со снижением интенсивности транспирации.

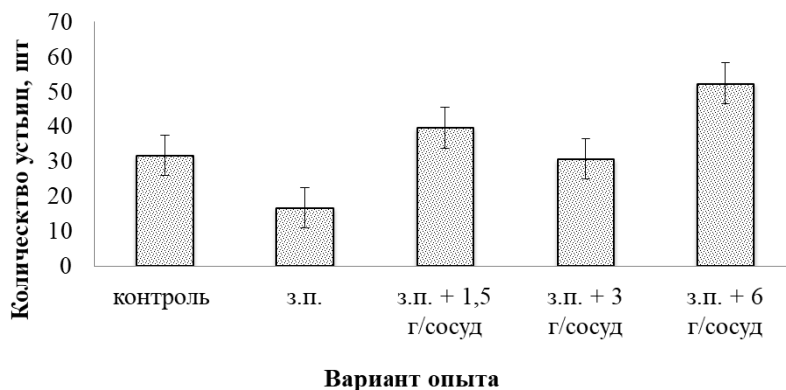


Рис. 3. Влияние загрязнений тяжелыми металлами (ТМ) и различных доз удобрения-сорбента на количество сформированных устьиц: контроль – незагрязненная почва; загрязненная почва – техногенно загрязненная почва (ТМ);

з.п. + 1,5 г/сосуд – техногенно загрязненная почва и сорбент 1,5 г/сосуд;

з.п. + 3 г/сосуд – техногенно загрязненная почва и сорбент 3 г/сосуд;

з.п. + 6 г/сосуд – техногенно загрязненная почва и сорбент 3 г/сосуд

Действие удобрения-сорбента может опосредованно приводить к стимулированию изменений интенсивности газообмена и транспирации в растениях. Количество устьиц на листовых пластинках газонных трав при обработке почвы удобрением-сорбентом увеличивалось на 45,7–68,2 %. Следовательно, на данной стадии онтогенеза исследуемых растений удобрение-сор-

бент повышает их толерантность к загрязнению почв свинцом и кадмием, препятствуя поступлению угнетающих доз, что, вероятно, стимулирует работу биологических барьеров, препятствующих поступлению исследуемых тяжелых металлов в корни и побеги растений. Максимальное количество устьиц (52,3 шт./на единицу поверхности листа) отмечалось в варианте с дозой внесения сорбента 6 г/сосуд, что на 65,5 выше, чем при выращивании в незагрязненной почве.

Удобрение-сорбент обеспечивало закрепление доступных для растений форм ТМ в почве [12]. Из полученных в ходе исследования данных можно предположить, что увеличение количества устьиц на листовых пластинках компенсирует уменьшение площади листьев, что подтверждается значением коэффициента корреляции Пирсона ($r = -0,55$). Такой механизм будет обеспечивать протекание процессов газообмена и транспирации в экстремальных условиях «ураганного» загрязнения почвы свинцом (34 ПДК).

Установлена тесная корреляционная связь между количеством устьиц на единицу площади листовой пластинки и дозой внесенного сорбента ($r = 0,87$). Однофакторный дисперсионный анализ показал, что учитываемый фактор (внесение сорбента в загрязненные ТМ почвы) определял 96 % ($R^2 = 0,89$, $P < 0,01$) изменчивости признака (количество устьиц) и лишь 3,08 % варьирования признака приходилось на долю неучтенных факторов.

Использование мезоструктурного подхода позволяет оценить пределы толерантности растений к загрязнению среды обитания, выявить влияние загрязнений ТМ и различных доз удобрения-сорбента на анатомо-морфологическом уровне. Стоит отметить, что дозу удобрения-сорбента необходимо подбирать исходя из свойств почв и особенностей загрязнения. Удобрение-сорбент на основе вскрышной породы морского происхождения Михайловского железорудного бассейна КМА (глины келловей) способствует закреплению ионов ТМ на твердой и магнитной фазах почв, что будет ограничивать миграцию ТМ в сопредельные среды и препятствовать их накоплению в трофических цепях.

Заключение

1. Техногенное загрязнение урбанозема свинцом и кадмием не оказывало значимого влияния на длину и площадь листьев газонных трав (злаковых) и угнетало накопление биомассы растениями. При обработке почв различными дозами сорбента удастся увеличить сухую массу и накопление растениями органических и минеральных элементов на 30,6 %.

2. Загрязнение урбанозема свинцом и кадмием приводит к уменьшению количества устьиц у газонных трав (злаковых).

3. Количество устьиц является более индикативным параметром для определения экологического состояния растений и условий их произрастания, степени загрязнения окружающей среды, чем классические морфометрические параметры (длина побега и биомасса).

4. Внесение удобрения-сорбента в загрязненный свинцом и кадмием урбанозем позволяет повысить эффективность газообмена и транспирации газонных трав злаковых культур в 2–3,3 раза.

