**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
ЧИТИНСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ МЕДИЦИНСКАЯ АКАДЕМИЯ
МИНИСТЕРСТВА ЗДРАВООХРАНЕНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

Чистякова Н.С., Ларина Н.П., Пляскина И.Н.

ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ *STIPA KRYLOVII* ROSHEV НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА В УСЛОВИЯХ ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

**Памяти наставника и учителя, доктора биологических наук, профессора
Илли Ивана Экидиусовича**

Чита – 2024

УДК 581.522.4(571.54/55)(075.8)
ББК 28.58я73
Ч-68

Чистякова Н.С. Особенности адаптации Stipa krylovii Roshev на начальных этапах онтогенеза в условиях Восточного Забайкалья : монография / Н.С. Чистякова, Н.П. Ларина, И.Н. Пляскина. – Чита : РИЦ ЧГМА, 2024. – 86 с.

ISBN 978-5-904934-69-9

В монографии впервые обобщены результаты изучения ксерофитного злака *Stipa krylovii* Roshev в условиях Восточного Забайкалья, на территории которого этот вид злаков является массовым. Представлены анатомо-морфологические особенности строения семени *S. krylovii,* результаты изучения семенной продуктивности, покоя семян. Рассмотрено влияние дефицита влаги на прорастание и рост проростков злака, а также влияние осмотического стресса на динамику свободных аминокислот в проростках.

Для специалистов в области ботаники, экологии и физиологии растений, а также для аспирантов и студентов.

Рецензенты:

Заведующий отделом прикладных и экспериментальных разработок, главный научный сотрудник лаборатории физиолого-биохимической адаптации растений СИФИБР СО РАН, доктор биологических наук **Раченко М.А.**

Заместитель директора по учебной, научной, и международной деятельности Забайкальского аграрного института – филиал ФГБОУ ВО Иркутский ГАУ им. Ежевского А.А., кандидат биологических наук **Каюкова С.Н.**

© Коллектив авторов, 2024
© ЧГМА, 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение……4
Глава 1. Обзор литературы.....5
1.1. Надежность, устойчивость растений и понятие об адаптациях.....5
1.2. Морфологические особенности строения зерновки злаков как способ адаптации к среде обитания.....7
1.3. Физиология прорастания зерновок злаков и мобилизация запасных питательных веществ при прорастании.....13
1.4. Покой дикорастущих злаков как адаптация к условиям среды.....18
1.5. Роль свободных аминокислот в адаптации растений.....21
Глава 2. Условия, объект и методы исследований.....24
Глава 3. Особенности семенной продуктивности *S. krylovii* как результат адаптации к экологическим условиям региона.....34
Глава 4. Влияние дефицита влаги на развитие и формирование семян *S. krylovii*.....37
4.1. Влияние условий обитания на развитие *S. krylovii* и роль морфологических структур зародышей.....37
4.2. Популяционный полиморфизм зародышей *S. krylovii*.....40
4.3. Покой и особенности прорастания зерновок злаков *S. krylovii* как адаптивные показатели.....45
4.4. Экология прорастания зерновок *S. krylovii* при различной влагообеспеченности.....46
Глава 5. Особенности процессов прорастания зерновок *S. krylovii,* сформированных в условиях Восточного Забайкалья.....53
5.1. Сила роста и интенсивность начального роста проростков *S. krylovii*.....53
5.2. Эффективность использования запасных веществ эндосперма проростком *S. krylovii*.....58
5.3. Прорастание и морфометрия проростков *S. krylovii* в условиях осмотического стресса.....59
Глава. 6. Эколого-биологический статус семян у популяционных локусов *S. krylovii*.....65
Глава 7. Влияние осмотического стресса на динамику свободных аминокислот проростков *S. krylovii*.....69
Выводы……72
Список литературы.....74

ВВЕДЕНИЕ

В Восточном Забайкалье большую роль в создании устойчивой кормовой базы для животноводства традиционно играют степные природные кормовые угодья. В последние годы, в связи с резким сокращением объемов производства кормов, существенно возросла их доля с естественных сенокосов и пастбищ. Увеличение нагрузок при выпасе приводит к ухудшению видового состава биоценозов и снижению их продуктивности. В этой связи, изучение эколого-биологических особенностей дикорастущих злаков позволит сохранить и улучшить естественные кормовые угодья.

Природно-климатические условия Восточного Забайкалья отличаются недостатком тепла и влаги, а также коротким вегетационным периодом, что ограничивает рост и развитие растений. В суровых условиях региона филогенетическое становление местной флоры шло по пути выработки разнообразных механизмов, которые обеспечивают растениям произрастание в экстремальных условиях среды. Механизмы этих приспособлений мало изучены. Многочисленные публикации, в том числе и зарубежные (Bewley, Black, 1978, 1985, Обручева и др. 1982, 1993, 1997, 2003; Илли, 1982, 1988; Гончарова, 2003) в этой области посвящены культурным растениям, а в отношении дикорастущих видов сведений мало, особенно касающихся дикорастущих злаков Восточного Забайкалья, а сведения о реликтовых видах злаков вообще отсутствуют. В этой связи проблема изучения эколого-биологических механизмов адаптации дикорастущих злаков Восточного Забайкалья актуальна, и ее решение внесет существенный вклад в развитие познания систем адаптационных свойств растений к среде обитания.

Результатом длительного процесса адаптации злаков к природно-климатическим особенностям региона является видовой полиморфизм. Ранее это было установлено на культурных растениях (Илли, 1988, Илли, Вершинина, 1993; Гончарова, 2003). Нами впервые были проведены аналогичные исследования по отношению к дикорастущим злакам. Длительное воздействие недостатка тепла и влаги в период формирования зерновки приводит к нарушению пространственной организации роста и развития зародыша и диспропорции накопления запасов в эндосперме, что существенно снижает биологический потенциал продуктивности растений. Предполагается (Илли и др., 1999; Гончарова, 2003; Чистякова, 2006), что данный феномен может передаваться по наследству и закрепляться в потомстве.

В предлагаемой работе на большом экспериментальном материале выявлены эколого-биологические особенности адаптации дикорастущих злаков Восточного Забайкалья к среде обитания. Впервые подход к этой проблеме осуществлялся на популяционном уровне – на уровне экотипов разных локусов ценопопуляций.

Результаты исследований могут быть использованы в развитии концепции устойчивости растений и служить научной основой при разработке технологий интродукции дикорастущих злаков. Результаты этих исследований могут быть использованы при составлении флористических кадастров ценных генофондов региона. Также они могут стать научной основой при разработке технологий введения в культуру дикорастущих растений.

Выявленные эколого-биологические особенности у изученных злаков позволят расширить кормовую базу региона путем наиболее эффективного использования естественных запасов растительных ресурсов и введения в культуру перспективных дикорастущих растений, среди которых особое значение имеют реликтовые и эндемичные виды как объекты, наиболее приспособленные к среде обитания.

Данная работа имеет не только научное, но и практическое значение, так как сохранение пастбищ и сенокосов возможно только при их рациональном использовании, включающем регулярный выпас и проведение сенокосов в оптимальные сроки, с учетом эколого-биологических особенностей растений.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В соответствии с темой работы обзор литературы по изучаемой проблеме мы сочли целесообразным начать с характеристики устойчивости растений к различным экстремальным нагрузкам. Адаптация растений к стрессовым нагрузкам факторов окружающей среды обусловлена сложностью биологических механизмов реализации устойчивости, которые способны формироваться и перестраиваться в процессе действия неблагоприятных факторов.

1. 1. Надежность, устойчивость растений и понятие об адаптациях

Устойчивость, адаптационная способность, приспособительные признаки – понятия современной науки, обеспечивающие растительному организму способность выживать в экстремальных условиях. Они характеризуют отдельные грани системного понятия надежности.

Изучение механизмов устойчивости растений к воздействию неблагоприятных факторов способствует пониманию природы выживания. В физиологии растений широко используется понятие «устойчивости растений», под которым понимают способность растения переносить крайние условия существования. Устойчивость к неблагоприятным факторам может характеризоваться той или иной мерой динамичности и выражается в прямой устойчивости системы. Проявляется эта особенность в том, что при самых широких колебаниях напряженности действующего фактора система не повреждается; а также в функционировании специальных систем, которые ликвидируют повреждения, вызываемые действием неблагоприятного фактора (Гродзинский, 1983). Системы надежности представляют физиологические процессы растительного организма, ликвидирующие возникшие отказы.

В литературе встречается более общее понятие, чем «устойчивость», это понятие «надежности организма» (Гродзинский, 1983; Полевой, 1989 и др.). Под этим определением понимается безотказность функционирования растительного организма в нормальных условиях существования и при отклонениях от нормы. Д.М. Гродзинский (1983) считает, что способность растения к проявлению оптимальной устойчивости отражает меру его надежности. Эти системы функционируют на различных уровнях организации, таких как клеточный, организменный и т. д.

На уровне тканей проявляются системы надежности в поддержании взаимодействия клеток, определяющие функциональный гомеостаз ткани. На уровне организма большая роль принадлежит функционированию системы регуляции и саморегуляции. Формирование этих систем затрагивает как биохимические процессы, так и биолого-физиологические.

Надежность обеспечивается разнообразными механизмами, благодаря которым биологическая система может выполнять полный цикл функций организма и тем самым сохранять существование популяции и вида как исторической категории.

Таким образом, произрастание растения в тех или иных условиях определяется его надежностью, которая охватывает устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды. Анализ данных литературы показывает, что не все системы надежности организма известны. Раскрытие механизмов надежности состоит в выяснении особенностей строения, организации функций, раскрытии специальных систем, которые обеспечивают безотказность организма. Развитию теории надежности способствуют знания о природе устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды, а изучение адаптации организма расширяет область наших знаний о механизмах реализации надежности.

Проблемы адаптации живых систем к меняющимся условиям внешней среды, особенно в последние годы, обрели большую актуальность. Адаптация – способность биологических систем к сохранению высокого уровня ее функционирования в условиях воздействия изменяющихся факторов среды путем регулирования своих внутренних параметров.

При изменении условий среды растения отвечают на внешние воздействия комплексом приспособительных реакций. В процессе естественного отбора формировались различные механизмы приспособленности растительных организмов. Процесс адаптации или адаптациогенез – это сравнительно медленный процесс и, по сути, является следствием эволюционного процесса. Адаптация затрагивает многие морфологические особенности растения и его физиологические функции. Как полагает Д.М. Гродзинский (1983), в морфологических, физиологических и метаболических адаптационных приспособлениях можно условно выделить две группы явлений: приспособления, обеспечивающие оптимальное протекание основных жизненных процессов в данных условиях местообитания, и приспособления специального предназначения, выполняющие защитную функцию.

Пути формирования адаптации различны: в одних случаях этот процесс осуществляется путем изменения границ физиологических и биологических процессов, в других – выработкой контролирующих механизмов, позволяющих активно приспосабливаться к стрессовому фактору. У устойчивых видов, способных к быстрому развитию приспособлений, в основу физиологической адаптации может быть положен принцип оптимальности (Генкель, 1978). Согласно этому принципу перестройка биосистем происходит таким образом, чтобы степень воздействия неблагоприятного фактора оказалась наименьшей. Физиологическая адаптация у растений подразделяется на несколько стадий: 1) нарушение функции; 2) активный поиск устойчивых состояний, соответствующих новым условиям среды; 3) неполное восстановление нарушенных функций (фаза относительно устойчивого приспособления к новым условиям).

На филогенетическом уровне адаптация обеспечивает самосохранение вида; на онтогенетическом уровне адаптация представляет реакцию целостного организма, позволяющую сохранить эффективность его функционирования. В физиологии растений термин адаптация тесно связан с понятием стресс, который понимается как влияние внешних факторов (температура, недостаток воды и другие), неблагоприятных для жизни растений. Впервые понятие стресс ввел исследователь Ганс Селье (1960, 1972, 1979). В настоящее время это понятие широко употребляется применительно к растительному организму. Полевой В.В. (1989) выделяет три фазы стресса: 1) первичная стрессовая реакция, 2) адаптация, 3) истощение ресурсов надежности. Устойчивость к стрессу понимается, как способность выживать в этих условиях и осуществлять рост и воспроизводство. Стрессовая реакция при действии стрессового фактора предшествует развитию адаптации.

Рис. 1. Схема реакции растения на действие стрессового фактора (Саляев, Кефели, 1988)

Большой вклад в изучение стресса внес T. Levitt (1980), согласно учению которого, стресс отражает эластическое и пластическое напряжение биологической системы. Напряжение называют эластичным, если организм полностью восстанавливается после устранения напряжения, но если восстановление частичное или вообще невозможно, его называют пластическим. Адаптация приводит к увеличению пластической устойчивости и препятствует повреждению, вызванному стрессом (рис. 1).

Таким образом, адаптацию следует рассматривать как процесс становления систем надежности растения, поэтому надежность функционирования растительного организма будет зависеть от быстрой и эффективной адаптации. Эволюция злаков шла в направлении развития приспособлений к аридному климату (Цвелев, 1976). В связи с тем, что темой наших исследований было изучение эколого-биологических особенностей адаптации ксерофитных злаков, то нас интересовали вопросы адаптации в разные периоды онтогенеза злаков.

1.2. Морфологические особенности строения зерновки злаков как способ адаптации к среде обитания

В филогенетическом плане злаки – наиболее эволюционно продвинутая группа растений и в этой связи их процессы адаптации значительно разнообразнее и шире не только по сравнению с двудольными, но и однодольными. Поэтому эволюционный механизм адаптации у злаков оказал особо существенное влияние на морфологические особенности строения зерновок (Илли, 1989).

Процесс формирования зерновок злаков – очень сложный процесс. В литературных источниках освещено достаточно много информации, касающейся этой проблемы. Результатом исследования процессов, происходящих в формирующихся семенах, является ряд публикаций и монографий (Леманн, Айхеле, 1936; Яковлев, 1950, 1972; Магешвари, 1954; Поддубная-Арнольди, 1964; Соколовская, 1967; Овчаров, 1976). В них раскрываются лишь отдельные аспекты физиологии семян. Более детальные исследования эмбриологии злаков, в частности, пшеницы, были выполнены Т.Б. Батыгиной (1974, 1987) и М.Г. Николаевой (1999).

На середину XX века приходится большинство исследований по проблеме изучения строения семени злаков; в настоящее время они активно продолжаются (Иоффе, 1957; Цингер, 1958; Данович, 1982; Батыгина, 1974, 1987; Обручева, 1979, 1997; Илли, 1982, 1985, 1986, 1988; Якимова, 1999; Ларина, 2004; Гончарова, 2003).

В предлагаемом литературном обзоре мы попытались обобщить имеющиеся в литературе сведения, касающиеся особенностей формирования зерновок злаков, и связанную с этим специфическую систему адаптации к среде обитания. Зародыш злаков имеет уникальное морфологическое строение, определяющее его высокую приспособленность к различным экологическим факторам, оставаясь до сих пор для ученых-эмбриологов загадкой в отношении происхождения его эмбриональных структур.

Клеточную организацию роста и развития зародыша злаков обстоятельно исследовал и впервые подробно описал французский эмбриолог Суэж (Saueges, 1924). На примере мятлика (Poa annua L.), им было показано, что из апикальной клетки образуется семядоля (щиток), все остальные ткани зародыша образуются из базальной клетки. В работе Гиньяра (Guignard, 1961) было отмечено, что из апикальной клетки образуется не только щиток, но и апекс стеблевой части.

Как уже было отмечено, зародыш злаков отличается не только от зародышей двудольных, но и не имеет себе аналогов среди других представителей семейств класса однодольных.

Детальное исследование этапов эмбриогенеза злаков были выполнены Т.Б. Батыгиной (1974). Она провела полные исследования гаметогенеза, процессов опыления, оплодотворения, развития зиготы и эндосперма пшеницы. В результате этого было установлено, что уже через 20–24 часа после опыления зигота приступает к делению. Первая перегородка при делении

зиготы является наклонной, в этом заключается особенность эмбриогенеза злаков. В результате такого неравномерного деления, которое является следствием полярности зиготы, образуются две неравные клетки – апикальная и базальная.

Согласно данным Т.Б. Батыгиной (1974), через 5-6 суток после опыления, в частности у пшеницы, начинается органогенез с образования семядоли зародыша – щитка. Затем происходит закладка точки роста (апекс стебля) и колеоптиля. Одновременно формируется центральный корень. Как единое образование возникают и развиваются корневой чехлик и колеориза (корневое влагалище). После того как зародыш созреет, происходит их разъединение. Быстрый рост щитка обусловливает смещение точки роста в латеральное положение (Натеш, Рау, 1990). Эпибласт формируется позже, чем центральный корень. В ходе последующей дифференциации тканей образуется сосудистая система, апекс стебля, лигулы и выросты щитка.

Эндосперм злаков, как результат двойного оплодотворения, характерный для всех покрытосеменных растений, имеет триплоидный набор хромосом. Вопрос об образовании клеток в эндосперме остается дискуссионным. Известно (Батыгина, 1974), что первое деление ядра эндосперма пшеницы происходит через 3-4 часа после опыления; на 3-4 сутки начинается синтез крахмала и появление первых крахмальных зерен. Зародыш в это время состоит из четырех – шести клеток. На 10–12 сутки начинается дифференциация аллейронового слоя, заметно увеличивается накопление сухой массы и белка, а на 15–20 сутки зерно достигает молочной спелости, прекращается образование крахмала и белка, наступает фаза полной спелости.

В результате эмбриогенеза формируется плод злаков – зерновка. Большую часть зерновки занимает эндосперм, меньшую – зародыш.

Несмотря на длительную историю изучения строения зародыша злаков и накопленные данные, эмбриологи до сих пор не пришли к единому мнению о морфологической природе структур зародыша. Сформировавшийся зародыш злаков, в частности пшеницы (рис. 2), по имеющимся описаниям, состоит из щитка, колеоптиля, эпибласта, зародышевых корней (от 3 до 7), трех листьев, зачатка стебля и подсемядольного колена (мезокотиля). Апикальная и базальная части оси зародыша связаны между собой и щитком прокамбиальной проводящей сосудистой системой. Каждый элемент структуры зародыша выполняет определенную физиологическую функцию в период прорастания зерновки (Илли, 1988).

Таким образом, зародыш злаков представляет сложную систему дифференцированных структур с высокой степенью специализации в функциональной нагрузке. В связи с этим очень важно знать физиологические особенности закладки каждой структуры, их морфологическую значимость при прорастании семян, росте и развитии проростка. Особенно это значимо для изучения влияния экстремальных условий среды на формирование зародыша злаков.

Щиток. История изучения природы щитка тесно связана с вопросами выяснения эволюционных путей происхождения однодольных растений. Еще в сравнительно давних источниках, посвященных этой проблеме, было высказано предположение о том, что однодольные растения произошли от двудольных в результате редукции одной семядоли (Hegelmaier, 1874). В настоящее время среди морфологов растений принято мнение считать щиток у злаков единственной семядолей (Соколовская, 1968; Guignard, Mestre, 1970; Батыгина, 1974).

Это орган латерально прилежит к оси зародыша и прикреплен на границе раздела эмбриональной оси на апикальную (стеблевую) и базальную (корневую) части (Натеш, Рау, 1990). Свое название он получил благодаря щиткообразной форме. Выпуклой поверхностью он прилегает к эндосперму, а вогнутой – к зародышу, располагаясь дорсовентрально. Форма и размеры щитка могут варьировать в зависимости от вида злака. Этот орган представлен гетерогенными клетками паренхимной ткани, покрытыми эпидермисом. Эпидермальные

клетки щитка выполняют защитную функцию, со стороны зародыша они многогранные и плоские. Со стороны эндосперма клетки эпидермиса узкоцилиндрические, перпендикулярно направленные к ткани эндосперма (Батыгина, 1974). Они выполняют секреторную (Briggs, 1972) и гаусториальную (Nomuro, Kano, Akasawa, 1969) функции. В щитке располагается проводящая система, которая образована клетками флоэмы, окруженными прото- и метаксилемой (Соколовская, 1968); она связана с осью зародыша. То есть, щиток выступает в роли посредника между всеми структурами зародыша и эндоспермом.

По данным ряда авторов (Rao, Raju, 1985), в процессе прорастания и раннего роста проростка питательные вещества из эндосперма транспортируются в ткань щитка, а затем в зародышевую ось. Щиток играет большую роль при развитии зародыша, так как производит гидролитические ферменты, которые переводят крахмал эндосперма в активно усваивающиеся формы углеводов (Егорова, 1995). В первые дни прорастания зародыш практически полностью обеспечивается питательными веществами за счет запасов щитка (Dure, 1975; Илли, 1988). Существует мнение, что щиток секретирует гиббереллин, который считается необходимым для синтеза α-амилазы в клетках аллейронового слоя (Bewley, Black, 1978).

Щиток у пшеницы перестает функционировать на 8–10-е сутки с начала прорастания зародыша. В эти сроки наблюдается дегенерация его тканей и автолиз клеток. Такова роль щитка на гетеротрофном этапе развития проростка (Батыгина, 1987).

Таким образом, литературные данные показывают, что щиток является высокоспециализированным, полифункциональным органом. Он обеспечивает прорастающий зародыш запасами «первого дня», а также выполняет ключевую функцию по эффективной секреции, поглощению и транспорту питательных веществ, что играет первостепенную роль во время прорастания и раннего развития проростка.

Колеоптиль. У зародышей злаков почка и эмбриональные листья окружены колеоптилем. Внешне он представляет собой трубчато-свернутое, шиловидно-заостренное тело с двумя килями и двумя жилками, обращенными «спинкой» своей к щитку (Илли, 1989). Колеоптиль имеет форму полого конуса с расположенным в верхней его части отверстием, через которое побег выходит наружу во время прорастания. Отверстие имеет форму щели, в которой внутренняя и наружная эпидермы смыкаются между собой (Батыгина, 1987).

Рис. 2. Дорсовентральный срез зародыша пшеницы (по Батыгиной, 1987): Щ – щиток (семядоля), Кл – колеоптиль, $Л_1$ – первый, второй, третий зародышевые листы, Эпб – эпибласт, Клр – колеориза, Зар Кор – зародышевый корешок, Лг – лигула, ПлО – плодовая оболочка (перикарп), Энд – эндосперм, Б – бороздка

Веленовский Й.(Velenovsky, 1907) считал, что колеоптиль – несколько видоизмененный первый лист. Этой же точки зрения предерживались большинство ученых (Avery, 1930; Яковлев, 1939; Эзау, 1980; Овеснов, 1965).

Гебель (Goebel, 1932) в ходе своих исследований пришел к выводу о том, что колеоптиль не лист, а своеобразный вырост ткани щитка. В работах других исследователей (Merry, 1941; Brown, 1965; Соколовская, 1968) это предположение получило экспериментальное подтверждение. Анализ литературных данных позволяет заключить, что колеоптиль по способу эмбриональной закладки и сосудистым связям является частью щитка (семядоли). Эти выводы основаны на следующих фактах: 1) щиток и колеоптиль происходят из одной и той же ткани и закладываются в фазе проэмбрио, 2) проводящая сосудистая система щитка и колеоптиля тесно связаны между собой, 3) средняя жилка (характерный признак листа покрытосеменных) у колеоптиля отсутствует.

Особо обращает на себя внимание тот факт, что колеоптиль отсутствует у других однодольных и имеется только у злаков. Это происходит после начала разрастания щитка (на 6–8 день после опыления). Сначала начинает отчетливо выступать валик колеоптиля, и обособляется точка роста, но только на 10-й день наступает дифференциация в элементы почки, и в это время колеоптиль различим уже как самостоятельный орган, образующий замкнутое влагалище, внутри которого находятся точка роста и эмбриональные листья (Яковлев, 1950).

В исследованиях, проведенных Т.Б. Батыгиной (1974), показано, что на стадии двухклеточного проэмбрио из апикальной клетки формируется колеоптиль, а в формировании щитка участвует апикальная и базальная клетки. Таким образом, эмбриогенез колеоптиля несколько отличается от эмбриогенеза щитка.

Физиологическая роль колеоптиля еще не изучена до конца, но общепризнанна функция защиты конуса нарастания от повреждений при прохождении почки через твердую почву. Достигнув поверхности почвы, колеоптиль в верхней своей части продольно прорывается, пропуская из почки первые листья, а сам высыхает и отмирает.

Зародышевые корни. Начало образования первого зародышевого корня совпадает по времени с заложением колеоптиля и дифференциацией прокамбиального тяжа в щитке. Поэтому область митотической активности находится в это время в центральной части зародыша и в основании щитка, где начинается дифференциация прокамбия. Элементы ксилемы и флоэмы в зародышевом корне расположены группами, чередующимися по окружности вокруг оси корня. То есть, формирование корня начинается эндогенно в базальной части зародыша, вблизи основания щитка.

У различных видов злаков в зародыше может закладываться разное количество эмбриональных корней. Например, у пшеницы – 2–4, у ржи – 3-4, а у кукурузы – 3 (Батыгина, 1987). Развитие определенного числа зародышевых корней у культурных растений связано с наследственными сортовыми особенностями и условиями формирования зерна (Ведров, 1968; Сергеева, Чекуров, 1994). Зерновки многолетних дикорастущих злаков прорастают всегда только одним зародышевым корнем. Придаточные зародышевые корни имеют лишь немногие виды многолетних злаков (костер безостый, пырей, рэгнерия), причем они появляются поздно – после полного развития колеоптиля или в фазе первого листа. Они представлены 1-2 обычно слаборазвитыми корешками (Овеснов, 1965).

Колеориза. С эволюционной точки зрения, колеориза представляет собой уникальную зародышевую структуру, которая характерна только для злаков и больше не встречается ни у какого вида покрытосеменных. За пределами этого отдела колеориза встречается у примитивных представителей голосеменных – саговниковых.

Колеориза или эмбриональное влагалище охватывает корень и корневой чехлик. В ходе эмбриогенеза колеориза обособляется только на 7-10 день после опыления (Батыгина, 1974). Развивается она из базальной части и формируется почти одновременно со щитком после заложения корневого примордия (Яковлев, 1950). По данным Т.Б. Батыгиной (1974), корешок

образуется на 6-7 день и полностью формируется на 12-е сутки после оплодотворения.

Одной из примечательных особенностей онтогенеза корневой системы злаков является тот факт, что при возникновении корня, корневой чехлик не дифференцируется у них, как у других растений, за счет гистогенов самого корня а вычленяется из ткани колеоризы. Он тесно примыкает к кончику корня, но все же не объединяется с ним в морфологически единую структуру (Haberlandt, 1879; Соколовская, 1967).

Нарастание колеоризы происходит частично путем растяжения клеток, но главным образом путем их диффузного деления (Saha, 1956). На более ранних стадиях развития колеориза составляет единое целое с меристемой щитка и апикальной меристемой корня, переходя внизу в нечетко отграниченный от колеоризы подвесок (Цингер, 1958). Гистологические исследования показали, что клетки колеоризы крупные, неправильных размеров, с мелкими межклетниками (Соколовская, 1968). Проводящих элементов колеориза не содержит.

Эпидермис колеоризы, по мнению Н.В. Цингер (1958), составляет единое целое с эпидермисом зародыша и представлен тканью из однородных клеток. При прорастании клетки эпидермиса вытягиваются в длину. Эпидермис пронизан межклетниками, однако его клетки связаны между собой очень прочно и образуют «наружный скелет», придающий механическую прочность. Эпидермис колеоризы покрыт волосками, которые по своему строению идентичны корневым волоскам и имеют большое значение для укрепления проростка в почве (Nishimura, 1922; Haberlandt, 1879). Согласно наблюдениям этих авторов, к образованию волосков способна любая клетка колеоризы. Обычно волоски развиваются поблизости от кончика колеоризы, а иногда и на самом кончике, в этом случае они бывают длиннее и активнее. Так, по данным Нишимуры (Nishimura, 1922), корневые волоски появляются на поверхности колеоризы уже через 48 часов после посева, еще до прорыва колеоризы корнем. В ряде работ отмечено появление волосков на проростках пшеницы и риса (Илли, Репина, 1986; Илли, Щербатюк, 1987) и показано, что волоски активно развиваются при влажности почвы от 30 до 70%. Скорость отрастания и длина их тем больше, чем ниже влажность субстрата.

Вопрос о природе происхождения колеоризы среди эмбриологов до сих пор остается предметом дискуссий. Г.Д. Пашков (1951) считает, что колеориза – это редуцированный видоизмененный главный корень, тогда как тот корень, который принято считать у злаков главным, на самом деле является придаточным. С этим мнением в дальнейшем согласились ряд авторов (Guignard, 1961; Guttenberg, 1960; Brown, 1965). Высказываются мнения, что колеориза является выростом семядоли (Банникова, Хведынич, 1982). B. Saha (1956) описал колеоризу как прямое продолжение щитка. Т.Б. Соколовская (1968) считала, что колеориза – наружная часть корневого чехлика, так как в эмбриогенезе колеориза развивается как единое целое с чехликом.

Основная функция колеоризы сводится к выполнению защитной роли эмбрионального корешка, а также разрыву оболочки в процессе прорастания большинства видов злаков, укреплению проростков в почве с помощью волосков ризосферы и всасыванию воды с растворенными в ней минеральными солями до появления зародышевого корня. При прорастании колеориза прорывает ткани околоплодника и первой появляется наружу. Затем появляется главный корень, который в свою очередь прорывает ткани колеоризы, а позже таким же путем появляются придаточные корни (Brown, 1965).

Эпибласт. Является еще одной уникальной морфологической структурой зародыша злаков. По данным Е. Леманна и Ф. Айхеле (1936), впервые этот орган зародыша был обнаружен в 1675 г. Мальпиги, а в 1809 г. Ричард назвал его эпибластом.

Топографически, эпибласт расположен непосредственно под семядольным узлом, на уровне которого происходит переход от корня к стеблю. На этом участке осуществляется его связь с сосудистой системой зародышевого корня, щитком, колеоптилем и первыми листьями (Яковлев, 1939). В эмбриогенезе эпибласт дифференцируется позднее почки и корня и располагается на стороне, противоположной щитку, образуя чешуевидный вырост. Через 10

дней после оплодотворения у развивающегося зародыша намечается эпибласт (Атабекова, Устинова, 1980).

Эпибласт состоит из однородной паренхимной ткани, представленной крупными, неправильных размеров клетками. По характеру строения клеток он близок к колеоризе. Ткань эпибласта сравнительно рыхлая, без каких-либо признаков дифференциации на прокамбиальные элементы. Проводящая сосудистая система в эпибласте отсутствует (Илли, 1989). Среди морфологических структур зародыша он имеет связь только с колеоризой. Рост эпибласта при прорастании семени происходит только за счет растяжения клеток, и ткань эпибласта без резких границ переходит в ткань колеоризы (Соколовская, 1968).

Природа эпибласта как морфологической структуры зародыша злаков не решена до сих пор. Литературные данные, относящиеся к изучению эпибласта, весьма разноречивы. Частью авторов высказывается мнение, что эпибласт является второй редуцированной семядолей (Velenovsky, 1907; Brown, 1960, 1965). Другие же (Соколовская, 1965) считают эпибласт за складкообразный вырост колеоризы. В пользу этого приводится сходство анатомического строения (нет дифференциации, сходные клетки, эпидермис). Главным фактом считается то, что при прорастании колеориза и эпибласт образуют волоски, сходные по форме и функциям. В своих исследованиях И.Э. Илли и О.В. Репина (1987) на проростках пшеницы, риса и овса показали, что волоски появляются одновременно на эпибласте и колеоризе, образуя единую систему клеточных выростов, что также может являться доказательством того, что эпибласт – это вырост ткани колеоризы. Т.Б. Соколовская (1968) на основе детального анатомического изучения зародышей и проростков пшеницы, риса и кукурузы пришла к заключению о том, что эпибласт – вырост щитка.

Среди морфологов единого мнения о физиологической роли эпибласта нет. В одной из своих статей М.С. Яковлев (1939) связывает роль эпибласта с эколого-морфологическим типом растений, в частности пшеницы. Он считает, что эпибласт участвует в поглощении влаги в момент прорастания семян. Леманн и Айхеле (1936) отмечают, что во время прорастания семян эпибласт сильно набухает, чем способствует разрыву, а затем и отгибанию семенной оболочки. Т.Б. Батыгина (1974) также считает, что эпибласт поглощает воду в момент прорастания. Эпибласт защищает почечку при прорастании, при этом он сильно набухает, накапливает, как губка, запас влаги и участвует в прорыве покровов зерновки (Б.С.Э., т. 30, с. 212, 3 изд.).

Известно, что эпибласт присутствует не у всех видов злаков. Некоторые исследования (Reeder, 1957) показали, что размер эпибласта, а также его отсутствие или наличие зависит от места и условий произрастания вида. Замечено, что размеры эпибласта злаков, у которых он присутствует, разнообразны. У ксерофитных родов, таких как *Stipa, Piplochaetium,* эпибласт большой и может простираться до кончика колеоптиля; у *Stipa, Brachypodium, Dantonia* и других может быть расщеплен на две части; у рода Oriza покрывает всю почку; у рода *Bromus, Milium, Orizopsis* слабо выражен или вообще отсутствует (данные представлены по работам Reeder, 1957; Киршин, 1976). Reeder (1957) использует признак наличия или отсутствия эпибласта для классификации злаков.

Заслуживает внимания тот факт, что чаще всего эпибласт особенно хорошо развит у ксерофитных злаков, прорастание семян которых происходит в экстремальных условиях дефицита влаги (Илли, 1989). Исследования ряда авторов (Илли, Щербатюк, Ореховой, 1985) показали, что у семян пшеницы, выращенной в разных условиях, степень развития эпибласта различна. Например, в условиях влажной и прохладной погоды эпибласт развит слабо, а в условиях сухой и жаркой погоды его размеры больше, чем у контрольных образцов (оптимальные условия). Позднее эти авторы (Илли, Щербатюк, 1987) показали, что в течение первых 4-5 дней прорастания семян пшеницы эпибласт находится в функционально активной форме и можно предположить, что он выполняет активную водопоглощающую функцию не только в период набухания семян, но и в период роста проростка.

Исследования Н.В. Щербатюк, Е.П. Якимовой, И.Э. Илли (1984) показали, что в период

прорастания семян, эпибласт поглощает воду значительно активнее, чем остальные ткани зародыша. Очевидно, водопоглотительная функция эпибласта продолжается и после появления прорастающей оси зародыша на поверхности оболочки семени.

Таким образом, обзор данных литературы свидетельствует о том, что анатомо-морфологическое строение зародышей злаков и его природа до сих пор является предметом спора ученых. С эволюционной точки зрения, формирование зародыша злаков привело не только к появлению таких уникальных структур, как колеоптиль, щиток, эпибласт и колеориза, но и к выработке определенных механизмов и физиологических процессов, которые позволяют растению на различных этапах прорастания выжить не только в оптимальных условиях, но и в крайне неблагоприятных условиях среды обитания. Структурные части зародыша злаков в ходе эволюции приобрели высокую степень специализации в функциональной нагрузке. Это намного усложнило сопряженную систему связей физиологических процессов, происходящих в отдельных органах зародыша в период его формирования и на последующих этапах онтогенеза – в период прорастания (Илли, 1989). Поэтому физиологические и биологические функции морфологических структур зародыша нуждаются в дальнейших исследованиях на различных видах злаков, что даст дополнительное представление об эволюционной адаптации видов к среде обитания.

