

АГРОНОМИЯ**AGRONOMY**

УДК 633.12:631.527

DOI: 10.24412/1999-6837-2021-4-7-14

Селекция гречихи на стрессоустойчивость в культуре *in vitro*

Елена Николаевна Барсукова¹, Алексей Григорьевич Клыков²,
^{1,2} Федеральный научный центр агробиотехнологий Дальнего Востока
имени А. К. Чайки, Приморский край, Уссурийск, Россия
¹ enbar9@yandex.ru, ² alex.klykov@mail.ru

Аннотация. В статье приведены результаты экспериментов с гречихой посевной, проведённые с применением селективных сред с высоким содержанием сульфата меди в лаборатории сельскохозяйственной биотехнологии Федерального научного центра агробиотехнологий Дальнего Востока им. А. К. Чайки. В процессе лабораторных опытов изучено влияние ионов меди на регенерацию микрорастений сорта Изумруд и гибрида Изумруд×Инзерская. В условиях *in vitro* выявлена различная реакция генотипов на ионный стресс. Установлено, что растения сорта Изумруд обладали большей устойчивостью к действию высоких концентраций соли меди, чем гибридные растения. Так, при содержании сульфата меди в среде на уровне 161 и 184 мг/л, микропобеги сорта Изумруд сохранили жизнеспособность, а побеги гибрида её утратили. Полученные, толерантные к меди, растения-регенеранты характеризовались повышенной способностью к биосинтезу рутина. Растения сорта Изумруд после культивирования на селективной среде с содержанием сульфата меди 184 мг/л накапливали максимальное количество рутина (2,77 %), а растения гибрида Изумруд×Инзерская после культивирования на среде с сульфатом меди – в количестве 69 мг/л (2,73 %). Исследования показали, что добавление высоких концентраций тяжелых металлов в состав питательной среды в качестве мутагенного компонента увеличивает изменчивость и возможность получения генетических вариаций, ценных для селекции признаков. Активный синтез флавоноидов у растений связан с повышением устойчивости к токсикантам и другим факторам стресса внешней среды. Селекция растений гречихи с высоким содержанием рутина на этапе культуры *in vitro* позволит повысить эффективность работы по получению исходного материала, способного к адаптации к стрессовым условиям.

Ключевые слова: гречиха, *in vitro*, тяжелые металлы, сульфат меди, селективная среда, рутин

Для цитирования: Барсукова Е. Н., Клыков А. Г. Селекция гречихи на стрессоустойчивость в культуре *in vitro* // Дальневосточный аграрный вестник. 2021. Вып. 4 (60). С. 7–14.
doi: 10.24412/1999-6837-2021-4-7-14.

Buckwheat breeding for stress-resistance *in vitro* culture

Elena N. Barsukova¹, Aleksey G. Klykov²

^{1,2} Federal Scientific Center of Agrobiotechnology of the Far East named after A. K. Chaika, Primorsky Krai, Ussuriysk, Russia

¹ enbar9@yandex.ru, ² alex.klykov@mail.ru

Abstract. The article presents the results of the experiments on common buckwheat carried out using selective medium with high content of cooper sulfate in the Laboratory of Agricultural Biotechnology at Federal Scientific Center of Agrobiotechnology of the Far East named after A. K. Chaika. The effect of copper ions on the regeneration of microplants of the variety Izumrud

and the hybrid Izumrud×Inzerskaya were studied in the course of the laboratory tests. Under in vitro conditions different reactions of genotypes to ionic stress were identified. It was found that the plants of the variety Izumrud had stronger resistance to high concentrations of copper salt than hybrid plants did. The microshoots of the variety Izumrud maintained viability after exposure to the media with the cooper sulfate concentrations of 161 and 184 mg/l, while hybrid microshoots did not. The obtained regenerated plants were tolerant to cooper and had a higher capacity for rutin biosynthesis. The plants of the variety Izumrud accumulated a maximum rutin content (2.77 %) after cultivation on the selective medium with the cooper sulfate concentration of 184 mg/l, while plants of hybrid Izumrud×Inzerkaya accumulated 2,73 % of rutin after cultivation on the selective medium with the copper sulfate concentration of 69 mg/l. The studies have shown that the addition of high concentrations of heavy metals to the nutrient medium as a mutagenic component increases the variability and the possibility of obtaining genetic variations that are valuable for selection of traits. Active synthesis of flavonoids in plants is linked to the strengthening of resistance to toxic agents and other stress factors of environment. Breeding of buckwheat plants with high rutin content at the stage of in vitro can improve effectiveness of work on obtaining source material capable of adaptation to stress conditions.

