

ОЦЕНКА АДАПТАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ РЕГЕНЕРАНТНЫХ И ИСХОДНЫХ ГЕНОТИПОВ ОВСА К ПОЧВЕННЫМ СТРЕССОРАМ

© 2024 г. **О. Н. Шуплецова**, доктор биологических наук, **Г. А. Баталова**, доктор сельскохозяйственных наук, академик РАН, **Е. В. Товстик**, **Д. В. Попыванов**, кандидаты биологических наук, **Ю. А. Злобина**, **О. Е. Кононова**, **О. А. Жуикова**, кандидат сельскохозяйственных наук

Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н. В. Рудницкого,
610007, Киров, ул. Ленина, 166а
E-mail: olga.shuplecova@mail.ru

Исследования проводили с целью сравнительного анализа ответной реакции на почвенные стрессоры исходных генотипов (линия 2h15) и регенерантных форм (RA , RA_{Al} , RA_{Mn} , RA_{Cd}) овса в рамках оценки эффективности применяемых схем клеточной селекции. В вегетационном опыте изучали влияние на растения следующих почвенных стрессоров: повышенной кислотности ($pH = 4,3$), токсичности ионов марганца ($65,2 \text{ мг/кг}$, $pH = 5,2$) и кадмия ($2,87 \text{ мг/кг}$, $pH = 5,2$). В качестве стандарта использовали сорт Архан. Контролем служила почва с нейтральным pH (7,2). Регенеранты были предварительно получены *in vitro* на искусственных средах без стресса (RA) и с селективными агентами: алюмокислотность (RA_{Al}), повышенное содержание Mn^{2+} (RA_{Mn}) и Cd^{2+} (RA_{Cd}). На почве со стрессорами содержание пигментов в листьях регенерантов возрастало, по сравнению с исходной линией, в 1,4...1,6 раз. В контроле различия между RA и исходной линией были не достоверны. Все регенерантные линии независимо от условий выращивания характеризовались достоверно более низким уровнем полифенолов в зерне ($11,2...12,4 \text{ мг/г}$ сухой массы), по сравнению с исходной линией и стандартом – в 1,2...1,3 раза. На фонах с искусственным внесением металлов отмечены превышение, по сравнению с исходной линией, содержания в зерне марганца у RA_{Mn} ($256,1 \text{ мг/кг}$) в 1,7 раз и отсутствие различий по количеству кадмия с RA_{Cd} ($1,82...1,67 \text{ мг/кг}$). На контрольном фоне RA и исходная линия достоверно уступали стандарту по массе зерна с растения: регенеранты – 1,29 г; исходная линия – 1,38 г; стандарт – 1,65 г. При повышении кислотности и содержания кадмия все генотипы снижали продуктивность относительно контроля: меньше всего регенеранты – соответственно в 1,6 и 1,4 раза. У исходной линии она снижалась в 2,8 и 2 раза, у стандарта – в 2,4 и 1,9 раза.

ASSESSMENT OF THE ADAPTIVE ABILITY OF REGENERANT AND ORIGINAL OAT GENOTYPES TO SOIL STRESSORS

O. N. Shupletsova, G. A. Batalova, E. V. Tovstik, D. V. Popyvanov,
Yu. A. Zlobina, O. E. Kononova, O. A. Zhuikova

Federal Agrarian Scientific Center of the North-East of N. V. Rudnitsky,
610007, Kirov, ul. Lenina, 166a
E-mail: olga.shuplecova@mail.ru

The aim of the research is a comparative analysis of the response to soil stressors according to the biochemical and productive characteristics of the initial genotypes of oats (line 2h15) and regenerative forms (RA , RA_{Al} , RA_{Mn} , RA_{Cd}) in the framework of evaluating the effectiveness of applied cell selection schemes. In the vegetation experiment, the effect of soil stressors on plants was studied – increased acidity ($pH = 4.3$), toxicity of manganese ions (65.2 mg/kg , $pH = 5.2$) and cadmium (2.87 mg/kg , $pH = 5.2$). The Arkhan variety was used as a standard. The control was soil with a neutral pH (7.2). Regenerants were previously obtained *in vitro* on artificial media without stress (RA) and with selective agents: alumina acid (RA_{Al}), increased Mn^{2+} (RA_{Mn}) and Cd^{2+} (RA_{Cd}). On soil with stressors, the pigment content in regenerative leaves exceeded the baseline values by 1.4...1.6 times. In control, the differences between RA and the baseline are unreliable. All regenerative lines, regardless of growing conditions, were characterized by significantly lower levels of polyphenols in grain ($11.2...12.4 \text{ mg/g}$ dry weight), compared with the baseline and the standard by 1.2...1.3 times. On backgrounds with artificial addition of metals, an excess of the manganese level in the grain was noted: 1.7 times in RA_{Mn} (256.1 mg/kg), compared with the baseline, and there were no differences between them in the cadmium content in RA_{Cd} ($1.82...1.67 \text{ mg/kg}$). On the control background, RA and the baseline significantly lagged behind the standard in terms of grain weight from the plant: in regenerants – 1.29 g; baseline – 1.38 g; standard – 1.65 g. With increased acidity and cadmium, all genotypes decreased productivity relative to the control, but to a lesser extent regenerants (1.6 and 1.4 times, respectively), the baseline – 2.8 and 2 times, the standard – 2.4 and 1.9 times.

Ключевые слова: овес, отбор *in vitro*, почвенный фон, кислотность, кадмий, марганец, полифенолы, пигменты, аккумуляция металлов, продуктивные признаки.