1.3. Физиология прорастания зерновок злаков и мобилизация запасных питательных веществ при прорастании

Закономерности прорастания семян привлекали внимание исследователей очень давно. В литературе эту проблему обычно рассматривают как результат последовательно происходящих в семенах процессов набухания и активации метаболизма. Для нормального прорастания семян необходимы соответствующие условия внешней среды – наличие влаги, кислорода, оптимальная температура. Наличие этих факторов обеспечивает прорастание, в котором можно выделить три основных момента: 1) поглощение семенами воды, 2) активация метаболических процессов, начинающихся сразу после набухания семян, 3) рост и становление проростка.

При набухании отмечается изменение скорости и количества поглощаемой воды разными частями семени и семенами разного качественного состава. Было отмечено на многих сортах семян, что максимальное поглощение воды семенами происходит при температуре 100. Но большинство авторов считает, что для набухания семян необходимы более высокие температуры. Скорость проникновения влаги в зерно пшеницы увеличивается с повышением температуры (Наумов, 1969; Овчаров, 1968). Известно, что крахмалистые и масличные семена поглощают больше воды при благоприятных условиях аэрации и влажности (Singh, Tenclon, 1935). Скорость поступления воды в семена может быть связана также с их наследственными особенностями, размером семени (Калинин, 1959), степенью развития зародыша (Цингер, 1958).

Достижение критического для проклевывания уровня влажности является обязательным условием прорастания семени. Перед этим в тканях зародыша завершается подготовка к «запуску» роста. Это состояние является пороговым, так как, преодолев его, зародыш теряет способность обратимо переносить обезвоживание. Семена могут набухать до процесса прорастания и снова высохнуть, и так несколько раз. При этом жизнеспособность их не теряется, и начавшийся процесс прорастания не возвращается в исходное состояние. Семена злаков как эволюционно продвинутая группа растений могут переносить до семи набуханий.

В последние годы процессы физиологии прорастания семян и запуска роста осевых органов были изучены и описаны в литературе Н.В. Обручевой и О.В. Антиповой (1993, 1997). Они подробно изучили пусковую роль воды в инициации прорастания и выдвинули общую концепцию прорастания. В своей концепции они рассматривают три слагаемых процесса перехода ортодоксальных семян из состояния покоя в состояние активного роста – это готовность, возможность и наличие триггера (воды). Прорастание осуществляется:

а) при определенных внешних условиях (температура и содержание кислорода); б) благодаря структурной, информационной и метаболической активности; в) под действием поступающей в семя воды.

То есть, прорастание может осуществляться только при благоприятных условиях среды и произойти достаточно быстро, обеспечив переход от семени к проростку и заложив основу ювенильного периода жизни растения в следующем поколении (Обручева, Антипова, 1997).

Увеличение размеров зародыша в длину, то есть его рост, начинается несколько раньше видимого процесса проклевывания. Растущие осевые органы являются источником гормонального стимула, поступающего в эндосперм и индуцирующего там активность гидролитических ферментов. В осевые органы зародыша продолжают притекать запасные вещества.

В растущем проростке после проклевывания начинает функционировать донорно-акцепторная система, где роль донора играет эндосперм, а роль акцептора – растущие органы проростка. Рост морфологических структур зародыша приводит к выносу на поверхность почвы первых листьев. Как только в них начинается процесс фотосинтеза, на смену гетеротрофному прорастанию приходит автотрофный период ювенильной фазы.

Общепринятое представление о начальном этапе прорастания зерновок злаков, как росте главного зародышевого корня, который прорывает колеоризу и покровы, является неверным. А.М. Овеснов (1965) установил, что у злаков имеется два типа прорастания – проторизония (прорастание начинается корешковой частью, свойственно большинству видов злаков) (рис. 3) и протофилия (прорастание начинается побеговой частью, свойственно некоторым гигро- и гидрофильным злакам, в частости цицании широколистной). Также им было установлено, что прорыв семенной оболочки, перикарпа и кроющих чешуй и в том и другом случае никогда не производит зародышевый корень; это осуществляет колеориза, а при протофилии – совместно колеоптиль и колеориза.

Начальный этап прорастания зерновок злаков Овеснов назвал фазой колеоризы. У диких форм злаков колеориза развита сильнее, чем у культурных. Она выполняет три важных функции: а) прорыв покровов зерновки; б) прикрепление к субстрату и правильную ориентировку зерновки; в) водоснабжение и питание проросшего зародыша.

Прорыв прочных оснований кроющих чешуй осуществляется колеоризой за счет очень большого увеличения размеров клеток и наличия на вершине группы мелких толстостенных клеток, выделяющих маслянистую жидкость. Прикрепление к субстрату, водоснабжение и питание зародыша осуществляется колеоризой за счет волосков, которые по форме и размерам сходны с корневыми волосками. Они формируются вскоре после прорыва колеоризой покровов зерновки, и до появления зародышевого корня вся колеориза, кроме мелких верхушечных клеток, покрывается волосками, достигающими 2–6 мм длины. Они остаются жизнедеятельными и после появления зародышевого корня и образования на нем корневых волосков. У некоторых видов злаков колеориза имеет цветную окраску.

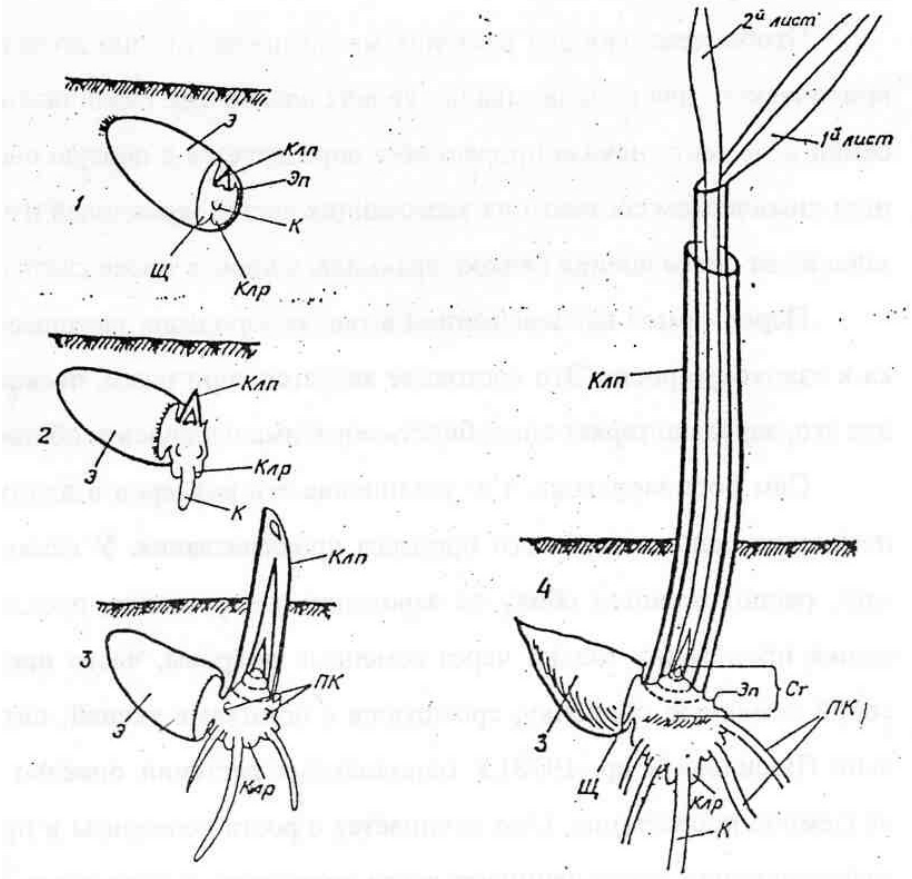


Рис. 3. Прорастание злаков (Васильев и др., 1978). *1–4 стадии прорастания: Э – эндосперм; Клп – колеоптиль; Клр – колеориза; К – главный корень; ПК – придаточные корни; Ст – стеблевая часть проростка; Эп – эпибласт; З – зерновка*

В прорастании зерновок злаков Овеснов (1965) различал следующие фазы: набухания, колеоризы, главного зародышевого корня, колеоптиля, 1, 2, 3, 4 листа и кущения.

Первые митотические деления наблюдаются в корешке, достигшем уже некоторой длины (Гуляев, 1958; Гриф, Иванов, 1980). После проклевывания первичного корня начинает расти мезокотиль, потом растет первый лист внутри колеоптиля и выходит наружу, и лишь последним начинает расти апекс стебля. Эпикотиль у злаков и первые междоузлия стебля укорочены и не выносятся на поверхность (Обручева, 1982).

Растяжение клеток является обязательным процессом для «запуска» прорастания, тогда как деления могут начинаться или одновременно с растяжением, или позже (Обручева, 1965, 1979). Растяжение хотя и происходит сначала относительно медленно, однако оно обеспечивает более быстрое проникновение зародыша в почву и продвижение за фронтом воды, чем если бы процесс роста начался с деления клеток (Илли и др., 1999). По литературным данным, у семян некоторых растений сначала происходит растяжение, а потом деление, у других – наоборот, у третьих эти процессы могут происходить одновременно. Как отмечают К.М. Ситник, Т.А. Мартын, Л.А. Мусатенко (1977), растяжение у злаков начинается раньше, чем деление клеток. У злаков описано подземное и надземное прорастание. Оно начинается с роста колеоризы и проклевывания главного корня, затем начинают расти колеоптиль и мезокотиль, потом растет первый лист внутри колеоптиля, выходит наружу, и лишь последним начинает расти апекс стебля (Berlym, 1972).

Таким образом, семена можно рассматривать как сложную систему, приведение которой в действие, то есть прорастание, требует готовности системы, возможности ее функционирования и триггера (воды), включающего систему, то есть переводящего ее из неактивного в активное состояние. Процесс прорастания, то есть «запуск» онтогенеза, определяется условиями

местообитания, в которых происходило эволюционное становление вида. Адаптационные свойства семян связаны со сложными онтогенетическими программами и определяют характер их прорастания. В механизмах регуляции прорастания семян четко определяется экологическая приспособленность растений, определенная стратегия онтогенетического развития.

Для обеспечения питания развивающемуся проростку до момента перехода его к автотрофному способу питания служат запасы питательных веществ. Они содержатся в эндосперме. У разных видов злаков запасные вещества отличаются по химическому составу. Основные их компоненты – углеводы, белки и жиры. У большинства видов углеводов содержится в зерновке большее количество (табл. 1).

В семенах злаков основным углеводным компонентом является крахмал, содержание которого достигает 45–75% (Даффус К., Даффус Дж., 1987). В зрелых семенах крахмал находится в цитоплазме в виде крахмальных зерен. Крахмальные зерна имеют разную форму, но чаще бывают сферической, линзовидной или яйцевидной формы.

Таблица 1

Химический состав эндосперма культурных злаков (по Д.И. Иванову, 1961).

Растения	Содержание запасных веществ, % от сухого вещества				
	крахмал	белок	жиры	клетчатка	зола
Озимая рожь	51,8–62,6	9,0–18,6	1,6–1,9	2,3–2,5	1,9–2,0
Пшеница яровая	52,0–71,0	12,4–25,8	2	2,5	1,5–2,1
Ячмень	44,7–69,7	7,9–24,7	1,7–4,6	1,7–5,1	2,0–3,1
Овес	35,9–49,4	9,6–15,7	3,1–6,0	11,4–14,2	3,5–4,7

Жиры (липиды, растительные масла) являются составной частью живой клетки. В химическом отношении растительные масла семян представляют собой сложные эфиры высших жирных кислот и трехатомного спирта глицерина. Триглицериды как запасной продукт весьма выгодны организму, поскольку они являются высоко восстановленными соединениями, содержащими вдвое больше энергии, чем углеводы и белки, являясь источниками биосинтеза других соединений, необходимых для роста и развития растений. Как указывает В.Л. Кретович (1980), преобладающими, в частности в зерне пшеницы, являются жирные ненасыщенные кислоты (пальмитиновая, олеиновая, линолевая, линоленовая).

Белки – наиболее ценная составная часть запасных питательных веществ. Рост проростков во многом зависит от способности их поддерживать синтез белков на необходимом для этих целей уровне, поэтому гетеротрофный проросток нуждается в постоянном притоке азотистых веществ из эндосперма. Запасены азотистые вещества, в основном в форме белков. Биологический смысл такого способа запасания, по-видимому, так велик, что злаки, как одна из эволюционно наиболее продвинутых форм растений, в ходе эволюции приобрели уникальную способность запасать особую группу белков – проламины. Они отложены в эндосперме и составляют 45–50% от общей массы белка в этой части зерновки (Вакар, 1975; Конарев, 1980). Остальные белки представлены глютелинами, альбуминами и глобулинами, которые считаются основными запасными белками семян двудольных растений (Клименко, 1978).

Общеизвестно, что белки выполняют многообразную роль: каталитическую, регуляторную, транспортную, структурную и ряд других функций, связанных с процессами жизнедеятельности растительной клетки. Вопрос о том, какие белки можно рассматривать в качестве запасных, является в настоящее время предметом дискуссий. Если исходить из того, что запасные белки используются проростком в виде аминокислот, амидов и реже пептидов, то в качестве запасных можно рассматривать все те белки, которые при прорастании гидролизуются до свободных аминокислот и низкомолекулярных пептидов (Соболев, 1985).

Таким образом, функцию запаса аминного азота могут выполнять и альбумины в семенах двудольных растений, а также альбумины и глобулины в зерновках злаков. По многочисленным литературным данным (Клименко, 1978; Рядчиков, 1978; Хавкин, 1979, 1982; Шутов, 1983; Соболев, 1985), к запасным можно отнести те белки, которые отвечают следующим требованиям: высокое содержание их в той или иной части семени, высокое содержание у них аргинина, глутаминовой, аспарагиновой и ряда аминокислот, а также их интенсивный гидролиз в период прорастания.

Повышенное содержание ряда аминокислот в запасных белках семян, вероятно, связано с особо важной ролью их в развертывании метаболических процессов при прорастании семян. Например, Прянишниковым (1945) была показана исключительная роль аспарагина, как временного резерва азота, накапливающегося в процессе распада белков семян при прорастании и затем используемого растущим проростком. Аналогичную роль в прорастающих семенах выполняет и глутамин. При этом показано (Кретович, 1980), что по сравнению с аспарагином глутамин обладает большей метаболической активностью. В эндосперме прорастающих семян в значительных количествах синтезируется глутамин. Полагают (Maxwell, Bidwell, 1970), это связано с тем, что глутамин по сравнению с аспарагином является более транспортабельной формой азота.

Злаки в эволюции растений являются более продвинутым классом, в связи с этим транспортная $-NH_2$ форма также более совершенна. Образовавшиеся в результате амидирования аспарагин и глутамин служат транспортной формой азота из запасающей ткани в проросток (Измайлов, и др., 1979). При этом, в зависимости от вида растения, в составе транспортируемых азотных продуктов может преобладать тот или иной амид. У пшеницы, например, основной транспортной формой органического азота является глутамин (Maxwell, Bidwell, 1970), у люпина – аргинин (Atkins, Pate, Rolling, 1975). Важно отметить и специфическую роль глутамина в прорастающих семенах, как вещества, участвующего в активировании фитазы – фермента, осуществляющего мобилизацию фосфорных запасов семени при прорастании.

Высокое содержание в запасных белках аргинина объясняют тем, что он, наряду с глутамином, представляет собой резервный фонд азота у растений (Elmore, King, 1978). Высокое содержание пролина в запасных белках, по-видимому, можно объяснить тем, что он, подобно аргинину и амидам дикарбоновых кислот, является легко метаболизируемым веществом, связанным путем обратимых реакций с такими физиологически активными аминокислотами, как глутаминовая кислота и аргинин (Кретович, 1972, 1980). Наряду с этим известно, что пролин в форме оксипролина входит в состав клеточных стенок. Поскольку прорастание сопровождается новообразованием клеток, то предполагают, что он также используется в качестве конституционного вещества (Bewley, Black, 1978).

У злаков отдельные группы запасных белков приурочены к различным частям семени. Проламины и глутамины находятся в крахмалистой части эндосперма. Они соответствуют всем трем вышеназванным критериям, и их запасающая функция в настоящее время общепризнанна (Конарев, 1980, Павлов, 1967, Murray, 1976). Глобулины и альбумины присутствуют в основном, в алейроновом слое эндосперма, щитке и оси зародыша.

Углеводный обмен в прорастающих семенах оказывает решающее влияние на дальнейшие процессы роста и развития растений, в конечном итоге – на их продуктивность. Обмен углеводов при прорастании семян находится в тесной связи с синтезом белков-ферментов. Скорость гидролиза запасных полисахаридов зависит не только от их состояния, количества и активности гидролитических ферментов, но и от быстроты оттока сахаров из эндосперма к точкам роста.

Во взаимосвязи эндосперма с зародышем важная роль принадлежит щитку. В этой части семени не только происходит передвижение метаболитов, но активный синтез белка и других жизненно необходимых соединений. В щитке весьма активны и дегидрогеназы. В случае

же их инактивации задерживается прорастание семян, а иногда они совсем не прорастают (Овчаров, 1976).

Таким образом, у злаков функцию резервного азота в той или иной степени выполняет каждая из вышеназванных фракций белка. Доля их вклада в ростовые процессы оси прорастающего зародыша до сих пор мало изучена (Илли, 1989). Однако прежде всего важно знать какова связь между общим количеством резервного белка в зерновке и ростом проростка. Способностью к росту обладают только зародышевые оси семян, но чтобы рост продолжился после начальных стадий прорастания, необходима мобилизация запасных отложений, то есть интенсивный распад белков, крахмала и жиров. Продукты распада используются развивающимся зародышем для новообразования метаболитов.

На химический состав семян зерновок злаков большое влияние оказывают условия, в которых произрастают растения, а это в свою очередь сказывается на выполненности зерновки. Неоценимо значение запасных белков, жиров, углеводов в жизни растений, особенно на первых этапах онтогенеза в зерновке, поскольку фактически они определяют весь дальнейший ход развития этих растений.

1.4. Покой дикорастущих злаков как адаптация к условиям среды

В какой бы части земного шара не произрастали растения, они в определенный период года попадают в неблагоприятные условия недостатка тепла, водообеспеченности и светового режима. За пределами оптимального значения может находиться один из названных факторов среды, либо два из них, а порой и все три одновременно. Для того чтобы приурочить активный рост проростка к благоприятным условиям года, эволюция в царстве растений пошла по пути разобщения во времени (а зачастую и в пространстве) двух важнейших в онтогенезе этапов – формирования зародыша и преобразования его в проросток. Этот процесс осуществляется за счет прерывания активного роста зародыша и перехода семени в состояние покоя. Семенам многих растений свойственно состояние покоя, вследствие чего они не способны прорасти сразу после созревания.

Семена большинства видов растений обладают уникальной особенностью длительное время находиться в состоянии покоя, полностью сохраняя при этом жизнеспособность. Покой семян – один из механизмов, действие которого позволяет предотвратить несвоевременное прорастание, грозящее гибелью проростку, и пережить неблагоприятные периоды года. Эволюционными причинами покоя могут быть различные факторы среды, на основе которых выделяют два типа покоя: вынужденный, который вызван различными неблагоприятными факторами окружающей среды, чаще это недостаток тепла и влаги, и органический покой, связанный со свойствами зародыша или окружающих его тканей (Николаева, 1977, 1999). Семена некоторых растений в естественных условиях имеют глубокий органический покой, который может длиться несколько лет. Эти семена характеризуются снижением всхожести или полным отсутствием прорастания при благоприятных условиях для данного вида. Многие дикорастущие растения отличаются разновременностью прорастания, что чаще всего связано с циклом развития.

Нередко в литературе имеются заключения о малом значении семенного размножения растений, имеющих в лабораторных опытах низкую всхожесть. Мы считаем, что низкая всхожесть обычно связана с трудным прорастанием, которое является свидетельством особой «заботы» растений о семенном размножении. Прорастание таких семян в природе, после воздействия определенных экологических факторов, протекает быстро и дружно и приурочивается к наиболее благоприятному периоду, чем обеспечивается наилучшее выживание всходов. Недаром особо глубокие формы покоя имеют семена злаков на границе ареалов (овсяница лесная, овсяница исполинская, коротконожка лесная и др.) или у видов, возделывающихся в новых районах (цицания), где условия обитания далеки от оптимальных. Раннее осыпание семян – это тоже особая форма «заботы» о семенном размножении.

Неполноспелые семена имеют более глубокий покой, чем полноспелые; этим в большей мере регулируется прорастание. Особое значение это имеет для гидрофильных растений, так как неполноспелые семена содержат больше влаги и лучше погружаются в воду, где имеются благоприятные условия их дозревания и прорастания, а также выживания всходов (цицания водная, манники и др.).

Семена дикорастущих злаков имеют высокую жизнеспособность и большую биологическую стойкость (при переувлажнении, промораживании, чередовании увлажнения и подсушивания, против грибных и бактериальных организмов). При благоприятных условиях дозревания все семена любых видов злаков, независимо от глубины покоя, приобретают способность к быстрому прорастанию. То есть становятся хорошо всхожими. Выводы многих авторов о низкой всхожести тех или иных видов растений свидетельствуют лишь о том, что опыты проводились при неблагоприятных условиях прорастания или семена были лишены необходимых условий дозревания. Деление семян дикорастущих растений по группам всхожести, имеющиеся у различных авторов, не отражает действительной всхожести семян и с биологической точки зрения мало оправдано (Овеснов, 1965).

Первую классификацию типов покоя семян, предложил в 1916 году американский ученый В. Крокер (1950). В основу ее были положены известные в то время причины, вызывающие покой: 1) недоразвитость зародыша; 2) непроницаемость кожуры для воды; 3) механическое сопротивление покровов росту зародыша; 4) низкая газопроницаемость покровов; 5) покой самого зародыша, связанный с существованием метаболического блока; 6) вторичный покой.

Выделяют (Гродзинский, 1983) несколько групп растений по сочетанию признаков скорости прорастания и длительности сохранения всхожести. К первой группе относят семена, обладающие длительным глубоким покоем и очень долго сохраняющие всхожесть. Они становятся способными прорастать нередко через два и более года после опадения. В почве сохраняются огромные запасы семян дикорастущих растений, в том числе злаков, которые могут прорастать порциями в течение десятков лет. Ко второй группе относят семена, прорастающие сразу или вскоре после опадения (нередко после перезимовки) и сохраняющие всхожесть в течение нескольких лет (7–18). К этой группе принадлежит большинство растений, среди них многие культурные и дикорастущие злаки. В третью группу входят семена, прорастающие сразу и очень быстро теряющие всхожесть. Семена, прорастающие прямо на материнском растении до опадения, характерны для так называемых «живородящих» растений и составляют четвертую группу.

Своевременное прорастание семян является непременным условием нормального прохождения онтогенеза у растений. Момент прорастания семян, «старт» онтогенеза определяется условиями местообитания, в котором происходило эволюционное становления вида. Вероятно, приспособительные свойства семян, определяющие характер их прорастания, заложены в «генетической памяти» растений. В литературе описаны разные механизмы, регулирующие переход семян из состояния покоя к активной пролиферации (Гродзинский, 1983).

А.М. Овеснов (1965) предложил считать непокоящимися такие семена, которые дают всхожесть не менее 90% при постоянной температуре около 18–22°, нормальном – около 80% увлажнении субстрата, на свету и в темноте, за срок не более двух недель. По глубине и продолжительности покоя Овеснов А.М. делил дикорастущие злаки на 4 группы: 1) семена со слабым коротким покоем (1– месяца); 2) со средним покоем (4–7 месяцев); 3) с глубоким продолжительным покоем (8–12 месяцев); 4) с очень глубоким покоем, преодоление которого при сухом хранении не наблюдается. По времени впадения в покой дикорастущие злаки делят на две группы: а) семена, впадающие в покой на материнском растении; б) семена, имеющие на материнском растении частичный покой, усиливающийся после уборки.

Температуре принадлежит ведущая роль в преодолении покоя и в прорастании семян. Значение температуры в прорастании семян проявляется, по Овеснову, на двух этапах

– на подготовительном, когда в семенах протекают необходимые физиологические и биохимические изменения, и на этапе непосредственного прорастания, когда происходит быстрый рост зародыша. Температурный режим подготовительного этапа, как правило, не совпадает с оптимальной температурой прорастания и тем более с оптимальными условиями роста проростков. Совпадение оптимальной температуры на разных этапах наблюдается лишь у таких семян, которые полностью преодолели покой или не имели покоя. Вот поэтому покоящиеся семена нуждаются в воздействии специальной температуры. При этом для семян со слабыми формами покоя достаточно переменной температуры при проращивании, для семян с глубокими формами покоя необходимо длительное воздействие специальной температуры до проращивания. Ведущая роль температурного фактора сложилась в результате длительного приспособления растений к среде, в которой температура определяет темп и направление всех жизненных процессов (Овеснов А.М., 1965).

В преодолении покоя дикорастущих злаков большая роль принадлежит переменной температуре. Значение ее для разных видов далеко не одинаково. Выявлены следующие общие закономерности. Переменная температура сильно стимулирует прорастание семян со слабым покоем, но лишь в первые месяцы после уборки, так как при хранении они преодолевают покой и позднее успешно прорастают и при постоянной температуре. Семена со средним покоем стимулируются переменной температурой в течение большего периода после уборки, при этом их всхожесть выше, чем при постоянной температуре примерно в два раза. Семена с глубоким покоем сильно стимулируются переменной температурой при любых сроках хранения (до конца их жизнеспособности), при этом всхожесть выше, чем при постоянной температуре в 3–7 раз. Семена с очень глубоким покоем переменной температурой не стимулируются (Овеснов А.М., 1965).

Роль переменной температуры сильно меняется в зависимости от продолжительности хранения семян. Прорастание только что убранных семян всех видов дикорастущих злаков переменной температурой не стимулируется, так как они в этот период обладают устойчивым покоем. В процессе дальнейшего хранения выявляется высокая эффективность переменной температуры. Исключение составляют семена с глубоким покоем, которые при любых сроках хранения не поддаются ее воздействию. При длительном хранении преимущество переменной температуры исчезает у семян со слабым и средним покоем, но сохраняется у семян с глубоким покоем. Старые семена у большинства видов при переменной температуре прорастают хуже, чем при постоянной. Семена злаков пойменных форм имеют большую потребность в переменной температуре, чем водораздельные формы этих же видов. Семена, убранные в ранних фазах спелости, более отзывчивы на переменную температуру, чем полноспелые (Овеснов, 1965).

Выдерживание влажных семян при низкой положительной температуре, или стратификация, является старым, но наиболее эффективным способом стимуляции прорастания покоящихся семян. Семена дикорастущих злаков нуждаются в стратификации от 10 дней до 8 месяцев. Режим стратификации не одинаков: для большинства семян эффективна холодная, а для ряда видов – комбинированная (теплая + холодная) или теплая; воздействие холода на зерновки некоторых видов эффективнее в воде, чем во влажном субстрате.

Слишком длительная стратификация приводит к вторичному покою или, у некоторых видов, к прорастанию зерновок на холоде (1–4°). Отношение семян к температуре до и после стратификации выявляет замечательную слаженность в природе процессов дозревания и прорастания зерновок злаков. Механизм действия сниженной температуры на увлажненные семена сводится к усилению кислородного снабжения, поскольку холодная вода содержит больше газов, чем теплая. В опытах А.М. Овеснова это подтверждено тем, что стратификация зерновок с нарушенными покровами протекает в 3–5 раз быстрее, чем обычных. Стимуляция прорастания, полученная зерновками при стратификации, сохраняется у большинства видов при последующем сухом хранении в течение 3–6 месяцев. Это дает возможность применять

этот прием в практике заблаговременно до посева. Искусственная стратификация может заменяться естественной – подбором соответствующих сроков сева (Овеснов А.М., 1965).

Зерновки дикорастущих злаков на кратковременное намачивание неотзывчивы. Овеснов А.М. в своих исследованиях установил высокую устойчивость семян к длительному переувлажнению. Оно стимулирует преодоление покоя и улучшает прорастание семян подавляющего большинства видов дикорастущих злаков. Были выявлены следующие эффективные сроки выдерживания семян в воде: 1) семена со слабым покоем – 10–20 дней; 2) со средним – 1–3 месяца; 3) с глубоким и очень глубоким – 4–8 месяцев.

При слишком длительном переувлажнении семена со слабым покоем погибали, а семена с глубоким покоем в большей части переходили во вторичный покой. Положительное влияние переувлажнения на семена дикорастущих злаков Овеснов А.М. связывал с двумя причинами – вымыванием веществ, препятствующих прорастанию, и улучшением проницаемости семенных покровов. Последнее обязано активной жизнедеятельности микрофлоры семян. Продолжительность жизни семян в воде зависит от температуры воды. Наиболее благоприятной для сохранения жизнеспособности является холодная вода (Овеснов, 1965).

Покровные ткани способствуют сохранению жизнеспособности зерновок, но задерживают их прорастание. Большая роль в прорастании дикорастущих злаков у подавляющего большинства видов принадлежит плодовой и семенной оболочкам. Нарушение их целостности перед опытом приводит к повышению энергии прорастания и всхожести семян. Свежесобранные семена злаков с глубоким покоем обычно от нарушений оболочек не увеличивают всхожесть, после же сухого хранения этот прием становится для них высокоэффективным. Зерновки с нарушенными покровами быстрее завершают стратификацию. Чем ближе к зародышу проводится механическое повреждение, тем выше его эффективность. Нарушение покровов способствует активизации ткани эндосперма и щитка. Считалось, что роль покровных тканей в трудном прорастании зерновок злаков сводится к ограничению доступа воздуха к зародышу. Овеснов А.М. показал, что, помимо этого, покровы зерновок задерживают поступление воды в семя.

Таким образом, покой у семян дикорастущих злаков обеспечивает их прорастание в наиболее благоприятный период и является надежным защитным механизмом, необходимым в достаточно сложных климатических условиях региона.

1.5. Роль свободных аминокислот в адаптации растений

Одним из механизмов, обеспечивающих устойчивость растений к стрессам различной природы (охлаждение, засуха, корневая гипоксия, засоление, действие ионов тяжелых металлов, загрязнение почвы нефтепродуктами) является накопление свободных аминокислот (Епринцев и др., 2003; Судачкова и др., 2007; Яхин и др., 2009, 2012; Movafegh, 2012; Довгаюк-Семенюк, 2016; Алаудинова, Миронов., 2017; Arshneshin et al., 2023). Все виды воздействий отражаются на уровне свободных аминокислот. Охлаждение и засуха вызывают увеличение количества свободных аминокислот, а затопление приводит к снижению их концентрации. В условиях стресса отмечается преобладание глутаминовой кислоты и соединений, которые из нее образуются (глутамин, пролин, орнитин, аргинин, γ-аминомасляная кислота) (Bown, 1997; Hosseinifard et al., 2022; Singh, 2022; Spormann et al., 2023). Помимо участия в составе белков, свободный пролин также известен тем, что играет особую роль в клетках растений, особенно в условиях абиотического стресса. В дополнение к тому, что пролин образуется в качестве продукта протеолиза, он может быть биосинтезирован de novo в растительных клетках по пути глутаминовой кислоты или, альтернативно, по пути орнитина. Изменение содержания аланина, пролина и оксипролина, глицина в условиях засухи связано с расходом этих веществ на синтез бетаинов (Ashraf et al., 2007; Heydarzadeh et al., 2023).

В зависимости от силы стресса могут запускаться различные механизмы накопления свободных аминокислот: в условиях умеренных стрессов накопление аминокислот является

следствием их синтеза, а в условиях сильных стрессов – результатом активации протеолиза.

Большинство работ по изучению аминокислотного состава связаны с видами, имеющими пищевое, кормовое или лекарственное значение (Pisarikova et al., 2005; Carratu et al., 2008; Umrani et al., 2013; Кривобочек и др., 2014; Табаленкова, Розенцвет, 2021; Пинчук и др., 2023; Kovacevic et al., 2023). Из злаков наиболее часто объектами исследований являются пшеница, кукуруза, рис, ячмень, сорго, тритикале (Stringfellow et al., 1975; Mosse et al., 1988; Kowieska et al., 2011; Tomicic et al., 2022; Pulatova, 2023). Дикорастущие злаки Восточного Забайкалья в этом аспекте мало изучены.

При изучении влияния физиологически активных веществ с ростостимулирующим действием на уровень свободных аминокислот у пшеницы отмечается увеличение содержания некоторых аминокислот (Яхин и др., 2012). Так, повышался уровень метионина в надземной части. Метионин является одной из ключевых аминокислот, выполняя центральную роль в инициации трансляции мРНК. В растениях через его метаболит S-аденозилметионин осуществляется контроль уровня таких значимых метаболитов, как этилен, полиамины и биотин (Amir, 2010). S-аденозилметионин – первичный донор метильной группы, регулирующей процессы клеточного деления, синтеза клеточной стенки, хлорофилла и др. Он участвует в реакциях синтеза различных ароматических соединений. Возрастание уровня метионина в целом растении может свидетельствовать об активации метаболических процессов. Также отмечался рост содержания цистеина (входящего в состав глутатиона) и аминокислот шикиматного пути (тирозина и фенилаланина), использующихся для синтеза веществ с антиоксидантными свойствами.

Данные, полученные при исследовании двухнедельных проростков культурных злаков с целью оценки пищевой ценности (пшеница, овес, рожь) показывают повышенное содержание аспарагиновой, глутаминовой кислот, аланина, серина и пролина (Мусаева, Гаджиева, 2015). Аспарагиновая и глутаминовая кислоты играют важную роль в белковом обмене в прорастающих семенах растений 2-недельного возраста и интенсивно вовлекаются в белковый обмен. Также они обеспечивают связь между белками и углеводами и другими соединениями.

Содержание аминокислот в растениях резко меняется в зависимости от возраста растений (Химические элементы и ….., 1979). С возрастом в растении уменьшается количество свободных аминокислот. Соотношение между связанной и свободной формами аминокислот зависит от условий произрастания. Так, перегрев вызывает гидролиз сложных белковых соединений и накопление аминокислот (Манойленко, 1983). При более длительной засухе процесс распада идёт дальше – происходит отщепление аммиака.

Особо следует остановиться на физиологической роли аргинина. Аргинин представляет собой резервный фонд азота у растений (Соболев, 1985). В процессе прорастания аргинин в зародыше расходуется, на смену ему приходит глутаминовая кислота (Якимова, 1999). В исследованиях отмечается увеличение количества аргинина у ряда растений, в частности у кукурузы в условиях засухи (Kawasaki et al., 2000, Diaz et al., 2005; Sun et al., 2023). L-аргинин может повысить засухоустойчивость проростков кукурузы, повышая скорость фотосинтеза и антиоксидантную способность. На основе азота аминокислот орнитинового цикла (аргинин, орнитин, цитруллин) могут образовываться полиамины (Liu et al., 2007; Hassan et al., 2019).

Выделяется группа «стрессовых» аминокислот, которые обеспечивают адаптацию растений (Полевой, 1989; Шевякова и др., 1994). К ним относятся аланин, фенилаланин, γ-аминомасляная кислота и пролин. В литературе достаточно много сведений о корреляции степени устойчивости растений к морозам и засухе с количеством свободного пролина, об увеличении его содержания в тканях в состоянии покоя, накануне или в начале интенсивных процессов роста и дифференциации (Бритиков, 1975; Hayat et al., 2012). При сравнении засухоустойчивых и чувствительных к засухе растений, относящихся к одному виду, оказалось, что у первых содержание пролина существенно выше, чем у последних.

Таким образом, свободные аминокислоты играют важную роль в жизнедеятельности растений (обеспечивают регуляцию осмотического давления, детоксикацию свободного аммиака, поставку углеводородных скелетов для энергетического метаболизма и др.). Это могут быть как протеиногенные аминокислоты, так и непротеиногенные. Если роль свободных протеиногенных аминокислот в той или иной степени изучена, то функции многих непротеиногенных аминокислот ещё находятся на стадии изучения.

ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ, ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Восточное Забайкалье в административно-территориальном отношении соответствует Забайкальскому краю. Общая площадь территории равна 431,5 тыс. кв. км. На западе и северо-западе она граничит с Республикой Бурятия и Иркутской областью, на северо-востоке и востоке – с Республикой Саха (Якутия) и Амурской областью, на юге и юго-востоке по государственной границе – с Монголией и Китаем (Дегтев, 1988).

Главные структурные элементы рельефа начали формироваться еще в протерозое. Тектоническая основа современного рельефа сложилась в позднем мезозое. Основной причиной, оказавшей влияние на формирование современного облика рельефа, явилось длительное воздействие эндогенных и экзогенных рельефообразующих процессов. Эндогенные процессы выразились в неравномерном поднятии и опускании участков местности (на сегодняшний день Восточное Забайкалье является сейсмически активной территорией). Экзогенные процессы представлены воздействием физических и, в меньшей степени, химических и биохимических факторов, а также размывами рек, выдуванием горных пород и т. д. (Типы местности….., 1961). Равнины встречаются в Восточном Забайкалье только в межгорных котловинах и на широких участках речных долин.

Одной из важнейших черт морфологического строения Восточного Забайкалья является чередование горных хребтов и широких межгорных долин. Горный рельеф местности является важным климатообразующим фактором, влияющим на распространение атмосферных осадков и облачности, формирование почвенного покрова и растительности.

В районе г. Читы и к западу от него располагаются горные хребты высотой до 1 200–1 600 м (Яблоновый, Малханский, Черского и др.). Между ними – широкие тектонические впадины, наиболее крупными из которых являются Тарбагатайская, Чикойская, Читино-Ингодинская и Беклемишевская.

На юго-востоке территории находится горная область – Амазарское среднегорье (высотой 900–1400 м), для которого характерны плосковершинные хребты, вытянутые преимущественно с юго-запада на северо-восток, а также сравнительно неглубокие и неширокие межгорные понижения.

На территории региона через Яблоновый хребет и хребты, входящие в систему Олекминского становика, проходит главный водораздел Азиатского материка, разделяющий воды рек, текущих в Северный Ледовитый и Тихий океаны. Реки края относятся к трем крупным речным бассейнам: Енисея, Лены (бассейн Северного Ледовитого океана) и Амура (бассейн Тихого океана).

Густота речной сети в среднем составляет 0,3–0,4 км на 1 км² площади, причем на юго-западе и востоке региона увеличивается до 0,8, а в юго-восточной части она составляет 0,1 км рек на 1 км² площади, здесь расположена бессточная область, занятая пересыхающими озерами Зун-Торей и Барун-Торей.

Реки региона характеризуются резким преобладанием дождевого стока над снеговым, сравнительно слабо выраженным весенним половодьем и значительными летнее-осенними паводками. Характерен также резкий спад водности рек в меженные периоды вследствие малой аккумуляции грунтовых вод в почвогрунтах водосборов. Зимней межени свойственна ничтожно малая водность рек. В этот период все малые реки промерзают до дна, средние реки промерзают на перекатах. Продолжительность периода промерзания рек длится примерно 3–4 месяца. Высокие весенние уровни обычно обусловлены заторными явлениями, которые наблюдаются преимущественно на весеннем ледоходе, но бывают и осенью.

Максимальные уровни характерны в основном для паводочного периода (июль – сентябрь), при котором наблюдаются затопления пойм и сельскохозяйственных угодий. Продолжительность летних паводков на реках составляет в среднем 15–35 дней, при этом уровни воды в реках повышаются до 5–7 м.

Ледостав на реках наступает, как правило, в конце октября – начале ноября. На малых реках он образуется от смерзания заберегов. Продолжительность периода с ледовыми явлениями (от появления ледовых образований до очищения реки ото льда) на северных реках составляет в среднем 210–240 дней, на южных – 180–210.

Природные и климатические условия региона очень разнообразны. Согласно классификации климатов Б.П. Алисова (1956), в основу которой положены условия атмосферной циркуляции, выражающейся в преобладании воздушных масс определенного типа, Восточное Забайкалье находится в умеренном климатическом поясе.

Климат региона отличается резкой континентальностью, что обусловлено удаленностью территории от смягчающего действия морей и океанов, сложным географическим строением местности и особенностями циркуляции атмосферы. Проявляется континентальность климата в большой амплитуде суточных и годовых температур, коротком безморозном периоде, небольшом количестве атмосферных осадков с неравномерным их распределением в течение года, больших колебаниях температуры воздуха в течение суток и огромной амплитуде колебаний температуры между самым холодным и самым теплым месяцами года (90 °С).

Зима в Восточном Забайкалье характеризуется устойчиво холодной, безветренной и безоблачной погодой. Период низких температур (ниже 0 °С) продолжается 6 месяцев, с ноября по апрель включительно. Январь – самый холодный месяц со среднемесячной температурой -26 °С, и абсолютным минимумом -50 °С. Отсутствие оттепелей – характерная особенность середины зимы. Из-за низких температур в середине зимы нередко наблюдается появление невысоких инверсионных туманов. Количество осадков в холодное время незначительно – 30–50 мм за 6 зимних месяцев, что составляет 10–15% годовой суммы осадков (рис. 4). То есть снежный покров небольшой и распределен неравномерно. Слабое развитие снежного покрова, позднее выпадение снега на мерзлую почву, холодная зима приводят к сильному и глубокому переохлаждению почвы и широкому распространению сезонной и многолетней мерзлоты, оказывающей существенное влияние на формирование почв и растительности. Повторяемость такой погоды составляет в среднем 62 – 32 дня – умеренно холодная и 30 дней – холодная погода (Зильберштейн, Швец, 1982).

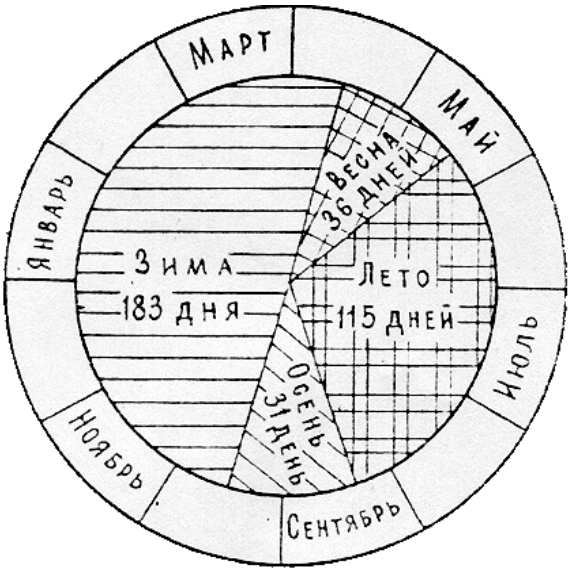


Рис. 4. Продолжительность сезонов года по г. Чите (Дегтев, 1997)

Весна наступает в конце апреля и заканчивается в конце мая – начале июня. Устойчивый снежный покров разрушается в конце марта – начале апреля. Полный сход снега приходится на середину апреля – начало мая. Количество осадков весной постепенно увеличивается, но все же остается незначительным. В апреле осадки не превышают 10–20 мм, в мае они увеличиваются примерно в 2–3 раза, редко больше.

Незначительные осадки, особенно в сильно прогреваемых межгорных котловинах, способствует развитию значительной сухости почвы и воздуха (Миротворцев, 1934). Наиболее губительны для растений дни с высокой сухостью воздуха при наличии ветра, создающего суховеи. Особенно резко это явление бывает выражено в теплых, хорошо продуваемых котловинах и на высоких равнинах.

Весной, благодаря увеличению солнечной радиации и притоку теплого воздуха с запада, возникают благоприятные условия для прогревания приземного слоя воздуха, но большая затрата тепла на прогревание глубоко промерзшей почвы затягивает развитие весны. Обострение циклонической деятельности и рост барических градиентов способствует возврату холодов и появлению сильных и продолжительных ветров. С сухостью воздуха, почвенного покрова и грунтов связана ветровая эрозия почв и возникновение пыльных бурь. Для весны характерны частые сильные ночные заморозки. Таким образом, весна характеризуется довольно тяжелыми условиями для развития растений. Это замедляет начало вегетационного периода и тормозит развитие растений на ранних этапах их онтогенеза.

Лето короткое, но теплое. Наступление лета приурочено к концу мая – началу июня и заканчивается в первой декаде сентября (90–100 дней). Раньше всего оно начинается в долинах рек южной части области. Наиболее благоприятный по температурным условиям период с температурами выше 15 °С продолжается около 50–60 дней (вторая декада июня – вторая декада августа). Дневные температуры могут достигать очень высоких значений, почти повсеместно в отдельные годы превышая 35 °С, а в долинах рек Онона и Аргуни – 40 °С. Ночные температуры бывают довольно низкими; даже в июле средние минимальные температуры в долинах рек южной части области колеблются от 8 до 14 °С. В отдельные годы даже в июле возможны заморозки (Роговская, 1973).

В связи с выносом континентального тропического воздуха из Монголии первая половина лета отмечается слабо выраженной циклонической деятельностью, теплой малооблачной засушливой и суховейно-засушливой погодой. Во вторую половину лета усиливается циклоническая деятельность, способствующая выносу морского воздуха с Тихого океана. Это приводит к установлению погоды с высокой температурой и влажностью воздуха и сильными ливневыми дождями. В среднем за июль – август выпадает 150–200 мм (50–70%), то есть почти в два раза больше, чем за май – июнь. Ливневые дожди иногда формируют катастрофические паводки на реках. Неблагоприятной особенностью лета является позднее окончание заморозков и их раннее появление.

Осень наступает в конце августа – середине сентября, окончание ее приходится на первую половину октября. Типичным осенним месяцем является сентябрь. Первые заморозки начинаются в первых числах сентября, иногда в августе. Начало осени характеризуется еще довольно высокими дневными температурами, устойчивыми заморозками, постепенным увеличением числа малооблачных дней и быстрым уменьшением количества осадков. Вторая половина этого времени года короче и холоднее первой. Преобладающими становятся ясные морозные погоды с оттепелью днем. Количество осадков быстро уменьшается и становится в 6–9 раз меньше, чем в августе, иногда выпадает мокрый снег. Таким образом, продолжительность безморозного периода в году составляет обычно 90–100 дней, вегетационного периода – 120–150 дней.

Положительной особенностью природных условий Восточного Забайкалья является преобладание прямой солнечной радиации – 60–65 % от общей суммы солнечной энергии, а также высокая продолжительность солнечного сияния – 2 354 часа/год. Максимум солнечного сияния приходится на май – июнь (310–301), минимум – на ноябрь – декабрь (160–151).

Эта особенность климата региона, а также то, что период наиболее высоких температур совпадает с наибольшим количеством осадков в июле и августе, сокращает необходимое для развития растений время и в частично компенсирует непродолжительный вегетационный период.

Условия рельефа способствуют неравномерному распределению тепла и влаги в пределах одного высотного пояса, создавая разнообразие микроклиматов. В связи с преобладанием в регионе прямой солнечной радиации количество тепла, получаемого поверхностью почвы, в значительной мере зависит от характера экспозиции склона и степени его крутизны (Ногина, 1964). Южные склоны в отдельные периоды сезонов (зимой, ранней весной) получают тепла в несколько раз больше, чем северные. Это приводит к тому, что южные склоны очень сухие и теплые летом, малоснежные и бесснежных зимой, с резкими контрастами температур, а северные склоны умеренно влажные и холодные, с более устойчивым глубоким снежным покровом. Микроклиматические особенности южных и северных склонов обуславливают отличия их почвенно-растительного покрова.

Важной особенностью климата Восточного Забайкалья являются большие колебания погодных условий по годам. Это проявляется в циклической изменчивости выпадения осадков, чередованием в течение нескольких лет сухих и влажных периодов. Распределение осадков по сезонам года и территории тоже неравномерно, составляет 400–550 мм на севере области и 270 мм в юго-восточных районах. Самое большое количество их выпадает в июле и августе, чаще всего в виде непродолжительных, но сильных ливней. Наибольшее число дней с осадками приходится на летние месяцы. Осеннее их количество превышает весеннее. Зимой количество осадков незначительное. Периодичность сухой весны и влажного лета регулярно повторяется из года в год. Эта закономерность отражается на содержании общей и продуктивной влажности в почве: в мае – 4 и 9 мм, в августе – 12 и 17 мм.

Таким образом, горный характер рельефа, выраженная сезонная и разногодичная изменчивость климатических условий, а также микроклимат склонов обусловили специфичность формирования почвенного и растительного покрова.

В Восточном Забайкалье зарегистрированы все основные типы почв европейской и других широт, кроме субтропиков. Почвы находятся в тесной взаимосвязи с распределением тепла и влаги. Основными типами почв в регионе являются: в горной тайге – горные мерзлотно-таежные, горные подзолистые, в лесостепи – серые лесные, мерзлотные темно-серые, лесные, луговые, в степи – черно-зеленые и каштановые типы. Зональным типом сухих степей региона являются каштановые почвы. Содержание гумуса в них – 1–3%. Они формируются в условиях недостаточного увлажнения, при непромывном типе водного режима, под низкорослой изреженной ксерофитной растительностью (типчаково-пижмовые, ковыльно-типчаковые, тонконогово-разнотравные сухие степи).

Большая часть Восточного Забайкалья покрыта лесом, и только юго-восточная часть – степной растительностью. В широтном и высотном направлении изменяется состав лесного и степного компонентов. На небольших высотах леса занимают наиболее увлажненные участки северных склонов. На средних высотах степные и лесные участки занимают почти равную площадь. В верхней полосе лесостепного пояса в составе растительности преобладают леса, а степи приурочены лишь к наиболее прогреваемым участкам южных склонов (Дулепова, 1985).

Лесостепь постепенно сменяется степью. Е.М. Лавренко (1940) степи Забайкалья и Монголии выделяет в качестве самостоятельной Дауро-Монгольской провинции Евроазиатской степной области. Н.В. Дылис (1965) выделяет в Восточном Забайкалье горные и равнинные степи.

Детальное изучение флоры региона Г.А. Пешковой (1972), Л.И. Малышевым (1984) показало, что она представлена видами различного возраста и происхождения, а формирование ее шло под влиянием изменений климатических условий.

В миоцен-плиоценовый отрезок времени в связи с орогенетическими процессами происходило увеличение сухости, общее похолодание климата. А.Н. Криштофович (1958) указывал, что флора этого периода носила переходный характер – от теплоумеренной тургайской к современной бореальной. В это время образовалась Даурия, как составная часть Восточного Забайкалья. Климат того периода был сходен с современным климатом Японии и

Южного Китая. В этот же период сформировался ксерофитный комплекс растительности, в котором преобладали древние виды монгольской и маньчжуро-даурской групп.

Согласно современным представлениям об изменении климата, на данной территории степная флора появилась в неогене и пришла на смену широколиственным лесам. Степная флора прошла несколько этапов формирования, обусловленных изменением климата на протяжении третичного и четвертичного периодов. В настоящий период в состав ее входят виды древней субтропической палеогеновой флоры, ксерофитной теплоумеренной, умеренной, неморальной и бореальной криоксерофитной флор (Пешкова, 1972).

В антропогене продолжились процессы горообразования, постепенно нарастало похолодание климата, в середине плейстоцена произошло широкое горное оледенение, смещение степей и значительное изменение растительного покрова, который приобрел современный вид.

Таким образом, особенности современного рельефа и гидротермического режима на территории Восточного Забайкалья обусловили разнообразные условия жизни, способствующие как сохранению в экологических нишах растений прошлых геологических периодов, так и формированию новых форм, хорошо адаптированных к условиям современного климата изучаемого региона.

Вопросы, связанные с историей формирования климата и растительности региона, изучены достаточно полно, однако недостаточны сведения об эколого-биологических особенностях произрастающих здесь дикорастущих злаков. Актуальность и необходимость изучения видов, адаптированных к природным условиям Восточного Забайкалья, имеет ряд практических аспектов: познание механизмов адаптационных особенностей растений к среде обитания, а также сохранение видов, введение их в культуру, использование в селекции.

Stipa krylovii Roshev относится к подсемейству Pooideae, трибе Stipeae, секции Leiostipa (Матейкович и др., 2018; Цвелев, Пробатова, 2019). *S. krylovii* – плотнодерновинное растение 30–90 см высотой (Флора Сибири, 1990), корни проникают в глубину до 80 см (Чойжамц, 1977). Развитая корневая система состоит из многочисленных придаточных корней, густо пронизывающих почвенные слои (Буевич, 1983). В природе *S. krylovii* легко отличается от близких видов, распространѐнных на исследуемой территории, открытыми тѐмными узлами и абсолютно гладкими снаружи, более короткими (до 1/3 высоты растения), чем у *S. capillata,* листьями вегетативных побегов (Гудкова, 2012). Как многие ковыли, является эдификатором равнинных и нагорных степей, образует крыловоковыльные степи, а также входит в состав полидоминантных злаковых степей (Дулепова, 1997; Ronnenberg et al., 2011; Намзалов, 2011; Гудкова и др., 2014; Zhou et al., 2023). Вид имеет относительно высокую конкурентоспособность благодаря малой интенсивности транспирации и эффективному использованию почвенной влаги (Шереметьев, 2005). Эта способность, судя по всему, помогает не только переносить неблагоприятные условия произрастания, но и занимать ведущее положение в ценозе. Вместе с тем *S. krylovii* довольно чувствителен к выпасу, он демонстрирует отставание в сезонном развитии под влиянием выпаса (Ткачук, Бочкарев, 2020).

Семена *S. krylovii* начинают созревать в конце августа или начале осени. Наблюдения показали, что у *S. krylovii* ритм развития совпадает с оптимальным по обеспеченности теплом и влагой периодом (Чистякова, 2009). Вид относится к группе эуксерофитов (Касьянова, 2004).

Центральноазиатский вид, встречающийся в степях, прериях и остепненных лугах (Флора Даурии, 2009). *S. krylovii* распространен на всей российской части Даурии, в Западной и Восточной Сибири, в Восточном Казахстане, Тибете, Монголии и Китае; на север доходит до Центральной Якутии (Лавренко, 1978; Флора Сибири, 1990) (Рис. 5). Наиболее южная популяция описана в Непале (Gudkova et al, 2017).

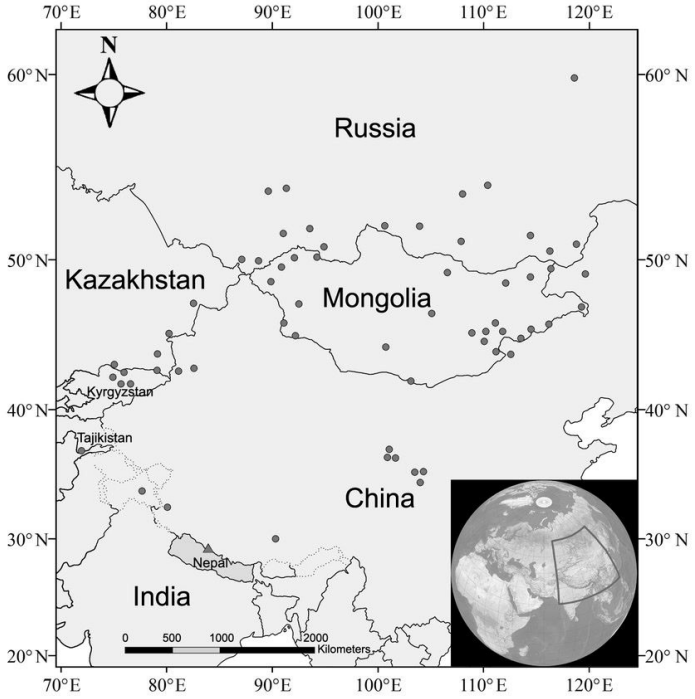


Рис. 5 Распространение S. krylovii (Gudkova et al, 2017)

Большая экологическая амплитуда обусловливает широкое распространение и разнообразие сообществ с участием этого вида (Ткачук, 2021). При изучении крыловоковыльных формаций на территории Восточного Забайкалья и сопредельных районов Монголии отмечают, что распространение крыловоковыльных степей подчиняется общим поясно-зональным закономерностям. При этом в средней части ареала вид выступает как эвритоп, а на южной и северной окраине ареала выявляется специфичность эдафической приуроченности (Ткачук, 2021).

Фенологические наблюдения в естественных условиях произрастания злаков и количественный учет проводились на стационарных опытных площадках (1 м² по пять для каждого изучаемого вида), которые расположены в окрестностях оз. Кенон (Читинский район), а также с. Аргунск и с. Дамасово (Нерчинско-Заводский район) по общепринятой методике И.Н. Бейдеман (1960).

Очищенные семена хранились в бумажных пакетах в условиях лаборатории. Для определения всхожести зерновок использовали ГОСТ 12038 – 84, согласно которого, проросшими принято считать семена с длиной корешка равной половине длины семени. Результаты ежедневного подсчета количества проросших семян позволили нам определить скорость прорастания семян. Для оценки этого показателя использовали формулу Х. Пипера (Pieper, 1909) в изложении Ф.И. Реймерса, И.Э. Илли (1978):

$$V = \frac{n_1 s_1 + n_2 s_2 + \ldots + n_m s_m}{n_1 + n_2 \ldots + n_m};$$

где V – средняя скорость прорастания семян (в сут.); n – количество проросших семян за сутки в дни подсчетов; s – сроки прорастания (в сут.); m – конечный день подсчетов.

Энергию прорастания семян (Е), или дружность прорастания определяли количеством семян, проросших за определенное для каждого вида число дней, в процентах к количеству посеянных.

Семенная продуктивность была определена по методике Т.А. Работного (1969) с некоторыми модификациями И.В. Вайнагий (1974). Потенциальную семенную продуктивность изучаемых видов определяли как среднее количество семязачатков,

приходящихся на один генеративный побег (ПСП). На тех же растениях, но уже образовавших плоды, подсчитывали количество семян и определяли фактическую семенную продуктивность (ФПС). Используя полученные данные, мы определяли процент семенификации (100ФПС : ПСП), который характеризует экологическую реализацию биологических возможностей вида.

Для разделения семян изучаемого вида на популяции использовали модифицированный на кафедре физиологии растений, микробиологии и агрохимии Иркутской государственной сельскохозяйственной академии метод определения содержания белка в интактных (ненарушенных) зерновках злаков И.Э. Илли и др. (2004), что позволило нам использовать их для дальнейших исследований. Всего нами было получено пятнадцать популяционных локусов вида исследованного злака.

При изучении морфологии формирования зародыша был освоен и использован метод микроскопического анализа. Анатомические особенности сформированности зародышей злака определяли на временных препаратах, выполненных по методике, изложенной Г.Г. Фурст, 1979. Очищенные зерновки злаков фиксировали в кипящем этаноле в течение 3 минут, далее отделяли от эндосперма зародыши и готовили временные срезы толщиной 30 мкм на замораживающем микротоме (рис. 6). Срезы выполняли в трех плоскостях – дорсовентральной, трансверсальной и латеральной. Срединные срезы собирали и помещали в каплю дистиллированной воды на предметное стекло, затем накрывали их покровным стеклом и измеряли необходимые параметры колеоптиля, первого эмбрионального листа, первичного корня, колеоризы, щитка и эпибласта. Измерение структур зародышей злака проводили методом микроскопии с помощью окулярного микрометра, предварительно рассчитав цену деления шкалы в микрометрах по стандартной шкале предметного микрометра (Агапов и др., 1982).

Для изучения стадий развития зародыша срезы обычно делают толщиной от 5 до 35 мкм, однако на срезах, толщина которых не менее 25-35 мкм, структуру зародыша можно наблюдать на одном срезе и легче избежать ошибки при толковании их строения (Батыгина, 1987). Оборудование, использованное нами, позволяло получать срезы толщиной 30 мкм. Для статистической обработки полученных данных по анатомии зародыша, (Плохинский, 1961, 1970; Лакин, 1973; Доспехов, 1979; Зайцев, 1984) использовали компьютерную программу Microsoft Excel 2000; выборка состояла из 25 зародышей для каждой популяции.

Рис. 6. Оборудование для анатомо-микроскопических исследований

Для того, чтобы оценить объемы зародышевых структур, мы решили использовать формулы эллиптического цилиндра ($V = \frac{1}{3}\pi abH$) и эллиптического конуса ($V = \pi abH$), где a

– большая полуось эллипса, лежащего в основании цилиндра или конуса, b – малая полуось эллипса, лежащего в основании цилиндра или конуса, H – высота конуса или цилиндра. В результате для оценки каждой из морфологических структур нами использовалась формула:

$$V = V_1 + V_2 + \ldots + V_n = (\tfrac{1}{3}\pi a_1 b_1 H_1) + (\pi a_2 b_2 H_2) + \ldots + (\pi a_n b_n H_n);$$

В зависимости от формы зародышевой структуры ее можно разбить на несколько эллиптических цилиндров и конус.

Также на полученных препаратах изучали особенности морфологических структур зародышей злака. Рисунки зародышей были получены при помощи рисовального аппарата РА-4.

Микрофотографии корневых волосков и дорсовентральных срезов были получены при использовании аппарата «Olimpus» с программным обеспечением «Mekos». Фотопленки, где были сфотографированы злаки в естественной среде обитания, обработаны на сканирующем аппарате «Epson» с использованием программ ACD See и Photo Shop.

Морфологические исследования проводили с использованием гистологического метода: зерновки проращивали в термостате при температуре 20–24° в чашках Петри на фильтровальной бумаге, а также на песке при различном увлажнении 10%, 30%, 50%, 70% от полной влагоемкости в течение 3-х суток. Измерения проводили через 0, 24, 48, 72 ч. от начала проращивания. На временных препаратах также измеряли длину и ширину колеоптиля, первого листа, щитка, эпибласта, корня, колеоризы под микроскопом Биолам с использованием окулярного микрометра.

Исследования ростовых процессов проводили по международной методике анализа семян (Адер, 1965). Семена проращивали также в чашках Петри на фильтровальной бумаге при температуре 20–24 °С. Для определения силы роста проростков проводили морфофизиологическую оценку проростков на 4 и 6 сутки (Лихачев, 1990). Так как данная методика использовалась для оценки проростков культурных растений, в частности пшеницы (Гончарова, 2003), то нам пришлось разработать свои критерии оценки для проростков дикорастущих ксерофитных злаков. Силу роста нормальных проростков оценивали по 5-балльной шкале и подразделяли их на сильные и слабые проростки. К сильным проросткам относили те, у которых длина стебля превышала 20 мм. Первый лист в этот период уже вышел из колеоптиля или был равен его длине. Длина корня была не менее 13 мм. Этим проросткам присваивали 5 баллов. Проросткам, у которых длина стебля была не менее 13 мм, а лист находился в колеоптиле, превышая ¾ его длины, присваивали 4 балла. Тем проросткам, у которых длина стебля составляла не менее 9 мм, лист был в колеоптиле около ½ его длины, а корень не менее 7 мм, присваивали 3 балла. Слабые проростки делили на две категории. К первой относили те, у которых длина стебля была менее 6 мм, а корня – 4 мм, их оценивали в 2 балла. Второй категории слабых проростков, стебель у которых был по длине менее 6 мм, а корень 2 мм, присваивали 1 балл. Силу роста проростков выражали в процентах по отношению числа сильных проростков к общему числу анализируемых семян в пробе.

Наряду с этим определяли интенсивность роста проростков, динамику накопления сухой массы в стеблевой и корневой части прорастающего зародыша, а также эффективность использования питательных веществ эндосперма прорастающим зародышем. Расчет интенсивности роста проростков проводили по методике, предложенной И.Г. Строной (1964). Мы воспользовались ей, чтобы рассчитать показатели интенсивности роста проростков в относительных единицах (процентах). Для этого нами были взяты для расчета абсолютные показатели линейного роста и абсолютно сухой массы стеблевой и корневой частей проростка на 4 и 6 сутки роста. Затем находили темпы прироста на 6 сутки в процентах по отношению к 4 суткам, принимая показатели 4-суточных проростков (длину, массу) за 100%. Относительные темпы прироста массы, длины проростков и корней определяли по формуле:

$$X = \frac{L_2 \cdot 100\%}{L_1}, \%$$

где L_1 – либо длина, либо масса стеблевой или корневой части проростка на 4-е сутки прорастания, см (мг);

L_2 – то же самое, что L_1, только на 6-е сутки прорастания, см (мг).

Эффективность использования проростком запасных веществ эндосперма семени в период гетеротрофного питания определяли в динамике как разницу между массой сухой зерновки до прорастания и массу остатков эндосперма на 4-е или 6-е сутки.

Экспериментальные данные обработаны на IBM PC Pentium IV с использованием статистического пакета программного обеспечения Microsoft Excel. С помощью t-критерия Стьюдента мы проверили гипотезу о равенстве средних. На уровне значимости 0,05–5% гипотеза отвергалась, поэтому мы делали вывод о существенности различий между популяционными локусами.

Для определения прорастания семян в условиях различной влагообеспеченности использовали зерновки, собранные в 2013–2014 гг. в Оловяннинском районе (окрестности п. Калангуй). Проращивание семян проводили в различных условиях. В одном случае в качестве субстрата использовали песок, который перед опытом прокаливали в муфельной печи (влажность песка 30%, 50%, 70% и 100% от полной влагоемкости песка), в чашках Петри в термостате при температуре 21 °С. Для проведения эксперимента использовали 3 кратную повторность, в каждой повторности содержалось 50 семян.

Для создания условий, имитирующих физиологическую засуху, использовали растворы маннита (х. ч.). Метод позволяет на ранних этапах онтогенеза определить относительную засухоустойчивость различных видов растений (Илли и др., 2005). Использовались дифференцирующие растворы осмотика – с осмотическим давлением 3, 5, 7, 10, 13, 15 и 18 атм., контроль – дистиллированная вода.

Для расчета осмотического давления использовали эмпирическое уравнение Вант-Гоффа:

$$p_{осм.} = CRT$$

где $p_{осм.}$ – осмотическое давление (кПа), С – молярная концентрация раствора (моль/л), R – универсальная газовая постоянная (8,31 Дж/моль·К), Т – температура (К).

Изучали динамику прорастания семян злака. Семена перед проращиванием стерилизовали с поверхности 70% этиловым спиртом в течение минуты, затем 1% раствором перманганата калия в течение 20 минут и тщательно промывали стерильной дистиллированной водой (Дмитричева и др., 2011). Для проведения эксперимента использовали 3 кратную повторность, в каждой повторности содержалось 20 семян.

Семена проращивали в суховоздушном термостате ТС-1/80 СПУ при температуре 21 °С в течение 14 суток. Каждые сутки определяли следующие показатели: количество проросших семян (в %) и длину зародышевых корней и листьев. Морфометрические измерения проводили с помощью бинокуляра и объект-микрометра со шкалой. При морфометрических исследованиях измеряли длину листовых пластинок проростков и рассчитывали среднюю длину и ошибку среднего. Аналогичные расчеты провели и для корня.

Статистическая обработка экспериментальных данных проводилась с использованием программ Microsoft Excel 2010, IBM SPSS Statistics 25.0. Рассчитывались средние значения (M), стандартные ошибки среднего (SE) и стандартные отклонения (SD). Данные проверялись на характер распределения, и далее выбирали метод, соответствующий нормальному или анормальному распределению (Мудров, 2020; Неустроев, Неустроева, 2021).

Сравнения всхожести семян по суткам (вторые, третьи, четвертые, седьмые, четырнадцатые) при различном уровне осмотического стресса у каждого вида злаков проводили с использованием критерия хи-квадрат (χ^2); степень свободы df = 7 (количество групп 8 – контроль, 3, 5, 7, 10, 13, 15, 18 атм.); количество семян 480 (N = 480). Различия

во всхожести семян считали значимыми при $p < 0,05$. При обнаружении значимых различий проводили множественные апостериорные сравнения для выявления различий между ними (контроль – 3 атм., контроль – 5 атм. и т. д., всего 28 сравнений для каждого вида злаков); различия оценивали при сравнении с новым рассчитанным уровнем значимости $p = 0,05/28 = 0,0017$.

Для размеров листа и корня проростков рассчитаны средние значения и их стандартные отклонения, 95% доверительный интервал (ДИ). Чтобы оценить динамику роста и выявить статистически значимые различия на разных этапах проращивания использовали критерий Фридмана для зависимых выборок. Нулевая гипотеза об отсутствии различий отвергалась на уровне $p < 0,05$. В случае обнаружения различий использовали парные сравнения групп (5 групп: 2, 3, 4, 7, 14-е сутки); количество сравнений – 10, новый рассчитанный уровень значимости – 0,005.

Для выявления значимых различий в ростовых процессах при разном уровне осмотического стресса использовали H-тест (Kruskal-Wallis тест) для независимых выборок. Статистически значимыми считались различия при $p < 0,05$. Далее проводили множественные парные сравнения для выявления разницы между конкретными группами; число сравнений – 28, новый уровень значимости – $p = 0,0017$.

Для определения суммы свободных аминокислот и их динамики использовали зрелые очищенные зерновки *S. krylovii,* собранные в 2013 году в Оловяннинском районе, и проростки (24, 48 и 72 ч.). Семена проращивали на растворах сахаров с высоким осмотическим давлением (маннит; с осмотическим давлением 5, и 10 атм., контроль – дистиллированная вода). Для определения свободных аминокислот использовали навески зерновок (сухие и пророщенные) массой 50 ± 0,2 мг. Экстракцию свободных аминокислот проводили 0,89%-ным раствором хлорида натрия. Водно-солевую вытяжку растворяли в ацетонитриле (соотношение 1 : 1). Содержание свободных аминокислот определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (Teerlink, 1994). Определено содержание 20 аминокислот (18 протеиногенных (кроме пролина и цистеина) и 2 непротеиногенных – таурина и орнитина). Полученные данные подвергнуты математико-статистической обработке с помощью пакета Microsoft Excel 2010 и PAST 3.0 (Hammer et al., 2001).

ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ *S. KRYLOVII* КАК РЕЗУЛЬТАТ АДАПТАЦИИ К ЭКОЛОГИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ РЕГИОНА

Изучение семенного размножения в нашей стране связано с именем А.П. Шенникова, который в 1911 г., изучая растительность пойм рек Сухоны и Северной Двины, провел количественный учет всходов на лугах (Шенников, 1913). Он был первым исследователем, изучившим судьбу всходов на пойменных площадках в стационарных условиях (на стационаре в пойме реки Барыш в 1917–1918 годах).

Исследования, начатые Шенниковым, были продолжены и развиты И.Д. Богдановской-Гиенэф (1941, 1954). В работе были показаны «основные закономерности семенного возобновления в луговых ценозах лесной зоны» и отмечено большое значение семенного размножения растений на лугах. В последующие годы шло интенсивное накопление данных по многим вопросам этой проблемы. Было изучено значительное число видов, показатели их продуктивности (жизненный цикл, семенная продуктивность и др.) и фитоценозы (запас семян в почве, общий урожай семян, возникновение, судьба всходов и др.).

В разные годы изучением семенной продуктивности дикорастущих злаков Восточного Забайкалья занимались К.И. Осипов (1982), Б.И. Дулепова (1989), Е.П. Якимова (1989, 1999, 2006), Т.Г. Бухашеева (2000), Н.П. Ларина (2004), но все же многие вопросы этой проблемы изучены недостаточно. Многолетние наблюдения Б.И. Дулеповой (1993, 2004) за динамикой численности генеративных особей овсяницы Литвинова показали, что она подвержена колебаниям в зависимости от условий увлажнения года. В благоприятные влажные годы процент генеративных особей очень высок – до 80–90%. В умеренно засушливые годы он снижается до 40–20%, в аномально засушливые годы генеративные побеги не развиваются.