Библиографический список

1. **Безуглова, О. С.** Урбопочвоведение : учебник / О. С. Безуглова, С. Н. Горбов, И. В. Морозов, Д. Г. Неvidомская ; Южный федеральный университет. – Ростов-на-Дону, 2012. – 264 с.
2. **Водяницкий, Ю. Н.** Тяжелые металлы и металлоиды в почвах / Ю. Н. Водяницкий. – Москва : Почвенный ин-т имени В. В. Докучаева РАСХН, 2008. – 164 с.
3. **Водяницкий, Ю. Н.** Загрязнение почв тяжелыми металлами : монография / Ю. Н. Водяницкий, Д. В. Ладонин, А. Т. Савичев. – Москва : Тип. Россельхозакадемии, 2012. – 306 с.
4. **Дубовик, В. Д.** Содержание тяжелых металлов в почве промышленно-активной зоны г. Курска / В. Д. Дубовик, С. Ю. Сердюков // Известия Юго-Западного государственного университета. – 2014. – № 1 (52). – С. 34–40.
5. **Корчагина, И. В.** Оценка загрязнения городских почв тяжелыми металлами с учетом профильного распределения их объемных концентраций : дис. ... канд. биол. наук / Корчагина И. В. – Москва, 2014. – 145 с.
6. **Nevedrov, N. P.** The Relationship between Bulk and Mobile Forms of Heavy Metals in Soils of Kursk / N. P. Nevedrov, E. P. Protsenko, I. V. Glebova // Eurasian Soil Science. – 2018. – Vol. 1. – P. 125–132.
7. Platinum and heavy metal concentration levels in urban soils of Naples (Italy) / M. Angelone, G. Armiento, D. Cinti, R. Somma, A. Trocciola // Fresenius Environmental Bulletin. – 2002. – Vol. 11. – P. 432–436.
8. **Baker, A. J. M.** The possibility of in situ heavy metal decontamination of polluted soil using crops of metal-accumulating plants / A. J. M. Baker, S. P. Mearns, G. M. D. Sidioli, R. D. Reeves // Resour. Conser. Recycl. – 1994. – Vol. 11. – P. 41–49.
9. Cadmium toxicity in plants and role of mineral nutrients in its alleviation / N. Iqbal, A. Masood, R. Iqbal, M. Khan, S. Syeed, N. A. Khan // Amer. J. Plant Sci. – 2012. – Vol. 3. – P. 1476–1489.
10. **Аминева, К. З.** Эколого-биологическая характеристика дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях техногенного загрязнения (на примере Уфимского промышленного центра) : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Аминева К. З. – Уфа, 2016. – 164 с.
11. **Крохалева, В. К.** Эпидермальный комплекс Березы бородавчатой (*BETULA VERRUCOSA*) в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами / В. К. Крохалева // Международный школьный научный вестник. – 2017. – № 5. – С. 5.
12. **Неведров, Н. П.** Иммунизирующая способность глины келловея по отношению к свинцу в загрязненном урбаноземе собственно / Н. П. Неведров, Г. И. Смицкая // AUDITORIUM. – 2019. – № 4 (24). – URL: https://api-mag.kursksu.ru/media/pdf/Smitskaya_Nevedrov_STAT_Ya_glina_kelloveya_1.pdf

References

1. Bezuglova O. S., Gorbov S. N., Morozov I. V., Nevidomskaya D. G. *Urbopochvovedenie: uchebnik* [Urban soil science: a textbook]; Yuzhnyy federal'nyy universitet. Rostov-on-Don, 2012, 264 p. [In Russian]
2. Vodyanitskiy Yu. N. *Tyazhelye metally i metalloidy v pochvakh* [Heavy metals and metalloids in soils]. Moscow: Pochvennyy in-t imeni V. V. Dokuchaeva RASKhN, 2008, 164 p. [In Russian]
3. Vodyanitskiy Yu. N., Ladonin D. V., Savichev A. T. *Zagryaznenie pochv tyazhelymi metallami: monografiya* [Soil contamination with heavy metals: a monograph]. Moscow: Tip. Rossel'khozakademii, 2012, 306 p. [In Russian]
4. Dubovik V. D., Serdyukov S. Yu. *Izvestiya Yugo-Zapadnogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of the Southwest State University]. 2014, no. 1 (52), pp. 34–40. [In Russian]

5. Korchagina I. V. *Otsenka zagryazneniya gorodskikh pochv tyazhelymi metallami s uchetom profil'nogo raspredeleniya ikh ob'emnykh kontsentratsiy: dis. kand. biol. nauk* [Assessment of pollution of urban soils with heavy metals, taking into account the profile distribution of their volume concentrations: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow, 2014, 145 p. [In Russian]
6. Nevedrov N. P., Protsenko E. P., Glebova I. V. *Eurasian Soil Science*. 2018, vol. 1, pp. 125–132.
7. Angelone M., Armiento G., Cinti D., Somma R., Trocciola A. *Fresenius Environmental Bulletin*. 2002, vol. 11, pp. 432–436.
8. Baker A. J. M., Mearns R. S., Sidoli G. M. D., Reeves R. D. *Resour. Conser. Recycl.* 1994, vol. 11, pp. 41–49.
9. Iqbal N., Masood A., Iqbal R., Khan M., Syeed S., Khan N. A. *Amer. J. Plant Sci.* 2012, vol. 3, pp. 1476–1489.
10. Amineva K. Z. *Ekologo-biologicheskaya kharakteristika duba chereshchatogo (Quercus robur L.) v usloviyakh tekhnogennoy zagryazneniya (na primere Ufimskogo promyshlennogo tsentra): dis. kand. biol. nauk: 03.02.08* [Ecological and biological characteristics of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in conditions of technogenic pollution (on the example of the Ufa industrial center): dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences: 03.02.08]. Ufa, 2016, 164 p. [In Russian]
11. Krokhalova V. K. *Mezhdunarodnyy shkol'nyy nauchnyy vestnik* [International School Scientific Bulletin]. 2017, no. 5, p. 5. [In Russian]
12. Nevedrov N. P., Smitskaya G. I. *AUDITORIUM*. 2019, no. 4 (24). Available at: https://api-mag.kursku.ru/media/pdf/Smitskaya_Nevedrov_STAT_Ya_glina_kelloveya_1.pdf

Неведров Николай Петрович

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра биологии и экологии, Курский
государственный университет (Россия,
г. Курск, ул. Радищева, 33)