Keywords: oats, *in vitro* selection, soil background, acidity, cadmium, manganese, polyphenols, pigments, metal accumulation, productive traits.

Одним из способов расширения генетического разнообразия растений и создания источников устойчивости к почвенным стрессорам выступает отбор клеток в селективных условиях *in vitro* на основе соматоклональной изменчивости [1]. Клеточная селекция растений, сочетаемая с созданием соматоклонов, позволяет выделить регенерантные формы с ценными признаками для дальнейшей селекции стрессоустойчивых генотипов [2]. Растения, регенерированные из тканевой культуры, не идентичны родительскому типу [3]. Однако генетиче-

ские изменения *in vitro* не всегда стабильны и положительны [4]. Сегодня эффективность клеточной селекции в качестве одного из этапов создания адаптивных сортов подтверждена, прежде всего, на примере зерновых культур [5, 6, 7].

Особое внимание при селекции перспективных сортов сельскохозяйственных растений в условиях Нечерноземной зоны РФ уделяют устойчивости к таким неблагоприятным природно-климатическим факторам, как почвенный стресс, вызванный ионной токсичностью

почвенной среды с кислой реакцией [8]. Границами таких стрессовых условий считают выход за диапазон от слабокислой до слабощелочной реакции солевой вытяжки из почв (6,5...7,5 ед.) [9]. При более высокой кислотности в почве теряется часть гуминовых веществ и угнетается полезная микрофлора, в более щелочной среде часть фосфора переходит в недоступные для растений формы [10]. Кроме того, pH почвенного раствора определяет подвижность ионов алюминия и тяжелых металлов, в том числе особо токсичных (например, кадмий) и металлов-биофилов (например, марганец) [11].

Основной источник тяжелых металлов, в том числе кадмия, в почве – антропогенная деятельность. Кадмий поступает в пахотные почвы преимущественно с атмосферными выбросами; при внесении удобрений, с отвалами золы, шлака, руд, шламов, осадками сточных вод [12]. В почвах с кислой реакцией среды (4,5...5,5 ед. pH) подвижность его ионов наибольшая, с увеличением значений pH она значительно снижается [13]. Однако даже в условиях нейтральной и слабощелочной реакции до 70% кадмия от его общей концентрации в почвах подвижно [14]. В подзолистых и дерново-подзолистых почвах, характерных для Нечерноземной зоны РФ, содержание кадмия варьирует в пределах 0,7...1,3 мг/кг [15]. На территории Кировской области содержание валовых форм кадмия в почве составляет 0,7...1,1 мг/кг; подвижных – 0,01...0,3 мг/кг [16]. В отличие от кадмия, марганец относят к биофильным элементам, однако при превышении допустимых концентраций, он становится токсичным. Увеличение содержания подвижных соединений этого минерального элемента в почве возможно при использовании комплексных минеральных удобрений [17]. Почвы Кировской области характеризуются распространенностью и высоким содержанием марганца (от 221 до 1428 мг/кг) [18]. Для производства экологически безопасной зерновой продукции необходимо создавать генетически адаптированные культуры, способные выживать на почвах с повышенным содержанием тяжелых металлов без значительной потери урожая и низким уровнем аккумуляции токсикантов.

Стрессоры различной природы могут отрицательно влиять на процесс фотосинтеза, вызывая функциональные и структурные нарушения в фотосинтетическом аппарате, что приводит к ограничению роста биомассы растений [19]. Уровень фотосинтетических пигментов, прежде всего, хлорофилла, в листьях растений может служить важным параметром для оценки устойчивости генотипов к неблагоприятным факторам окружающей среды [20].

В условиях почвенного стресса, например, при засухе и повышенном содержании кадмия отмечают значительную корреляцию между антиоксидантной активностью растений и концентрацией фенольных компонентов в растительной ткани [21]. Известно, что наряду с другими физиологическими функциями, полифенолы способны удалять вредные для растительных клеток активные формы кислорода. В связи с этим активизация их биосинтеза помогает растениям справляться с абиотическими и биотическими стрессорами (засоленность, тяжелые металлы, засуха, температура, ультрафиолетовое излучение, болезни). Кроме того, активность метаболизма соединений фенольной природы усиливается в растениях в неблагоприятных условиях [22]. Фенольные соединения часто рассматривают как биохимические маркеры стрессового состояния зерновых культур, имеющих широкую распространенность [23].

Овес – одна из наиболее экономически значимых сельскохозяйственных культур, выращиваемых на зерно

и кормовую массу. В ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудниченко» (ФАНЦ Северо-Востока) его селекция направлена на создание перспективных линий с улучшенными признаками по урожайности и качеству зерна, а также кормовой продуктивности в условиях нестабильности агроклиматических условий [24]. В центре разработана технология создания регенерантных генотипов зерновых культур, устойчивых к ионной токсичности кислых почв, актуальных для Кировской области [8, 25]. Растения-регенеранты индуцируются в процессе клеточной селекции в каллусной культуре на кислых селективных средах с токсичными концентрациями ионов алюминия, кадмия, марганца.

Успешное использование растений-регенерантов в дальнейшей селекции невозможно без комплексного изучения их биохимических, физиологических и продуктивных признаков на стрессовых почвенных фонах. Исследования необходимы для корректировки применяемых схем клеточной селекции в ходе отбора устойчивых генотипов в культуре *in vitro* с последующей регенерацией растений. Объективная оценка адаптивного потенциала регенерантов предполагает их сравнительный анализ с исходным генотипом в условиях *in vivo*.