Е.П. Якимова (1987) занималась исследованиями семенной продуктивности житняка гребенчатого, овсяницы Литвинова, серобородника сибирского и при сравнении полученных данных обнаружила прямую связь между показателями семенной продуктивности и числом особей, встречающихся в растительном сообществе. Процент семенификации в годы ее исследований был у изучаемых злаков относительно высоким. Биологические потенциальные возможности злаков были несколько выше, чем их экологическая реализация. Сравнительная характеристика стеблеобразования у злаков показала, что число генеративных побегов у овсяннцы было в 1,7 раза больше, чем у житняка. Между тем число семян на побеге у житняка было примерно в 1,7 раза больше, чем у овсяницы. Это означает, что в среднем каждая особь обоих видов формировала примерно равное число зерновок.

Н.П. Ларина (Шайхутдинова) в своих исследованиях (2000–2003 гг.) показала, что численность генеративных особей вострец китайского, ковыля волосатика и костреца безостого находится в прямой зависимости от условий года. В первый год наблюдений, оптимальный по увлажнению, процент генеративных побегов у изучаемых ею ксерофитов был достаточно высоким – 65–70%. В последующие засушливые годы число побегов в дерновинах уменьшилось до 30–40%. Однако мезоксерофит кострец безостый имел относительно постоянные показатели в течение всех лет наблюдений 55–65%. Данные Лариной Н.П. показывают определенную корреляционную связь эколого-биологических особенностей растений с погодными условиями региона, и отмечена связь между показателями семенной продуктивности и числом особей, встречающихся в растительном сообществе. Также Ларина Н.П. указала, что число генеративных побегов у костреца безостого в 3,6 раза больше, чем у вострец китайского, и в 2,5 раза выше, чем у ковыля волосатика.

Заинтересовавшись этой проблемой, мы продолжили изучение особенностей семенной продуктивности дикорастущих злаков Восточного Забайкалья. Анализ ареалогической структуры изучаемых территорий показал, что *S. krylovii* имеет важное фитоценотическое значение, определяя основу травостоя, и принадлежит к числу сильных доминантов, формирующих ковыльные степи, довольно широко распространенные в Восточном Забайкалье.

Биоморфологические признаки этого злака определяют его способность произрастать в более засушливых местах.

Исследования проводились в течение 2004–2006 гг. Так как годы наших исследований были неодинаковыми по условиям увлажнения и температурному режиму, это не могло не сказаться на полученных нами результатах. Наблюдения за динамикой численности генеративных особей показали, что они находятся в прямой зависимости от климатических условий года, что согласуется с данными, полученными ранее Б.И. Дулеповой (1993, 2004) и Н.П. Лариной (2004). 2004 и 2005 годы наблюдений были оптимальными по условиям влажности и температуры. Поэтому процент генеративных побегов в дерновинах у ковыля Крылова был достаточно высоким – 55–70%. В 2006 году из-за аномальных климатических условий (особенно в мае – июне, то есть в период активной вегетации) процент генеративных побегов у *S. krylovii* составил 50–60%. При сравнении показателей семенной продуктивности исследованного нами дикорастущего злака обнаружена определенная связь между показателями семенной продуктивности и числом особей, встречающихся в растительном сообществе. Низкая фактическая семенная продуктивность напрямую связана с небольшим числом генеративных побегов у одной особи, низким числом цветков на одном генеративном побеге, давших семена, и небольшим числом особей, приходящихся на 1 м².

Мы считаем, что характер ритма сезонного развития исследуемого злака напрямую зависит от температурного режима и влажности почвы. Наблюдения за динамикой численности генеративных особей показали, что они находятся в прямой зависимости от условий года. В 2004 году условия были оптимальными, поэтому все показатели были выше средних, приведенных нами в таблице 2. В 2006 году из-за низких температур и недостаточного количества осадков эти же показатели оказались ниже средних.

Таблица 2

Показатели семенной продуктивности *S. krylovii* (среднее за три года)

Элементы продуктивности	
Число особей на 1м²	5,9 ± 0,7
Число генеративных побегов у одной особи	3,2 ± 0,6
Число цветков на одном генеративном побеге	34,2 ± 1,2
Число цветков на одном генеративном побеге, давших семена	14,8 ± 1,1
ПСП	109,44 ± 9,7
ФСП	47,36 ± 7,7
Семенификация, %	43,27
Урожай семян, число семян на 1м²	279,42 ± 7,2

Процент семенификации ковыля Крылова, показывающий отношение количества семян к количеству семязачатков, в годы исследований был 43,27%.

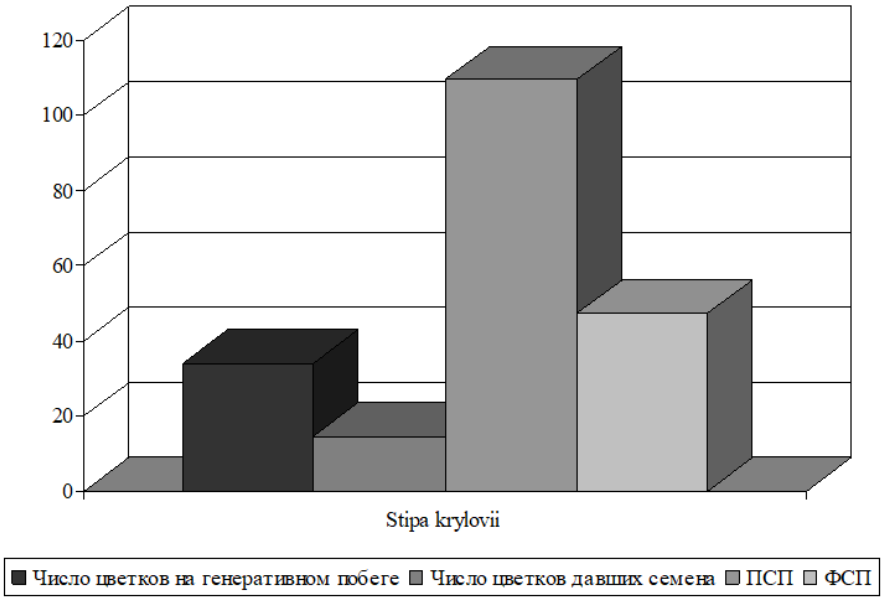


Рис. 6. Сравнительные показатели семенной продуктивности

Сравнивая число цветков на одном генеративном побеге и число цветков, давших семена на этом же побеге (табл. 2, рис. 6), можно заключить, что у ковыля Крылова наибольшая возможность реализовать силы и возможности растения в семена. Этот показатель у него составил 2,3.

Вероятно, такие адаптационные свойства исследованного нами дикорастущего злака направлены на преодоление неблагоприятных факторов среды, поэтому его семенная продуктивность изменяется в зависимости от условий года. Исследования показателей семенной продуктивности расширяют представления о жизненном потенциале данных вида, об его адаптивности к неблагоприятным условиям, что способствует сохранению биоразнообразия региона.

ГЛАВА 4. ВЛИЯНИЕ ДЕФИЦИТА ВЛАГИ НА РАЗВИТИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ СЕМЯН *S. KRYLOVII*

4.1. Влияние условий обитания на развитие *S. krylovii* и роль морфологических структур зародышей

Изучение механизмов адаптации растений к неблагоприятным условиям представляет одну из наиболее интересных проблем экологии растений. Резко континентальный климат Восточного Забайкалья (характер увлажнения и температурный режим) выработал у дикорастущих злаков особенности сезонного ритма развития, которые, безусловно, влияют на формирование семян. Ч. Дарвин и И.В. Мичурин придавали исключительное значение изучению морфологии и экологии семян. Они подчеркивали особую важность познания формы и строения зародышей и установили пластичность проростков и их особую отзывчивость на воздействия окружающей среды. И.В. Мичурин указывал, что изучение биологии растений необходимо начинать с исследования условий формирования семян, условий их хранения и особенностей прорастания. Продолжая эту мысль, следует сказать, что современная экология растений должна начинаться с экологии семян (Овеснов, 1965). Большинство работ по этому вопросу связано с изучением физиологии формирования семян культурных растений не только в Сибири, но и в других районах. Дикорастущие растения обладают более высокими потенциальными резервами выживаемости по сравнению с культурными. Это подтверждается исследованиями, проведенными И.Э. Илли (1988), в которых показана связь условий выращивания пшеницы с климатическими условиями региона.

Развитие семени происходит через серию морфологических стадий со специфическим для каждой стадии обменом веществ и сопровождается переходом семени из одного физиологического состояния в другое, а также изменением восприимчивости к факторам внешней среды.

S. krylovii (рис. 7) начинает отрастать примерно во второй декаде мая, в конце мая начинается кущение. Цветение наступает в третьей декаде июля и заканчивается к середине августа. Семена формируются к концу августа – началу сентября. Наши наблюдения показали, что у *S. krylovii* поздний ритм развития, совпадающий с оптимальным по обеспеченности теплом и влагой периодом.

Следовательно, в природе сроки формирования семян у *S. krylovii* совпадают с благоприятным периодом по увлажнению в Забайкалье. Это находит подтверждение в исследованиях Лариной Н.П. (2003).

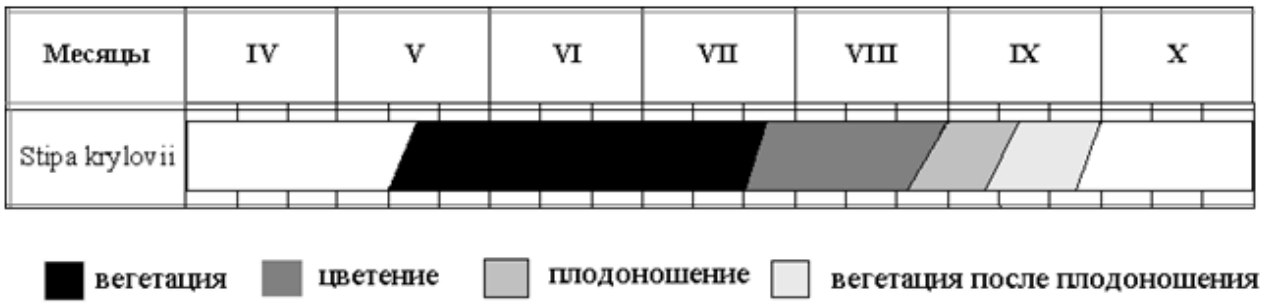


Рис. 7. Фенологический спектр *S. krylovii* в природе (средние данные за 2004–2006 гг.)

Благоприятные погодные условия в период формирования семян способствуют формированию полноценных зародышей зерновок. Известно, что зародыш злаков имеет дорсовентральное строение (Батыгина, 1987; Горшкова, 200; Ларина, 2004; Гончарова, 2004; Чистякова, 2006). На дорсовентральных серединных срезах зародышей, используя окуляр-микрометр, мы измеряли линейные параметры колеоптиля, первого зародышевого листа, эпибласта, первого зародышевого корня, колеоризы, щитка и общую длину эмбриональной

оси (табл. 3). Анализ морфологической структуры зародышей зерновок *S. krylovii* показал, что отношение массы их зародыша к общей массе зерновки значительно ниже, чем у культурных семян злаков. Было выяснено, что у зародышей семян хорошо развит щиток, четко выражены все структуры, дифференцирована ось зародыша. Наши исследования не подтвердили наличие боковых или придаточных зародышевых корней.

Используя рисовальный аппарат РА-4, нам удалось получить рисунок зародыша (рис. 8). Микрофотографии дорсовентральных срезов (рис. 9) были получены при использовании аппарата «Olimpus» с программным обеспечением «Mekos» и обработаны на сканирующем аппарате «Epson» с использованием программ ACD See и PhotoShop.

Каждая из морфологических структур выполняет определенные функции в процессе приспособления прорастающего зародыша к условиям среды обитания. Вероятно, по этой причине, зародыши злаков разных видов отличаются по наличию или отсутствию тех или иных морфологических структур.

Зародыш *S. krylovii* достаточно крупный. На одной стороне находится щиток, прилегающий к эндосперму и охватывающий остальную часть зародыша. Известно, что большинство зародышей злаков имеют уникальный морфологический орган – эпибласт, но морфофункциональная значимость этой структуры до сих пор остается предметом дискуссии ученых-агростологов. У *S. krylovii* эпибласт хорошо развит. Зародышевый корешок в нижней части зародыша одет колеоризой. Зародышевая почка имеет зачатки нескольких листьев, покрытых колеоптилем (рис. 8, 9, табл. 3).

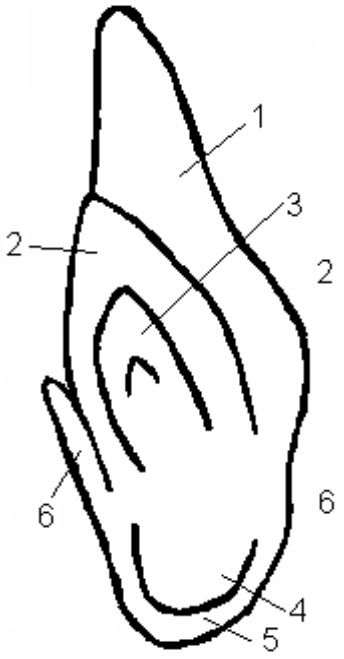


Рис. 8. Морфологические структуры зародыша *S. krylovii:*
1 – щиток; 2 – колеоптиль; 3 – первый зародышевый лист; 4 – зародышевый корень; 5 – колеориза; 6 – эпибласт

Рис. 9. Дорсовентральный срез зародыша *S. krylovii* (фото Чистяковой Н.С.):
1 – щиток; 2 – колеоптиль; 3 – зародышевый лист; 4 – зародышевый корень; 5 колеориза; 6 – эпибласт

Длина эпибласта у *S. krylovii* не превышает 29,5% от длины его зародышевой оси. Как известно, функция эпибласта связана с активным поглощением влаги на начальных этапах онтогенеза (Соколовская, 1968; Ларина, Чистякова, 2006). Вода, поглощенная эпибластом, легко поступает в сосудистую систему развивающегося при прорастании зародыша. Эта структура как губка, конденсирует влагу, так необходимую в первое время жизни зародыша (Яковлев, 1950).

Некоторые исследователи (Яковлев, 1939; Reeder, 1957) показали, что размер эпибласта, а также его отсутствие или наличие зависят от места и условий произрастания той или иной группы злаков. Эпибласт имеет существенное значение для прорастания при дефиците влаги в почве (Илли, Щербатюк, 1987; Илли, Репина, 1986; Якимова, 2002; Ларина, Чистякова, 2006). Считается, что чаще всего эпибласт особенно хорошо развит у ксерофитных злаков, прорастание семян которых происходит в экстремальных условиях дефицита влаги. Наши исследования показали, что в период прорастания семян, данная структура поглощает воду значительно активнее, чем остальные ткани зародыша. Очевидно, водопоглотительная функция эпибласта продолжается и после появления прорастающей оси зародыша на поверхности оболочки семени. Наши результаты подтверждают водопоглощающее значение эпибласта.

Таблица 3

Показатели морфологических структур зрелых зародышей семян *S. krylovii,* мкм

Длина эмбриональной оси	1243,05 ± 1,4
Ширина колеоптиля	407,52 ± 1,6
Длина колеоптиля	673,92 ± 1,3
Ширина первого листа	223,92 ± 1,4
Ширина зародышевого корня	309,13 ± 1,8
Длина зародышевого корня	366,54 ± 1,5
Длина эпибласта	367,04 ± 1,5
Ширина эпибласта	105,70 ± 1,4
Толщина колеоризы	141,55 ± 1,6

Длина щитка	1173,23±1,6
Толщина щитка	243,23±1,5

Таким образом, характерные морфологические особенности в строении семян изучаемого злака выполняют определенную роль в процессе приспособления прорастающих семян к условиям недостатка влаги и можно предположить, что зародыш *S. krylovii* имеет свои морфологические механизмы регуляции поглощения влаги.

4.2. Популяционный полиморфизм зародышей *S. krylovii*

Неблагоприятные природно-климатические условия Восточного Забайкалья в период формирования зерновок дикорастущих злаков оказывают существенное влияние на степень развития морфологических структур зародыша, поэтому зародыши злаков могут оказаться слабо дифференцированными (Илли, 1989). Имеются сведения, которые свидетельствуют о том, что проростки из слабо дифференцированных зародышей развиваются ослабленные и часто не способные пробиться на поверхность почвы (Реймерс, Илли, 1974). Изучение степени сформированности зародышей семян дикорастущих злаков позволяет судить об их способности прорастать на ранних этапах онтогенеза.

Результаты исследований показали, что степень развития различных органов зародышей *S. krylovii* в разных популяционных локусах различна. В таблице № 5 приведены показатели линейных размеров морфологических структур зрелых зародышей семян *S. krylovii.* Кроме того, мы смогли оценить объемы всех зародышевых структур *S. krylovii.*

У *S. krylovii* наименьший объем колеоптиля отмечался (табл. 4) в популяционных локусах 1 (87,8%), 2 (88,4%), 11 (87,8%) и 13 (89,9%). Максимальные объемы данной эмбриональной структуры отмечались в 3 (115,4%), 5 (125,2%), 8 (123,1%) и 12 (126,5%) популяционных локусах. В целом только 8 из 15 локусов S. krylovii по данному показателю соответствовали критерию феноэкотипа вида или превышали его.

Из таблицы № 5 видно, что наибольший объем первого зародышевого листа по отношению к критерию у зародышей *S. krylovii* составил 116,9% (3), 112,5% (8), 123,4% (12) и 121,6% (15). Самый маленький объем данной зародышевой структуры составил 91,1% (2), 91,2% (4), 91,5% (9, 13) и 84,9% (11). В остальных популяционных локусах объемы незначительно отклонялись или почти соответствовали установленным критериям. Однако у 60% локусов *S. krylovii* данный показатель был ниже установленной величины критерия.

Таблица 4

Объемы осевых органов стеблевой части зародышей у *S. krylovii*

Популяционные локусы №	Объем колеоптиля, $\cdot 10^4$ мкм^3 ± $\Delta \cdot 10^4$ мкм^3	Отклонение от величины критерия, %	Объем первого листа, $\cdot 10^4$ мкм^3 ± $\Delta \cdot 10^4$ мкм^3	Отклонение от величины критерия, %
1	3959 ± 7,8	87,8	1696 ± 4,9	94,6
2	3986 ± 9,6	88,4	1633 ± 1,8	91,1
3	5205 ± 8,8	115,4	2095 ± 7,6	116,9
4	4544 ± 5,9	100,8	1636 ± 6,5	91,2
5	5647 ± 7,7	125,2	1941 ± 2,9	108,2
6	4265 ± 6,7	94,6	1692 ± 5,1	94,3
7	4413 ± 7,6	97,9	1725 ± 9,5	96,2
8	5553 ± 4,3	123,1	2018 ± 2,3	112,5
9	4982 ± 1,5	110,5	1641 ± 7,2	91,5
10	4782 ± 4,1	106	1979 ± 5,4	110,4
11	3961 ± 1,1	87,8	1523 ± 4,6	84,9
12	5705 ± 9,9	126,5	2212 ± 6,5	123,4

13	4055 ± 5,9	89,9	1641 ± 4,9	91,5
14	4170 ± 3,4	92,5	1747 ± 5,3	97,4
15	4650 ± 3,3	103,1	2180 ± 0,6	121,6
Критерий для феноэкотипа вида	4507 ± 0,8	100	1792 ± 0,4	100

У исследуемых семян ковыля нами была определена также степень развития зародышевой корневой системы (табл. 5). Наибольший объем зародышевого корня у *S. krylovii* был отмечен нами в локусах 1 (110,0%), 10 (115,1%), 13 (114,4%) и 14 (114,5%). Самый маленький объем данной зародышевой структуры характерен для популяций 4 (89,9%), 5 (81,5%), 6 (89,6%) и 9 (88,2%). Из таблицы № 6 видно, что у только 7 из 15 исследованных нами популяций степень развития зародышевого корня соответствует эталонному показателю или превышает его.

Таблица 5

Объемы осевых органов корневой части зародышей у *S. krylovii*

Популя-ционные локусы №	Объем первичного корня, · 10^4 мкм³ ± Δ·10^4 мкм³	Отклонение от величины критерия, %	Объем колеоризы, · 10^4 мкм³ ± Δ·10^4 мкм³	Отклонение от величины критерия, %	Объем эпибласта, · 10^4 мкм³ ± Δ·10^4 мкм³	Отклонен. от величины критерия, %
1	2087 ± 1,3	110	5219 ± 9,7	111,4	251 ± 2,7	118
2	1787 ± 5,7	94,2	4478 ± 1,0	95,6	254 ± 4,6	119,5
3	2034 ± 4,0	107,3	6021 ± 1,4	128,5	230 ± 8,0	108,4
4	1697 ± 3,1	89,5	4353 ± 4,3	92,9	173 ± 5,8	81,5
5	1545 ± 0,2	81,5	3807 ± 1,0	81,3	270 ± 1,2	126,8
6	1699 ± 8,9	89,6	3996 ± 1,3	85,3	199 ± 9,7	93,9
7	1722 ± 0,9	90,8	4035 ± 6,9	86,1	177 ± 6,8	83,4
8	1726 ± 9,9	91,1	3946 ± 9,9	84,2	198 ± 8,2	93,4
9	1673 ± 4,2	88,2	3898 ± 1,0	83,2	197 ± 1,0	92,5
10	2183 ± 4,5	115,1	4932 ± 2,5	105,3	186 ± 5,3	87,6
11	1951 ± 0,8	103	4731 ± 6,9	101	175 ± 2,8	82,3
12	1749 ± 5,6	92,2	3694 ± 6,8	79	242 ± 4,6	113,8
13	2170 ± 4,5	114,4	5483 ± 4,0	117	248 ± 3,0	116,6
14	2171 ± 7,9	114,5	5424 ± 0,9	115,8	245 ± 1,0	115,1
15	2041 ± 5,9	107,6	5831 ± 7,3	124,5	174 ± 8,6	82,1
Критерий для феноэкотипа вида	1882 ± 7,8	100	4656 ± 9,7	100	215 ± 0,9	100

Максимальный объем колеоризы (табл. 5) составил 111,4% (1), 128,5% (3), 117,0% (13), 115,8% (14) и 124,5% (15). Минимальное значение по данной эмбриональной структуре отмечалось в популяциях 5 (81,3%), 8 (84,2%), 9 (83,2%) и 12 (79,0%). Таким образом, 8 из 15 изученных нами популяций не соответствовали установленному эталону вида.

На срединных срезах зародышей изучаемых нами дикорастущих злаков мы измеряли также степень развития эпибласта. Степень развития эпибласта *S. krylovii* (табл. 5) была наибольшей у популяционных локусов 1 (118,0%), 2 (119,5%), 5 (126,8%) и 13 (116,6%), наименьшей у 4 (81,5%), 7 (83,4%), 11 (82,3%) и 15 (82,1%) локусов. То есть, только у 7 из 15 локусов степень развития эпибласта превышала эталонный критерий.

С точки зрения экологической пластичности вида, мы предполагаем, что популяционные локусы изучаемого нами ковыля, обладающие более развитым эпибластом, можно отнести к более засухоустойчивым экотипам. Эпибласт расположен рядом с проводящей сосудистой системой зародыша, что хорошо видно в дорсовентральной плоскости среза.

Водопоглощающая способность эпибласта при прорастании семян, очевидно, влияет на интенсивность роста проростка. Ряд авторов (Батыгина, 1974; Илли, 1988) судили об этом по изменению формы, размеров и количества клеток при прорастании зерновки.

У *S. krylovii* (табл. 5) размеры эпибласта и колеоризы были ниже эталона у 53% популяций по каждому виду. Следовательно, эти популяции нельзя отнести к засухоустойчивым экотипам, поскольку степень развития основных элементов структуры зародыша, участвующих в поглощении воды при прорастании (эпибласт и колеориза), не превышала у них эталонный показатель.

Объем щитка *S. krylovii* (табл. 6) был максимальным в популяционных локусах 1 (126,1%), 3, 8 (по 127,0%) и 12 (118,9%). Минимальный объем щитка составил 82,9% (2, 7), 86,2% (6), 86,4% (11) и 83,0% (15). Таким образом, у *S. krylovii* 9 из 15 локусов не соответствовали эталону.

Исследования особенностей развития эмбриональных тканей различных органов в процессе прорастания семян показали, что увеличение объема клеток набухающего зародыша происходило равномерно по всей оси (Илли, 1988). При этом в момент наклевывания соотношение длины между ее отдельными частями сохранилось в исходных пределах. Таким образом, взаимосвязь между площадью органов эмбриона и темпами роста проростков выражается в том, что структуры большего размера и лучшей сформированности, очевидно будут быстрее формировать проросток в его количественном и качественном выражении (длина и масса). Другие авторы также отмечают (Егорова, Быховцев, 1985; Степанов, Быховцев, 1988), что даже незначительные различия по степени развития зародыша отражаются на темпах прорастания и дальнейшего развития растения.

В связи с этим объем осевых органов зародышей дикорастущих злаков, по нашему мнению, является важным показателем уровня развития зародыша. У *S. krylovii* (табл. 6) в локусах 2, 6, 7 и 11 объемы осевых органов зародыша были меньше установленного критерия на 9,9–5,2%. В популяциях 3, 10 и 15 данный показатель составил 122,5%, 106,0% и 114,4% соответственно. Что касается объемов зародышей *Stipa krylovii* (табл. 6), то они были выше эталона на 23,3% и 10,3% в локусах 3 и 8. Во 2 (89,7%), 6, 7 (по 89,0%) и 11 (91,8%) популяционных локусах данный показатель был существенно ниже установленной величины критериев. Таким образом, только у 8 локусов *S. krylovii* объем зародыша был выше установленного эталона.

Таблица 6

Объемы щитка, осевых органов и объемы зародышей у *S. krylovii*

Популяционный локус №	Объем щитка, $\cdot 10^4$ мкм^3 $\pm \Delta \cdot 10^4$ мкм^3	Отклонение от величины критерия, %	Объем осевых органов, $\cdot 10^4$ мкм^3 $\pm \Delta \cdot 10^4$ мкм^3	Отклонение от величины критерия, %	Объем зародыша, $\cdot 10^4$ мкм^3 $\pm \Delta \cdot 10^4$ мкм3	Отклонение от величины критерия, %
1	5135 ± 6,4	126,1	9078 ± 7,5	99,1	14564 ± 7,3	108
2	3378 ± 2,7	82,9	8464 ± 8,4	92,3	12096 ± 9,6	89,7
3	5173 ± 2,8	127	11226 ± 6,9	122,5	16629 ± 9,4	123,3
4	4482 ± 8,3	110,1	8897 ± 4,5	97,1	13452 ± 8,0	99,5
5	4223 ± 9,4	103,7	9454 ± 7,9	103,1	13947 ± 8,0	103,4
6	3511 ± 2,1	86,2	8261 ± 7,1	90,1	11971 ± 6,9	89
7	3377 ± 6,5	82,9	8448 ± 8,1	92,2	12002 ± 9,6	89
8	5172 ± 4,8	127	9499 ± 8,8	103,6	14869 ± 7,4	110,3
9	3916 ± 0,8	96,1	8880 ± 5,5	96,9	12993 ± 6,1	96,3
10	3973 ± 9,1	97,6	9714 ± 8,6	106	13873 ± 8,3	103
11	3519 ± 6,4	86,4	8692 ± 9,9	94,8	12386 ± 5,9	91,8
12	4844 ± 5,2	118,9	9399 ± 7,3	102,5	14485 ± 7,4	107,4
13	3841 ± 7,6	94,3	9538 ± 7,7	104,1	13627 ± 7,6	101

14	3646 ± 6,8	89,5	9594 ± 7,6	104,7	13475 ± 8,3	99
15	3380 ± 2,1	83	10481 ± 8,4	114,4	14035 ± 8,1	104,1
Критерий для феноэкотипа вида	4105 ± 2,1	100	9163 ± 0,3	100	13483 ± 0,9	100

Таким образом, в условиях Восточного Забайкалья у семян *S. krylovii* в разных популяционных локусах выявлены нарушения пространственной организации зародышей, что обусловлено действием неблагоприятных экологических факторов, доминирующими из которых являются дефицит тепла и влаги в период формирования зерновок. Эти нарушения выражаются в диспропорции развития отдельных морфологических структур зародыша. Продолжительность сохранения диспропорций позволяет предполагать возможность наследственного их закрепления. Степень дифференциации эмбриональных структур как тканеспецифическая реакция на неблагоприятные экологические условия существенно воздействует на показатели процессов начального роста проростков. Те зародыши, которые соответствуют оптимальному критерию, являются наиболее продуктивными и более адаптированными к резко-континентальному климату региона.

Таблица 7

Показатели линейных размеров морфологических структур зрелых зародышей S. krylovii, мкм

Популяция	Анатомическая часть зародыша										
	Длина эмбриональной оси	Длина колеоптиля	Ширина колеоптиля	Ширина первого листа	Длина зародышевого корня	Ширина зародышевого корня	Толщина колеоризы	Длина эпибласта	Ширина эпибласта	Длина щитка	Толщина щитка
1	1245,0 ± 7,9	663,20 ± 8,2	394,0 ± 8,8	222,99 ± 8,4	370,0 ± 8,0	310,78 ± 7,9	144,10 ± 8,2	368,0 ± 8,4	106,8 ± 9,0	1172,66 ± 8,2	290,5 ± 8,0
2	1195,2 ± 8,3	659,0 ± 8,2	389,0 ± 8,5	216,0 ± 8,1	338,40 ± 8,2	295,87 ± 8,4	140,40 ± 7,8	362,25 ± 9,3	111,4 ± 8,5	1118,25 ± 8,5	230,70 ± 8,5
3	1332,0 ± 8,4	718,50 ± 8,1	448,50 ± 8,2	243,0 ± 7,8	408,0 ± 8,3	319,50 ± 8,0	156,0 ± 8,0	384,0 ± 8,6	99,0 ± 8,9	1284,75 ± 8,3	285,6 ± 7,8
4	1197,81 ± 8,3	662,25 ± 8,5	411,75 ± 8,7	215,25 ± 8,5	341,28 ± 8,6	288,0 ± 7,6	146,16 ± 8,5	332,61 ± 8,6	92,35 ± 8,7	1257,75 ± 8,1	259,68 ± 8,5
5	1155,60 ± 8,0	693,0 ± 7,7	453,0 ± 8,1	231,0 ± 7,9	309,60 ± 8,3	270,0 ± 8,4	122,40 ± 9,6	396,0 ± 8,3	111,0 ± 8,6	1170,35 ± 7,8	262,8 ± 8,5
6	1183,0 ± 7,9	690,0 ± 7,8	392,57 ± 8,2	215,1 ± 7,8	357,30 ± 8,4	279,0 ± 8,4	110,70 ± 8,6	293,0 ± 9,0	91,06 ± 8,0	1154,25 ± 7,8	229,83 ± 7,9
7	1121,14 ± 8,2	640,80 ± 8,1	417,60 ± 8,0	226,0 ± 8,1	375,75 ± 8,0	277,20 ± 8,5	121,50 ± 8,4	300,85 ± 8,3	95,14 ± 8,4	1161,0 ± 8,1	235,88 ± 8,2
8	1199,25 ± 8,0	723,85 ± 8,1	435,85 ± 8,4	228,46 ± 8,0	382,0 ± 8,2	274,50 ± 8,0	104,0 ± 8,4	325,80 ± 8,5	95,40 ± 8,4	1278,0 ± 7,9	289,83 ± 8,3
9	1080,0 ± 8,0	684,0 ± 8,1	432,0 ± 9,1	216,0 ± 8,3	306,0 ± 8,4	306,0 ± 8,0	102,0 ± 7,9	324,0 ± 8,5	90,0 ± 8,4	1170,05 ± 7,9	276,0 ± 8,3
10	1170,0 ± 7,9	681,75 ± 8,0	420,75 ± 8,0	237,0 ± 8,3	375,75 ± 8,6	312,75 ± 8,2	101,75 ± 8,3	300,0 ± 7,8	102,0 ± 7,9	1161,0 ± 8,1	253,0 ± 7,0
11	1108,80 ± 7,8	684,0 ± 7,1	378,0 ± 7,9	213,0 ± 8,1	342,0 ± 8,3	306,0 ± 8,8	103,50 ± 8,5	279,0 ± 8,1	90,0 ± 8,1	1080,0 ± 8,1	246,75 ± 8,1
12	1290,0 ± 8,1	774,0 ± 8,0	450,0 ± 8,9	252,0 ± 7,8	302,76 ± 8,1	270,0 ± 8,1	159,30 ± 8,1	409,5 ± 8,0	112,5 ± 7,8	1242,0 ± 8,1	273,5 ± 8,1
13	1248,23 ± 7,9	670,0 ± 8,2	396,50 ± 8,7	218,23 ± 7,9	372,99 ± 8,2	315,65 ± 8,3	143,33 ± 8,2	370,0 ± 7,8	107,99 ± 7,9	1189,0 ± 8,1	245,99 ± 7,0
14	1289,56 ± 7,8	671,60 ± 7,9	401,20 ± 8,4	224,90 ± 8,2	369,0 ± 8,9	317,45 ± 8,0	142,99 ± 8,0	380,12 ± 8,1	105,88 ± 8,1	1169,0 ± 8,1	241,77 ± 8,1
15	1180,28 ± 7,8	610,28 ± 7,5	411,43 ± 7,8	261,0 ± 7,6	416,57 ± 8,4	321,34 ± 8,2	118,29 ± 8,0	345,60 ± 9,1	90,0 ± 8,1	1174,50 ± 8,0	239,50 ± 8,0
Критерий для феноэкотипа вида	**1243,06 ± 1,4**	**673,92 ± 1,3**	**407,52 ± 1,6**	**223,92 ± 1,4**	**366,54 ± 1,5**	**309,13 ± 1,4**	**141,55 ± 1,6**	**367,04 ± 1,5**	**105,7 ± 1,4**	**1173,27 ± 1,6**	**243,23 ± 1,5**

4.3. Покой и особенности прорастания зерновок злаков *S. krylovii* как адаптивные показатели

Под семенным покоем понимают период жизни семени, протекающий с того момента, когда оно достигло физиологической зрелости, то есть способности прорастать, и до того момента, когда оно поставлено в такие условия, при которых начинается его прорастание. В определенный период года наступает прерывание активного роста зародыша и переход семени в это состояние. Оно связано с тем, что растения попадают в неблагоприятные условия светового режима, тепла и водообеспеченности.

Изучение лабораторной всхожести в наших опытах показало, что семена *S. krylovii* отличались по всхожести и не прорастали одновременно. При теплом (лабораторном) хранении преодоление покоя протекало быстрее, чем при холодном. В связи с этим нами были проведены исследования по определению и продолжительности покоя семян. Семена, собранные с растений, произрастающие в естественных местообитаниях, проращивали через три дня после сбора и затем через каждые 30 дней опыт повторяли, для чего семена помещали в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу, где температура и влажность были оптимальными (табл. 8).

Таблица 8

Лабораторная всхожесть семян *S. krylovii*, %

Всхожесть зрелых семян, дни						
3 дня после сбора	30	60	90	120	150	180
22,8	26,4	27,1	26	24,2	25,2	25

На продолжительность покоя может влиять материнский организм, на котором шло формирование семян. Материнский организм, выросший в определенных условиях и поэтому получивший некоторые особенности (в характере обмена), которые сказались и на «стартовых» свойствах сформировавшихся и созревших на нем семян. Новый дочерний организм самостоятелен, но пока он семя, он есть и часть материнского организма, поэтому в своем онтогенезе у таких семян сохраняется «память» о том, в каких экологических условиях были их родительские организмы.