E-mail: 9202635354@mail.ru

Nevedrov Nikolay Petrovich

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of biology and
ecology, Kursk State University
(33 Radishcheva street, Kursk, Russia)

Смицкая Галина Игоревна

студентка, Курский государственный
университет (Россия, г. Курск,
ул. Радищева, 33)

E-mail: budakovag@mail.ru

Smitskaya Galina Igorevna

Student, Kursk State University
(33 Radishcheva street, Kursk, Russia)

Образец цитирования:

Неведров, Н. П. Влияние обработки загрязненных тяжелыми металлами почв удобрением-сорбентом на анатомические и морфологические показатели роста газонных трав / Н. П. Неведров, Г. И. Смицкая // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2020. – № 4 (32). – С. 67–75. – DOI 10.21685/2307-9150-2020-4-7.

СОДЕРЖАНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНАХ ГАЗОННЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЫ

Аннотация.

Актуальность и цели. Изучение суммарного содержания фенольных соединений в вегетативных органах газонных растений, растущих в районах с разным уровнем загрязнения среды, позволяет обнаружить сдвиги в физиолого-биохимических процессах в ходе онтогенеза растений в изменяющейся среде, установить механизмы их экологической устойчивости и выявить возможности регулирования условий создания качественных газонных покрытий.

Материалы и методы. Изучались газонные растения (*Trifolium repens* L. и *Poa pratensis* L.) в трех возрастных состояниях: виргинильные (v), средневозрастные генеративные (g₂) и субсенильные (ss). Анализировались пробы, взятые в чистой, среднезагрязненной и загрязненной зонах города Йошкар-Олы Республики Марий Эл. Суммарное содержание фенольных соединений в растительных объектах определяли фотоколориметрическим методом с применением реактива Фолина – Денисова.

Результаты. В вегетативных органах газонных растений (клевер ползучий, мятлик луговой), растущих в районах с разным уровнем загрязнения среды, определяли суммарное содержание фенольных соединений. Усиление загрязнения среды вызывало увеличение содержания фенольных соединений в листьях и корнях газонных растений. В листьях *T. repens* и *P. pratensis* от виргинильного до генеративного состояния этот показатель увеличивался с последующим падением в субсенильном состоянии во всех зонах исследования. В корнях газонных растений, произрастающих в районах с различной антропогенной нагрузкой, наблюдалась иная картина, т.е. происходило постепенное увеличение содержания фенольных соединений от виргинильных растений к субсенильным. В целом более высокое содержание фенолов в вегетативных органах было характерно для особей клевера ползучего по сравнению с особями мятлика лугового.

Выводы. На суммарное содержание фенольных соединений в вегетативных органах газонных растений оказывают влияние видовые особенности, онтогенетическое состояние, а также состояние условий окружающей среды. Повышенное содержание фенолов наблюдалось в листьях виргинильных и генеративных особей исследуемых газонных растений во всех местообитаниях, тогда как у субсенильных особей клевера ползучего и мятлика лугового, наоборот, показатели в корнях были выше, чем в листьях. По мере усиления загрязнения среды наблюдалось увеличение содержания фенольных соединений в вегетативных органах газонных растений, что, в свою очередь, способствует увеличению устойчивости вида в неблагоприятных и стрессовых условиях среды. Поскольку фенолы, являясь компонентами антиоксидантной системы, играют важную роль защитных барьеров на пути негативных средовых факторов.

Ключевые слова: мятлик луговой, клевер ползучий, онтогенез, городская среда, загрязнение, фенольные соединения.

M. G. Polovnikova, O. L. Voskresenskaya

THE CONTENT OF PHENOLIC COMPOUNDS IN VEGETATIVE ORGANS OF LAWN PLANTS UNDER CONDITIONS OF URBANIZED ENVIRONMENT

Abstract.

Background. The study of the total content of phenolic compounds in the vegetative organs of lawn plants growing in areas with different levels of environmental pollution makes it possible to detect shifts in physiological and biochemical processes during plant ontogenesis in a changing environment, to establish the mechanisms of their ecological stability and to reveal the possibilities of regulating the conditions for creating high-quality lawn coverings.

Materials and methods. Lawn plants (*Trifolium repens* L. and *Poa pratensis* L.) were studied in three age states: virginal (v), middle-aged generative (g2), and sub-senile (ss). Samples taken in clean, moderately polluted and polluted areas of the city of Yoshkar-Ola of the Republic of Mari El were analyzed. The total content of phenolic compounds in plant objects was determined by the photocolorimetric method using the Folin – Denisov reagent.

Results. In the vegetative organs of lawn plants (*Trifolium repens*, *Poa pratensis*) growing in areas with different levels of environmental pollution, the total content of phenolic compounds was determined. The increase in environmental pollution caused an increase in the content of phenolic compounds in the leaves and roots of lawn plants. In the leaves of *T. repens* and *P. pratensis*, this parameter increased from virginal to generative state, followed by a decrease in the sub-senile state in all study zones. In the roots of lawn plants growing in areas with different anthropogenic load, a different picture was observed, that is, there was a gradual increase in the content of phenolic compounds from virginal to sub-senile plants. In general, a higher content of phenols in vegetative organs was characteristic of individuals of creeping clover in comparison with individuals of meadow bluegrass.