Цель исследований – сравнительный анализ ответной реакции на почвенные стрессоры повышенной кислотности, избыточного содержания кадмия и марганца по биохимическим и продуктивным признакам регенерантных и исходных генотипов овса в рамках оценки эффективности применяемых схем клеточной селекции.

Методика. Эксперимент проводили летом 2023 г. в ФАНЦ Северо-Востока (г. Киров, Кировская область). Объектами исследования служили генотипы ярового овса (*Avena sativa* L.): исходная линия 2h15, характеризующаяся низкой полевой устойчивостью к кислым почвам; и ее регенерантные формы во втором поколении, индуцированные в каллусной культуре по разработанной ранее методике [26] на средах без стресса (линия RA) и с селективными агентами: линия RA_{Al} – 40 мг/л Al³⁺ (pH 3,8); линия RA_{Cd} – 15 мг/л Cd²⁺ (pH 4,5); линия RA_{Mn} – 150 мг/л Mn²⁺ (pH 4,5). Для сравнения использовали сорт-стандарт Архан.

Регенерантные формы, проведенные через каллусную культуру на искусственных питательных средах с селективными агентами, сравнивали со стандартом; с исходной линией, размноженной обычным способом; с регенерантом, проведенным через каллусную культуру на искусственных питательных средах без селективных агентов.

Регенерантные генотипы изучали на почвенном фоне с тем стрессором, к которому они прошли отбор в процессе целевой клеточной селекции: RA_{Al} оценивали на почве с повышенной кислотностью, RA_{Mn} – с токсичностью марганца, RA_{Cd} – с токсичностью кадмия; линия RA – на контрольном почвенном фоне. Исходную линию и стандарт оценивали на всех почвенных фонах.

Семена овса высевали в вегетационные сосуды (3 растения на сосуд объемом 5 л, по 3 сосуда в каждом варианте), наполненные суглинистой дерново-подзолистой почвой (содержание органического вещества по ГОСТ 26213-91 – 1,47%). Схема опыта включала четыре почвенных фона: контрольный – оптимальный по кислотности (pH = 7,2; концентрация марганца – 10,4 мг/кг, кадмия – 0,04 мг/кг); кислый (pH = 4,3); с избытком марганца – 65,2 мг/кг (pH = 5,2) и с избытком кадмия – 2,87 мг/кг (pH = 5,2). Повторность опыта *n* = 9.

Контрольный (нейтральный) почвенный фон создавали путем внесения в природную сильнокислую почву

Табл. 1. Физико-химические показатели почвы¹

Показатель	Почвенный фон			
	контроль	кислый	с марганцем	с кадмием
pH _{ксл} (ГОСТ 26483-85)	7,2±0,1	4,3±0,1	5,2±0,1	5,2±0,1
Кадмий*, мг/кг		0,04±0,00		2,87±0,23
Марганец*, мг/кг	10,4±0,5	10,4±0,8	65,2±4,0	10,4±0,8

¹NO₃⁻ – 12,6±1,3 мг/кг (по ГОСТ 26488-85), P₂O₅ – 29,4±1,5 мг/кг (по ГОСТ Р 54650-2011); * – подвижная форма.

(pH = 4,3) доломита из расчета 550 г/м². Кислым фоном служила почва с природным уровнем кислотности (pH = 4,3). Фон с марганцем и кадмием создавали путем внесения в природную кислую почву соответственно водорастворимых солей марганца (MnSO₄·5H₂O) и кадмия (Cd(CH₃COO)₂·2H₂O), а также доломита из расчета 170 г/м² для обеспечения оптимальных условий подвижности ионов металлов (pH = 5,2) (табл. 1). Использование на порядок более высокой концентрации марганца в рамках модельного эксперимента было обусловлено более низким классом опасности (3 класс), чем кадмия (1 класс) [27].

Выращивание растений осуществляли на открытом воздухе, при естественном световом и температурном режимах до полного созревания. Уровень влажности в сосудах поддерживали на уровне 80% полевой влагоемкости.

Оценивали следующие физиолого-биохимические показатели растений: содержание пигментов в листьях и полифенолов в зерне, накопление кадмия и марганца в зерне, зольность зерна. Содержание пигментов измеря-

ли на стадии выметывания метелки. Свежесобранный растительный материал массой 250...350 мг заливали 100%-ным уксусом и фиксировали на кипящей водяной бане. До начала экстракции и анализа пигментов образцы хранили в холодильнике при +5 °С. Содержание пигментов (каротиноиды, хлорофилл *a* и *b*) определяли на спектрофотометре марки ПЭ-5300ВИ (Россия, «Экрос») при длинах волн 470, 662 и 644 нм соответственно. Величины показателей оптической плотности использовали для расчета содержания пигментов (в мг/г сырой массы листьев) по методике, изложенной в [28].

Количество полифенолов в зерне определяли спектрофотометрическим методом [29]. В качестве стандарта использовали галловую кислоту. Свободные полифенолы экстрагировали 70%-ным этиловым спиртом при температуре 5 °С в течение 16 ч, общие полифенолы, в том числе связанные – раствором гидроксида натрия (2н). Соотношение субстрат: экстрагент составляло 1:100.

Продуктивность овса оценивали по массе зерна с одного растения. Зерно после учета измельчали, пропускали через сито с диаметром отверстий 1 мм. Содержание кадмия и марганца в зерне определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии на приборе «СПЕКТР-5-4» (Россия, «СоюзЦМА»). Предварительная подготовка проб зерна для исследования на тяжелые металлы заключалась в сухой минерализации и последующем переводе золы в раствор соляной кислотой. Для каждой пробы по результатам сухой минерализации рассчитывали зольность [30, 31]. Все измерения проводили в трех аналитических повторностях.