Keywords: buckwheat, *in vitro*, heavy metals, cooper sulfate, selective medium, rutin

For citation: Barsukova E. N., Klykov A. G. Buckwheat breeding for stress-resistance *in vitro* culture. *Dal'nevostochnyj agrarnyj vestnik = Far Eastern Agrarian Herald*. 2021; 4 (60): 7–14. (In Russ.). doi: 10.24412/1999-6837-2021-4-7-14.

Введение. В настоящее время в мире, в том числе и в России, происходит изменение климата [14]. Мировое сообщество уделяет все большее внимание разработке адаптационных мер к такому изменению [5]. В России утверждён национальный план мероприятий по адаптации отраслей экономики страны [11], разрабатывается программа и по адаптации работы агропромышленного комплекса.

В этой связи становится особенно актуальным поиск эффективных способов создания сортов, устойчивых к стрессам. В Федеральном научном центре агро-биотехнологий Дальнего Востока имени А. К. Чайки для получения нового исходного материала сои и гречихи посевной, наряду с гибридизацией, используется метод культуры ткани в сочетании с применением селективных сред с высокими концентрациями ионов тяжёлых металлов в качестве мутагенного фактора [2, 8, 10].

Известно, что накопление металлов в молекулах нукleinовых кислот приводит к нарушению функционирования клеток и может быть причиной ионного стресса у растений [4, 19]. Металлы не оказывают прямого воздействия на ДНК клеток, а действуют косвенно, увеличивая количество внутриклеточных свободных радикалов за счет ингибиции ферментов [18, 20]. Флавоноиды, являясь сильными анти-

оксидантами, уменьшают количество свободных радикалов в клетках, препятствуя тем самым развитию окислительного стресса, возникающего при воздействии поллютантов [1, 15]. Биосинтез флавоноидов в клетках ассимиляционных органов может повысить эффективность антиоксидантной системы в процессах нейтрализации продуктов окислительного стресса и способствовать повышению устойчивости растений к действию токсикантов. У растений, способных адаптироваться к действию стресс-факторов, повышается содержание фенольных соединений в клетках в сравнении с формами с низкой жизнеспособностью и адаптивной реакцией [12]. В этой связи отбор форм гречихи с повышенным содержанием рутина способствует получению устойчивых к разнообразным стрессовым факторам внешней среды сортов.

Целью настоящей работы являлось изучение действия повышенных концентраций меди на регенерацию растений гречихи посевной *in vitro* и получение толерантных к меди микрорастений с повышенным содержанием рутина.

Материалы и методика исследований. Эксперименты выполнены в лаборатории сельскохозяйственной биотехнологии Федерального научного центра

агробиотехнологий Дальнего Востока имени А. К. Чайки в 2018–2020 гг.

В качестве объекта исследований использовали зрелые семена гречихи посевной (*Fagopyrum esculentum* Moench) сорта Изумруд и гибрида Изумруд×Инзерская. Дезинфекцию (обеззараживание) проводили погружением семян в концентрированную серную кислоту (H_2SO_4) на 2 минуты. Затем трёхкратно промывали стерильной дистиллированной водой в условиях ламинар-бокса, снимали перикарпий. Обеззараженные семена без перикарпия пассировали на питательную среду с минеральной основой Мурасиге-Скуга (далее – МС) [21], содержащую в миллиграммах на литр: тиамина – 2, пиридоксина – 1, гидролизат казеина – 1 000, а также 20 г/л сахарозы и 6 г/л агара при уровне pH 5,8–6,0. Питательную среду автоклавировали 20 минут при температуре 121 °C.

Асептические семена и растения культивировали при температуре равной 22 ± 2 °C, световом дне продолжительностью 16 часов и освещённости 4,5 килолюкс. У проростков гречихи отделяли часть стебля длиной 1,0–1,5 см без семядольных листьев и помещали на среду МС. Стебель микrorастений разрезали на микрочеренки (сегменты с одной пазушной почкой длиной 1,0 см) и пассировали на селективные среды МС с добавлением сульфата меди ($CuSO_4 \times 5H_2O$) в объёме 23, 46, 69, 161 и 184 мг/л. Культивирование эксплантов гречихи на селективной среде проводили в течение 25 суток. Контрольные растения выращивали на среде МС со стандартным содержанием сульфата меди (0,025 мг/л) [13]. Дальнейшее микроразмножение растений осуществляли также на среде МС, состав которой приведен выше.