Conclusions. The total content of phenolic compounds in the vegetative organs of lawn plants is influenced by species characteristics, ontogenetic state, as well as the state of environmental conditions. An increased content of phenols was observed in the leaves of virginal and generative individuals of the studied lawn plants in all habitats, while in sub-senile individuals of creeping clover and meadow bluegrass, on the contrary, indicators in the roots were higher than in the leaves. As the pollution of the environment increased, an increase in the content of phenolic compounds in the vegetative organs of lawn plants was observed, which, in turn, contributes to an increase in the resistance of the species under unfavorable and stressful environmental conditions. Since phenols, being components of the antioxidant system, play an important role as protective barriers against negative environmental factors.

Keywords: *Poa pratensis*, *Trifolium repens*, ontogenesis, urban environment, pollution, phenolic compounds.

Введение

Большинство видов растений в процессе существования в урбанизированных экосистемах адаптировались к действию антропогенных факторов. Результатом этого являются изменения, появляющиеся в ходе развития растений.

Ответной реакцией растений на воздействие стрессовых средовых факторов служит усиление генерации активных форм кислорода (АФК) в их клетках [1–13]. Для снижения избыточного накопления АФК в клетках функционирует антиоксидантная система (АОС), включающая в себя ферментативные и неферментативные компоненты [2, 9, 10, 14–18].

В группу неферментативных компонентов АОС входят фенольные соединения, которые являются универсальными компонентами растительной ткани. Они играют существенную роль в процессах фотосинтеза, дыхания, роста, развития, репродукции и иммунитета растений [14, 15]. Кроме того, фенольные соединения являются важным звеном в работе АОС, поскольку они обладают сильными акцепторными свойствами: участвуют в связывании ионов тяжелых металлов в устойчивые комплексы, лишая их каталитического действия; хинонные формы фенолов могут взаимодействовать с белками, вызывая их дубление; служат акцепторами образующихся при аутоокиссации свободных радикалов и тем самым обрывают свободнорадикальные цепи [9, 14–16, 18]. Антиоксидантные свойства фенолов, их способность гасить свободнорадикальные реакции играют важную роль в антимутагенных процессах, способствуя уменьшению опасности образования генетических изменений [9, 14–16].

На сегодняшний день имеется достаточно большой материал относительно химической структуры фенольных соединений, их биосинтеза, а также внутриклеточной локализации и регуляции этого процесса [9, 14–16]. Невзирая на это, имеющиеся на сегодняшний день данные о роли фенольных соединений в жизни растений остаются еще неполными и противоречивыми, что связано с многообразием этих соединений [14–16]. Кроме того, большинство вопросов о вкладе фенольных соединений в защиту растений от ряда неблагоприятных факторов внешней среды, в частности в условиях урбанизированной среды, остается не до конца исследованными.

В то же время изучение данной проблемы является весьма актуальным, поскольку многие виды растений в ходе своего онтогенеза в урбанизированной среде часто сталкиваются с губительным действием антропогенных факторов. К их числу относятся и газонные растения (мятлик луговой, клевер ползучий), которые являются важным элементом в формировании городского ландшафта. Поэтому изучение адаптации газонных растений к факторам городской среды за счет накопления фенольных соединений является важной задачей экологической физиологии растений, позволяющей обнаружить сдвиги в физиолого-биохимических процессах в ходе онтогенеза растений в изменяющейся среде, установить механизмы их экологической устойчивости и выявить возможности регулирования условий создания качественных газонных покрытий.

Материалы и методы

В качестве объектов изучения были взяты газонные растения двух семейств: мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), являющийся плотнодерновинно-длиннокорневищным многолетним травянистым растением (семейство Poaceae), и клевер ползучий (*Trifolium repens* L.), относящийся к стержнекорневым многолетним травянистым растениям (семейство Fabaceae).

В онтогенезе этих растений выделяют четыре периода и десять возрастных состояний: латентный (семена), прегенеративный (проростки, ювенильные, имматурные, виргинильные растения), генеративный (молодые, средневозрастные, старые генеративные растения) и постгенеративный (субсенильные, сенильные растения) [19]. В ходе работы были изучены растения трех возрастных состояний: виргинильные (v), средневозрастные генеративные (g₂) и субсенильные (ss). Онтогенетические состояния растений устанавливали на основе признаков-маркеров: форма и размер листовой пластинки, ветвление побеговой и корневой систем [19].

Анализировались растительные пробы, взятые в трех районах города Йошкар-Олы (Республика Марий Эл) с различной степенью загрязнения окружающей среды: чистом (ООПТ «Сосновая роща»), среднезагрязненном (парк имени XXX-летия ВЛКСМ) и загрязненном (АО «Завод Искож»). Градация районов по степени загрязненности основывалась на данных химического анализа атмосферного воздуха и почвы, проведенного нами на базе филиала Центра лабораторного анализа и технических измерений по Республике Марий Эл, а также были использованы данные государственных докладов о состоянии окружающей природной среды Республики Марий Эл.

В каждом районе исследования закладывали по десять площадок размером 1 м², на которых впоследствии отбирали по 5–10 растений трех онтогенетических состояний для дальнейших лабораторных исследований.

Для анализа суммарного содержания фенольных соединений в вегетативных органах газонных растений брали сырую навеску растительного материала массой 2 г, которая заливалась 96 °-м этанолом и кипятилась на водяной бане с обратным холодильником 10 мин. После этого спирт сливали, навеску растирали и многократно промывали этанолом в воронке Бюхнера. Раствор, полученный в ходе этих процедур, фильтровали. Исследуемый раствор (6,3 мл) состоял из 1 мл экстракта, 0,3 мл реактива Фолина – Денисова и 5 мл 20 %-го раствора карбоната натрия. Оптическую плотность раствора устанавливали при длине волны 730 нм [9, 20]. Суммарное содержание фенольных соединений определяли по калибровочной кривой, построенной по хлорогенной кислоте.