Полученные экспериментальные данные представлены в виде средних арифметических значений и их стандартных отклонений. Разные буквы на графиках (согласно критерию Дункана) указывают на значимую разницу ($p < 0,05$) между опытными вариантами.

Результаты и обсуждение. Реакция регенерантных и исходных генотипов овса на почвенные стрессоры носила неоднозначный характер. В результате определения накопления фотосинтетических пигментов в листьях растений выявлено, что содержание каротиноидов варьировало от 0,3 до 0,7 мг/г сырой массы; хлорофилла *a* – от 0,9 до 2,3 мг/г сырой массы, *b* – от 0,4 до 0,9 мг/г сырой массы (рис. 1).

Повышенная кислотность почвы приводила к достоверному снижению уровня пигментов, по сравнению с контролем: у исходной линии каротиноидов (на 14,6%) и хлорофилла *a* (на 20,2%); у стандарта – каротиноидов (на 13,1%), хлорофилла *a* (на 22,4%) и *b* (на 26,4%). Показатели регенеранта RA_{Al} в этих условиях существенно не отличались от контроля.

На фоне кадмиевой нагрузки накопление всех исследуемых пигментов у стандарта также существенно снижалось (на 22,0...25,6%), а у исходной линии и RA_{Cd} отмечено достоверное снижение только содержания хлорофилла *b* (на 53,6 и 13,4% соответственно).

На почве с марганцем, напротив, количество пигментов (каротиноиды, хлорофилл *a* и *b*, %) относительно контрольного варианта повышалось: исходная линия – на 12,5; 25,5 и 37,6% соответственно, стандарт – на 20,2; 18,2 и 31,1%, регенерант RA_{Mn} – на 32,2; 23,7 и 23,1%. Значительный рост уровня пигментов в листьях всех генотипов овса на почвенном фоне с марганцем, вероятно, связан с его биофильной природой.

Регенеранты на стрессовых фонах достоверно превосходили исходную линию по содержанию ос-

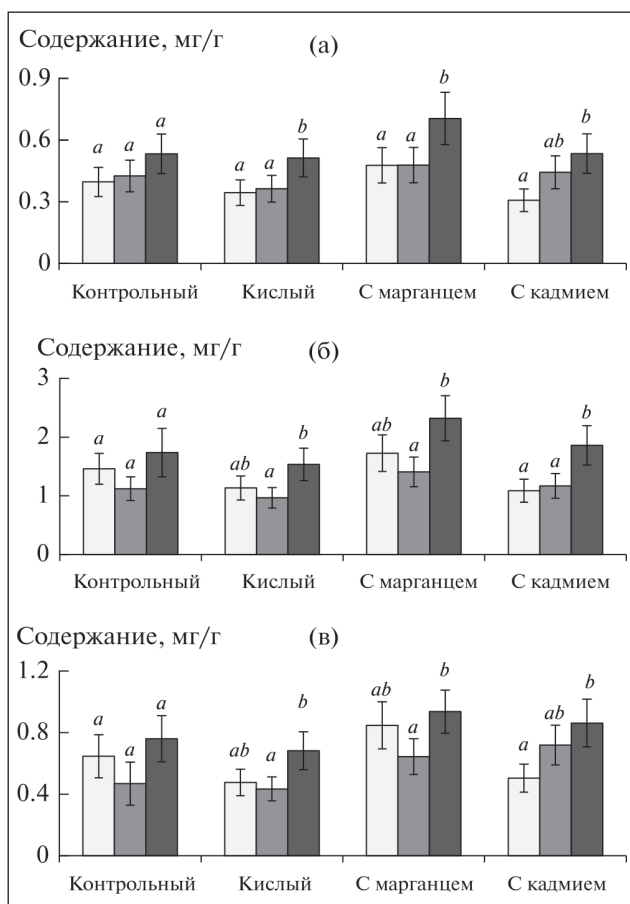


Рис. 1. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях овса различных генотипов: а – каротиноидов, б – хлорофилла *a*, в – хлорофилла *b*; □ – стандарт, ■ – исходная линия, ■ – регенерат.

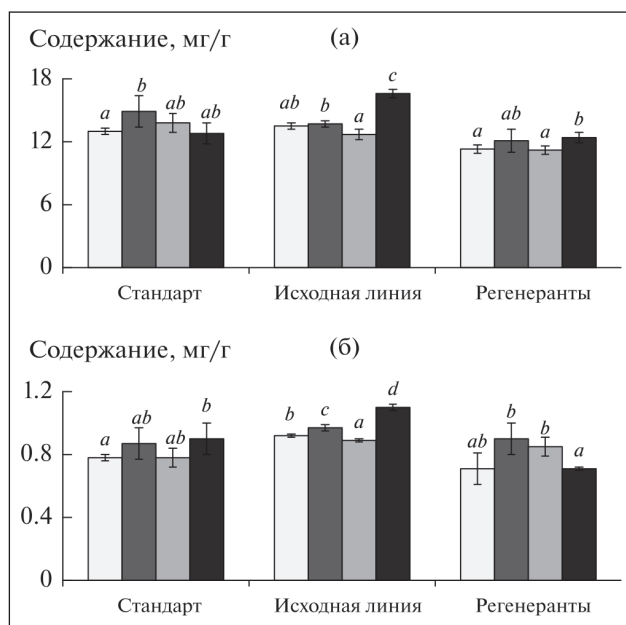


Рис. 2. Общее содержание (а) и содержание свободной фракции (б) полифенолов в зерне овса при выращивании растений на различных почвенных фонах: □ – контрольный, ■ – кислый, ▒ – с марганцем, ■ – с кадмием.