Овеснов А.М. и Овеснов С.А. (1971) в своих исследованиях по экологии прорастания зерновок ковылей утверждали, что изучаемые ими виды (кроме Stipa capillata – ковыля волосатика) обладали очень глубоким периодом покоя, который обусловлен наличием ингибиторов прорастания и преодолевается во влажный осенний период. Исследования Лариной Н.П. (2004) показывают, что семена *S. capillata* имеют относительно высокую лабораторную всхожесть, но всё же для них характерен вынужденный период покоя в природе, который снимается при проращивании в благоприятных лабораторных условиях. Семена изучаемого нами вида *S. krylovii* в природных условиях имеют глубокий вынужденный период покоя, который не снимается при проращивании в оптимальных условиях. Это подтверждается низкой лабораторной всхожестью (табл. 8). Семена *S. krylovii,* как и большинства дикорастущих злаков, имеют высокую жизнеспособность и большую биологическую стойкость. Их низкая всхожесть свидетельствует о том, что период покоя не был снят. Обрезание верхушки зерновок или накалывание семян во всех опытах ускоряли прорастание и повышали всхожесть на 11 – 20%. Это косвенно доказывает, что покой зерновок *S. krylovii* обусловлен, очевидно, наличием ингибиторов прорастания и преодолевается во влажный осенний период.

Таким образом, покой семян ковыля является надежным защитным механизмом, обеспечивающим функцию приурочивания прорастания к периоду, наиболее благоприятствующему росту и развитию проростков, всходов и последующих этапов развития в достаточно сложных условиях региона.

4.4. Экология прорастания зерновок S. krylovii при различной влагообеспеченности

В природе семена попадают в самые разнообразные условия, представляющие собой комплекс многочисленных климатических и почвенных факторов, тесно взаимосвязанных между собой. Они могут определяться географическим разнообразием территорий, сезонными колебаниями климата, а также микроклиматическими и почвенными особенностями.

Большое влияние на прорастание и дальнейший рост проростка оказывают неблагоприятные условия увлажнения, которые характерны для климатических условий Восточного Забайкалья. В связи с этим актуально определение способности семян *S. krylovii* прорастать в условиях различного увлажнения почвы. Эти отличия можно обнаружить по таким показателям, как всхожесть, энергия (E) и скорость прорастания (V) семян.

Для наших опытов использовались зерновки, покой которых нам удалось частично или полностью снять. Лабораторную всхожесть семян определяли как процент семян, проросших при оптимальных условиях. Проросшими принято считать семена с длиной корешка, равной половине длины семени. Тем не менее, под лабораторной всхожестью большей частью понимают просто способность семян прорастать.

Как видно в табл. 9, семена *S. krylovii* прорастают при различной влажности почвы. Повышенная всхожесть семян наблюдается у ковыля Крылова при 30% влажности почвы от полной ее влагоемкости. При 10% влажности у ковыля Крылова наблюдается снижение всхожести семян, избыточное увлажнение почвы 70% угнетает рост проростков этого злака. Энергия прорастания определялась как количество семян, проросших за определенный срок (в днях) для каждого вида растений, в процентах к посеянным. При минимальной влажности почвы (10%) показатель энергии прорастания у ковыля Крылова составил 50,1%, а при оптимальной влажности почвы (50%) энергия прорастания составила 63,5%.

В следующих сериях опытов были проведены исследования по влиянию степени увлажнения на скорость прорастания. Скорость прорастания трактуется разными авторами по-разному: как отношение доли проросших семян к периоду прорастания или как среднее время прорастания одного семени (Николаева, 1999). Скорость прорастания по Пиперу (Pieper, 1909) определяется средним числом дней, необходимых для прорастания одного семени. Из данных таблицы видно, что при минимальном увлажнении почвы скорость прорастания семян ковыля Крылова достаточно высока и составляет 3,9 дней. Следовательно, семена ковыля имеют высокие потенциальные возможности выживания при неблагоприятных условиях увлажнения. Наши данные подтверждают данные, полученные ранее Н.П. Лариной и И.Э. Илли, (2003), Чистяковой (2009).

Оценивая роль каждой морфологической структуры в прорастании, мы обратили внимание на изменение размеров колеоризы, колеоптиля, корня и эпибласта при различной влажности субстрата (Якимова, 1997; Ларина, Илли, 2003). Результаты опытов по проращиванию зерновок в условиях различного увлажнения показали, что у ковыля Крылова при минимальном содержании влаги (10%) на колеоризе начинают формироваться эпидермальные волоски (рис. 10). Максимальное развитие сети корневых волосков у ковыля Крылова достигается при 30% (рис. 11).

При влажности почвы в пределах от 50% до 70% у *S. krylovii* количество волосков и их длина уменьшаются (рис. 12, 13). Содержание влаги 10% и 70% оказывает угнетающее воздействие, поэтому при 70% влажности почвы развитие корневых волосков почти не наблюдается (рис. 13).

Рис. 10. Образование корневых волосков на колеоризе *S. krylovii* при 10% влажности почвы, 48 ч. (фото Чистяковой Н.С.)

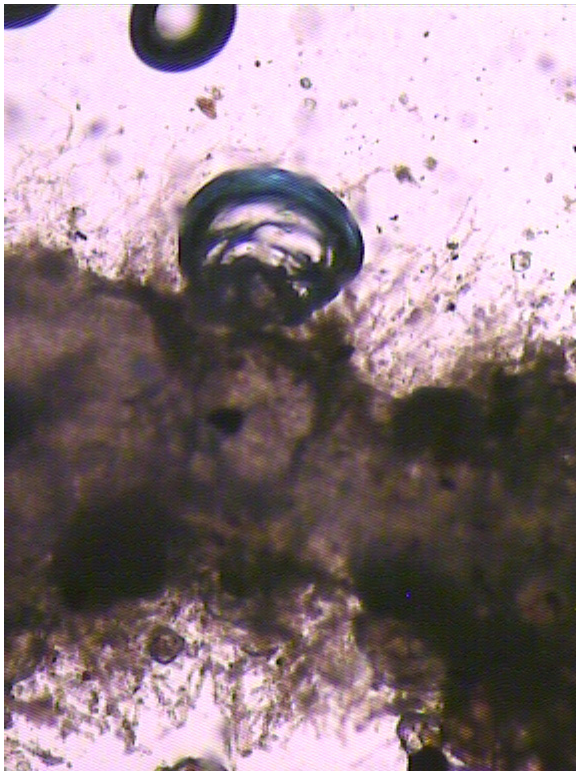


Рис. 11. Образование корневых волосков на колеоризе *S. krylovii* при 30% влажности почвы, 48 ч. (фото Чистяковой Н.С.)

Таблица 9

Показатели потенциальных способностей семян *S. krylovii* прорастать при различной влажности почвы (%)

Влажность почвы, %			
	Всхожесть, %	Е прорастания, %	V прорастания, дни
10	52	50,1	3,9
30	58	55,9	3,5
50	66	63,5	3,3
70	42	37,4	3,6
100	-	-	-
Полное затопление	-	-	-

Рис. 12. Образование корневых волосков на колеоризе *S. krylovii* при 50% влажности почвы, 48 ч. (фото Чистяковой Н.С.)

Рис. 13. Образование корневых волосков на колеоризе дикорастущих злаков при 70% влажности почвы, 48 ч. (фото Чистяковой Н.С.)

Роль морфологической адаптации при прорастании *S. krylovii* была высока. Результаты опытов показали, что 30% влажности почвы от полной её влагоемкости достаточно для активизации роста, всхожести и скорости прорастания злака. Темпы роста корней ковыля Крылова при влажности субстрата 30% высоки, что связано с ксерофитной природой этих злаков. Этому способствует также развитие корневых волосков, о котором мы говорили ранее. Возможно, наличие такой морфологической особенности обеспечивает в природе прорастание семян этого вида в ранне-весенний период, когда почва содержит минимальное количество влаги. Наибольший рост морфологических структур зародышей ковыля Крылова (колеоптиль и корень) происходил при 50% влажности почвы (рис. 14, 15) от ее полной влагоемкости.

Наибольшая длина у зародышей ковыля приходится на ткань базальной части оси (корень, колеориза), поэтому прорастающий зародыш разрывает оболочку семени в первую очередь в этой области семени. Это также подтверждает физиологическую нагрузку, которую выполняет колеориза в процессе разрыва оболочки семени при прорастании зародыша (Илли, 1989; Ларина, 2004; Чистякова, 2009).

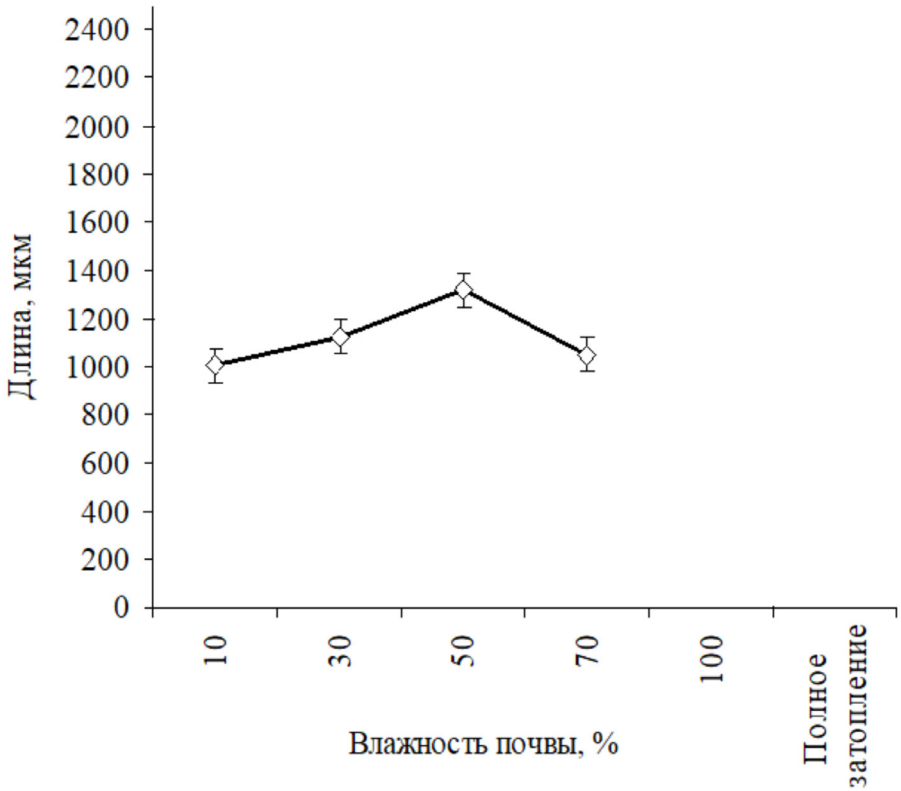


Рис. 14. Влияние условий увлажнения почвы на рост колеоптиля в длину у зародышей *S. krylovii* (48 часов)

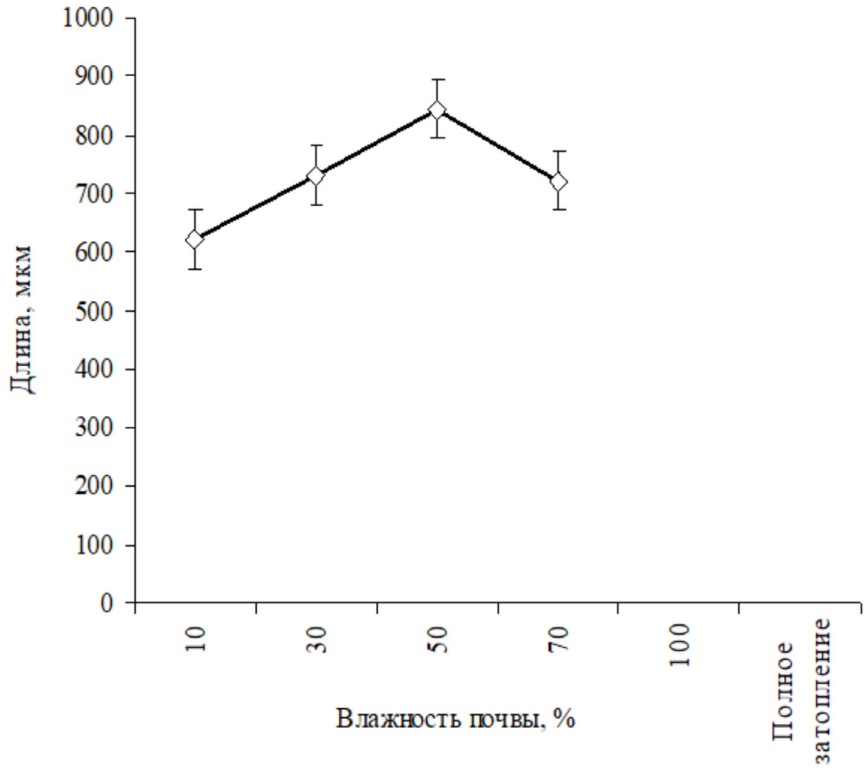


Рис. 15. Влияние условий увлажнения почвы на рост в длину корня зародышей *S. krylovii* (48 часов)

Как уже отмечалось ранее, у зародышей *S. krylovii* имеется эпибласт. Экспериментально нами было выяснено, что в период прорастания клетки этого морфологического органа активно растягиваются и уже к 48 ч. достигают максимальных размеров.

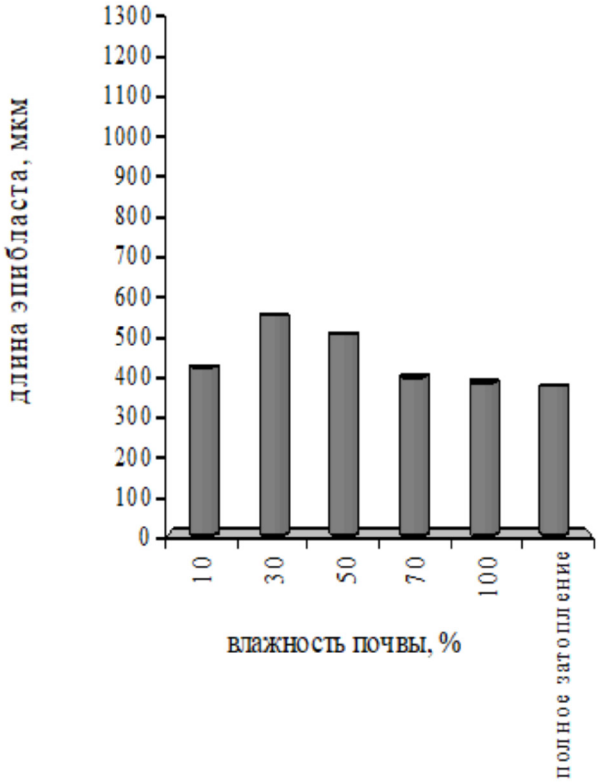


Рис. 16. Влияние условий увлажнения почвы на рост эпибласта в длину у *S. krylovii*, 48 ч.

После появления прорастающей оси на поверхности семени, наружные клетки уже к этому времени набухшего до максимальных размеров эпибласта начинают формировать волоски ризосферы (корневые волоски). Было доказано, что большее количество волосков и их длина обнаружены при 30% влажности почвы от полной ее влагоемкости (рис. 17). У ковыля Крылова максимальный рост эпибласта происходит при 30% влажности почвы (рис. 16). В пределах влажности от 30 до 70% от её полной влагоемкости скорость роста эпибласта не зависит от содержания воды в окружающей среде. Таким образом, наличие эпибласта и выполняемая им водопоглощающая роль при остром дефиците влаги, является одним из морфологических приспособлений зародыша ковыля Крылова прорастать в условиях недостатка влаги.

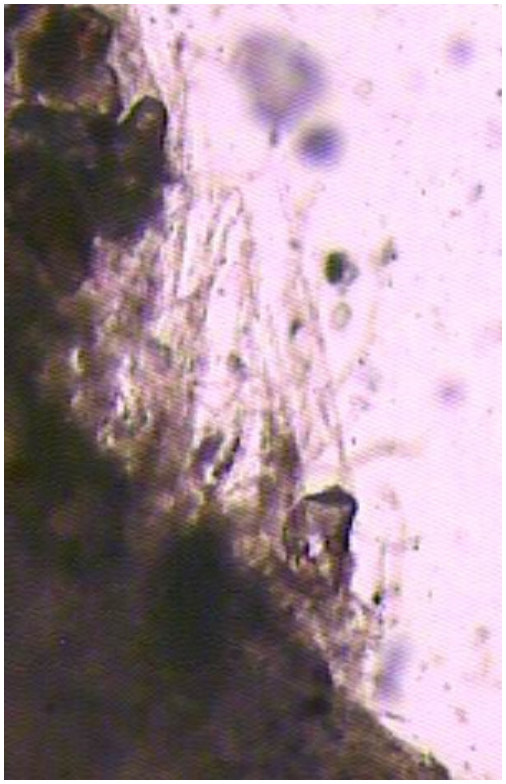


Рис. 17. Образование волосков ризосферы на эпибласте зародыша *S. krylovii* при 30% влажности почвы, 48 ч. (фото Чистяковой Н.С.)

S. krylovii имеет наиболее высокие потенциальные возможности адаптации. Активный рост структур зародышей осуществляется, возможно, за счет мобилизации запасных белков, включения ферментативных систем в период недостатка влаги в почве. Рост колеоптиля обеспечивается уменьшением гетеротрофного периода и переходом проростка к автотрофному питанию при неблагоприятных условиях увлажнения в природе.

Таким образом, изучение роста отдельных частей зародыша показывает потенциальные эколого-биологические возможности зародышей прорастать в условиях недостатка и избытка влаги.

ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ ПРОЦЕССОВ ПРОРАСТАНИЯ ЗЕРНОВОК *S. KRYLOVII*, СФОРМИРОВАННЫХ В УСЛОВИЯХ ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

5.1. Сила роста и интенсивность начального роста проростков *S. krylovii*

Начиная с 60-х годов XX века, в научной литературе по отношению к семенам появились термины «жизненность» («vitality») и «сила» («vigour»). В смысловом значении между ними нет принципиального различия, однако в настоящее время обычно употребляют один термин «сила роста семян». Первоначально он служил как показатель силы проростков, то есть их способности быстро и хорошо развиваться после прорастания (Hiltner, Ihssen, 1911). Адер (Ader, 1965) пишет, что сила означает процентное содержание семян, способных образовать проростки, нормально растущие далее в субоптимальных условиях. Большой вклад в изучение силы роста проростков внес Хайдекер (Haydecker, 1960; 1970). Он считает, что сила – это такое состояние семени, находящегося на вершине своих потенциальных возможностей, когда все факторы, которые могут снизить качество, отсутствуют, а те, которые создают хорошее семя, присутствуют в максимально широком диапазоне условий (Haydecker, 1973).

Часто для определения силы роста проростков используют такие методы как определение всхожести семян и энергии их прорастания, скорости удлинения корня и побега и увеличения его массы, количества запасов, скорости с которой они мобилизуются при прорастании и эффективности их использования проростком (Реймес, Илли, 1978; Whalley, McKell, Green, 1966; Roberts, 1972; Elmore, King, 1978). Достаточно простой и надежный метод определения силы роста семян по морфологической оценке проростков был предложен Б.С. Лихачевым (1975). Он считает, что сила роста проростков – это степень фило- и онтогенетически обусловленной потенциальной способности зародыша использовать при прорастании в полной мере запасные питательные вещества, развивать нормальный проросток и плодоносящее растение в экологических условиях региона возделывания культуры (Лихачев, 1986).

Оценка проростков является основным компонентом изучения прорастания семян. В частности, определение энергии прорастания и всхожести также основывается на оценке проростков, но при их проведении не учитывается вариабельность морфологического развития проростков. Между тем, диапазон морфологических и физиономических различий развивающихся проростков очень широк. В предложенном методе индекс силы роста проростков оценивается как степень развития проростков, которая представляет собой интегрированный, легко регистрируемый показатель, отражающий совокупность физиологических процессов, вызывающих и сопровождающих прорастание семян. Было установлено (Лихачев, 1990), что вариабельность внешних различий по степени развития проростков отражает внутренние особенности органно-образовательных процессов. В этой связи метод был назван морфологическим. Сущность метода заключается в выявлении и классификации индивидуальных различий в формировании основных структур проростков, причем учитываются размеры ростка, его целостность, степень развития зародышевой почки, количество и размер зародышевых корней и патологические аномалии проростков (Лихачев, 1990).

Таким образом, по современным представлениям, силу роста проростков нужно рассматривать как обязательную составную часть комплекса показателей (Реймерс, Илли, 1978; Haydecker, 1972; Roberts, 1972), определяющих эколого-биологический статус семян.

В результате исследования (табл. 10) популяционных локусов S. krylovii нами были определены критерии показателей силы роста их проростков. У S. krylovii самый низкий показатель силы роста проростков по отношению к критерию оптимального эколого-биологического статуса семян наблюдался в локусах 1 (98,3%), 6 (98,0%), 7 (84,1%), 11 (97,7%), 13 (97,8%) и 15 (96,3%). Самый высокий показатель силы роста проростков отмечался у локусов 4 (106,8%), 5 (108,4%) и 10 (109,0%). Только у 60% всех исследованных популяционных

локусов этого злака сила роста проростков почти соответствовала или превышала критерий феноэкотипа вида.

Таблица 10

Сила роста проростков ксерофитных дикорастущих злаков *S. krylovi*, %

Популяционные локусы	Показатель силы роста *S. krylovi*	Отклонение от величины критерия, %
1	66,1	98,3
2	68,5	101,8
3	66,6	99
4	71,8	106,8
5	72,9	108,4
6	65,9	98
7	56,6	84,1
8	68,1	101,2
9	69	102,6
10	73,3	109
11	65,7	97,7
12	66,6	99
13	65,8	97,8
14	66,9	99,5
15	64,8	96,3
Критерий феноэкотипа вида	67,24	100

Таким образом, в ходе исследований выяснилось, что по показателю силы роста проростков *S. krylovi* они гетерогенны.

Начальный рост проростков возникает с момента важного этапа, называемого прорастанием зерновки. С морфологической точки зрения, прорастание – это преобразование зародыша в проросток; с физиологической – это возобновление метаболизма и роста, которые ранее были подавлены или приостановлены, и включение транскрипции генома. С точки зрения биохимии, прорастание – это приведение осевой части зародыша в состояние, в котором оно было временно задержано в период вынужденного или органического покоя, и инициация новых генетических программ (возобновление дифференциальной транскрипции генома) (Дженн, Амен, 1982).

Процесс прорастания начинается с момента достижения семенем критического уровня оводненности в период набухания. Далее происходит «запуск» роста осевых органов зародыша, приводящий к наклевыванию семени, находящегося в вынужденном покое (Обручева, 1982). Активация метаболических процессов происходит как в осевых органах зародыша, так и в запасающих тканях семени (Обручева, Антипова, Иванова, 1993). Ведущим процессом в росте осевых органов является растяжение клеток (Обручева, 1982). Физиологические механизмы, подготавливающие начало растяжения клеток, обеспечивают не только поступление воды в растягивающиеся клетки и их вакуолизацию, но и увеличивают пластичность клеточных оболочек, которая позволяет клеткам начать рост растяжением (Обручева, 1993). Первым физиологическим механизмом, участвующим в подготовке клеток к растяжению, является накопление осмотически активных веществ в осевых органах, что обеспечивает клеткам возможность поглощения дополнительных количеств воды (Обручева, Антипова, 1985). Характерно, что у клеток осевых органов оводненность увеличивается гораздо быстрее, чем у клеток запасающей ткани семядоли (Обручева, 1990). Таким образом, основная ткань осевой части зародыша злаков, участвующая в прорастании зерновок, состоит из колеоптиля, мезокотиля, корня, корневого чехлика и колеоризы (Илли, 1982).

Интенсивность начального роста определяется комплексом показателей, в частности, это темпы изменения линейного роста стеблевой и корневой частей зародыша, а также прирост сухого вещества проростков и корней. Способность проростков пробиться на поверхность почвы во многом зависит от интенсивности роста их в период гетеротрофного питания. В этой связи была определена длина стеблевой и корневой частей проростков *S. krylovi* на 4-е и 6-е сутки прорастания.

Оказалось, что в период прорастания семян наблюдался полиморфизм роста проростков. Самая высокая интенсивность роста стеблевой части у *S. krylovii* (табл. 11; рис. 18) наблюдалась нами в локусах 4 (128,6%), 8 (126,9%) и 14 (120,2%). Низкий уровень роста стеблевой части проростка отмечался в популяциях 1 (76,8%), 2 (73,0%), 5 (80,9%), 6 (84,5%) и 12 (74,8%). Таким образом 46,6% всех популяций не соответствовали критерию феноэкотипа вида.

Таблица 11

Интенсивность роста стеблевой части *S. krylovii*, (n = 25)

Популяционные локусы №	**Время прорастания, сутки**		**Темпы прироста проростков на 6-е сутки, %**	**Отклонение от величины критерия, %**
	4-е сутки	**6-е сутки**		
	длина, см	**длина, см**		
1	1,25 ± 0,10	2,19 ± 0,20	175,2	**76,8**
2	0,75 ± 0,06	1,25 ± 0,19	166,6	**73**
3	0,88 ± 0,08	2,07 ± 0,09	235,2	103,1
4	0,75 ± 0,04	2,20 ± 0,07	293,3	128,6
5	1,43 ± 0,07	2,64 ± 0,14	184,6	**80,9**
6	1,23 ± 0,07	2,37 ± 0,14	192,7	**84,5**
7	0,94 ± 0,08	2,19 ± 0,17	232,9	102,1
8	0,76 ± 0,07	2,20 ± 0,19	289,4	126,9
9	1,12 ± 0,08	2,40 ± 0,24	214,3	94
10	0,88 ± 0,08	1,91 ± 0,16	217	95,1
11	1,37 ± 0,08	3,58 ± 0,23	261,3	114,6
12	1,60 ± 0,08	2,73 ± 0,20	170,6	**74,8**
13	0,80 ± 0,09	2,02 ± 0,10	252,5	110,7
14	0,89 ± 0,10	2,44 ± 0,16	274,1	120,2
15	0,85 ± 0,10	2,22 ± 0,16	261,1	114,5
Критерий для феноэкотипа вида	**1,03 ± 0,01**	**2,29 ± 0,06**	**228**	**100**

Мы сравнивали динамику и темпы прироста массы стеблевой части проростков в абсолютных и относительных показателях. Темпы прироста массы на 4-е сутки обозначали за 100%, а на 6-е сутки определяли по отношению к 4 суточным проросткам (табл. 12, 13).

Таблица 12

Интенсивность накопления массы стеблевой части 100 проростков *S. krylovii*

Популяционные локусы №	Динамика сухой массы проростка, мг		Темпы прироста массы на 6-е сутки, %	Отклонение от величины критерия, %
	4-е сутки	6-е сутки		
1	0,49	0,72	146,9	71,5
2	0,37	1	270,2	131,6
3	0,35	1	285,7	139,1
4	0,37	0,87	235,1	114
5	0,47	0,78	165,9	80,8
6	0,49	0,74	151	73,5

7	0,37	0,6	162,1	78,9
8	0,3	0,63	210	102,2
9	0,44	0,75	170,4	83
10	0,35	0,66	188,5	91,8
11	0,44	0,71	161,3	78,6
12	0,47	0,66	140,4	68,4
13	0,39	1,01	258,9	126,1
14	0,35	0,95	271,4	132,2
15	0,34	0,89	261,7	127,4
Критерий для феноэкотипа вида	0,4	0,8	205,3	100

В результате исследования мы наблюдали, что интенсивность накопления массы стеблевой части проростка в популяционных локусах *S. krylovii* (табл. 12, рис. 18) была максимально высокой у локусов 2 (131,6%), 3 (139,1%), 4 (114,0%), 13 (126,1%), 14 (132,2%) и 15 (127,4%). Самая низкая интенсивность накопления массы была отмечена в локусах 1 (71,5%), 6 (73,5%), 7 (78,9%), 11 (78,6%) и 12 (68,4%). В целом у 8 из 15 популяционных локусов этот показатель не соответствовал величине установленного критерия.

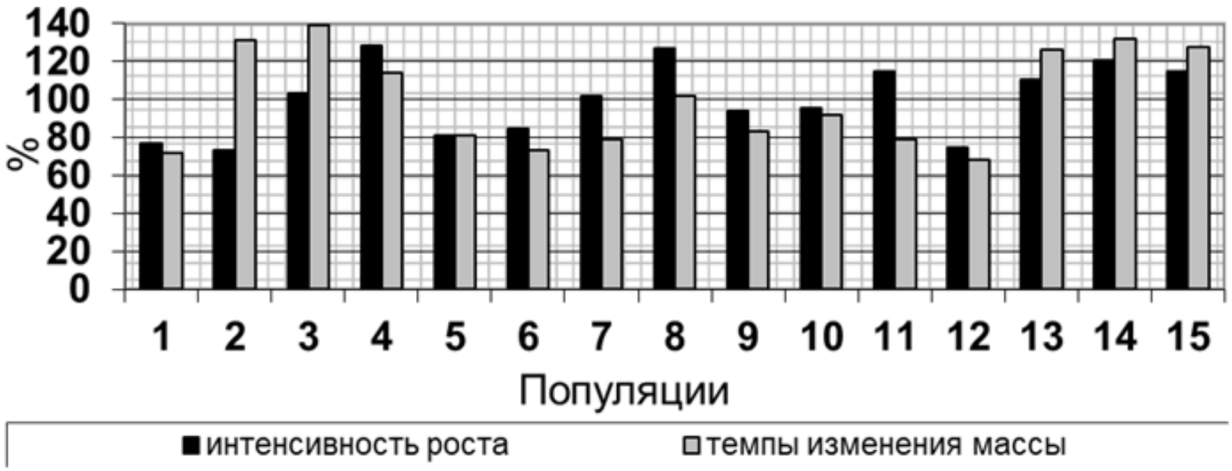


Рис. 18. Показатели ростовых процессов стеблевой части зародышей *S. krylovii* в различных популяционных локусах

Таблица 13

Интенсивность роста корневой части проростков *S. krylovii* (n = 25)

Популяционные локусы №	**Время прорастания, сутки**		**Темпы прироста проростков на 6-е сутки, %**	**Отклонение от величины критерия, %**
	4-е сутки	**6-е сутки**		
	длина, см	**длина, см**		
1	0,70 ± 0,07	0,80 ± 0,07	114,3	**87,2**
2	0,65 ± 0,07	0,75 ± 0,06	115,4	**88**
3	0,65 ± 0,06	0,81 ± 0,05	124,6	95,1
4	0,79 ± 0,04	0,86 ± 0,05	108,8	**83,1**
5	0,95 ± 0,07	1,12 ± 0,09	117,9	90
6	0,56 ± 0,08	0,65 ± 0,09	116	**88,6**
7	0,28 ± 0,08	0,57 ± 0,04	203,5	155,3
8	0,44 ± 0,06	0,60 ± 0,08	136,3	104
9	0,60 ± 0,05	0,92 ± 0,08	153,3	117
10	0,43 ± 0,07	0,62 ± 0,08	144,2	110
11	0,62 ± 0,07	0,75 ± 0,06	120,9	92,3

12	0,55 ± 0,09	0,60 ± 0,04	109,1	**83,2**
13	0,60 ± 0,08	0,79 ± 0,09	131,6	100,5
14	0,59 ± 0,06	0,72 ± 0,07	122	93,1
15	0,51 ± 0,09	0,75 ± 0,07	147	112,2
Критерий для феноэкотипа вида	**0,61 ± 0,01**	**0,75 ± 0,02**	**131**	**100**

Результаты исследования морфометрических показателей корневой части проростков исследованных злаков позволили установить, что у *S. krylovii* (табл. 13, рис. 19) наиболее высокая интенсивность роста была в локусах 7 (155,3%), 9 (117,0%), 10 (110,0%) и 12 (112,2%). Наименее интенсивный рост корней наблюдался у проростков локусов 1, 2, 4, 6 и 12. Отклонение от величины критериев по данному признаку в сторону уменьшения составили для этих пяти популяционных локусов соответственно 87,2%, 88,0%, 83,1%, 88,6% и 83,2%. В целом, 60% популяций не соответствовали критериям оптимального эколого-биологического статуса семян по показателю интенсивности роста корневой части проростка.

Анализ данных эксперимента (табл. 14, рис. 19) показал, что интенсивность процесса накопления массы корней у исследуемых популяционных локусов была также неодинакова. Нами были определены критерии этих показателей для оптимального эколого-биологического статуса семян. Среди популяционных локусов S. krylovii минимальный темп прироста массы отмечался в локусах 1 (87,4%), 4 (59,6%), 5 (58,5%), 6 (79,6%) и 12 (82,3%). Максимальный темп прироста массы был в локусе 10, что было выше критерия феноэкотипа вида на 51,2%. В локусах 8, 9 и 11 темп прироста массы был выше критерия на 17,8%, 17,8% и 28,8% соответственно. В целом больше половины исследуемых популяционных локусов соответствовали критерию феноэкотипа вида по данному показателю.

Таблица 14

Интенсивность накопления массы корневой части 100 проростков *S. krylovii*

Популяционный локус №	Динамика сухой массы проростка, мг		Темпы прироста массы на 6-е сутки, %	Отклонение от величины критерия, %
	4-е сутки	6-е сутки		
1	0,26	0,44	168,6	87,4
2	0,24	0,5	208,3	108
3	0,25	0,5	200	103,7
4	0,29	0,33	114,9	59,6
5	0,36	0,4	112,8	58,5
6	0,21	0,32	153,6	79,6
7	0,1	0,2	200	103,7
8	0,16	0,36	227,2	117,8
9	0,22	0,5	227,2	117,8
10	0,16	0,46	291,6	151,2
11	0,23	0,57	248,4	128,8
12	0,21	0,33	158,7	82,3
13	0,23	0,43	187,2	97,1
14	0,22	0,39	178,4	92,5
15	0,19	0,41	215,2	111,6
Критерий для феноэкотипа вида	0,23	0,41	192,8	100

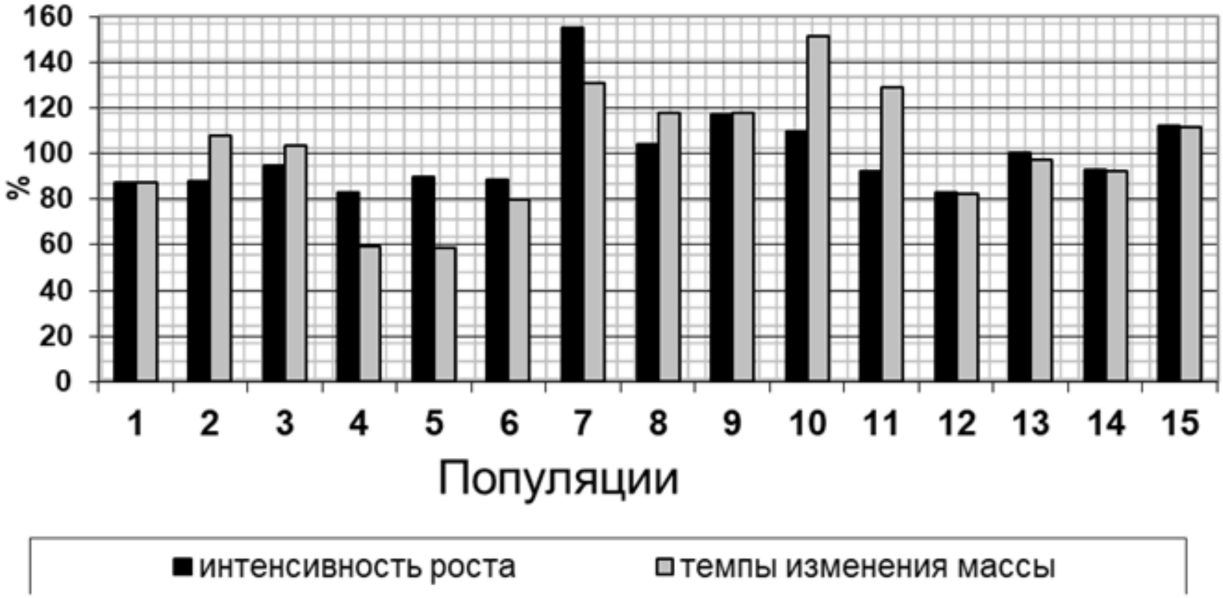


Рис. 19. Показатели ростовых процессов корневой части зародышей *S. krylovii* в различных популяционных локусах

Таким образом, выявленный нами популяционный полиморфизм ростовых показателей, по нашему мнению, может в равной степени быть обусловлен влиянием особенностей биохимического катаболизма резервных полисахаридов и белков, эффективностью использования запасных питательных веществ эндосперма прорастающим проростком, а также степенью сформированности зародышей семян, особенностями их анатомических структур.