Содержание фенольных веществ рассчитывали по формуле

$$x = \frac{a \cdot V \cdot p \cdot 100}{n},$$

где a – содержание фенольных соединений, определяемое по калибровочному графику, мг · мл⁻¹; V – объем спиртовой вытяжки, мл; p – степень разведения; n – масса навески, г.

Суммарное содержание фенольных соединений в вегетативных органах газонных растений выражалось в миллиграммах на грамм сырой массы (мг · г⁻¹) [20].

Результаты и обсуждение

В ходе исследования содержания фенольных соединений в листьях газонных растений обнаружено, что высокие его показатели были выявлены у особей клевера ползучего, для которых по сравнению с особями мятлика

лугового отмечено повышенное содержание фенолов в чистой и среднезагрязненной зонах (рис. 1). При этом максимальное содержание фенольных веществ в листьях отмечено у средневозрастных генеративных растений. Показатели у особей данной онтогенетической группы были выше на 29–30 % по сравнению с генеративными растениями мятлика лугового.

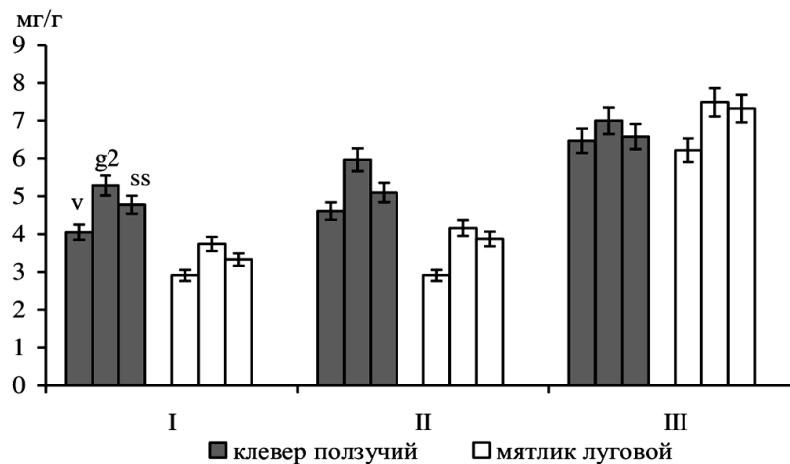


Рис. 1. Содержание фенольных соединений в листьях клевера ползучего и мятлика лугового:

v – виргинильные растения; g₂ – средневозрастные генеративные растения, ss – субсенильные растения; I – чистый район; II – среднезагрязненный район; III – загрязненный район

В исследуемых районах низкие значения содержания фенолов были характерны для виргинильных особей (см. рис. 1). При этом минимальные показатели выявлены для особей мятлика лугового, которые в 1,4 раза были ниже показателей клевера ползучего. Содержание фенольных соединений у субсенильных особей исследуемых видов в среднезагрязненном районе было выше на 0,32–0,54 мг/г по сравнению с чистой зоной. Однако эти данные были ниже значений ($p < 0,05$), характерных для генеративных особей, и выше показателей ($p < 0,05$) виргинильных особей как в чистом, так и в среднезагрязненном районе.

Повышение уровня загрязнения среды вызвало увеличение содержания фенольных соединений в листьях исследуемых видов (см. рис. 1). При этом у особей *P. pratensis* наблюдалось повышение этого показателя в 1,2 раза по сравнению с таковыми по *T. repens*. Максимальные значения содержания фенольных соединений были выявлены у генеративных растений обоих видов (7–7,49 мг · г⁻¹). Далее по убыванию значения показателей располагались субсенильные (6,58–7,32 мг · г⁻¹) и виргинильные (6,22–6,47 мг · г⁻¹) особи. Если сравнивать с контрольными образцами, то максимальное увеличение значений содержания фенолов в листьях было характерно для v- и ss-особей мятлика лугового (2,1–2,2 раза соответственно), а у растений клевера ползучего таких же онтогенетических состояний оно составило 1,4–1,6 раза ($p < 0,05$). Генеративные растения *T. repens* и *P. pratensis* в загрязненной зоне имели более низкие значения показателя по сравнению с контролем (в 1,3–1,9 раза) ($p < 0,05$).

Высокое содержание фенольных соединений в корнях было характерно для субсенильных особей изученных газонных растений во всех исследованных районах (рис. 2). При этом в чистом районе наибольшее количество фенолов в корнях было отмечено у ss-особей клевера ползучего – $5,3 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$. По мере усиления антропогенной нагрузки на среду отмечалось возрастание содержания фенольных соединений на $1,7\text{--}1,9 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ($p < 0,05$).

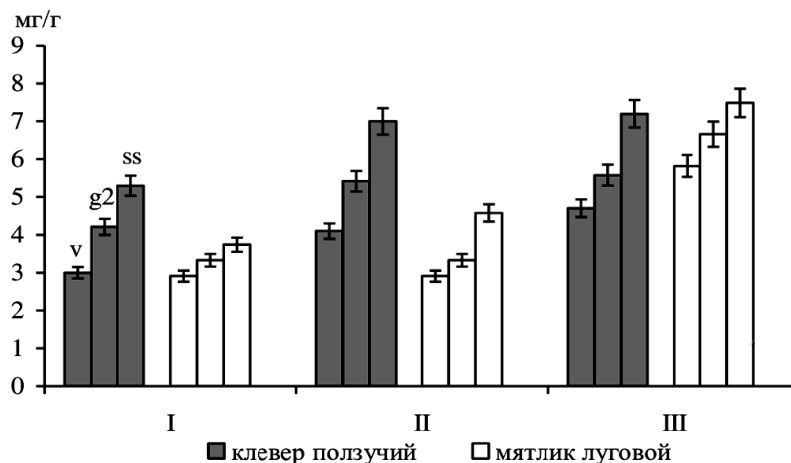


Рис. 2. Содержание фенольных соединений в корнях клевера ползучего и мятлика лугового:

v – виргинильные растения; g₂ – средневозрастные генеративные растения; ss – субсенильные растения; I – чистый район; II – среднезагрязненный район; III – загрязненный район

Низкими значениями показателя изученного вещества в корнях характеризовались виргинильные растения *T. repens* во всех местообитаниях по сравнению с другими онтогенетическими состояниями (см. рис. 2). При этом содержание фенольных соединений в среднезагрязненном и загрязненном районах у v-особей клевера ползучего увеличилось на 26–36 % ($p < 0,05$) по сравнению с чистой зоной.