новых пигментов в листьях: каротиноиды – RA_{Al} в 1,4 раза ($0,51 \pm 0,09$ мг/г сырой массы) и RA_{Mn} в 1,5 раз ($0,71 \pm 0,09$ мг/г); хлорофилл a – RA_{Al} в 1,6 раз ($1,54 \pm 0,28$ мг/г), RA_{Mn} в 1,6 раз ($2,32 \pm 0,36$ мг/г), RA_{Cd} в 1,6 раз ($1,86 \pm 0,34$ мг/г); хлорофилл b – RA_{Al} в 1,6 раз ($0,68 \pm 0,12$ мг/г), RA_{Mn} в 1,5 раз ($0,94 \pm 0,14$ мг/г). В контрольных условиях различия между RA и исходной линией были недостоверны.

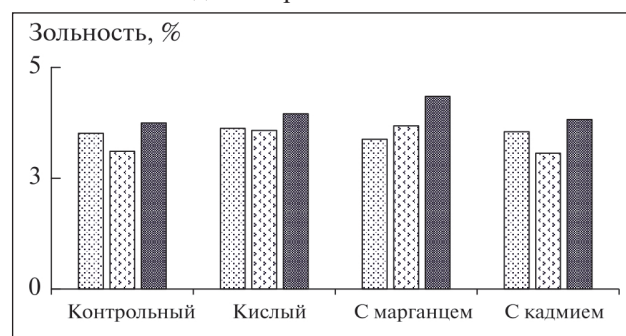


Рис. 3. Зольность зерна генотипов овса на различных почвенных фонах: □ – стандарт, ▒ – исходная линия, ■ – регенерат.

Фенольные соединения присутствовали в зерне как в свободном, так и в связанном состоянии. Отмечены незначительные колебания баланса фракций «свободная / связанная форма» в зависимости от генотипа и условий выращивания. Большая часть полифенолов в зерне находилась в связанном состоянии – 92,5...94,3% от общего количества.

Общее содержание полифенолов в зерне исследуемых регенерантных линий варьировалось в пределах $11,2 \pm 0,4$... $12,4 \pm 1,0$ мг/г сухой массы (в среднем 11,8 мг/г) и было достоверно ниже, чем у исходной линии (в среднем 14,1 мг/г) и стандарта (в среднем 13,6 мг/г) на соответствующих почвенных фонах (рис. 2а). Кроме того, растения-регенеранты были в менее чувствительны по величине этого показателя к стрессовым условиям

(отсутствовали достоверные отличия с контрольным фоном), тогда как у исходной линии общее содержание полифенольных соединений достоверно превышало контроль на фоне с кадмием (на 23,2%), а у стандарта на кислом фоне (на 15,2%).

По количеству свободных полифенолов в зерне отмечены существенные различия на фоне с кадмием (рис. 2б) между RA_{Cd} ($0,71 \pm 0,10$ мг/г) и исходной линией ($1,10 \pm 0,02$ мг/г, выше контроля на 19,6%), а также стандартом ($0,90 \pm 0,01$ мг/г, выше контроля на 11,5%).

Зольность зерна исследованных генотипов на различных почвенных фонах варьировала от 3,2 до 4,3% (рис. 3). Известно, что величина этого показателя отражает суммарное содержание минеральных внутризерновых включений, а также может указывать на загрязненность поверхности зерна минеральными веществами [32]. Повышение зольности свидетельствует об уменьшении органического вещества в зерне, что приводит, в свою очередь, к снижению его кормовой и пищевой ценности. Независимо от почвенного фона наибольшую зольность зерна отмечали у растений-регенерантов. Существенная разница (0,8%) между исходным генотипом (3,16...3,73%) и регенерантом RA_{Cd} (3,91...4,32%) отмечена на почвенном фоне с кадмием. Относительную стабильность уровня зольности зерна на всех почвенных фонах наблюдали у стандарта (3,60...3,83%).

Значительное накопление аккумуляции марганца и кадмия в зерне овса отмечали только в вариантах с искусственным внесением этих элементов в почву. Так, наибольшее накопление марганца (от 145,2 до 256,4 мг/кг) зафиксировано на почвенном фоне с его избытком (рис. 4). На остальных фонах уровень марганца в зерне варьировал в пределах 30,5...61,2 мг/кг.

В стрессовых условиях выращивания содержание марганца в зерне растений-регенерантов овса было выше, чем у исходного генотипа и стандарта (имели близкие значения). В контрольных условиях, где почва характеризовалась нейтральной реакцией среды, достоверных различий между исследуемыми генотипами не выявлено. По содержанию марганца в зерне регенерантов варианты опыта можно расположить в следующий ряд: контрольный < кислый $\approx$ с кадмием < с марганцем. При этом разница с исходным генотипом у регенеранта RA_{Al} на кислом фоне составляла 1,6 раза; RA_{Mn} на фоне с марганцем – 1,7; RA_{Cd} на фоне с кадмием – 1,8 раза.

Присутствие токсичного металла – кадмия в зерне отмечали только на почвенном фоне с его избыточным содержанием в почве. В этом случае концентрация кадмия в продукции стандарта достигала $0,61 \pm 0,06$ мг/кг, что превышало ПДК (0,1 мг/кг). Тогда как регенеранты и исходный генотип накапливали токсикант в 2,9 и 2,7 раза активнее ($1,82 \pm 0,16$ и $1,67 \pm 0,16$ мг/кг соответственно) при отсутствии значимых различий между собой.