Содержание рутина в растениях-регенерантах гречихи посевной определяли в Тихоокеанском институте биоорганической химии имени Г. Б. Елякова ДВО РАН по методике М. Н. Запрометова [9].

Опыты проводили в трех биологических повторностях. Статистическую обработку данных осуществляли с использованием статистического анализа по методике Б. А. Доспехова [7].

Результаты и обсуждение. Изучаемые генотипы гречихи посевной в условиях *in vitro* по-разному реагировали

на повышенное содержание соли меди в питательной среде. Микропобеги гречихи сорта Изумруд характеризовались большей устойчивостью к высоким концентрациям сульфата меди, чем экспланты гибрида Изумруд×Инзерская.

Культивирование микропобегов гибрида Изумруд×Инзерская и сорта Изумруд на селективной среде показало, что с увеличением концентрации в питательной среде ионов меди повышался их ингибирующий эффект на растения гречихи. Токсическое действие меди проявлялось в уменьшении высоты, снижении количества междуузлий и листьев, отсутствии корневой системы у микrorастений. Характерным признаком отрицательного действия тяжелого металла на растения являлось изменение окраски с зелёной на бледно-зелёную с желтоватым оттенком. Токсический эффект ионов меди на растения *in vitro* отмечен при добавлении в среду 46 мг/л сульфата меди. Стressовое действие меди значительно возросло при содержании сульфата меди в среде до 161 и 184 мг/л. Данные концентрации были сублетальными для растений сорта Изумруд и летальными для гибридных растений.

В результате проведённого исследования количественного содержания рутина в зелёной массе микrorастений, после культивирования на питательных средах с сернокислой медью, выявлена прямая зависимость между содержанием рутина и концентрацией сульфата меди в селективной среде. С увеличением концентрации ионов меди в среде возрастало количество рутина в растениях (рис. 1).

В вариантах опыта при содержании соли меди в селективной среде в объёме 69 мг/л микrorастения сорта Изумруд накапливали 2,55 %, а гибрид Изумруд×Инзерская – 2,73 % рутина. При этом имело существенное превышение ($P<0,05$) по сравнению с контрольными растениями, которое составило на 12,8 и 26,9 % соответственно. Также установлено, что при увеличении концентрации соли меди в селективной среде до 161 мг/л содержание рутина в растениях сорта Изумруд значительно возросло на 20,35 % (2,72 %), а при концентрации сульфата меди в среде до 184 мг/л – на 22,57 % (2,77 %) по сравнению с контрольными микrorастениями (2,26 %).