5.2. Эффективность использования запасных веществ эндосперма проростком *S. krylovii*

Скорость пробуждения зародышей и скорость роста проростков, прежде всего, зависят от активности биохимических превращений запасных веществ семени и направленности их расходования.

Расходы запасов семени в процессе прорастания могут быть необходимые, но «непроизводительные». В первую очередь к ним относятся расходы на получение в процессе дыхания энергии, необходимой для последовательной цепи биохимических реакций и образования новых структур организма, в сумме называемых ростом. В результате этого часть вещества семени преобразуется в структурно и функционально организованное вещество проростка. Величина этой части определяет эффективность использования ростком запасов семени, то есть расходы «производительные». Они наиболее важны с практической точки зрения (Реймерс, 1987; Илли, 1989). Эту величину можно выразить в процентах.

Однако не весь запас питательных веществ, отложенных в семенах, расходуется при прорастании. «Уровень расточительности» семян различен. Он зависит от вида и сорта растений и условий, при которых семя прорастает (Реймерс, 1987). Мы произвели расчет эффективности использования запасов эндосперма прорастающими зародышами *S. krylovii* и определили данные показатели в динамике на 4-е и 6-е сутки прорастания семян.

Из таблицы 15 видно, что общая тенденция, которая характерна для всех популяций *S. krylovii*, заключается в том, что на 4 сутки прорастания расходуется примерно 10% или 1/10 запасов эндосперма. На 6-е сутки расходуется уже более 30% запасов, то есть эндосперм уменьшается в весе почти на 1/3 часть. Мы установили, что рост проростков, их формирование на отрезке периода времени 4–6 сутки характеризуется повышением интенсивности использования проростков питательных веществ эндосперма. На этом этапе эффективность

расхода запасных метаболитов эндосперма у ковыля Крылова неодинакова в различных популяционных локусах и равна у *S. krylovii* 12 – 49%. Таким образом, на 6-е сутки прорастания в гетеротрофных условиях проросток *S. krylovii* использует от 20 до 57%. Среди популяционных локусов *S. krylovii* (табл. 15) наибольшая эффективность использования питательных веществ эндосперма проростком была отмечена в локусах 3 (153,7%), 11 (155,1%) и 12 (149,6%). У локусов 5, 7, 10 и 13 этот показатель был ниже установленной величины критерия и составлял 74,1%, 71,4%, 65,3% и 77,5% соответственно.

Таблица 15

Эффективность использования проростком запасных веществ эндосперма на 4-е и 6-е сутки прорастания у *S. krylovii*, мг (n = 100)

Популяционные локусы №	**Масса сухого вещества зерновки до прорастания, мг**	**Средний показатель, мг**		**Отклонение от величины критерия (6 сутки), %**
		4 сутки	**6 сутки**	
1	5,4	0,52	1,54	104,6
2	5,3	0,52	1,35	91,8
3	5,7	0,65	2,26	153,7
4	5,6	0,25	1,75	119
5	5,2	0,41	1,09	**74,1**
6	4,8	0,38	1,19	80,9
7	4,8	0,38	1,05	**71,4**
8	4,6	0,37	1,19	80,9
9	3,4	0,38	1,55	105,4
10	4,8	0,39	0,96	**65,3**
11	4	0,32	2,28	155,1
12	5,6	0,44	2,2	149,6
13	4	0,32	1,14	**77,5**
14	4,3	0,34	1,24	84,3
15	4,4	0,35	1,28	87
Критерий феноэкотипа вида	**4,79**	**0,4**	**1,47**	**100**

Сравнивая показатели эффективности использования эндогенных резервов эндосперма проростком *S. krylovii* на 6-е сутки прорастания с критериями оптимального эколого-биологического статуса семян, мы пришли к выводу, что более чем у половины исследованных популяций данный показатель был ниже уровня эталона.

Таким образом, в ходе изучения динамики эффективности использования запасных веществ эндосперма проростком в период гетеротрофного питания мы наблюдали, что имеется определенная разница между популяционными локусами изучаемых видов по этому показателю. С практической и теоретической точек зрения определенный интерес представляют те локусы, у которых проростки способны с большей эффективностью использовать запасные питательные вещества эндосперма.

5. 3. Прорастание и морфометрия проростков *S. krylovii* в условиях осмотического стресса

Большое влияние на прорастание и дальнейший рост проростка оказывают неблагоприятные условия увлажнения, которые характерны для климатических условий Восточного Забайкалья. В связи с этим актуально определение способности семян прорастать в условиях различного увлажнения почвы. В ходе серии экспериментов провели проращивание зерновок *S. krylovii* на песке в условиях различной влагообеспеченности –

от 10 до 100% (площадка 1 – 2013 г. Оловяннинский р-н., площадка 2 – 2014 г., Красночикойский р-н). Результаты представлены на рис. 20, 21.

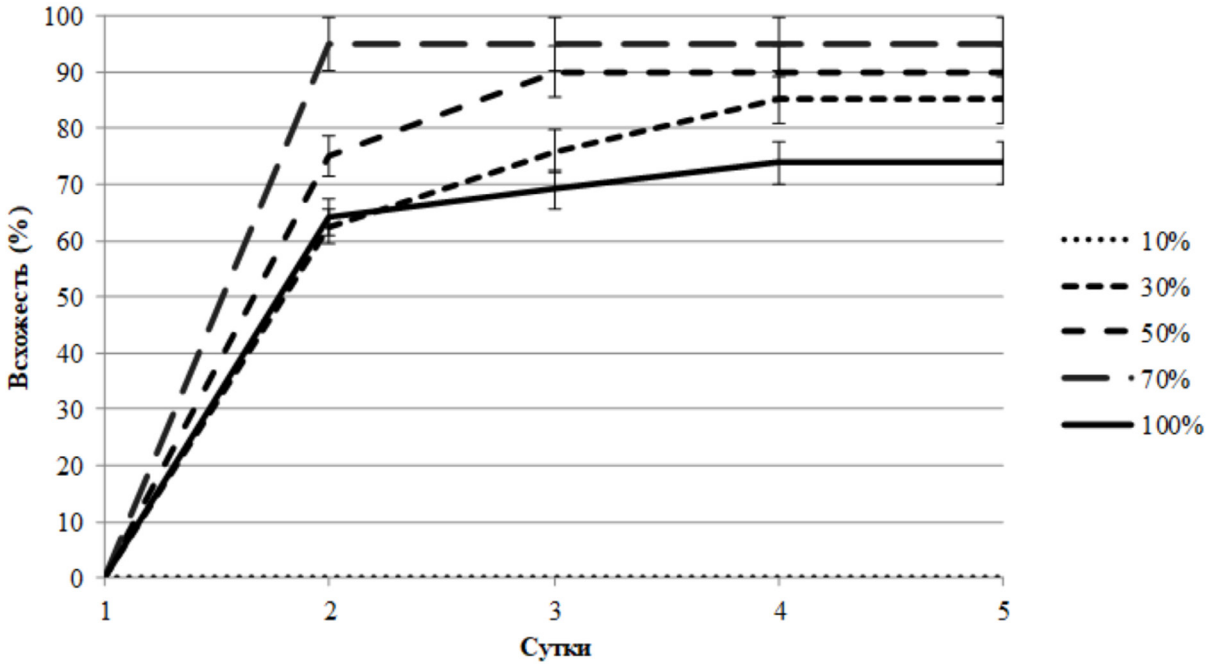


Рис. 20. Всхожесть семян *S. krylovii* (площадка 1, 2013 г.) на песке при разной влагообеспеченности (в %)

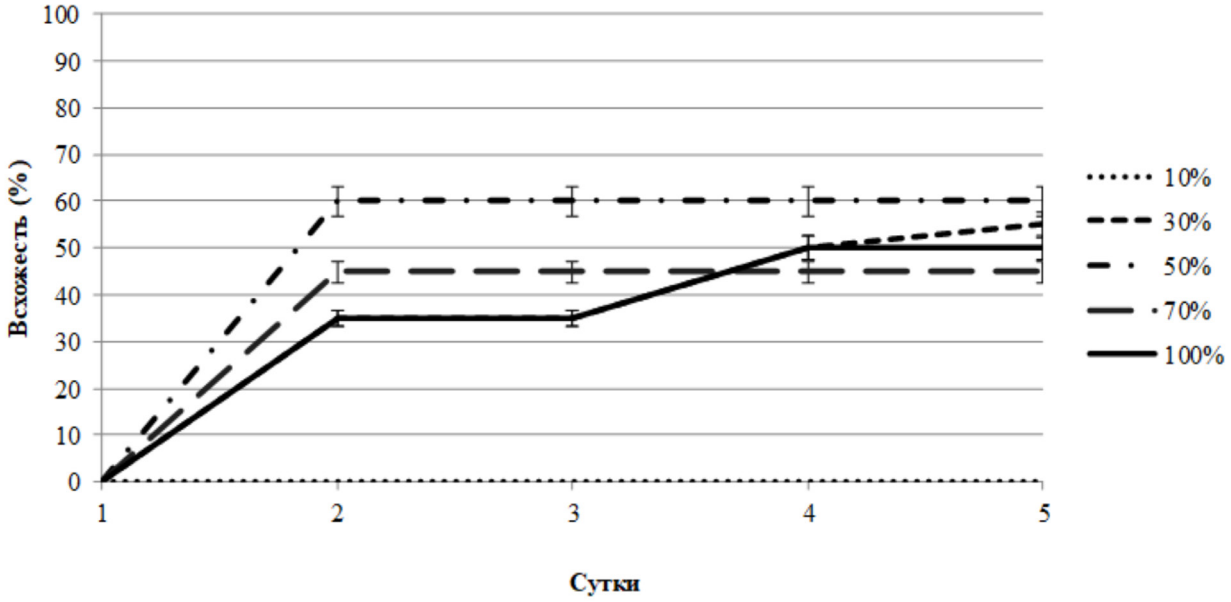


Рис. 21. Всхожесть семян *S. krylovii* (площадка 2, 2014 г.) на песке при разной влагообеспеченности (в %)

Семена, собранные на площадке 1, имеют наибольшую всхожесть при влагоемкости песка 70%. В таких условиях на вторые сутки процент прорастания достигает максимальной величины – 95% и далее уже не изменяется. В условиях более низкой влагоемкости субстрата (50%, 30%) максимальный процент прорастания достигается на 4-е сутки (90 и 85% соответственно). При 100%-ной влагоемкости всхожесть снизилась до 75%. При исследовании семян *S. krylovii* из другой популяции (площадка 2) всхожесть оказалась значительно ниже. Максимальный процент всхожести (60%) наблюдается при влагоемкости песка 50%. При влагоемкости песка 30 % всхожесть оказалась чуть ниже (55%), при 100%-ной всхожесть составила 50%, и минимальное значение (45%) отмечено при 70%-ной влагоемкости. При 10 %-ном значении влагоемкости семена из обеих популяций не проросли.

Различные значения всхожести семян *S. krylovii*, собранных в разных популяциях, могут быть связаны со сроком сбора семян. Семена на площадке 1 собраны в середине сентября, а на площадке 2 – в конце августа. Возможно, что семена, собранные в августе, являются недозревшими и, несмотря на это, имеют довольно высокую всхожесть (максимально 60%).

Исходя из полученных данных, выяснено, что для исследуемого вида оптимальной влагоемкостью песка для прорастания семян являются значения 50 и 70 %. В таких условиях прорастание наступает быстрее и имеет высокие значения. При 30 и 100% наблюдается задержка процесса прорастания, но к пятым суткам значения также оказываются довольно высокими. Это характеризует *S. krylovii* как вид с широкой экологической амплитудой по отношению к влаге.

При изучении динамики прорастания семян *S. krylovii* в условиях засухи, вызванной присутствием осмотика, выявлено, что его семена способны прорастать в более широком диапазоне осмотического давления вплоть до 18 атм. (таблица 16), но увеличение осмотического стресса вело к уменьшению всхожести семян. Видимое прорастание наступало на вторые сутки во всех пробах, но прослеживалась зависимость всхожести от концентрации осмолитика. Так, в контроле и при небольшой концентрации маннита (3 атм.) на вторые сутки всхожесть составляла 90% и 91,67% соответственно. При 5 и 7 атм. всхожесть на вторые сутки была в два раза меньше (43,33% и 35% соответственно). И далее с увеличением осмотического давления значения всхожести на вторые сутки уменьшались и были минимальны при 15 и 18 атм. (1,67% и 3,33%). К третьим суткам семена начинали интенсивно прорастать при 5 и 7 атм., и значения всхожести приближались к значениям в контроле и при 3 атм. При 10, 13, 15, и 18 атм. на третьи сутки не наблюдалось положительной динамики. Однако к четвертым суткам при 10 атм. наблюдалось резкое увеличение всхожести (с 26,67 до 91,67%). На четвертые сутки было заметно явное отставание прорастания, начиная с величины осмотического давления 13 атм. И хотя дальше наблюдалась положительная динамика, все-таки осмотическое давление 13 атм. является переломным для исследуемого злака, всхожесть при 13, 15 и 18 атм. составила 33,33%, 28,33% и 15% соответственно. К концу опыта максимальные значения всхожести характерны в диапазоне контроля – 10 атм. (93,33% – 98,33%), а минимальные – 13 – 18 атм. (15 – 33,33%). Риск отсутствия всхожести для S. krylovii увеличивался при 13 атм. (66,67 %), а 85% достигал только при 18 атм.

Множественные апостериорные сравнения выявили следующие особенности: на вторые сутки существуют значимые отличия между всхожестью семян *S. krylovii* в контроле и группами от 5 до 18 атм. (для всех пар сравнений $p < 0,0001$), в то время как между контролем и 3 атм. значимых отличий нет ($p = 0,75$). Это говорит о том, что на вторые сутки осмотический стресс более 5 атм. значимо замедлял процесс прорастания. Также между условиями высокого уровня стресса значимых отличий не выявлено (13 и 15 атм. – $p = 0,309$; 13 и 18 атм. – $p = 0,648$; 15 – 18 атм. – $p = 0,559$). Различия между группами на 3, 4 и 7 сутки имели общие черты: значимые отличия стали отмечаться между контролем и 10, 13, 15 и 18 атм. (для всех пар сравнений $p < 0,0001$). То есть всхожесть при 3, 5 и 7 атм. значимо не отличалась от всхожести в контроле, что говорит о включении адаптационных процессов у этого злака. На 14-е сутки между контролем и 10 атм. значимых отличий нет ($p < 0,69$). Отсутствие всхожести значимо отличалось между контролем и 13, 15 и 18 атм. ($p < 0,0001$). То есть осмотическое давление 13 атм. служит для этого злака той точкой, когда адаптационные возможности сильно ослабляются.

Различия в значениях всхожести семян изучаемого злака, собранных в разных популяциях, связаны, на наш взгляд, с разными климатическими условиями, в которых формировались зерновки.

Наряду со всхожестью зерновок были проанализированы и ростовые процессы проростков. Средние значения длины листа и корня проростков *S. krylovii* представлены

в таблицах 17 и 18.

Таблица 16.

Всхожесть семян *S. krylovii* в условиях осмотического стресса (в %); представлены значения p для критерия χ^2

Сутки	Контроль (N = 60)	3 атм. (N =6 0)	5 атм. (N = 60)	7 атм. (N = 60)	10 атм. (N = 60)	13 атм. (N = 60)	15 атм. (N = 60)	18 атм. (N = 60)	p value (df = 7)
2	54 (90,00%)	55 (91,67%)	26 (43,33%)	21 (35,00%)	16 (26,67%)	3 (5,00 %)	1 (1,67%)	2 (3,33%)	< 0,0001
3	56 (93,33%)	58 (96,67%)	56 (93,33%)	57 (95,00%)	16 (26,67%)	3 (5,00%)	1 (1,67%)	3 (5,00%)	< 0,0001
4	56 (93,33%)	58 (96,67%)	56 (93,33%)	57 (95,00%)	55 (91,67%)	14 (23,33%)	12 (20,00%)	9 (15,00%)	< 0,0001
7	56 (93,33%)	58 (96,67%)	58 (96,67%)	59 (98,33%)	57 (95,00%)	20 (33,33%)	17 (28,33%)	9 (15,00%)	< 0,0001
14	56 (93,33%)	58 (96,67%)	58 (96,67%)	59 (98,33%)	57 (95,00%)	20 (33,33%)	17 (28,33%)	9 (15,00%)	< 0,0001
Отсутствие всхожести на 14-ые сутки	4 (6,67%)	2 (3,33%)	2 (3,33%)	1 (1,67%)	3 (5,00%)	40 (66,67%)	43 (71,67%)	51 (85,00%)	< 0,0001

Морфометрические исследования вегетативных органов проростков *S. krylovii* показали, что при осмотическом давлении 10 атм. отмечалась задержка роста вегетативных органов (при давлении 10 атм. на 14-е сутки средняя длина листа составляла 8,07 мм, корня – 5,8 мм; при давлении 15 атм.: лист – 0,59 мм, корень – 0,32 мм). Наибольших значений длина листа и корня у проростков *S. krylovii* достигала в контроле (лист – 79,33 мм; корень – 37 мм.). Поскольку при сравнении зависимых групп были обнаружены значимые отличия, обратимся к анализу результатов апостериорных сравнений. Между средними значениями листа и корня на вторые и третьи сутки во всех группах не выявлено значимых отличий. Между вторыми и четвертыми сутками появились отличия в контроле, при 3, 5, 7, 10 атм. (для всех пар сравнений $p < 0,0001$), что говорит о развертывании синтетических процессов в этих условиях. Начиная с 13 атм. в динамике роста листа и корня значимых отличий нет, это связано с низкими темпами роста в этих условиях.

Сравнение независимых групп с использованием теста Kruskal-Wallis выявили статистически значимые отличия ($p < 0,05$) , поэтому далее провели множественные парные сравнения. Если в росте листа проростка на вторые сутки между контролем и 3 атм. значимых отличий не выявлено, то для корня отличия значимы ($p < 0,0001$). На третьи сутки различия в росте листа отмечались между контролем и 5, 7, 10 атм. (для всех пар сравнений $p < 0,0001$), в росте корня – между контролем и 3, 5, 7 и 10 атм. В результате на 14-е сутки значимых различий в росте листа в условиях контроля и 3 атм. не обнаружено ($p = 0,19$) и для корня различия, которые были на третьи сутки, также исчезают($p = 0,19$). В остальных группах размеры корня и листа по сравнению с контролем значимо меньше ($p < 0,0001$). Осмотическое давление 10, 13, 15 и 18 атм. сходно влияло на ростовые процессы, замедляя их. Если всхожесть семян *S. krylovii* при 10 атм. оставалась довольно высокой, то это доказывает, что у злака есть адаптационные механизмы, чтобы обеспечить прорастание, и ростовые процессы значительно угнетаются в таких условиях.

Таблица 17.

Динамика средней длины листа проростков *S. krylovii* в условиях осмотического стресса (мм); M ± SD и доверительный интервал (ДИ) для среднего; значения p для критерия Фридмана

	2 сутки	ДИ 95	3 сутки	ДИ 95	4 сутки	ДИ 95	7 сутки	ДИ 95	14 сутки	ДИ 95	Уровень P
Контроль	1,80 ± 0,61	(1,64; 1,96)	4,67 ± 1,26	(4,34; 4,99)	6,53 ± 1,76	(6,08; 6,99)	28,00 ± 7,55	(26,05; 29,95)	79,33 ± 21,38	(73,81; 84,86)	< 0,0001
3 атм.	1,83 ± 0,56	(1,69; 1,98)	2,90 ± 0,54	(2,76; 3,04)	6,77 ± 1,27	(6,44; 7,09)	24,17 ± 4,53	(23,00; 25,34)	70,57 ± 13,21	(67,15; 73,98)	< 0,0001
5 атм.	0,87 ± 1,00	(0,61; 1,12)	2,33 ± 0,63	(2,17; 2,50)	5,60 ± 1,51	(5,21; 5,99)	14,50 ± 2,72	(13,80; 15,20)	67,67 ± 12,67	(64,39; 70,94)	< 0,0001
7 атм.	0,00 ± 0,00	-	0,95 ± 0,22	(0,89; 1,01)	2,85 ± 0,66	(2,68; 3,02)	14,75 ± 1,94	(14,25; 15,25)	69,82 ± 9,17	(67,45; 72,18)	< 0,0001
10 атм.	0,27 ± 0,45	(0,15; 0,38)	0,27 ± 0,45	(0,15; 0,38)	1,83 ± 0,56	(1,69; 1,98)	3,80 ± 0,88	(3,57; 4,03)	8,07 ± 1,87	(7,59; 8,56)	< 0,0001
13 атм.	0,05 ± 0,22	(0,01; 0,11)	0,05 ± 0,22	(0,01; 0,11)	0,47 ± 0,85	(0,25; 0,69)	1,10 ± 1,57	(0,69; 1,51)	2,33 ± 3,33	(1,47; 3,19)	< 0,0001
15 атм.	0,02 ± 0,13	(0,02; 0,05)	0,02 ± 0,13	(0,02; 0,05)	0,20 ± 0,40	(0,10; 0,30)	0,28 ± 0,45	(0,17; 0,40)	0,59 ± 0,94	(0,34; 0,83)	< 0,0001
18 атм.	0,03 ± 0,18	(0,01; 0,08)	0,05 ± 0,22	(0,01; 0,11)	0,15 ± 0,36	(0,06; 0,24)	0,15 ± 0,36	(0,06; 0,24)	0,30 ± 0,72	(0,11; 0,49)	< 0,0001

Таблица 18.

Динамика средней длины корня проростков *S. krylovii* в условиях осмотического стресса (мм); M ± SD и доверительный интервал (ДИ) для среднего; значения p для критерия Фридмана

	2 сутки	ДИ 95	3 сутки	ДИ 95	4 сутки	ДИ 95	7 сутки	ДИ 95	14 сутки	ДИ 95	Уровень P
Контроль	4,50 ± 1,51	(4,11; 4,89)	10,27 ± 2,77	(9,55; 10,98)	14,00 ± 3,77	(13,03; 14,97)	21,47 ± 5,79	(19,97; 22,96)	37,33 ± 10,06	(34,73; 39,93)	< 0,0001
3 атм.	3,67 ± 1,11	(3,38; 3,95)	7,73 ± 1,45	(7,36; 8,11)	9,67 ± 1,81	(9,20; 10,13)	19,33 ± 3,62	(18,40; 20,27)	35,77 ± 6,70	(34,04; 37,50)	< 0,0001
5 атм.	1,52 ± 1,75	(1,06; 1,97)	7,47 ± 2,01	(6,95; 7,99)	9,33 ± 2,52	(8,68; 9,98)	17,40 ± 3,26	(16,56; 18,24)	34,80 ± 6,52	(33,12; 36,48)	< 0,0001
7 атм.	0,00 ± 0,00	-	1,90 ± 0,44	(1,79; 2,01)	4,75 ± 1,10	(4,47; 5,03)	11,80 ± 1,55	(11,40; 12,20)	31,47 ± 4,13	(30,40; 32,53)	< 0,0001
10 атм.	0,27 ± 0,45	(0,15; 0,38)	0,45 ± 0,79	(0,25; 0,65)	2,75 ± 0,84	(2,53; 2,97)	5,22 ± 1,21	(4,91; 5,54)	5,80 ± 1,34	(5,45; 6,14)	< 0,0001
13 атм.	0,05 ± 0,22	(0,01; 0,11)	0,10 ± 0,44	(0,01; 0,11)	0,47 ± 0,85	(0,25; 0,69)	1,33 ± 1,90	(0,84; 1,82)	1,67 ± 2,38	(1,05; 2,28)	< 0,0001
15 атм.	0,02 ± 0,13	(0,02; 0,05)	0,02 ± 0,13	(0,02; 0,05)	0,20 ± 0,40	(0,10; 0,30)	0,28 ± 0,45	(0,17; 0,40)	0,32 ± 0,51	(0,19; 0,45)	< 0,0001
18 атм.	0,03 ± 0,18	(0,01; 0,08)	0,05 ± 0,22	(0,01; 0,11)	0,15 ± 0,36	(0,06; 0,24)	0,15 ± 0,36	(0,06; 0,24)	0,15 ± 0,36	(0,06; 0,24)	< 0,0001

ГЛАВА. 6. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЙ СТАТУС СЕМЯН У ПОПУЛЯЦИОННЫХ ЛОКУСОВ *S. KRYLOVII*

В предшествующих главах экспериментальной части работы нами было показано, что процесс формирования популяционных локусов *S. krylovii* в экологических условиях Восточного Забайкалья сопряжен с нарушением пространственной организации роста и развития зародышей зерновок, что существенно снижает процессы начального роста проростков. Изучение эколого-биологического статуса семян у генофонда популяционных локусов позволило нам определить параметры каждого показателя для создания модели экотипа *S. krylovii* в условиях Восточного Забайкалья. Модели оптимального эколого-биологического статуса семян были получены на основе 14 ключевых показателей (табл. 19). Для реализации этой части программы исследований они были приняты за 100%, а соответствующие показатели различных популяций сравнивали с этой величиной.

В представленных моделях дана характеристика эколого-биологического статуса семян генофонда популяций дикорастущих злаков Восточного Забайкалья (табл. 19). Среди популяций вида *S. krylovii* (рис. 22) лучше других оказалась адаптирована популяция 3. Тринадцать из четырнадцати показателей ее эколого-биологического статуса значительно превышали эталонный критерий. Эффективность использования запасных питательных веществ эндосперма проростками этой популяции отклонялась от эталона в сторону увеличения на 53,7%, а интенсивность накопления массы стеблевой части проростков – на 39,1%.

Популяции 8, 10, 13, 14 и 15 не соответствовали критерию только по 1-2 исследованным нами показателям. Для всех них характерна низкая эффективность использования запасных питательных веществ эндосперма проростками, одной из причин которой могут быть чуть сниженная степень сформированности колеоризы, эпибласта (водопоглощающих органов) и щитка (выполняющего запасающую, секреторную, всасывающую и транспортную функции).

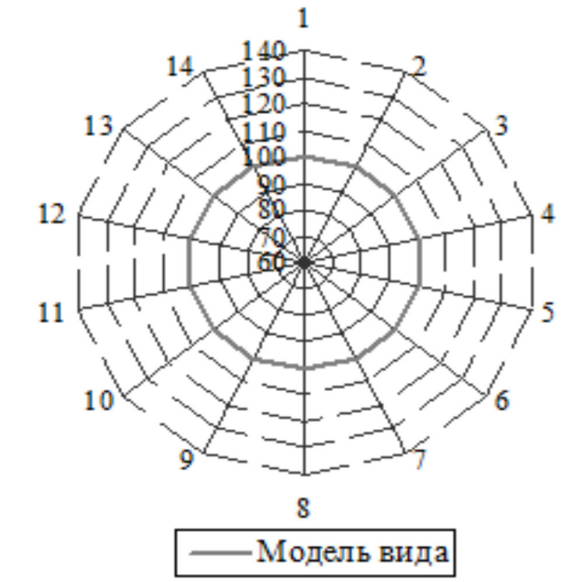
Наименее адаптированными были популяции 5, 7 и 12. В них 5-6 из 14 изучаемых показателей были существенно ниже эталона. Вероятно, слабая морфологическая дифференциация некоторых структур зародыша оказала существенное влияние на показатели ростовых и биохимических процессов, что снизило интенсивность роста стеблевой и корневой частей проростка.

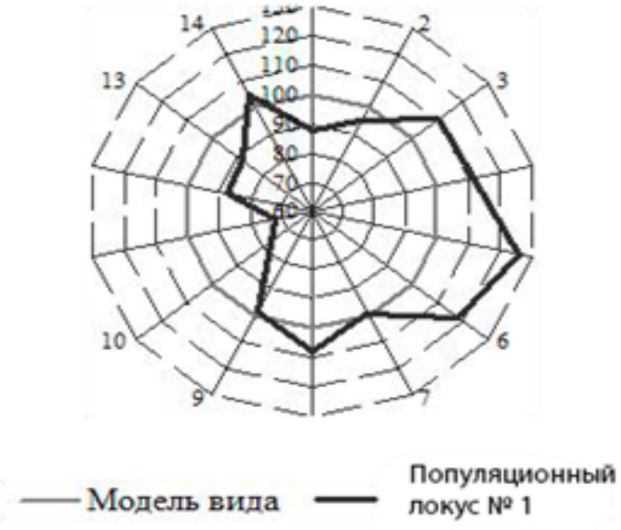
Таблица 19

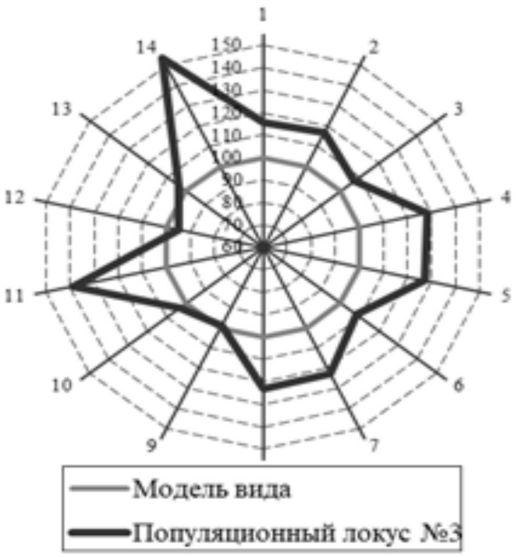
Критерии оптимального эколого-биологического статуса семян для модели феноэкотипа вида *S. krylovii* Восточного Забайкалья.