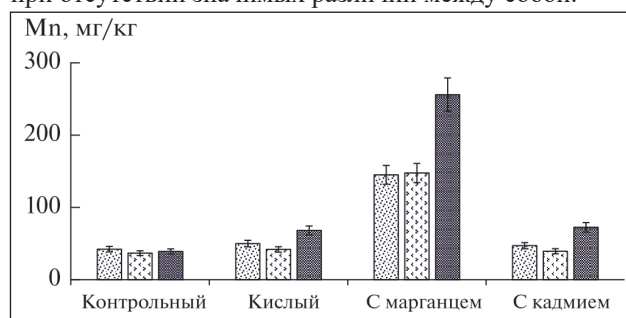


Рис. 4. Содержание марганца в зерне на разных фонах: □ – стандарт, ▒ – исходная линия, ■ – регенерат.

Табл. 2. Продуктивные признаки растений овса исходных и регенерантных форм в различных условиях выращивания

Почвенный фон	Высота растений, см	Количество зерен в метелке, шт.	Масса зерен в метелке, г
Регенеранты			
Контроль	65,06±11,15	30,77±5,04	0,74±0,19
Кислый	67,43±5,30	19,80±6,25*	0,61±0,06
С марганцем	65,96±6,71	27,12±9,34	0,72±0,15
С кадмием	63,84±8,53	22,22±4,8	0,64±0,12
Исходная линия (2h15)			
Контроль	68,82±4,27	41,25±10,59	1,07±0,30
Кислый	59,02±2,19*	18,55±5,88*	0,54±0,21*
С марганцем	63,16±5,04	25,00±7,86	0,63±0,21*
С кадмием	61,53±1,48*	17,44±3,35*	0,58±0,19
Стандарт			
Контроль	64,05±1,26	35,11±9,79	0,97±0,23
Кислый	55,91±1,21*	21,11±4,68*	0,57±0,15*
С марганцем	68,72±2,03*	30,75±6,52	0,85±0,23
С кадмием	60,5±5,92	18,44±1,98*	0,61±0,23*

*различия с контролем достоверны при $p > 0,95$.

Оценка стрессоустойчивости чаще всего опирается на анализ видимых изменений морфологии растений при воздействии критических доз токсикантов. Исходя из этого, проводили сопоставление продуктивных признаков при выращивании овса в контрольных и стрессовых условиях. На контрольном фоне различия между генотипами были статистически недостоверны (табл. 2).

Наличие почвенного стресса в большинстве случаев негативно влияло на продуктивные показатели овса. По сравнению с контролем снижалась высота растений у исходной линии (на кислом фоне – на 14,4%, с кадмием – на 10,8%) и стандарта (на кислом фоне – 12,7%), однако высота регенерантов практически не изменялась. На фоне этих же стрессоров у всех генотипов снижалась продуктивность метелки: регенеранты (RA_{Al} , RA_{Cd}) – на 26,0...36,2%; исходный генотип – на 42,1...57,7%; сорт-стандарт – на 37,2...47,4%.

Продуктивность, определяемая по показателю массы зерна с 1 растения, на контрольном фоне варьировала от 1,3 до 1,7 г; на кислом – от 0,5 до 0,8 г; с избытком марганца – от 0,7 до 1,4 г; с избытком кадмия – от 0,7 до 0,9 г (рис. 5). Если в благоприятных (контрольных) условиях величина этого показателя у регенерантов ($1,29 \pm 0,08$ г) и исходной линии ($1,38 \pm 0,08$ г) была существенно ниже, чем у стандарта ($1,65 \pm 0,18$ г), то на жестких стрессовых фонах у всех генотипов она достоверно снижалась относительно контроля: при повышенной кислотности и избытке кадмия – у стандарта в 2,3 и 1,9 раза соответственно, исходной линии – в 2,6 и 1,9 раза, регенерантов (RA_{Al} и RA_{Cd}) – в 1,7 и 1,6 раза. Следует отметить, что в этих же условиях масса зерна с растений у стандарта, RA_{Al} и RA_{Cd} достоверно не различалась и была выше, чем у исходной линии в 1,5 и 1,2 раза соответственно. На присутствие избыточного марганца в почве негативно реагировала только исходная

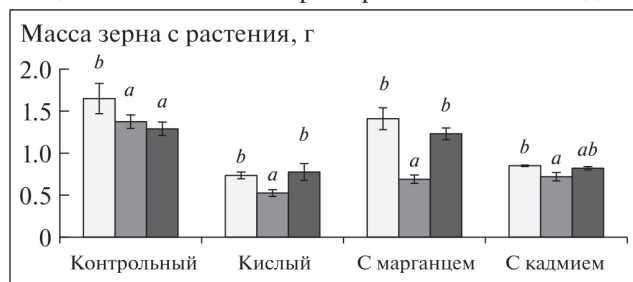


Рис. 5. Продуктивность растений овса:
□ – стандарт, ■ – исходная линия, ■ – регенерат.

линия – наблюдали снижение продуктивности в 2 раза, по сравнению с контролем; а также в 2,1 и 1,8 раза, по сравнению со стандартом и регенерантом (RA_{Mn}) соответственно.