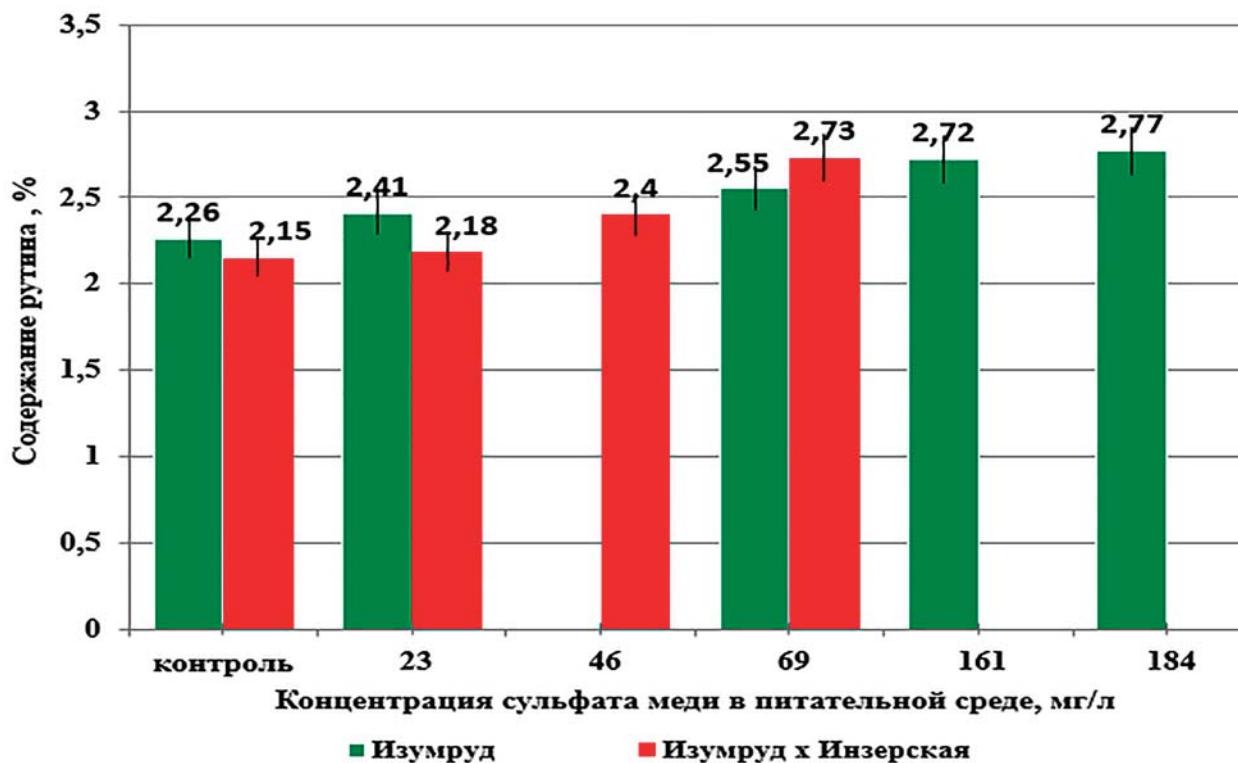


Рисунок 1 – Влияние сульфата меди на накопление рутина в растениях-регенерантах гречихи в культуре *in vitro* ($P<0,05$)

У потомства микrorастений при выращивании в полевых условиях в селекционном питомнике в 2020 г. сохранилась повышенная способность к синтезу флавоноида. Так, содержание рутина в надземной массе растений сорта Изумруд, которые являлись потомством микrorастений, культивированных на среде с сульфатом меди высокой концентрации (на уровне 184 мг/л), составляло 3,93 %, что превысило показатель контроля (3,19 %) на 23,2 %.

Тяжелые металлы являются одним из абиотических стрессоров растений. Использование сульфата меди в селективной среде при культивировании растений-регенерантов *F. esculentum* способствовало более интенсивному (в 1,2 раза) накоплению флавоноидов в сравнении с контролем, что, по-видимому, связано с ответной реакцией растений на действие ионного стресса. Многие гены биосинтеза флавоноидов также индуцируются в условиях стресса. Поэтому биосинтез флавоноидов часто стимулируется в большей степени у стрессочувствительных видов, чем у стрессоустойчивых [17].

Это утверждение согласуется с результатами нашего эксперимента. Гибридные растения Изумруд×Инзерская проявили меньшую толерантность к меди: при концентрациях соли меди 161 и 184 мг/л произошла гибель микропобегов. Однако растения гибрида адаптировались к содержанию сульфата меди в среде 69 мг/л, при котором наблюдалось максимальное увеличение количества рутина на 26,9 % больше, чем в контроле.

У растений-регенерантов гречихи, выживших при культивировании на средах с повышенными концентрациями соли меди, наряду с усилением толерантности к меди произошли изменения в биосинтезе рутина, которые сохраняются в последующих поколениях. Флавоноиды относятся к числу наиболее биологически активных вторичных метаболитов в растениях и представляют собой вторичную антиоксидантную систему, которая активируется в результате истощения активности антиоксидантных ферментов [22].

Высокая способность к накоплению фенольных соединений как важных

компонентов антиоксидантной системы защиты растений может служить критерием высокой устойчивости растений к действию стрессовых факторов. Отбор форм гречихи с повышенным содержанием флавоноидов способствует выведению адаптивных сортов, устойчивых к разнообразным стрессовым факторам внешней среды.

Возникающая генетическая вариабельность, названная сомаклональной, расширяет спектр изменчивости исходного материала, повышая эффективность отбора, в том числе по устойчивости к стрессам [3, 6]. Ранее нами по результатам ПЦР анализа было показано, что изменения в растениях-регенерантах под действием

высоких концентраций ионов меди в среде происходят на генетическом уровне [10], судя по тому, что способность к повышенному накоплению рутина у потомства в последующих поколениях сохраняется, данные изменения наследуются.

Таким образом, использование мутагенного фактора (воздействия ионов тяжелых металлов на клетки и ткани растений) способствовало получению растений-регенерантов с измененной генетической природой и с повышенным накоплением рутина. Полученные толерантные к меди микрорастения являются важным источником нового исходного материала при проведении селекции гречихи на адаптивность.