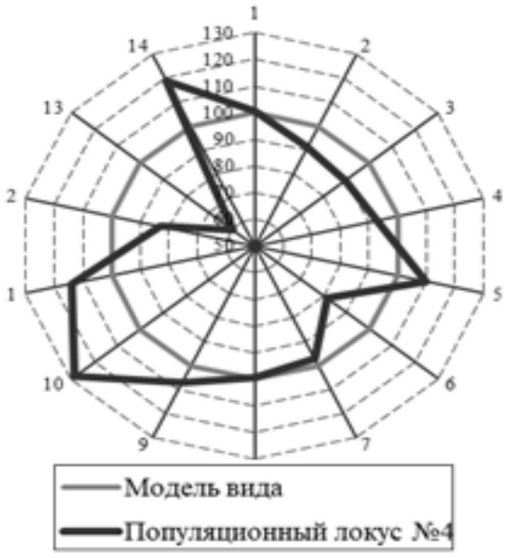
Показатель	Феноэкотип
	S. krylovii
1. Анатомо-морфологические	
Объем колеоптиля, $\cdot 10^4$ мкм³ $\pm \Delta \cdot 10^4$ мкм³	4507 ± 0,8
Объем первого листа, $\cdot 10^4$ мкм³ $\pm \Delta \cdot 10^4$ мкм³	1792 ± 0,4
Объем первичного корня, $\cdot 10^4$ мкм³ $\pm \Delta \cdot 10^4$ мкм³	1882 ± 7,8
Объем колеоризы, $\cdot 10^4$ мкм³ $\pm \Delta \cdot 10^4$ мкм³	4656 ± 9,7
Объем щитка, $\cdot 10^4$ мкм³ $\pm \Delta \cdot 10^4$ мкм³	4105 ± 2,1
Объем эпибласта, $\cdot 10^4$ мкм³ $\pm \Delta \cdot 10^4$ мкм³	215 ± 0,9
Объем осевых органов, $\cdot 10^4$ мкм³ $\pm \Delta \cdot 10^4$ мкм³	9163 ± 0,3
Объем зародыша, $\cdot 10^4$ мкм³ $\pm \Delta \cdot 10^4$ мкм³	13483 ± 0,9
2. Биохимические	
Эффективность использования запасных питательных веществ эндосперма проростком	67,24
3. Ростовые	
Сила роста проростков, % (по Лихачеву, 1986)	67,24
Интенсивность роста стеблевой части проростков, % (по Строна, 1964)	228

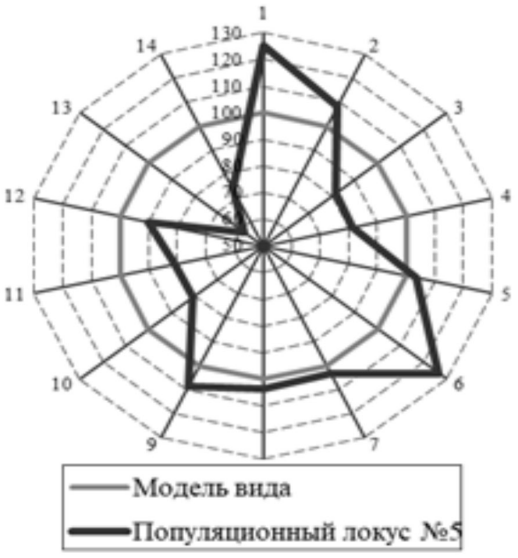
Интенсивность накопления массы стеблевой части проростков, % (по Строна, 1964)	205,3
Интенсивность роста корней, % (по Строна, 1964)	131
Интенсивность накопления массы корневой части проростков, % (по Строна, 1964)	192,8









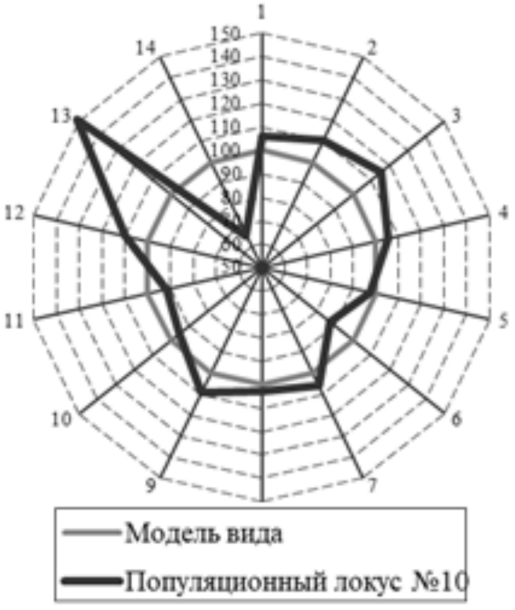


Модель вида
Популяционный локус №6

Модель вида
Популяционный локус №7

Модель вида
Популяционный локус №8

Модель вида
Популяционный локус №9


Модель вида
Популяционный локус №10

Модель вида
Популяционный локус №11

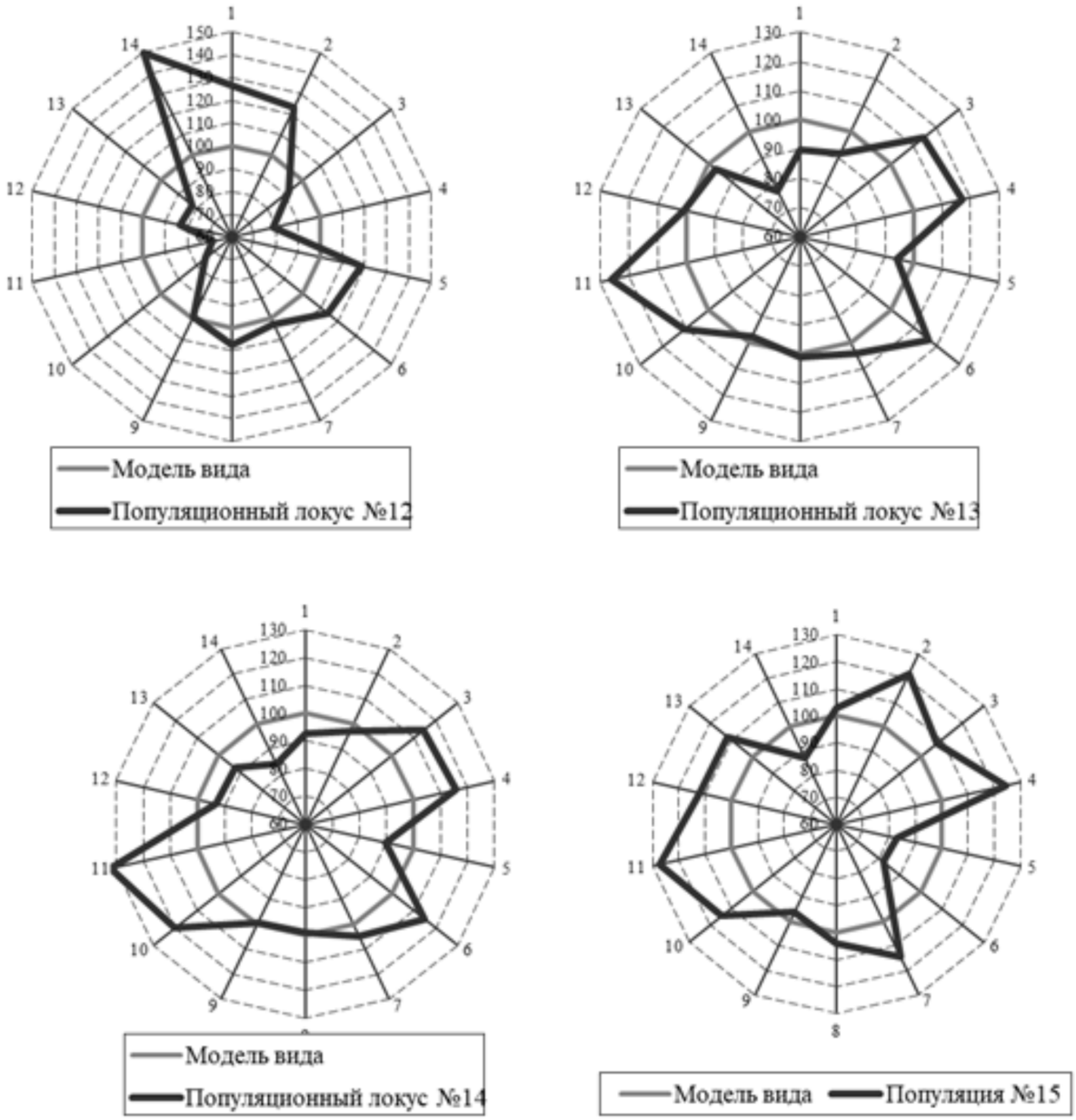


Рис. 22. Эколого-биологический статус семян S. krylovii
1–8 – анатомо-морфологические показатели: 1 – объем колеоптиля, 2 – объем зародышевого листа, 3 – объем зародышевого корня, 4 – объем колеоризы, 5 – объем щитка, 6 – объем эпибласта, 7 – объем осевых органов, 8 – объем зародыша. 9–13 – ростовые показатели: 9 – сила роста проростков, 10 – интенсивность роста стеблевой части проростков, 11 – интенсивность накопления массы стеблевой части проростков, 12 – интенсивность роста корней, 13 – интенсивность накопления массы корневой части проростков, 14 – биохимический показатель: эффективность использования запасных питательных веществ эндосперма проростком

Однако в целом необходимо подчеркнуть, что диспропорция развития отдельных морфологических структур у *S. krylovii* Восточного Забайкалья достаточно велика как в сторону уменьшения значений отдельных показателей от эталона соответствующего феноэкотипа, так и в сторону их увеличения. В процессе эволюции злаков на фоне дефицита влаги и тепла в период формирования семян нарушение пространственной организации роста и развития зародыша и диспропорция запасов зерновки, по-видимому, закрепляются и передаются по наследству. Характерно, что популяции злаков, имеющие высокий эколого-биологический статус, хорошо адаптированы к экологическим условиям региона и, в этой связи, они являются более продуктивными и имеют больше шансов к выживанию.

ГЛАВА 7. ВЛИЯНИЕ ОСМОТИЧЕСКОГО СТРЕССА НА ДИНАМИКУ СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ *S. KRYLOVII*

Для изучения влияния роли осмотического стресса на динамику свободных аминокислот в проростках S. krylovii использовали дифференцирующие растворы маннита (3 атм., 5 атм., 10 атм.).

В исследуемых условиях прорастание семян ***S. krylovii*** во всех пробах отмечается на вторые сутки. В контроле уже на вторые сутки всхожесть составила 90%. Осмотическое давление в 5 атм. замедлило процесс прорастания зерновок (всхожесть на вторые сутки – 43 %), но на третьи сутки исследуемый вид уже имел всхожесть 91%. В условиях осмотического давления в 10 атм. прорастание заметно замедляется (26%). Также осмотический стресс повлиял и на динамику свободных аминокислот в проростках злака. Такой показатель, как общее количество аминокислот в первые 24 ч. от начала прорастания в контроле вырос с 1 112,2 мкг/г сырой массы до 7 853,7 мкг/г сырой массы, т. е. примерно в 7 раз (рис. 23). В условиях действия осмолитика (5 атм.) произошло ещё большее выделение свободных аминокислот, и составило 11 176,3 мкг/г (увеличение в 10 раз). Это может быть связано с гидролизом запасных белков. Образующиеся в первые сутки свободные аминокислоты включаются в синтез полипептидов, необходимых для процесса прорастания, и, как показало исследование, начало видимого прорастания (2 сутки) в контроле и при 5 атм. характеризуется снижением концентрации свободных аминокислот. Однако при увеличении осмотического давления до 10 атм. повышение уровня свободных аминокислот происходит на вторые сутки, и это может быть связано с недостатком воды в условиях, имитирующих засуху.

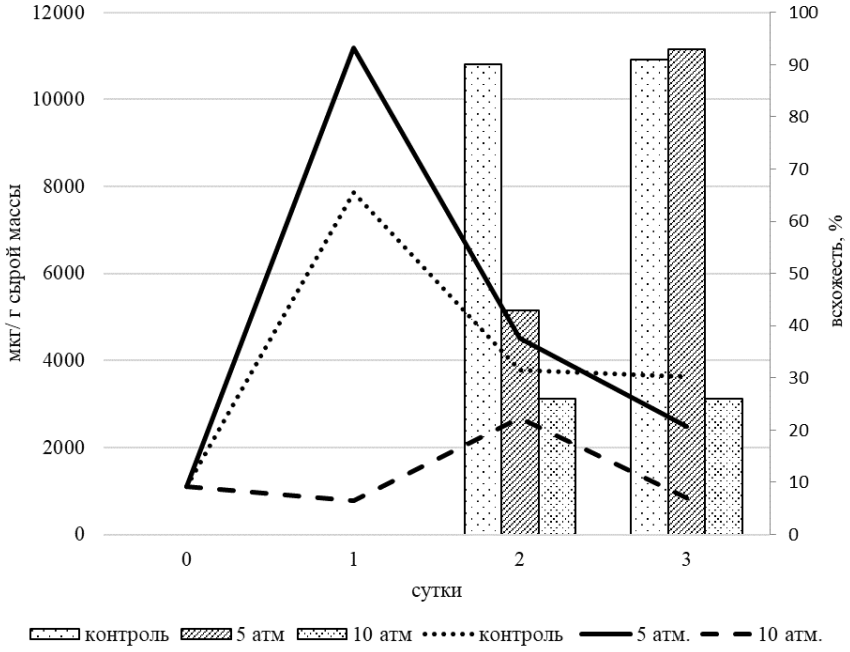


Рис. 23. Всхожесть (в %) и изменение суммы свободных аминокислот при прорастании семян *S. krylovii* в условиях осмотического стресса

Также был проведен анализ содержания отдельных аминокислот и их групп (кислые аминокислоты и их амиды; гидрофильные нейтральные; основные; ароматические; гидрофобные; непротеиногенные) (табл. 20). Глутамат и глутамин являются основными метаболитами в клетках растений, участвующими в связывании аммиака и переносе аминогрупп (Хелдт, 2011). Во время набухания семян (1 сутки) в контроле и при 5 атм. значительно повышается уровень глутаминовой кислоты и глутамина, а с началом видимого прорастания происходит уменьшение концентрации этих аминокислот в 3–5 раз. Осмотическое давление 10 атм. задерживает образование глутаминовой кислоты и глутамина на сутки, и пик

выделения этих аминокислот приходится на 48 часов. В целом динамика этих аминокислот и их суммарное содержание в условиях контроля и низкого осмотического давления (5 атм.) характеризуется большими абсолютными значениями, что, по-видимому, связано с активным образованием, ресинтезом и выделением из резервных белков глутаминовой кислоты и глутамина, включающихся в процессы азотистого обмена. В растворе маннита (10 атм.) были значительно меньшие изменения количества глутаминовой кислоты и глутамина, что может быть объяснено действием дефицита доступной воды и замедлением процессов прорастания семян *S. krylovii.*

Содержание аспарагиновой кислоты и аспарагина в контроле на момент 24 ч. от начала прорастания увеличивалось в 9 и 13 раз соответственно, при этом к 48 ч. концентрация аспарагиновой кислоты практически не изменилась, тогда, как аспарагина уменьшалась в 6 раз (табл. 20). К моменту 72 ч. от начала прорастания динамика для аспарагиновой кислоты продолжала быть отрицательной, тогда как аспарагина, напротив, имела положительную динамику. В растворе маннита (10 атм.) в первые сутки от начала прорастания концентрация аспарагиновой кислоты и аспарагина практически не изменилась по сравнению с сухими зерновками, к 48 ч. увеличивалась в 1,8 и 3,7 раза соответственно. К 72 ч. динамика этих аминокислот была отрицательной (табл. 20). В сравнении с другими условиями проращивания содержание аспарагиновой кислоты и аспарагина в растворе с большим значением осмотического давления имело меньшие колебания и к 72 ч. оказалось чрезвычайно низкой. Таким образом, изменение концентрации отдельных кислых аминокислот и их амидов коррелирует с ростовыми процессами. Сохраняется подобная тенденция и для динамики гидрофильных нейтральных аминокислот (табл. 20). Выделение серина, глицина, аланина и треонина в контроле и при 5 атм. происходит в первые сутки, а ко вторым суткам данные аминокислоты включаются в обмен, и концентрация их падает. При повышении осмотического давления раствора до 10 атм. в первые 24 ч. от начала прорастания количество серина, глицина и аланина заметно уменьшалось (в 6–9 раз), однако содержание треонина не изменялось. На момент 48 ч. от начала эксперимента происходило увеличение количества аминокислот этой группы, однако к 72 ч. их содержание приближалось к параметрам у сухих зерновок.

Динамика содержания основных аминокислот характеризовалась значительным увеличением концентрации гистидина, максимум отмечен при 5 атм. Однако во всех пробах содержание этой аминокислоты к 72 ч. уменьшалось, особенно при 10 атм. При этом содержание аргинина и орнитина коррелирует друг с другом, что, вероятно, связано с активностью орнитинового цикла, метаболитами которого являются эти аминокислоты. Повышенное выделение ароматических аминокислот наблюдается при 5 атм. в первые сутки, особенно возрастает количество фенилаланина (концентрация увеличивается в 25 раз). К 72 часам в этих условиях эта группа аминокислот быстрее утилизируется по сравнению с контролем. Тирозин и фенилаланин (аминокислоты шикиматного пути) являются предшественниками многих фенольных соединений, обладающих антиоксидантными свойствами, и могут обеспечивать устойчивость исследуемого злака в условиях осмотического стресса.

Из группы гидрофобных аминокислот следует отметить увеличение концентрации метионина в первые сутки в контроле и при 5 атм. (в 135 и 43 раза соответственно). При 10 атм. увеличение происходит только в 2,75 раз. Метионин является одной из ключевых аминокислот, выполняя центральную роль в инициации трансляции, в процессах работы C_1-трансфераз, в обмене серина, глицина, цистеина. Таким образом, осмотическое давление в 10 атм. значительно замедляет синтетические процессы у исследуемого злака. Непротеиногенные аминокислоты (орнитин и таурин) являются промежуточными продуктами метаболизма протеиногенных аминокислот: орнитин образуется в орнитиновом цикле из аргинина, таурин – производное цистеина. Содержание орнитина в первые сутки от начала прорастания увеличивалось в контроле и при 5 атм., что, вероятно, связано с активацией процессов дезаминирования аминокислот, участвующих в энергетическом

обмене, процессах распада нуклеотидов и пр. К 72 ч. от начала прорастания количество орнитина уменьшается. Динамика содержания таурина оказалась более сложной. В контроле в первые 24 ч. его количество увеличивалось, однако к 72 ч. резко уменьшалось. В условиях стресса в первые 24 ч. концентрация соединения была ниже, чем в контроле и в сухих зерновках, однако постепенно происходило увеличение его количества. Вероятно, эта аминокислота участвует в реализации адаптационных биохимических механизмов, позволяющих семенам переживать водный стресс.

Осмотический стресс приводит к замедлению поступления воды в семя, это отражается на процессах, обеспечивающих переход к запуску роста. Изучение динамики свободных аминокислот у *S. krylovii* показало, что осмотический стресс при 10 атм. существенно замедляет выделение протеиногенных аминокислот. Это, в свою очередь, выражается в замедлении прорастания и уменьшении всхожести семян.

Таблица 20

Динамика свободных аминокислот (в мкг/г сырой массы) в семенах и проростках *S. krylovii* в условиях осмотического стресса

Аминокислоты	Сухие семена	Контроль			5 атм.			10 атм.		
		24ч	48ч	72ч	24ч	48ч	72ч	24ч	48ч	72ч
Асп	29,6	260,73	278,34	107,55	629,9	217,4	65,95	37,7	69,24	20,46
Глу	105,5	729,1	242,5	300,8	1309,4	469,3	235,1	76,5	235,3	71,36
Асн	68	915,3	142,8	377,6	2621,3	617,4	151,5	68,2	256,9	59,6
Глн	219,1	1336,3	277,6	944,1	1182,5	292,9	488,2	7,3	442,7	164,5
Σ кислых а/к и их амидов	422,22	3241,5	941,24	1730	5743,1	1597	940,7	189,7	1004,2	315,9
Сер	89,04	731,01	307,9	301,5	608,5	343,1	198,4	9,6	46,8	75,5
Гли	80,8	564	253,3	232,6	1282,9	346,3	180	12,58	164,7	61,9
Тре	20,77	163,73	18,6	67,54	208,84	142,3	46,3	20,22	261,3	21,33
Ала	95,6	591,5	116,52	244	282,9	97,4	213	12,6	26,8	75,7
Σ гидрофильных нейтральных а/к	286,21	2050,2	696,32	845,64	2383,1	929,1	637,7	55	499,6	234,4
Гис	42,67	264,3	275,6	109	599	196,9	95,06	324	244,95	31,1
Лиз	19,4	147,7	12,4	60,9	144,2	60,4	43,2	17,8	154,6	12,7
Арг	21,2	166,01	21,7	68,5	75,64	43,9	47	4,1	57,31	16,5
Σ основных а/к	83,27	578,01	309,7	238,4	818,87	301,2	185,3	345,9	456,9	60,33
Три	20,68	178,1	634,9	73,4	314,8	223,7	46,1	32,1	62,9	15,9
Фен	19,1	192,4	383,4	79,4	479,4	335,6	42,55	32,1	161,27	22,04
Тир	25,9	300	281,5	123,7	219,2	230,1	57,7	21,7	82,4	31,1
Σ ароматических а/к	65,68	670,47	1299,8	276,5	1013,3	789,4	146,3	85,94	306,5	68,99
Мет	3,6	486,64	91,9	200,7	155,63	171,6	8,05	9,9	40,6	7,2
Вал	48,72	1,9	89,9	0,8	393,5	37,5	108,5	36,4	127,9	47,4
Иле	26,7	189,3	135,51	78,09	270,01	259,5	59,5	20,62	91,52	21,2
Лей	46,7	354	45,99	146	329,6	251,8	103,9	21,1	72,5	41,5
Σ гидрофобных а/к	125,67	1031,8	363,3	425,6	1148,7	720,4	279,9	87,99	332,5	117,3
Таурин	123,1	217,3	101,9	89,6	44,6	25,6	274,2	2,1	38,5	45,9
Орнитин	6,2	64,6	56,6	26,6	24,6	151,5	13,7	4,2	33,1	7,7
Σ непротеиногенных а/к	129,2	281,8	158,5	116,3	69,2	177,2	287,9	6,3	71,6	53,6

ВЫВОДЫ

1. Исследованы природные сообщества S. krylovii, выявлены эколого-биологические особенности, обеспечивающие семенную продуктивность и устойчивость в травостое как ценного пастбищного растения региона в условиях дефицита влаги.

2. Морфологические особенности структур зародышей зерновок *S. krylovii*, произрастающего на территории Восточного Забайкалья, обеспечивают активный рост его осевых органов в период прорастания семян. Специфичность этих структур и их значение в реализации механизмов устойчивости к дефициту влаги проявляется в наличии у них эпибласта и хорошо выраженной колеоризы.

3. Полученные экспериментальные данные показывают высокую степень адаптации *S. krylovii* к вододефицитной среде обитания. Максимальный рост эпибласта и колеоризы и развитие на них сети волосков ризосферы наблюдались при 30% увлажнения субстрата. Таким образом, механизмы адаптации ковыля Крылова проявляются уже на ранних этапах онтогенеза.

4. У ковыля Крылова изучены метаболические пути регуляции адаптогенеза и активации роста проростка в период гетеротрофного способа питания. Показано наличие глубокого органического покоя у *S. krylovii*.

5. Степень дифференциации эмбриональных структур как тканеспецифическая реакция на неблагоприятные экологические условия и уровень мобилизации эндогенных запасов зерновки существенно воздействуют на показатели процессов начального роста проростков.

6. В условиях Восточного Забайкалья выявлены нарушения пространственной организации роста и развития зародышей ковыля Крылова, что обусловлено действием неблагоприятных экологических факторов, доминирующими из которых являются дефицит тепла и влаги в период формирования зерновок. Эти нарушения выражаются в диспропорции развития отдельных морфологических структур зародыша, что наблюдалось нами в течение четырех лет исследований. Продолжительность сохранения диспропорций позволяет предполагать возможность наследственного их закрепления.

7. Обнаруженные нами особенности роста и развития злаков показывают определенные этапы филогенеза вида и их экологические особенности адаптации в условиях Восточного Забайкалья.

8. В комплекс оптимального эколого-биологического статуса семян нами включены четырнадцать наиболее информативных критериев, параметры которых отражают степень анатомо-морфологического развития зародыша, эффективность использования запасных питательных веществ эндосперма прорастающим зародышем и физиологические процессы роста проростков. Важнейшими из них являются объем щитка, осевых органов и всего зародыша, интенсивность накопления массы стеблевой и корневой частями зародыша.

9. Сравнительный анализ варьирования параметров информативных критериев у видов изученных феноэкотипов злаков с моделями оптимального статуса позволил установить, что уровню моделей не соответствовали по анатомо-морфологическим критериям у *S. krylovii* 53,4% популяции. По биохимическому показателю у ковыля не соответствовали 53,4%. У 40% популяции ковыля были угнетены ростовые процессы.

10. Изучение динамики прорастания семян и морфометрических показателей проростков *S. krylovii* позволяет отнести его к группе эуксерофитов с высокой устойчивостью к осмотическому стрессу.

11. У *S. krylovii* суммарное увеличение свободных аминокислот в контроле и при осмотическом стрессе характеризовалось приростом в первые сутки. Свободные аминокислоты могут обеспечить повышение осмотического давления и способствовать поглощению воды из субстрата при прорастании семян.

12. На основе моделей оптимального эколого-биологического статуса семян разработана методика тестирования вида дикорастущих злаков как способ выявления нового резерва повышения их продуктивности, для улучшения пастбищных и кормовых угодий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агапов М.М. Лабораторный практикум по физике : учебное пособие / М.М. Агапов, Г.В. Максютин, П.И. Островерхов. – Москва : Высшая школа, 1982. – С. 63–64.
2. Агроклиматические ресурсы Читинской области / под редакцией Е.Г. Роговской. – Ленинград : Гидрометеоиздат, 1973. – С. 161.
3. Алаудинова Е.В. Свободные аминокислоты вегетативных органов Picea obovata L. и Pinus sylvestris L. / Е.В. Алаудинова, П.В. Миронов // Химия растительного сырья. – 2017. – № 3. – С. 85–91.
4. Алисов Б.П. Климат СССР / Б.П. Алисов. – Москва : МГУ, 1956. – 126 с.
5. Атабекова А.М. Цитология растений / А.М. Атабекова, Е.М. Устинова. – Москва : Колос, 1980. – 246 с.
6. Банникова В.П. Основы эмбриологии растений / В.П. Банникова, О.А. Хведынич. – Киев : Наукова думка, 1982. – 164 с.
7. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно : атлас / Т.Б. Батыгина. – Ленинград : Наука, 1987. – 103 с.
8. Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы / Т.Б. Батыгина ; под редакцией М.С. Яковлева. – Ленинград : Колос, 1974. – 206 с.
9. Бейдеман И.Н. Изучение фенологии растений. Т. 12. Полевая геоботаника / И.Н. Бейдеман. – Москва ; Ленинград : АН СССР, 1960. – С. 333–366.
10. Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья / ответственный редактор А.А. Горшкова. – Новосибирск : Наука, 1979. – 127 с.
11. Богдановская-Гиенэф И.Д. Семенное возобновление в луговых ценозах лесной зоны / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Ученые записки. Серия биологических наук : сборник статей. – Ленинград : Государственный Университет им. А.А. Жданова, 1941. – С. 20.
12. Богдановская-Гиенэф И.Д. Семенное возобновление в луговых ценозах лесной зоны / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Ученые записки. Серия биологических наук : сборник статей. – Ленинград : Государственный Университет им. А.А. Жданова, 1954. – С. 34.
13. Большая Советская Энциклопедия / главный редактор А.М. Прохоров. – 3-е изд. – Москва : Советская энциклопедия, 1969. – Т. 30. – С. 212.
14. Ботаника. Анатомия и морфология растений / А.В. Васильев, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский, Т.И. Серебрякова. – Москва : Просвещение, 1978. – 480 с.
15. Бритиков Е.А. Биологическая роль пролина / Е.А. Бритиков. – Москва : Наука, 1975. – 88 с.
16. Буевич З.Г. Жизненные формы растений / З.Г. Буевич // Горная лесостепь Восточного Хангая (МНР). Природные условия (сомон Тэвшрулэх). – Москва : Наука. – С. 130–135.
17. Булах П.Е. «Критические» этапы в индивидуальном развитии интродуцированных растений / П.Е. Булах, Е.Н. Ельпитифоров // Интродукция растений. – 2017. – № 3. – С. 17–24.
18. Бухашеева Т.Г. Эколого-биологические особенности Scutellaria baicalensis georgi в Забайкалье : диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Бухашеева Тамара Григорьевна. – Улан-Удэ, 2000. – 178 с.
19. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений / И.В. Вайнагий // Ботанический журнал. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826.
20. Вакар А.Б. Белковый комплекс клейковины / А.Б. Вакар // Растительные белки и их биосинтез / под редакцией В.А. Кретович. – Москва : Наука, 1975. – С. 38–58.
21. Ведров Н.Г. Развитие зародышевой корневой системы у сортов яровой пшеницы как показатель устойчивости к весеннее-летней засухе / Н.Г. Ведров // III Конференция физиологов и биохимиков растений Сибири и Дальнего Востока : тезисы докладов. – Иркутск, 1968. – С. 42–44.
22. Влияние кадмия на содержание фитогормонов и свободных аминокислот, его

цитогенетическое действие и аккумуляция у культурных растений / О.И. Яхин, И.А. Яхин, А.А. Лубянов, В.А. Вахитов // Доклады Академии наук. – 2009. – Т. 426, № 5. – С. 714–717.
23. Влияние регуляторов роста на стресс-индуцируемое накопление свободных аминокислот в растениях пшеницы / О.И. Яхин, А.А. Лубянов, З.Ф. Калимуллина, Р.А. Батраев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2012. – Т. 33, № 11. – С. 38–40.
24. Генкель П.А. Проблема засухоустойчивости растений / П.А. Генкель. – Москва : Наука, 1978. – 252 с.
25. Гончарова Н.П. Адаптивные особенности яровой пшеницы в условиях Приангарья : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Гончарова Наталья Петровна. – Улан-Удэ, 2003. – 20 с.
26. Горшкова А.А. Биологические особенности степных криоксерофитов Забайкалья / А.А. Горшкова, А.Д. Копытова // Физиология засухоустойчивости растений : сборник статей / ответственный за выпуск П.А. Генкель, А.А. Прокофьев. – Москва : Наука, 1971. – С. 280–286.
27. Гриф В.Г. Данные о временных параметрах митотического цикла у цветковых растений / В.Г. Гриф, В.Б. Иванов // Цитология. – 1980. – Т. 22, № 2. – С. 107–120.
28. Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем / Д.М. Гродзинский. – Киев : Наукова думка, 1983. – 367 с.
29. Гудкова П.Д. Аннотированный список видов Stipa L. (Poaceae) Южной Сибири / П.Д. Гудкова // Систематические заметки по материалам гербария им. П.Н. Крылова ТГУ. – 2012. – № 105. – С. 22–31.
30. Гуляев В.А. Некоторые данные о развитии верхушечных меристем пшеницы В.А. Гуляев // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1958. – Т. 33, вып. 1. – С. 173–180.
31. Данович К.Н. Строение и формирование семени / К.Н. Данович. – Москва : Наука, 1982. – 31 с.
32. Даффус К. Углеводный обмен растений / К. Даффус, Дж. Даффус ; перевод с английского и предисловие Э.Е. Хавкина. – Москва : Агропромиздат, 1987. – 175 с.
33. Дёгтев А.В. Физическая география Читинской области : учебное пособие / А.В. Дёгтев. – Иркутск : Иркутский государственный университет, 1988. – 107 с.
34. Дмитричева Д.С. Ризосферные аборигенные микроорганизмы, способствующие росту и развитию растений / Д.С. Дмитричева, А.Х. Яппаров, И.А. Дегтярева // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины имени Н.Э. Баумана. – 2011. – Т. 207. – С. 186–190.
35. Довгаюк-Семенюк М.В. Содержание свободных аминокислот у клевера лугового под влиянием условий нефтезагрязненной почвы / М.В. Довгалюк-Семенюк, О.И. Величко, О.И. Терек // Studia Biologica. – 2016. – Т. 10, № 2. – С. 115–122.
36. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов. – Москва : Колос, 1979. – 416 с.
37. Дулепова Б.И. Особенности флоры и растительности Даурской лесостепи : монография / Б.И. Дулепова. – Чита : ЗабГПУ, 2004. – 82 с.
38. Дулепова Б.И. Растительный покров Восточного Забайкалья / Б.И. Дулепова. – Чита : Издательство Читинского пединститута, 1997. – 161 с.
39. Дулепова Б.И. Сезонное развитие и флуктуация степных сообществ Даурской лесостепи : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук / Дулепова Бэлла Ивановна – Новосибирск : ЦСБС, 1985. – 35 с.
40. Дулепова Б.И. Семенное возобновление и динамика численности ценопопуляций типчака Литвинова в Даурских степях / Б.И. Дулепова, Е.П. Якимова // Сенокосы и пастбища

Сибири. Т. 142 : сборник научных трудов / под редакцией И.Я. Овчаренко [и др.]. – Новосибирск : СО ВАСХНИЛ, 1989. — С. 138.
41. Дулепова Б.И. Степи горной лесостепи Даурии и их динамика / Б.И. Дулепова. – Чита, 1993. – 395 с.
42. Дылис Н.В. Растительность. Предбайкалье и Забайкалье / Н.В. Дылис, М.А. Рещиков, Л.И. Малышев. – Москва : Наука, 1965. – С. 225–281.
43. Егорова Г.В. Ацидофицирующая деятельность щитка зерновки кукурузы при прорастании : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Егорова Галина Васильевна. – Иркутск, 1995. – 22 с.
44. Егорова С.И. Формирование зародышевой корневой системы у различных сортов пшеницы в связи с анатомической структурой побегообразующей зоны зародыша / С.И. Егорова, Б.Г. Быховцев // Сельскохозяйственная биология. – 1985. – № 1. – С. 46–49.
45. Епринцев А.Т. Роль свободных аминокислот в адаптивной реакции кукурузы в условиях солевого стресса / А.Т. Епринцев, О.С. Солодилова, Г.Н. Хожаинова // Вестник ВГУ. Серия: Химия. Биология. Фармация. – 2003. – № 2. – С. 132–135.
46. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментах по ботанике / Г.Н. Зайцев ; ответственный редактор В.Н. Былов. – Москва : Наука, 1984. – 424 с.
47. Измайлов С.Ф. Взаимодействие радиального и продольного транспорта органического азота в корнях проростков кукурузы при их питании С14 – сахарозой / С.Ф. Измайлов, В.П. Пискорская, А.М. Смирнов // Физиология растений. – 1979. – Т. 26, № 1 – С. 108–114.
48. Илии И.Э. Рост эпибласта у прорастающего зародыша яровой пшеницы / И.Э. Илии, Н.В. Щербатюк // Физиология роста и развития растений : оперативные информационные материалы. – Иркутск : СИФИБР СО АН СССР, 1987. – С. 6–9.
49. Илли И.Э. Жизнеспособность семян / И.Э. Илли ; ответственный редактор А.А. Прокофьев // Физиология семян. – Москва : Наука, 1982. – С. 102–125.
50. Илли И.Э. Особенности биогенеза отдельных тканей зародыша пшеницы в условиях различной температуры / И.Э. Илли, Н.В. Щербатюк, Г.В. Орехова // Условия среды и продуктивность растений : труды всесоюзной конференции / ответственный редактор Р.К. Саляев, О.П. Родченко. – Иркутск : СИФИБР СО АН СССР, 1985. – С. 84–90.
51. Илли И.Э. Рост эпибласта у прорастающего зародыша риса / И.Э. Илли, О.В. Репина // Физиология роста и развития растений : оперативные информационные материалы. – Иркутск : СИФИБР СО АН СССР, 1986. – С. 13–15.
52. Илли И.Э. Физиология и биохимия растений / И.Э. Илли, Г.Д. Назарова, С.В. Половинкина, В.В. Парыгин. – Иркутск : Иркутская государственная сельскохозяйственная академия, 2005. – 110 с.
53. Илли И.Э. Физиология формирования биологических качеств семян яровой пшеницы в условиях Восточной Сибири : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук / Илли Иван Экидиусович. – Душанбе, 1989. – 41 с.
54. Илли И.Э. Эмбриогенез зародыша пшеницы при элиминации хромосомного плеча / И.Э. Илли, Г.Г. Вершинина // Материалы 3-го съезда ВОФР. Вып. 3. – Санкт-Петербург, 1993. – С. 310.
55. Иоффе М.Д. Развитие зародыша и эндосперма у пшеницы, конских бобов и редиса / М.Д. Иоффе // Труды Ботанического института АН СССР. – Москва ; Ленинград : Академия наук СССР, 1957. – С. 211–269.
56. Использование свободных аминокислот в оценке засухоустойчивости яровой пшеницы / В.Г. Кривобочек, А.П. Стаценко, И.Д. Горешник [и др.] // Аграрный научный журнал. – 2014. – № 6. – С. 16–20.
57. Калинин Ф.Л. Эмбриональное развитие растений / Ф.Л. Калинин. – Киев : Издательство Украинской академии сельскохозяйственных наук, 1959. – 264 с.
58. Касьянова Л.Н. Экология растений Прибайкалья: водный обмен : монография / Л.Н.