Результаты анализа продуктивных признаков овса свидетельствуют, что из всех исследуемых генотипов регенеранты в меньшей степени реагировали на почвенные стрессоры, однако на контрольном фоне они характеризовались более низкими показателями, по сравнению со стандартом и исходной линией.

Выводы. Токсичность ионов кадмия и, в большей степени, высокая кислотность почвы негативно влияли на биохимические и продуктивные признаки исследуемых генотипов. В условиях повышенной кислотности, избыточного содержания марганца и кадмия растения-регенеранты (RA_{Al} , RA_{Mn} , RA_{Cd}) превосходили исходную линию и стандарт по содержанию в листьях каротиноидов (соответственно на 29 и 33%; 32 и 32%; 17 и 43%) и хлорофилла *a* (на 37 и 26%; 34 и 19%; 37 и 42%), но менее активно накапливали в зерне полифенолы (в среднем на 16 и 13%). Если считать фенольные соединения маркерами стрессового состояния, то можно предположить, что регенеранты менее стрессированы в рассматриваемых условиях. На фонах с искусственным внесением металлов у регенерантов отмечено превышение уровня марганца в зерне, по сравнению с исходной линией, в 1,7 раз ($256,1 \pm 22,7$ мг/кг) и отсутствие различий между ними по содержанию кадмия ($1,82 \dots 1,67 \pm 0,16$ мг/кг). То есть клеточная селекция привела к повышению активности накопления в зерне марганца у RA_{Mn} , по сравнению с исходным генотипом.

Биохимическое состояние отразилось на развитии продуктивных признаков растений овса. На стрессовых фонах с повышенной кислотностью и содержанием кадмия регенеранты в меньшей степени снижали продуктивные показатели относительно контроля: стандарт – соответственно в 2,3 и 1,9 раза, исходный генотип – в 2,6 и 1,9 раза, регенеранты (RA_{Al} и RA_{Cd}) – в 1,7 и 1,6 раза. Вероятно, предварительный отбор устойчивых форм овса на селективных средах в культуре *in vitro* ослабил реакцию регенерантных линий на ингибирующее действие аналогичных стрессоров в почве. Такие проявления не были связаны со снижением аккумуляции металлов, кроме того, сопровождалась повышением минерализации зерна и, как следствие, сокращением содержания органического вещества.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Федерального аграрного научного центра Северо-Востока им. Н. В. Рудникова. Никаких дополнительных грантов на проведение или рюководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Литература.

1. Шуплецова О. Н., Огородникова С. Ю., Назарова Я. И. Эффекты неспецифической устойчивости генотипов ячменя, полученных путем клеточной селекции // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020. Т. 181. № 4. С. 192–199. doi: 10.30901/2227-8834-2020-4-192-199.