Список источников

1. Афанасьева Л. В. Изменение содержания фенольных соединений в хвое сосны обыкновенной в условиях техногенного стресса // Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде : материалы всерос. науч. конф. (Иркутск, 10–13 июня 2013 г.). Иркутск : Сибирский институт физиологии и биохимии растения Сибирского отделения Российской академии наук, 2013. С. 27–30.
2. Барсукова Е. Н., Клыков А. Г., Чайкина Е. Л. Использование метода культуры ткани для создания новых форм *Fagopyrum esculentum* Moench // Российская сельскохозяйственная наука. 2019. № 5. С. 3–6.
3. Бычкова О. В. Создание стрессоустойчивого материала твердой пшеницы методом клеточной селекции : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Барнаул, 2018. 18 с.
4. Гончарова Л. И., Селезнева Е. М., Белова Н. В. Изменение интенсивности перекисного окисления липидов и накопления свободного пролина в листьях ячменя в условиях загрязнения почвы медью и цинком // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. 2009. № 2. С. 12–14.
5. Доклад о научно-методических основах для разработки стратегий адаптации к изменениям климата в Российской Федерации (в области компетенции Росгидромета) / под ред. В. М. Катцова, Б. Н. Порфириева. СПб : Амирит, 2020. 120 с.
6. Долгих Ю. И. Сомаклональная изменчивость растений и возможности ее практического использования (на примере кукурузы) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Москва, 2005. 45 с.
7. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М. : Альянс, 2014. 351 с.
8. Ефремова О. С., Фисенко П. В. Влияние мутагенного действия ионов меди на уровень генетической изменчивости регенерантов сои // Дальневосточный аграрный вестник. 2017. № 4 (44). С. 30–36.
9. Запротетов М. Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях. М. : Наука, 1993. 272 с.
10. Использование методов биотехнологии в селекции гречихи на Дальнем Востоке / Е. Н. Барсукова [и др.] // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. 2020. № 4. С. 58–66.

11. Об утверждении Национального плана мероприятий первого этапа адаптации к изменениям климата на период до 2022 г : Распоряжение Правительства РФ от 25.12.2019 № 3183-р // Гарант. URL.: <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/73266443> (дата обращения 30.09.2021).
12. Особенности образования фенольных соединений в проростках гречихи (*Fagopyrum esculentum* Moench) различных сортов / В. В. Казанцева [и др.] // Сельскохозяйственная биология. 2015. № 5 (50). С. 611–619.
13. Перспективы и результаты селекции *Fagopyrum esculentum* на повышенное содержание флавоноидов / А. Г. Клыков [и др.] // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. 2019. № 3. С. 5–16.
14. Снакин В. В. Глобальное изменение климата: прогнозы и реальность // Жизнь Земли. 2019. № 2 (41). С. 148–164.
15. Фенольные соединения хвойных деревьев в условиях стресса / И. Л. Фуксман [и др.] // Лесоведение. 2005. № 3. С. 4–10.
16. Developing stress tolerant plants through *in vitro* selection. An overview of the recent progress / M. K. Rai [et al.] // Environmental and Experimental Botany. 2011. Vol. 71. P. 89–98.
17. Flavonoids as antioxidants in plants: location and functional significance / G. Agati [et al.] // Plant Science. 2012. Vol. 196. P. 67–76.
18. Gebhart E. Chromosome damage in individuals exposed to heavy metals // Environmental Toxicology and Chemistry. 1984. Vol. 8. P. 253–266.
19. Mahalingam R., Federoff N. Stress response, cell death and signaling: the many faces of reactive oxygen species // Physiologia Plantarum. 2003. Vol. 119. P. 56–60.
20. Maksymiec W. Effect of copper on cellular processes in higher plants // Photosynthetica. 1997. Vol. 34. P. 132–342.
21. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Physiologia Plantarum. 1962. Vol. 15. P. 473–497.
22. Salicylic Acid Induction of Flavonoid Biosynthesis Pathways in Wheat Varies by Treatment / O. K. Gondor [et al.] // Frontiers in Plant Science. 2016. Vol. 7. P. 1447.