Значения исследованного параметра в корнях генеративных особей клевера ползучего были выше показателей, характерных для виргинильных растений, но ниже, чем у субсенильных особей (см. рис. 2). Также самые низкие показатели выявлены для контрольного района ($4,21 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$), а усиление загрязнения среды вызвало увеличение в содержании фенольных соединений на $1,2\text{--}1,4 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ($p < 0,05$).

У мятлика лугового в исследованных районах наблюдалось возрастание значений содержания фенолов в ряду от виргинильных растений к субсенильным (см. рис. 2). При этом в чистом и среднезагрязненном районах значения содержания фенольных соединений не имели статистических различий ($p < 0,05$). В промышленном районе по сравнению с контролем у v-особей показатели возросли на $2,91 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, g₂-особей – на $3,33 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ и ss-особей – на $3,75 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ($p < 0,05$).

Сравнение содержания фенольных соединений в корнях *P. pratensis* с данными по *T. repens* показало, что в чистой и среднезагрязненной зонах

у *T. repens* показатели выше в 1,2–1,4 и 1,4–1,6 раза соответственно, тогда как в загрязненном районе, наоборот – показатели у *P. pratensis* в 1,2 раза превышают значения таковых у *T. repens* (см. рис. 2).

В целом при анализе полученных данных было установлено, что повышенное содержание фенолов наблюдается в листьях виргинильных и генеративных особей клевера ползучего и мятлика лугового во всех районах исследования. У субсенильных особей обоих исследованных видов, наоборот, показатели в корнях выше, чем в листьях (см. рис. 1, 2).

Заключение

Анализ содержания фенольных соединений в газонных растениях позволил выявить, что увеличение загрязнения окружающей среды приводит к возрастанию содержания фенольных соединений в вегетативных органах газонных растений в ходе индивидуального развития. Наибольшие показатели были установлены для особей *T. repens*, у которых как в условно чистой зоне, так и в местообитаниях с разной степенью антропогенной нагрузки наблюдалось высокое содержание фенолов по сравнению с *P. pratensis*. Максимальное содержание фенольных веществ в надземных органах (листьях) было отмечено у генеративных растений, тогда как в корнях самая высокая концентрация была характерна для субсенильных особей. Аналогичная тенденция наблюдалась у особей мятлика лугового в содержании фенольных соединений в вегетативных органах в разных условиях произрастания: в листьях максимум показателя приходился на генеративные особи, а в корнях – на субсенильные.

В литературных источниках имеются сведения о связи накопления фенольных соединений с возрастом растений. По мнению М. Н. Запрометова, биосинтез фенольных соединений в молодых листьях идет интенсивнее по сравнению с взрослыми сформировавшимися листьями [15]. В листьях субсенильных особей происходило уменьшение количества фенольных соединений, что может быть связано либо с расщеплением фенольных соединений на отдельные фрагменты, либо с оттоком их в виде гликозидов в подземные органы. Это подтверждают данные динамики фенольных соединений в подземных органах. Высокое содержание фенолов в листьях по сравнению с корнями, возможно, объясняется и тем, что синтез фенольных соединений связан с хлоропластами, в которых существуют два пути их образования: шикиматный (из фенилаланина) и ацетатно-малонатный (через ацетил-СоА) [14].

Кроме того, полученные результаты позволяют предположить, что с усилением негативного воздействия на окружающую среду в клетках растений развивается окислительный стресс, усиливается перекисное окисление липидов в мембранах и в результате увеличивается концентрация фенольных соединений, т.е. происходит активация неферментативной антиоксидантной защиты.

Фенолы выполняют роль низкомолекулярных антиоксидантов, защищающих клетки от последствий окислительного стресса, развивающегося под действием антропогенных факторов [9]. Обладая высокой реакционной активностью, благодаря наличию в структуре ароматических колец и свободных гидроксильных групп они способны с легкостью вступать в свободно-радикальные реакции и связывать активные формы кислорода и перекисные радикалы, образующиеся в клетках при стрессовых воздействиях [14, 15].

Данная функция фенольных соединений при действии неблагоприятных факторов среды имеет большое значение в первую очередь для листьев, которые наиболее подвержены окислительному стрессу по сравнению с другими органами. Причиной этому служат хлоропласты, которые наряду с митохондриями являются основными местами образования перекиси водорода и других высокореакционных форм кислорода [5–7]. В связи с этим накопление фенольных соединений именно в надземной части может занимать важное место в антиоксидантной системе растений. Кроме того, эти соединения могут выступать в качестве субстратов для вакуолярной пероксидазы и совместно с ней участвовать в системе защиты клеток от активных форм кислорода [9, 15].

Следовательно, аккумуляция фенольных веществ под воздействием стресс-факторов обеспечивает устойчивость вида, поскольку эти соединения являются важными защитными барьерами от неблагоприятных факторов среды (химических, механических, термических, биологических) [15, 16, 18].