2. Шуплецова О. Н., Товстик Е. В. Аккумуляция кадмия и цинка регенерантами ячменя на провокационном почвенном фоне с кадмием // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021. Т. 182. № 4. С. 117–125. doi: 10.30901/2227-8834-2021-4-117-125.
3. Tissue Culture-Induced Heritable Genomic Variation in Rice, and Their Phenotypic Implications / D. Zhang, Z. Wang, N. Wang, et al. // PLoS ONE. 2014. Vol. 9. No. 5. URL: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0096879> (дата обращения: 04.07.2024). doi: 10.1371/journal.pone.0096879.
4. Applications of In Vitro Tissue Culture Technologies in Breeding and Genetic Improvement of Wheat / A. Wijerathna-Yapa, V. Ramtekey, B. Ranawaka, et al. // Plants. 2022. No. 11. URL: <https://www.mdpi.com/2223-7747/11/17/2273> (дата обращения: 04.07.2024). doi: 10.3390/plants11172273.
5. Шуплецова О. Н., Щенникова И. Н. Форвард–сорт ярового ячменя регенерантного происхождения // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2017. № 3. С. 4–8.
6. Никитина Е. Д., Хлебцова Л. П., Ерещенко О. В. Разработка отдельных элементов технологии клеточной селекции яровой пшеницы на устойчивость к абиотическим стрессам // Известия Алтайского государственного университета. 2014. Т. 2. № 3. С. 50–54.
7. Клеточная селекция зерновых растений на устойчивость к микотоксинам грибов рода *Fusarium* / А. Г. Савицкая, Ю. А. Литовка, Т. В. Рязанова и др. // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2013. № 6. С. 87–91.
8. Некоторые результаты и вопросы методологии селекции овса на устойчивость к эдафическому стрессу / Г. А. Баталова, И. Г. Широких, М. В. Тулякова и др. // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2015. № 4. С. 9–15.
9. Msimbira L. A., Smith D. L. The Roles of Plant Growth Promoting Microbes in Enhancing Plant Tolerance to Acidity and Alkalinity Stresses // Frontiers in Sustainable Food Systems. Sec. Crop Biology and Sustainability. 2020. Vol. 4. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/sustainable-food-systems/articles/10.3389/fsufs.2020.00106/full> (дата обращения: 04.07.2024). doi: 10.3389/fsufs.2020.00106.
10. Кирейчева Л. В., Шевченко В. А. Состояние пахотных земель Нечерноземной зоны Российской Федерации и основные направления повышения плодородия почв // Международный сельскохозяйственный журнал. 2020. № 2. С. 12–16. doi: 10.24411/2587-6740-2020-12021.
11. Агроэкологическая оценка взаимосвязей свойств почв во времени и в пространстве / В. И. Савич, В. В. Гукалов, А. Е. Сорокин и др. // Бюллетень Почвенного института им. В. В. Докучаева. 2021. № 106. С. 163–175. doi: 10.19047/0136-1694-2021-106-163-175.
12. Селюкова С. В. Тяжелые металлы в агроценозах // Достижения науки и техники АПК. 2020. Т. 34. № 8. С. 85–93. doi: 10.24411/0235-2451-2020-10815.
13. Soil cadmium mobilisation by dissolved organic matter from soil amendments / D. Welikala, B. H. Robinson, E. Moltchanova, et al. // Chemosphere. 2021. Vol. 271. P. 1–10. doi: 10.1016/j.chemosphere.2021.129536.
14. Kicinska A., Potykal R., Izquierdo M. Changes in soil pH and mobility of heavy metals in contaminated soils // European Journal of Soil Science. 2022. V. 73. No. 1. URL: <https://bsssjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/ejss.13203> (дата обращения: 04.07.2024). doi: 10.1111/ejss.13203.
15. Проблемы деградации и восстановления продуктивности земель сельскохозяйственного назначения в России / под ред. А. В. Гордеева, Г. А. Романенко. М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2008. 68 с.
16. Шихова Л. Н., Егошина Т. Л. Тяжелые металлы в почвах и растениях таежной зоны северо-востока европейской России. Киров: Зональный научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северо-Востока им. Н. В. Рудницкого, 2004. 264 с.
17. Симонова О. А., Лисицын Е. М., Товстик Е. В. Сравнительное содержание марганца в верхних горизонтах почв Кировской области // Естественные и технические науки. 2019. № 10. С. 127–131. doi: 10.25633/ETN.2019.10.23.
18. Симонова О. А., Лисицын Е. М., Товстик Е. В. Сравнительное содержание марганца в верхних горизонтах почв Кировской области // Естественные и технические науки. 2019. № 10. С. 127–131.
19. Photosynthetic Response of Plants Under Different Abiotic Stresses: A Review / A. Sharma, V. Kumar, B. Shahzad, et al. // Journal of Plant Growth Regulation. 2020. Vol. 39. P. 509–531. doi: 10.1007/s00344-019-10018-x.
20. Амунова О. А., Лисицын Е. М. Влияние различных условий увлажнения на пигментный комплекс листьев сортов мягкой яровой пшеницы разных групп спелости // Самарский научный вестник. 2019. Т. 8. № 3. С. 19–25. doi: 10.17816/snv201983102.
21. Investigation of phenolic compounds with antioxidant activity in barley and oats affected by variation in growing location / S. Rao, A. B. Santhakumar, K. A. Chinkwo, et al. // Cereal Chemistry. 2020. Vol. 97. No. 4. P. 772–782.
22. Tuladhar P., Sasidharan S., Saudagar P. Role of phenols and polyphenols in plant defense response to biotic and abiotic stresses // Biocontrol Agents and Secondary Metabolites. 2021. P. 419–441. doi: 10.1016/B978-0-12-822919-4.00017-X.
23. Effect of Heavy Metal Stress on Phenolic Compounds Accumulation in Winter Wheat Plants / M. Janczak-Pieniazek, J. Cichonski, P. Michalik, et al. // Molecules. 2023. Vol. 28. No. 1. Article 241. URL: <https://www.mdpi.com/1420-3049/28/1/241> (дата обращения: 04.07.2024). doi: 10.3390/molecules28010241.
24. Селекция овса пленчатого в условиях нестабильности агроклиматических ресурсов / Г. А. Баталова, С. Н. Шевченко, О. А. Жуйкова и др. // Российская сельскохозяйственная наука. 2021. № 3. С. 11–15. doi: 10.31857/S2500262721030030.
25. Шуплецова О. Н., Щенникова И. Н. Биотехнологические методы создания исходного материала ячменя для селекции на устойчивость к абиотическим стрессорам. Научно-практические рекомендации. Киров: ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока., 2022. 92 с.
26. Шуплецова О. Н., Широких И. Г. Повышение устойчивости ячменя к токсичности металлов и осмотическому стрессу путем клеточной селекции // Зерновое хозяйство России. 2015. № 1. С. 57–62.
27. Охрана окружающей среды, классификация химических веществ для борьбы с загрязнением. URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200012797> (дата обращения 01.04.2022).
28. Lichtenthaler H. K., Bushmann C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV–VIS spectroscopy // Current Protocols in Food Analytical Chemistry. 2001. URL: <https://currentprotocols.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/0471142913.faf0403s01>. (дата обращения 01.04.2022).
29. Шеромов А. М., Товстик Е. В., Шуплецова О. Н. Валидация методики определения полифенолов в зерне ячменя // В книге: X Съезд общества физиологов растений России «Биология растений в эпоху глобаль-

- ных изменений климата». Всероссийская научная конференция с международным участием: тезисы докладов. Уфа: Уфимский Федеральный исследовательский центр РАН, 2023. С. 395.
30. Подготовка проб. Минерализация для определения содержания токсичных элементов URL: <https://gostassistant.ru/doc/40580390-64a5-4099-aa26-19bc22533f32> (дата обращения 01.04.2022).
31. Атомно-абсорбционный метод определения токсичных элементов URL: <https://gostassistant.ru/doc/7c428919-2ebb-405e-9f8d-88c69dd6f34d> (дата обращения 01.04.2022).
32. Микроаналитический метод исследования загрязненности зерна / Ф. Я. Рудик, А. А. Морозов, М. С. Марадудин и др. // Аграрный научный журнал. 2016. № 1. С. 59–61.

Поступила в редакцию 25.05.2024

После доработки 21.06.2024

Принята к публикации 23.07.2024