Касьянова. – Москва : Наука, 2004. – 285 с.
59. Киршин И.К. Структура зародыша злаков и современная интерпретация природы отдельных его органов // Материалы по экологии и физиологии растений Уральской флоры : сборник. – Свердловск, 1976. – 157 с.
60. Климат Читы / под редакцией И.А. Зильберштейн, Н.А. Швец. – Ленинград : Гидрометеоиздат, 1982. – 248 с.
61. Клименко В.Г. Белки семян бобовых растений / В.Г. Клименко. – Кишинев : Штиинца, 1978. – 248 с.
62. Конарев В.Г. Белки пшеницы / В.Г. Конарев. – Москва : Колос, 1980. – 351 с.
63. Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. Растения / главный редактор А.П. Островский. – Чита : Стиль, 2002. – С. 18.
64. Кретович В.Л. Биохимия растений / В.Л. Кретович – Москва : Высшая школа, 1980. – 448 с.
65. Кретович В.Л. Обмен азота в растениях / В.Л. Кретович. – Москва : Наука, 1972. – 527 с.
66. Криштофович А.Н. Происхождение Ангарской суши / А.Н. Криштофович // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 3 / главный редактор В.Л. Комаров. – Москва ; Ленинград : АН СССР, 1958. – С. 7–41.
67. Крокер В. Физиология семян / В. Крокер, А. Бартон. – Москва : Иностранная литература, 1955. – 399 с.
68. Крокер В. Физиология семян / В. Крокер, Л. Бартон. – Москва : Издательство иностранной литературы, 1950. – 499 с.
69. Лавренко Е.М. О растительности степей и пустынь Монгольской Народной Республики / Е.М. Лавренко // Проблемы освоения пустынь. – 1978. – № 1. – С. 3–9.
70. Лакин Г.Ф. Биометрия : учебное пособие / Г.Ф. Лакин. – 2-е изд. перераб. и доп. – Москва : Высшая школа, 1973. – 343 с.
71. Ларина Н.П. Особенности сезонного ритма развития и ранние этапы онтогенеза дикорастущих злаков / Н.П. Ларина // Материалы XI Съезда Русского ботанического общества. Т. 2. – Новосибирск : Русское ботаническое общество ; Барнаул : Алтайский государственный университет, 2003. – С. 410–411.
72. Ларина Н.П. Проявление адаптационной роли морфологических структур зародышей семян злаков при прорастании / Н.П. Ларина, И.Э. Илли // Материалы XI Съезда Русского ботанического общества. Т. 2. – Новосибирск : Русское ботаническое общество ; Барнаул : Алтайский государственный университет, 2003. – С. 153.
73. Ларина Н.П. Семенная продуктивность ксерофитных злаков Восточного Забайкалья / Н.П. Ларина, Е.П. Якимова // Структура и функционирование экосистем Байкальской Сибири : материалы региональной научно-практической конференции. – Улан-Удэ : Издательство Бурятского университета, 2003. – С. 45–46.
74. Ларина Н.П. Способность к прорастанию семян дикорастущих злаков при различной влагообеспеченности / Н.П. Ларина, И.Э. Илли // Структура и функционирование экосистем Байкальской Сибири : материалы региональной научно-практической конференции. – Улан-Удэ : Издательство Бурятского университета, 2003. – С. 43–44.
75. Ларина Н.П. Эколого-биологические особенности адаптации ксерофитных злаков Восточного Забайкалья (Bromopsis inermis, Stipa capillata, Leymus chinensis) : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандата биологических наук / Ларина Наталья Петровна. – Улан-Удэ, 2004. – 23 с.
76. Леманн Е. Физиология прорастания семян злаков / Е. Леманн, Ф. Айхеле ; пер. с нем. В.А. Бриллиант, М.Ф. Лилиенштерн. – Москва ; Ленинград : Сельхозгиз. Ленинградское отделение, 1936. – 483 с.
77. Лихачев Б.С. Жизнеспособность семян, ее структура и выражение / Б.С. Лихачев / Физиология семян: формирование, прорастание, прикладные аспекты : материалы

Всесоюзного симпозиума, г. Душанбе, 10-14 октября 1990 г. / ответственный редактор Х.Х. Каримов. – Душанбе : Дониш, 1990. – С. 100–107.
78. Лихачев Б.С. Определение силы роста семян зерновых культур по морфологической оценке проростков : методические указания / Б.С. Лихачев. – Ленинград : ВИР, 1975. – 16 с.
79. Лихачев Б.С. Сила роста семян: автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук / Лихачев Борис Степанович. – Краснодар, 1986. – 39 с.
80. Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных / П. Магешвари ; пер. с англ. Д.А. Транковского. – Москва : Издательство иностранной литературы, 1954. – 440 с.
81. Малышев Л.И. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье) / Л.И. Малышев, Г.А. Пешкова ; ответственный редактор И.М. Красноборов. – Новосибирск : Наука, 1984. – 264 с.
82. Манойленко К.В. Эволюционные аспекты проблемы засухоустойчивости растений. (Исторический анализ исследований отечественных учёных) / К.В. Манойленко. – Ленинград : Наука, 1983. – 244 с.
83. Матейкович П.А. Молекулярно-филогенетическое исследование ковылей Алтайского края и Республики Алтай / П.А. Матейкович, Н. Н. Носов, П.Д. Гудкова (и др.) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : сборник научных статей по материалам 17 международной научно-практической конференции, г. Барнаул, 24-27 мая 2018 г. – Барнаул : Издательство АлтГУ, 2018. – С. 427–430.
84. Миротворцев К.Н. Климат Восточно-Сибирского края / К.Н. Миротворцев. Москва ; Иркутск : Огиз, 1934. – 206 с.
85. Мудров В.А. Алгоритмы статистического анализа качественных признаков в биомедицинских исследованиях с помощью пакета программ SPSS // Забайкальский медицинский вестник : электронное научное издание. – 2022. – №1. – С. 151–163. – URL: http://zabmedvestnik.ru/ (дата обращения: 31.10.2024).
86. Мусаева З.Т. Аминокислотный состав некоторых представителей семейства Злаковых, произрастающих в Республике Дагестан / З.Т. Мусаева, Г.М. Гаджиева // Известия ДГПУ. – 2015. – № 1. – С. 53–58.
87. Намзалов Б.Б. Степная растительность Тувы и ее классификация (класс формаций настоящие степи) / Б.Б. Намзалов, Н.Г. Дубровский // Вестник Тувинского государственного университета. – 2011. – № 2 (9). – С. 4–15.
88. Натеш С. Зародыш / С. Натеш, М.А. Рау // Эмбриология растений: использование генетике, селекции, биотехнологии : в 2 т. Т. 1 / под редакцией И.П. Ермакова ; пер. с англ. Т.Б. Батыгиной, В.Е. Васильевой [и др.]. – Москва : Агропромиздат, 1990. – С. 453–456.
89. Наумов В.А. Влага в зерне / В.А. Наумов. – Москва : Колос, 1969. – 224 с.
90. Неустроев Е.П. Методы статистического анализа в медицине и биологии. Примеры и задания / Е.П. Неустроев, В.Н. Неустроева. – Якутск : Издательский дом СВФУ, 2021. – 95 с.
91. Николаева М.Г. Биология семян / М.Г. Николаева, И.В. Лянгузова, Л.М. Поздова. – Санкт-Петербург : Изд-во НИИ химии СПб ГУ, 1999. – 232 с.
92. Николаева М.Г. Некоторые итоги изучения покоя семян // Ботанический журнал. – 1977. – Т. 62, № 9. – С. 1350–1368.
93. Ногина И.А. Почвы Забайкалья / И.А. Ногина. – Москва : Наука, 1964. – 314 с.
94. Обручева Н.В. Запуск роста осевых органов и его подготовка при прорастании семян, находящихся в вынужденном покое. Накопление осмотически активных веществ в осевых органах семян кормовых бобов / Н.В. Обручева, О.В. Антипова, И.М. Иванова // Физиология растений. – 1993. – Т. 40, вып. 5. – С. 742–748.
95. Обручева Н.В. Клеточный подход к изучению прорастания семян двудольных / Н.В.

Обручева // Биохимические и физиологические исследования семян : сборник статей. – Иркутск : СИФИБР СО АН СССР, 1979. – С. 106–122.
96. Обручева Н.В. Прорастание семян / Н.В. Обручева // Физиология семян / ответственный редактор А.А. Прокофьев. – Москва : Наука, 1982. – С. 223–275.
97. Обручева Н.В. Установление уровня оводненности семян бобовых, разрешающего подготовку процесса растяжения при прорастании / Н.В. Обручева, О.В. Антипова // Физиология растений. – 1985. – Т. 32, Вып. 5. – С. 932–941.
98. Обручева Н.В. Физиология инициации прорастания семян / Н.В. Обручева, О.В. Антипова // Физиология растений. – 1997. – Т. 44, вып. 2. – С. 287–302.
99. Обручева Н.В. Физиология прорастания семян // Физиология семян: формирование, прорастание, прикладные аспекты. – Душанбе, 1990. – С. 107–119.
100. Обручева Н.В. Физиология растущих клеток корня / Н.В. Обручева. – Москва : Наука, 1965. – 110 с.
101. Овеснов А.М. К экологии прорастания зерновок ковылей / А.М. Овеснов, С.А. Овеснов // Экология. – 1971. – № 3. – С. 41–46.
102. Овеснов А.М. Морфология и экология прорастания семян дикорастущих злаков : автореферат диссертации доктора наук / А.М. Овеснов. – Пермь, 1965. – 35 с.
103. Овчаров К.Е. Физиологические основы всхожести семян. – Новосибирск : Наука, 1968. – 278 с.
104. Овчаров К.Е. Физиология формирования и прорастания / К.Е. Овчаров. – Москва : Колос, 1976. – 256 с.
105. Осипов К.И. Семенная продуктивность и семенное возобновление растений типчаковых степей Западного Забайкалья // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. – Новосибирск : Наука, 1982. – С. 73–94.
106. Павлов А.Н. Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы / А.Н. Павлов. – Москва : Наука, 1967. – 339 с.
107. Патент № 2004116637 Российская Федерация, МПК A01H 1/00 (2006.01). Способ подготовки фракций семян из сортов мягкой пшеницы, обладающих свойствами сильной пшеницы : № 2004116637/12 : заявл. 31.05.2004 : опубл. 10.11.2005 / Илли И.Э., Назарова Г.Д., Половинкина С.В., Парыгин В.В. – 2004.
108. Пашков Г.Д. О морфологической природе корневого влагалища злаков // Ботанический журнал. – 1951. – Т. 36, № 6. – С. 597–606.
109. Пешкова Г.А. Степная флора Байкальской Сибири / Г.А. Пешкова. – Москва : Наука, 1972. – 207 с.
110. Пинчук Л. Г. Аминокислотный состав и кормовая ценность травы Glycyrrhiza pallidiflora Maxim, интродуцированной в Кузбассе / Л.Г. Пинчук, И.Н. Егорова, Е.М. Мальцева // Химия растительного сырья. – 2023. – № 1. – С. 225–232.
111. Плохинский Н.А. Биометрия / Н.А. Плохинский. – 2-е изд. – Москва : Издательство МГУ, 1970. – 337 с.
112. Плохинский Н.А. Биометрия / Н.А. Плохинский. – Новосибирск : Издательство СО АН СССР, 1961. – 366 с.
113. Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений / В.А. Поддубная-Арнольди. – Москва : Наука, 1964. – 482 с.
114. Полевой В.В. Физиология растений / В.В. Полевой. – Москва : Высшая школа, 1989. – 464 с.
115. Прянишников Н.Д. Азот в жизни растений и в земледелии СССР / Н.Д. Прянишников. – Москва : Издательство АН СССР, 1945. – 199 с.
116. Работнов Т.А. Итоги изучения семенного размножения растений на лугах в СССР // Ботанический журнал. – 1969. – Т. 54, № 6. – С. 817–832.
117. Реймерс Ф.Э. Прорастание семян и температура : справочные данные по растениям

полевой культуры Сибири и Дальнего Востока / Ф.Э. Реймерс, И.Э. Илли. – Новосибирск : Наука, 1978. – 166 с.
118. Реймерс Ф.Э. Растение во младенчестве / Ф.Э. Реймерс. – 2-е изд., перераб. – Новосибирск : Наука, 1987. – 171 с. (Человек и окружающая среда).
119. Реймерс Ф.Э. Физиология семян культурных растений Сибири (зерновые злаки) / Ф.Э. Реймерс, И.Э. Илли. – Новосибирск : Наука, 1974. – 142 с.
120. Рядчиков В.Г. Улучшение зерновых белков и их оценка / В.Г. Рядчиков. – Москва : Колос, 1978. – С. 380.
121. Саляев Р.К. От редакторов / Р.К. Саляев, В.И. Кефели // Рост и устойчивость растений. – Новосибирск : Наука, 1988. – С. 144–154.
122. Селье Г. На уровне целого организма / Г. Селье ; пер. с англ. И.А. Доброхотовой, А.В. Парина. – Москва : Наука, 1972. – 132 с.
123. Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме / Г. Селье. – Москва : Медгиз, 1960. – 254 с.
124. Селье Г. Стресс без дистресса / Г. Селье. – Москва : Прогресс, 1979. – 126 с.
125. Сергеева С.И. Взаимосвязь между размерами эпикотиля, корневой системы и засухоустойчивости растений пшеницы / С.И. Сергеева, В.М. Чекуров // Сельскохозяйственная биология. Серия «Биология растений». – 1994. – № 3. – С. 115–119.
126. Ситник К.М. Цитологический анализ роста зародышевого корня / К.М. Ситник, Т.А. Мартын, Л.А. Мусатенко // Доклад АН УССР. – 1977. – № 9. – С. 851–853.
127. Соболев А.М. Запасные белки в семенах растений / А.М. Соболев. – Москва : Наука, 1985. – С. 113–164.
128. Соколовская Т.Б. О природе колеоризы // Ботанический журнал. – 1967. – Т. 52, вып. 12. – С. 1773–1780.
129. Соколовская Т.Б. Природа органов зародыша злаков : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Соколовская Татьяна Борисовна. – Ленинград, 1968. – 14 с.
130. Сорокина Г.А. Экология прорастания и морфология зерновок Цицании широколистной в связи с вопросом о ее семенном размножении : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Сорокина Галина Александровна. – Пермь, 1973. – 19 с.
131. Степанов С.А. О степени развития зародышевых побеговых почек семян сортов яровой пшеницы в связи с оценкой продукционного процесса / С.А. Степанов, Б.Г. Быховцев // Сельскохозяйственная биология. – 1988. – № 5. – С. 12–15.
132. Степи СССР / Е.М. Лавренко, Н.Ф. Комаров, А. Келлер, А.В. Прозоровский // Растительность СССР : в 2. Т. 2 : сборник статей. – Москва ; Ленинград : АН СССР, 1940. – С. 1–265.
133. Строна И.Г. Общее семеноведение полевых культур / И.Г. Строна. – Москва : Колос, 1966. – 464 с.
134. Судачкова Н.Е. Влияние стрессовых воздействий в ризосфере на состав свободных аминокислот в тканях сосны обыкновенной / Н.Е. Судачкова, И.Л. Милютина, Л.И. Романова // Journal of stress physiology and biochemistry. – 2007. – № 3 (2). – С. 4–14.
135. Табаленкова Г.Н. Аминокислотный состав листьев трех видов рода Artemisia L., произрастающих в условиях Приэльтонья / Г.Н. Табаленкова, О.А. Розенцвет // Химия растительного сырья. – 2021. – № 3. – С. 219–225.
136. Типы местности и природное районирование Читинской области / ответственный редактор С.Д. Попов, В.С. Преображенский. – Москва : Издательство АН СССР, 1961. – 159 с.
137. Ткачук Т.Е. Влияние выпаса на сезонное развитие растений ковыльной степи в условиях юга Даурии / Т.Е. Ткачук, А.А. Бочкарев // Фенология: современное состояние и перспективы развития: материалы научно-практической конференции. – Екатеринбург,

2020. – С. 256–262.
138. Ткачук Т.Е. Поясно-зональные закономерности распространения крыловоковыльных степей в Даурии и Восточной Монголии / Т.Е. Ткачук // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии : материалы IV Всероссийской конференции с международным участием. Улан-Удэ, 15–18 июня 2021 г. – Улан-Удэ : издательство Бурятского научного центра Сибирского отделения РАН, 2021. – С. 465–467.
139. Физиологический потенциал морфологической биосистемы зародыша у сформировавшейся зерновки яровой пшеницы в условиях Восточной Сибири (обзор) / И.Э. Илли, Г.Д. Назарова, Г.И. Хвостова, Н.П. Гончарова // Вестник ИГСХА. – 1999. – Вып. 14. – С. 22–25.
140. Физиология и биохимия покоя и прорастания семян / Р.К. Джен, Р.Д. Амен, К.В. Тиманн [и др.] ; перевод с английского языка Н.А. Аскоченской ; под редакцией М.Г. Николаевой, Н.В. Обручевой. – Москва : Колос, 1982. – 495 с.
141. Флора Даурии. Т. 2. Злаковые, ирисовые / под редакцией А.В. Галанина. – Владивосток : Дальнаука, 2009. – 279 с.
142. Флора Сибири. Poaceae (Gramineae) : в 14 т. Т. 2 / составители: Г.А. Пешкова [и др.]. – Новосибирск : Наука, 1990. – 361 с.
143. Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей / Г.Г. Фурст. – Москва : Наука, 1979. – 155 с.
144. Хавкин Э.Е. Запасные глобулины в зародышах формирующихся и прорастающих зерновок кукурузы / Э.Е. Хавкин // Биохимические и физиологические исследования семян. – Иркутск : СИФИБР СО АН СССР, 1979. – С. 29–41.
145. Хавкин Э.Е. Обмен веществ прорастающих семян // Физиология семян / Э.Е. Хавкин ; ответственный редактор А.А. Прокофьев. – Москва : Наука, 1982. – С. 275–307.
146. Химические элементы и аминокислоты в жизни растений, животных и человека / под общей редакцией П. А. Власюка. – 2-е изд., перераб. и доп. – Киев : Наук. думка, 1979. – 280 с.
147. Цвелев Н. Н. Злаки России / Н.Н. Цвелев, Н.С. Пробатова. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2019. – 646 с.
148. Цвелев Н.Н. Злаки СССР / Н.Н. Цвелев. – Ленинград : Наука, 1976. – 788 с.
149. Цингер Н.В. Семя, его развитие и физиологические свойства / Н.Н. Цвелев. – Москва : Издательство АН СССР, 1958. – 285 с.
150. Чистякова Н.С. Особенности адаптации популяций дикорастущих злаков Восточного Забайкалья на начальных этапах онтогенеза (Leymus chinensis, Stipa krylovii, Zizania latifolia) : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Чистякова Наталья Сергеевна. – Улан-Удэ, 2009. – 24 с.
151. Чистякова Н.С. Особенности семенной продуктивности Zizania latifolia в условиях Восточного Забайкалья / Н.С. Чистякова, Е.П. Якимова // История, этнография, антропология и социология трансграничья : материалы международной научно-практической конференции «Трансграничье в изменяющемся мире: Россия – Китай – Монголия». – Чита, 2006. – С. 259–262.
152. Чистякова Н.С. Особенности строения зародышей дикорастущего злака Zizania latifolia (Griseb) в условиях Восточного Забайкалья // Проблемы биологии растений : материалы Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения В.В. Письяуковой. – Санкт-Петербург : ТЕССА, 2006. – С. 286–294.
153. Чистякова Н.С. Роль эпибласта при прорастании Leymus chinensis / Н.С. Чистякова, Н.П. Ларина // Проблемы биологии растений : материалы Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения В.В. Письяуковой. – Санкт-Петербург : ТЕССА, 2006. – С. 252–253.
154. Чойжамц Б. К экологии злаков восточного Хангая: (МНР): на примере водного режима :

автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Чойжамц Батсухийн. – Ленинград, 1977. – 20 с.
155. Шайхутдинова Н.П. Биологическая характеристика ксерофитных злаков Южного Забайкалья и их физиологический спектр развития / Н.П. Шайхутдинова, И.Э. Илли // Сборник статей по материалам научной студенческой конференции. – Иркутск : ИрГСХА, 2002. – С. 29.
156. Шайхутдинова Н.П. Особенности адаптации ксерофитных злаков Восточного Забайкалья / Н.П. Шайхутдинова, Е.П. Якимова // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья : материалы международной научно-практической конференции : в 3 т. Т. 2. – Новосибирск : Издательство СО РАН, 2000. – С. 104–106.
157. Шайхутдинова Н.П. Особенности водного режима ксерофитных злаков Восточного Забайкалья / Н.П. Шайхутдинова, Е.П. Якимова // Биологические ресурсы и устойчивое развитие : материалы Международной научной конференции. – Пущино : Издательство НИА-Природа, 2001. – С. 249–250.
158. Шайхутдинова Н.П. Экологическая роль морфологических структур зародыша зерновок ксерофитных злаков, обитающих в условиях Восточного Забайкалья / Н.П. Шайхутдинова, И.Э. Илли // Труды 2-й Международной конференция по анатомии и морфологии растений. – Санкт-Петербург, 2002. – С. 195–196.
159. Шевякова Н. И. Стрессорный ответ клеток Nicotiana sylvestris L. на засоление и высокую температуру. Аккумуляция пролина, полиаминов, бетаинов и сахаров // Физиология растений. – 1994. – Т. 41, № 4. – С. 558–565.
160. Шенников А.П. Аллювиальные луга в долинах рр. Северной Двины и Сухоны в пределах Вологодской губернии: Аллювиальные луга в долинах рек Северной Двины и Сухоны в пределах Вологодской губернии / А.П. Шенников. – Санкт-Петербург : Типография В.Ф. Киршбаума, 1913. – 85 с.
161. Шутов А.Д. Протеолиз запасных белков в прорастающих семенах бобовых : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук / Шутов Андрей Дмитриевич. – Москва, 1983. – 40 с.
162. Щербатюк Н.В. Морфологические особенности прорастания семян злаков Festuca Litvinovi и Agropyron cristatum как способ приспособления их к дефициту почвенной влаги / Н.В. Щербатюк, Е.П. Якимова, И.Э. Илли // Устойчивость к неблагоприятным факторам среды и продуктивность растений. – Иркутск : СИФИБР СО АН СССР, 1984. – С. 105–106.
163. Эзау К. Анатомия семенных растений. Книга 2 / К. Эзау. – Москва : Мир, 1980. – 558 с.
164. Якимова Е.П. Морфологические особенности прорастания семян степных злаков как способ приспособления их к условиям дефицита почвенной влаги / Е.П. Якимова // Тезисы докладов II конференции. Вклад молодых биологов в решение вопросов Продовольственной программы и охраны окружающей среды : тезисы докладов II конференции, 10-12 марта 1987 г., г. Улан-Удэ) / ответственный редактор Л.Л. Убугунов – Улан-Удэ, 1987. – С. 64 – 65.
165. Якимова Е.П. Продуктивность пастбищ в связи с эколого-физиологическими свойствами пастбищных видов растений / Е.П. Якимова, Н.Е. Павлова // Сенокосы и пастбища Сибири : сборник научных трудов ВАСХНИЛ. – Новосибирск, 1989. – С. 143–147.
166. Якимова Е.П. Роль морфологических структур зародышей злаков в условиях различной влагообеспеченности / Е.П. Якимова // Труды международной конференции по анатомии и морфологии растений. – Санкт-Петербург, 1997. – С. 334–335.
167. Якимова Е.П. Роль эпибласта зародыша злаков в адаптации к вододефицитной среде обитания / Е.П. Якимова // Труды 2-й Международной конференция по анатомии и морфологии растений. – Санкт-Петербург, 2002. – 198 с.
168. Якимова Е.П. Семенная продуктивность некоторых эндемичных растений Восточного

Забайкалья / Е.П. Якимова, И.Э. Илли // Оперативные информационные материалы СИФИБР СО АН СССР. – Иркутск, 1987. – С. 24–27.
169. Якимова Е.П. Эколого-физиологические особенности адаптации ксерофитных злаков Забайкалья к среде обитания : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Якимова Елена Павловна. – Иркутск, 1999. – 21 с.
170. Яковлев М.С. О значении эпибласта в зародыше пшеницы // Доклад АН СССР. – 1939. – Т. 22, № 9. – С. 642–644.
171. Яковлев М.С. Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак / М.С. Яковлев // Труды ботанического института АН СССР. – 1950. – Вып. 1. – С. 121–218.
172. Accumulation of Proline in Plants under Contaminated Soils-Are We on the Same Page? / S. Spormann, P. Nadais, F. Sousa [et al.]. – DOI 10.3390/antiox12030666 // Antioxidants. – 2023. – Vol. 12 (3). – P. 666.
173. Ader F. Zur Definition eines einheitlich anwendbaren Begriff der Triebkraft // Proc. Int. Seed Test Ass. – 1965. – Vol. 30. – P. 1005–1012.
174. Amir R. Current understanding of the factors regulating methionine content in vegetative tissues of higher plants / R. Amir // Amino Acids. – 2010. – Vol. 39. – P. 917–931.
175. Ashraf M. Roles of glycinebetaine and proline in improving plant abiotic stress resistance / M. Ashraf, M.R. Foolad. – DOI 10.1016/j.envexpbot.2005 // Environmental and Experimental Botany. – 2007. – Vol. 59. – P. 206–216.
176. Atkins C. Asparagine metabolismkey to the nitrogen developing legume seeds / C. Atkins, J. Pate, M. Rolling. – DOI 10.1104/pp.56.6.807 // Plant Physiol. – 1975. – Vol. 56. – P. 807–812.
177. Avery G.S. Comparative anatomy and morphology of embryos and seedlings of maize, oats and wheat // Bot. Gaz. – 1930. – Vol. 89, № 1. – P. 1–39.
178. Barton L.V. Seed preservation and longevity / L.V. Barton. – New Delhi : Intern. books & period. supply service, 1985. – XVIII. – 216 c.
179. Berlym G.P. Seed germination and morphogenesis // Seed biology / ed. T.T. Kozlowski. – New York : London : Acad. Press, 1972. – Vol. 1. – P. 223–304.
180. Bewley J.D. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. Vol. 1. Development, germination and growth / J.D. Bewley, M. Black. – Berlin : Springer-Ver, 1978. – 306 p.
181. Bewley J.D. Seeds: physiology of development and germination / J.D. Bewley, M. Black. – New York and London : Plenum Press, 1985. – 367 p.
182. Bown A.W. The metabolism and function of gamma-aminobutyric acid / A.W. Bown, B.J. Shelp. – DOI 10.1104/pp.115.1.1 // Plant Physiology. – 1997. – Vol. 115. – P. 1–5.
183. Briggs D.E. Enzyme formation, cellular breakdown and the distribution of gibberellins in the endosperm of barley / D.E. Briggs. – DOI 10.1007/BF00389312 // Planta. – 1972. – Vol. 108. – P. 351–358.
184. Brown W.V. The grass embryo – a rebuttae // Phytomorphology. – 1965. – Vol. 15, № 3. – P. 274–284.
185. Brown W.V. The morphology of the glass embryo // Phytomorphology. – 1960. – Vol. 10. – P. 215–223.
186. Composition of amino acids in seeds of different wheat (Triticum aestivum L.) varieties / J.H. Umrani, V.M. Pahoja, I.T. Ansari [et al.]. – DOI 10.9790/2380-0251820 // Journal of Agriculture and Veterinary Science. – 2013. – Vol. 2, № 5. – P. 18–20.
187. Contribution of Exogenous Proline to Abiotic Stresses Tolerance in Plants: A Review / M. Hosseinifard, S. Stefaniak, M.G. Javid [et al.] // International Journal of Molecular Science. – 2022. – Vol. 23 (9). – P. 5186–5200.
188. Diaz P. Nitrogen metabolism in relation to drought stress responses in cultivated and model Lotus species / P. Diaz, O. Borsani, A. Marquez, J. Monza // Lotus Newsletter. – 2005. – № 356. – P. 83–92.

189. Diversity of amino acids composition in cereals / Z. Tomicic, L. Pezo, N. J. Spasevski [et al.]. – DOI 10.5937/ffr49-34322 // Food and feed research. – 2022. – Vol. 49 (2). – P. 11–22.
190. Dure L.S. III. Seed formation / L.S. Dure III. – DOI 10.1146/annurev.pp.26.060175.001355 // Ann. Rev. Plant Physiol. – 1975. – Vol. 26. – P. 259–278.
191. Elmore C. Amino acid composition of germinating cotton seeds / C. Elmore, E. King. – DOI 10.1104/pp.62.4.531 // Plant Physiol. – 1978. – Vol. 62. – P. 531–535.
192. Free amino acids in botanicals and botanical preparations / B. Carratu, C. Boniglia, S. Giammarioli, M. Mosca, E. Sanzini. – DOI 10.1111/j.1750-3841.2008.00767.x // Journal of Food Science. – 2008. – Vol. 73 (5). – P. 323–328.
193. Goebel K. Organographie der Pflanzen. III. Samenpflanzen / K. Goebel. – Jena, 1932. – P. 1379–2078.
194. Guignard J.-L. L` embrion des Graminees / J.-L. Guignard, J.C. Mestre // Phytomorphology. – 1970. – Vol. 20. – P. 190–197.
195. Guignard J.L. Recherchea sur I` embriogenie des Graminees rapports des Grarminees aves les autres Monocotyledons // Ann. Sci. nature. Bot. – 1961. – Vol. 2, 12 ser. – P. 491–610.
196. Hassan M.M. L-Arginine Pretreatment Enhances Drought Resistance of Sunflower (Helianthus annuus L.) plants by increase in polyamines content / M.M. Hassan, H. Ezzat // Journal Plant Growth Regulation. – 2019. – № 38. – P. 600–605.
197. Hegelmaier F. Zur entwick lungsgeschichte monocotyledoner Keime nebst Bemerkungen uber Bildung der Samendeckel // Bot. Z. – 1874. – S. 39 – P. 44.
198. Heydecker W. Can me measure seedling vigor? // Proc. Int. Seed Test Ass. – 1960. – Vol. 25. – P. 498–512.
199. Hiltner L. Uber das schlechte Auflaufen und die Auswinterung des Getreides infolge Beffals durch Fusarium / L. Hiltner, G. Ihssen // Landwirtsch. – Jb. Bauern. – 1911. – Vol. 1. – P. 20–60.
200. Kowieska A. Chemical composition and nutritional characteristics of several cereal grain / A. Kowieska, R. Lubowicki, I. Jaskowska // Acta Scientiarum Polonorum Zootechnica – 2011. – Vol. 10 (2). – P. 37–50.
201. L-Arginine Alleviates the Reduction in Photosynthesis and Antioxidant Activity Induced by Drought Stressin Maize Seedlings / Y. Sun, F. Miao, Y. Wang [et al.]. – DOI 10.3390/antiox12020482 // Antioxidants. – 2023. – Vol. 12 (2). – P. 482.
202. Levitt J. Responses of plants to environmental stress / J. Levitt. – New York ; Toronto ; Sydney ; San Francisco: Acad. Press, 1980. – Vol. 1. – P. 698.
203. Maxwell M. Synthesis of aspsragine brom 14CO2 in wheat seedlings / M. Maxwell, R. Bidwell // Canad. J. Bot. – 1970. – Vol. 48. – P. 923–927.
204. Merry J. Studies on the embrio of Hordeum sativum L. The development of the embryo // Bull. Torrey Bot. Club. – 1941. – Vol. 68. – P. 585–598.
205. Mosse J. The Amino Acid Composition of whole Sorghum grain in relation to its nitrogen content / J. Mosse, J.C. Huet, J. Baudet // Cereal Chemistry. – 1988. – Vol. 65 (4). – P. 271–277.
206. Movafegh S. Effect of salinity stress on chlorophyll content, proline, water soluble carbohydrate, germination, growth and dry weight of three seedling barley (Hordeum vulgare L.) cultivars / S. Movafegh, R. R. Jadid, S. Kiabi // Journal of Stress Physiology and Biochemistry. – 2012. – Vol. 8, № 4. – P. 157–168.
207. Murray D. A storage role of albumins in pea cotyledons // Plant and cell Environ. – 1976. – Vol. 2. – P. 221–226.
208. Nishimura M. Comparative morphology and development of Poa pratensis, Phleum pratense and Setaria italic // Japan. J Bot. – 1922. – Vol. 1. – P. 1–55.
209. Nomura T. Enzymic mechanism of starch breakdown in germinating rice seeds. II Scutellura as the site of sucrose synthesis / T. Nomura, Y. Kano, T. Akasawa // Plant Physiol. – 1969. – Vol. 44. – P. 765–769.
210. Phenolic Content, Amino Acids, Volatile Compounds, Antioxidant Capacity, and Their

Relationship in Wild Garlic (A. ursinum L.) / T.K. Kovacevic, N. Major, M. Sivec [et al.] // Foods. – 2023. – Vol. 12 (11). – P. 1–16.
211. Pieper H. Zur Methode der Keimprufung // J. Landwirtschaft. – 1909. – Vol. 57. – P. 137–147.
212. Pisarikova B. Amino acid contents and biological value of protein in various amaranth species / B. Pisarikova, S. Kracmar, I. Herzig // Czech Journal of animal science. – 2005. – Vol. 50 (4). – P. 169–174.
213. Plant Phenology Simulation and Trigger Threshold Based on Total Climatic Production Factors - A Case Study of Stipa krylovii Phenology / G. Zhou, W. Gu, E. Liu [et al.]. – DOI 10.3390/agronomy13071768 // Agronomy. – 2023. – Vol. 13 (7). – P. 1768.
214. Polyamines and their ability to provide environmental stress tolerance to plants / J.H. Liu, H. Kitashiba, J. Wang [et al.] // Plant Biotechnology. – 2007. – Vol. 24. – P. 117–126.
215. Protein and amino acid compositions of dry-milled and air-classified fractions of Triticale grain / A.C. Stringfellow, J.S. Wall, G.L. Donaldson, R.A. Anderson // Cereal Chemistry. – 1975. – Vol. 53 (1). – P. 51–60.
216. Rao D.V. Radial elongation of the epidermal cells of scutellum during cariopsis germination of wild oats (avena fatua) / D.V. Rao, M.V.S. Raju // Can. J. Bot. – 1985. – Vol. 63 (10). – P. 1789–1793.
217. Reeder J.R. The embryo in grass systematics // Amer. J. of Bot. – 1957. – Vol. 4, № 9. – P. 756–768.
218. Responses of wild watermelon to drought stress: accumulation of an ArgE homologue and citrulline in leaves during water deficit / S. Kawasaki, C. Miyake, T. Kouchi, A. Yokota // Plant Cell Phys. – 2000. – Vol. 41. – P. 864–873.
219. Roberts E.H. Loss of seed viability: chromosomal and genetical aspects // Seed Sci. Technol. – 1972. – Vol. 1. – P. 515–527.
220. Role of proline under changing environments / S. Hayat, Q. Hayat, M. N. Alyemeni [et al.] // Plant Signaling & Behavior. – 2012. – Vol. 7 (11). – P. 1–11.
221. Ronnenberg K. Contrasting effects of precipitation and fertilization on seed viability and production of Stipa krylovii in Mongolia / K. Ronnenberg, I. Hensen, K. Wesche // Basic and Applied Ecology. – 2011. – № 12. – P. 141–151.
222. Saha B. Studies o the development of the embryo of Oryza sativa and the homologies of its parts // Proc. at. inst. India. – 1956. – P. 22. – P. 86.
223. Saueges R. Embriogenie des Graminees, development de I, embryon cher Le Poa annua L // Compt. Rend. Acad. Sci. – 1924. – Vol. 178. – P. 409–412.
224. Seed ecology / ed. Heydecker W. – London : Butterworths, 1973. – 578 p.
225. Singh B.H. Proc / B.H. Singh, R.K. Tenclon. – Indian : Acad. Sci. IB, 1935. – 496 p.
226. Singh S. Proline: A Key Player to Regulate Biotic and Abiotic Stress in Plants / S. Singh, S.K. Singh, P. Singh. – DOI 10.1007/978-3-031-06443-2_18 // Towards Sustainable Natural Resources. – 2022. – Chapter 18. – P. 333–346.
227. Stipa krylovii Roshev. (Poaceae), a new record for the flora of Nepal / P.D. Gudkova, E. Bayahmetov, C.A. Pendry, M. Nobis // Check List. – 2017. – Vol. 13 (1). – 5 p.
228. Study of free amino acids and elemental composition of common barley grains and its dry extract / D.K. Pulatova, A.I. Mamasoliev, F.F. Urmanova, Sh.B. Murotov // Химия растительного сырья. – 2023. – № 1. – С. 233–238.
229. Synthesis and Characterization of a Quercetin-Based Nanocomposite and Its Ameliorating Impacts on the Growth, Physiological, and Biochemical Parameters of Ocimum basilicum L. under Salinity Stress / H. Arshneshin, A. Salimi, S. M. Razavi, M. Khoshkam. – DOI 10.3390/su151512059 // Sustainability. – 2023. – Vol. 15 (15). – P. 20.
230. The effect of manure and water stress on nutrient uptake and some biochemical properties in Chicory (Cichorium intybus L.) / S. Heydarzadeh, A. Rahimi, A.H. Ghortepen [et al.] // Iranian Journal of Soil and Water Research. – 2023. – Vol. 53 (2). – P. 305–315.

231. Velenovsky J. Vergleichende Morphologie der pflanzen / J. Velenovsky. – Praga, 1907. – P. 265–288.
232. Whalley D.B. Seedling vigor and the early non-photosynthetic stage of seedling growth in grass / D.B. Whalley, C.M. McKell, L.R. Green // Crop Sci. – 1966. – Vol. 6. – P. 147–150.

Компьютерная верстка – Э.О. Никифорова
Корректор – А.Н. Тришкина

Подписано в печать 17.12.2024. Бумага офсетная. Гарнитура Times New Roman
Формат 60х84 1/16. Авт. л. 5,7 Тираж 50 Заказ № 150/2024.

Отпечатано в редакционно-издательском центре ЧГМА
672000, Чита, ул. Горького, 39-а.