Исследование активности низкомолекулярных компонентов (фенольных соединений) антиоксидантной системы защиты вносит существенный вклад в изучение механизмов адаптационных возможностей растений, изучение экологической устойчивости растительных организмов в урбанизированных фитоценозах, позволяет оценить воздействие неблагоприятных средовых факторов, а также спрогнозировать последствия негативного воздействия.

Библиографический список

1. **Bolwell, G. P.** Mechanisms for the Generation of Reactive Oxygen Species in Plant Defense – a Broad Perspective / G. P. Bolwell // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* – 1997. – Vol. 51. – P. 347–366.
2. **Mitteler, R.** Oxidative Stress, Antioxidants, and Stress Tolerance / R. Mittler // *Trends Sci.* – 2002. – Vol. 7. – P. 405–409.
3. **Apel, K.** Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction / K. Apel // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2004. – Vol. 55. – P. 373–399.
4. **Foyer, C. H.** Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context / C. H. Foyer // *Plant, Cell and Environment.* – 2005. – Vol. 28. – P. 1056–1071.
5. **Scandalios, J. G.** Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses / J. G. Scandalios // *Braz. J. Med. and Biol. Res.* – 2005. – Vol. 38, № 7. – P. 995–1014.
6. **Колупаев, Ю. Е.** Активные формы кислорода в растениях при действии стрессоров: образование и возможные функции / Ю. Е. Колупаев // *Вестник Харьковского национального аграрного университета.* – 2007. – Т. 3, № 12. – С. 6–26.
7. **Полесская, О. Г.** Растительная клетка и активные формы кислорода : учеб. пособие / О. Г. Полесская. – Москва : КДУ, 2007. – 140 с.
8. **Гарифзянов, А. Р.** Образование и физиологические реакции АФК в клетках растений / А. Р. Гарифзянов, Н. Н. Жуков, В. В. Иванищев // *Современные проблемы науки и образования.* – 2011. – Т. 49, № 2. – С. 161–183.
9. **Половникова, М. Г.** Эколого-физиологические особенности газонных растений на разных этапах онтогенеза в условиях городской среды : дис. ... канд. биол. наук / Половникова М. Г. – Нижний Новгород : Нижегородский государственный ун-т им. Н. И. Лобачевского, 2007. – 176 с.
10. **Половникова, М. Г.** Изменение активности компонентов системы антиоксидантной защиты и полифенолоксидазы у газонных растений на разных этапах онто-

- генеза в условиях городской среды / М. Г. Половникова, О. Л. Воскресенская // Физиология растений. – 2008. – Т. 55, № 5. – С. 777–785.
11. **Половникова, М. Г.** Содержание пероксидных группировок и потенциальная способность образования свободных радикалов газонными растениями в условиях городской среды / М. Г. Половникова, Е. Г. Половникова // Актуальные вопросы совершенствования технологии производства и переработки продукции сельского хозяйства: Мосоловские чтения : материалы Междунар. науч.-практ. конф. – Йошкар-Ола, 2010. – Вып. XII. – С. 86, 87.
 12. **Павловская, Н. Е.** Активные формы кислорода и апоптоз у пшеницы и гороха / Н. Е. Павловская // Сельскохозяйственная биология. – 2010. – № 1. – С. 51–55.
 13. **Демидчик, В. В.** Оксидативный стресс и ионные каналы растений / В. В. Демидчик // Труды БГУ. – 2013. – Т. 3, № 2. – С. 93.
 14. **Волынец, А. П.** Ароматические оксисоединения – продукты и регуляторы фотосинтеза / А. П. Волынец // Биохимия растений. – 1983. – Т. 2, № 2. – С. 157, 158.
 15. **Запрометов, М. Н.** Фенольные соединения. Распространение, метаболизм и их функции в растениях / М. Н. Запрометов. – Москва : Наука, 1993. – 272 с.
 16. **Полякова, Л. В.** Изменчивость фенольных соединений у некоторых травянистых и древесных растений от межпопуляционного до внутривидового уровня / Л. В. Полякова // Химия растительного сырья. – 2000. – № 1. – С. 121–129.
 17. **Минибаева, Ф. В.** Продукция супероксида и активность внеклеточной пероксидазы в растительных тканях при стрессе / Ф. В. Минибаева, Л. Х. Гордон // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 3. – С. 459–464.
 18. **Грибова, Н. Ю.** Антиоксидантная активность фенольных фракций экстрактов лекарственных растений / Н. Ю. Грибова // Вестник Донецкого университета. – 2008. – Т. 10, № 1. – С. 137–140.
 19. **Жукова, Л. А.** Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : Ланар, 1995. – 224 с.
 20. **Запрометов, М. Н.** Основы биохимии фенольных соединений / М. Н. Запрометов. – Москва : Высшая школа, 1968. – 213 с.

References

1. Bolwell G. P. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 1997, vol. 51, pp. 347–366.
2. Mittler R. *Trends Sci.* 2002, vol. 7, pp. 405–409.
3. Apel K. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2004, vol. 55, pp. 373–399.
4. Foyer S. H. *Plant, Cell and Environment.* 2005, vol. 28, pp. 1056–1071.
5. Scandalios J. G. *Braz. J. Med. and Biol. Res.* 2005, vol. 38, no. 7, pp. 995–1014.
6. Kolupaev Yu. E. *Vestnik Khar'kovskogo natsional'nogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of Kharkov National Agrarian University]. 2007, vol. 3, no. 12, pp. 6–26. [In Russian]
7. Polesskaya O. G. *Rastitel'naya kletka i aktivnye formy kisloroda: ucheb. posobie* [Plant cell and reactive oxygen species: a textbook]. Moscow: KDU, 2007, 140 p. [In Russian]
8. Garifzyanov A. R., Zhukov N. N., Ivanishchev V. V. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya* [Modern issues of science and education]. 2011, vol. 49, no. 2, pp. 161–183. [In Russian]
9. Polovnikova M. G. *Ekologo-fiziologicheskie osobennosti gazonnykh rasteniy na raznykh etapakh ontogeneza v usloviyakh gorodskoy sredy: dis. kand. biol. nauk* [Ecological and physiological features of lawn plants at different stages of ontogenesis in an urban environment: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Nizhniy Novgorod: Nizhegorodskiy gosudarstvennyy un-t im. N. I. Lobachevskogo, 2007, 176 p. [In Russian]
10. Polovnikova M. G., Voskresenskaya O. L. *Fiziologiya rasteniy* [Plant physiology]. 2008, vol. 55, no. 5, pp. 777–785. [In Russian]
11. Polovnikova M. G., Polovnikova E. G. *Aktual'nye voprosy sovershenstvovaniya tekhnologii proizvodstva i pererabotki produktsii sel'skogo khozyaystva: Mosolovskie chteniya*

- niya: materialy Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. [Topical issues of improving the technology of production and processing of agricultural products: Mosolovsky readings: proceedings of International scientific and practical conference]. Yoshkar-Ola, 2010, iss. XII, pp. 86, 87. [In Russian]
12. Pavlovskaya N. E. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* [Agricultural biology]. 2010, no. 1, pp. 51–55. [In Russian]
13. Demidchik V. V. *Trudy BGU* [Proceedings of Belorussian State University]. 2013, vol. 3, no. 2, p. 93. [In Russian]
14. Volynets A. P. *Biokhimiya rasteniy* [Plant biochemistry]. 1983, vol. 2, no. 2, pp. 157, 158. [In Russian]
15. Zaprometov M. N. *Fenol'nye soedineniya. Rasprostranenie, metabolism i ikh funktsii v rasteniyakh* [Phenolic compounds. Distribution, metabolism and their functions in plants]. Moscow: Nauka, 1993, 272 p. [In Russian]
16. Polyakova L. V. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya* [Chemistry of plant raw materials]. 2000, no. 1, pp. 121–129. [In Russian]
17. Minibaeva F. V., Gordon L. Kh. *Fiziologiya rasteniy* [Plant physiology]. 2003, vol. 50, no. 3, pp. 459–464. [In Russian]
18. Gribova N. Yu. *Vestnik Donetskogo universiteta* [Bulletin of Donetsk University]. 2008, vol. 10, no. 1, pp. 137–140. [In Russian]
19. Zhukova L. A. *Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy* [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: Lanar, 1995, 224 p. [In Russian]
20. Zaprometov M. N. *Osnovy biokhimii fenol'nykh soedineniy* [Basics of the biochemistry of phenolic compounds]. Moscow: Vysshaya shkola, 1968, 213 p. [In Russian]

Половникова Марина Григорьевна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра анатомии и спортивной
медицины, Кубанский государственный
университет физической культуры,
спорта и туризма (Россия, г. Краснодар,
ул. имени Буденного, 161)

E-mail: marinapmg@rambler.ru

Polovnikova Marina Grigor'evna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of anatomy
and sports medicine, Kuban State University
of Physical Culture, Sports and Tourism
(161 Budennogo street, Krasnodar, Russia)

Воскресенская Ольга Леонидовна

доктор биологических наук, профессор,
заведующий кафедрой экологии,
директор Института естественных наук
и фармации, Марийский государственный
университет (Россия, г. Йошкар-Ола,
ул. Осипенко, 60)

E-mail: voskres2006@rambler.ru

Voskresenskaya Ol'ga Leonidovna

Doctor of biological sciences, professor,
head of the sub-department of ecology,
Director of the Institute of Natural Sciences
and Pharmacy, Mari State University
(60 Osipenko street, Yoshkar-Ola, Russia)

Образец цитирования:

Половникова, М. Г. Содержание фенольных соединений в вегетативных органах газонных растений в условиях урбанизированной среды / М. Г. Половникова, О. Л. Воскресенская // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2020. – № 4 (32). – С. 76–85. – DOI 10.21685/2307-9150-2020-4-8.

Уважаемые читатели!

Для гарантированного и своевременного получения журнала **«Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки»** рекомендуем вам оформить подписку.

Журнал выходит 4 раза в год по тематике • биология.

Стоимость одного номера журнала – 500 руб. 00 коп.

Для оформления подписки через редакцию необходимо заполнить и отправить заявку в редакцию журнала: тел./факс (841-2) 36-84-87; E-mail: VolgaVuz@mail.ru

Подписку можно оформить по объединенному каталогу «Пресса России», тематические разделы: «Научно-технические издания. Известия РАН. Известия вузов», «Природа. Мир животных и растений. Экология», «Химия. Нефтехимия. Нефтегазовая промышленность». Подписной индекс – 70238.

ЗАЯВКА

Прошу оформить подписку на журнал «Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки» на 20__ г.

№ 1 – _____ шт., № 2 – _____ шт., № 3 – _____ шт., № 4 – _____ шт.

Наименование организации (полное) _____

ИНН _____ КПП _____

Почтовый индекс _____

Республика, край, область _____

Город (населенный пункт) _____

Улица _____ Дом _____

Корпус _____ Офис _____

ФИО ответственного _____

Должность _____

Тел. _____ Факс _____ E-mail _____

Руководитель предприятия _____

(подпись)

(ФИО)

Дата «____» _____ 20__ г.