References

1. Afanasjeva L. V. Izmenenie soderzhaniya fenol'nykh soedinenij v khvoe sosny obyknovennoj v usloviyakh tekhnogenного stressa [Change in the content of phenol conglomerates in pine needles and coniferous trees under conditions of technogenic stress]. Proceeding from Factors of plant resistance in extreme natural conditions and man-made environment: Vserossijskaya nauchnaya konferenciya (10–13 iyunya 2013 g.) – All-Russian Scientific Conference. (PP. 27–30), Irkutsk, Sibirskij institut fiziologii i biohimii rasteniya Sibirskogo otdeleniya Rossiskoj akademii nauk, 2013 (in Russ.).
2. Barsukova E. N., Klykov A. G., Chaikina E. L. Ispol'zovanie metoda kul'tury tkani dlya sozdaniya novykh form *Fagopyrum esculentum* Moench [Using of the explant culture method to create new forms by *Fagopyrum esculentum* Moench]. Rossijskaya sel'skohozyajstvennaya nauka. – Russian Agricultural Sciences, 2019; 5: 3–6 (in Russ.).
3. Bychkova O. V. Sozdanie stressoustojchivogo materiala tverdogo pshenitsy metodom kletochnoj selektsii [Creation of stress-resistant material of durum wheat by cell selection]. Extended abstract of candidate's thesis. Barnaul, 2018, 18 p. (in Russ.).
4. Goncharova L. I., Seleznyova E. M., Belova N. V. Izmenenie intensivnosti perekisnogo okisleniya lipidov i nakopleniya svobodnogo prolina v list'yakh yachmenya v usloviyakh zagryazneniya pochvy med'yu i cinkom [Changes in the intensity of lipid peroxidation and

accumulation of free proline in barley leaves under conditions of soil contamination with copper and zinc]. *Doklady Rossijskoy akademii sel'skokhozyaystvennykh nauk. – Reports of the Russian Academy of Agricultural Sciences*, 2009; 2: 12–14 (in Russ.).

5. Katsova V. M., Porfir'eva B. N. (Eds.). *Doklad o nauchno-metodicheskikh osnovakh dlya razrabotki strategij adaptatsii k izmeneniyam klimata v Rossijskoj Federatsii (v oblasti kompetencii Rosgidrometa)* [Report on the scientific and methodological foundations for the development of strategic adaptation to climate change in the Russian Federation (in the field of competence of Roshydromet)], Sankt-Petersburg, Amirit, 2020, 120 p. (in Russ.).

6. Dolgikh Iu. I. Somaklonal'naia izmenchivost' rastenii i vozmozhnosti ee prakticheskogo ispol'zovaniia (na primere kukuruzy) [Somaclonal variability of the plant and the possibilities of its practical use (on the example of corn)]. *Extended abstract of candidate's thesis*. Moskva, 2005, 45 p. (in Russ.).

7. Dospekhov B. A. *Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovanij)* [Field experiment technique (with the basics of statistical processing of the results investigated)], Moskva, Aljans, 2014, 351 p. (in Russ.).

8. Efremova O. S., Fisenko P. V. Vliyanie mutagennogo dejstviya ionov medi na uroven' geneticheskoy izmenchivosti regenerantov soi [Influence of the mutagenic effect of copper ions on the level of genetic variability of soybean regenerants]. *Dal'nevostochnyi agrarnyi vestnik. – Far Eastern Agrarian Herald*, 2017; 4 (44): 30–36 (in Russ.).

9. Zaprometov M. N. *Fenol'niye soedineniya: rasprostranenie, metabolizm i funktsii v rasteniyakh* [Phenolic Compounds: Distribution, Metabolism and Function in Plants], Moskva, Nauka, 1993, 272 p. (in Russ.).

10. Barsukova E. N., Klykov A. G., Fisenko P. V., Borovaya S. A., Chaikina E. L. Ispol'zovanie metodov biotekhnologii v selekcii grechikhi na Dalnjem Vostoke [The use of biotechnology methods in buckwheat breeding in the Far East]. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossijskoj akademii nauk. – Bulletin of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences*, 2020; 4: 58–66 (in Russ.).

11. Rasporyazhenie Pravitel'stva RF ot 25 dekabrya 2019 g. № 3183-r "Ob utverzhdenii Nacional'nogo plana meropriyatij pervogo etapa adaptacii k izmeneniyam klimata na period do 2022 g." [The decree of the Government of the Russian Federation of December 25, 2019 No. 3183-r "On approval of the National Action Plan for the first stage of adaptation to climate change for the period up to 2022"]. *Garanr.ru* Retrieved from <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/73266443> (Accessed 30 September 2021) (in Russ.).

12. Kazantseva V. V., Goncharuk E. A., Fesenko A. N., Shirokova A. V., Zagorskina N. V. Osobennosti obrazovaniya fenol'nihkh soedinenij v prorostkakh grechikhi (*Fagopyrum esculentum* Moench) razlichnihkh sortov [Peculiarities of the formation of phenols combined in buckwheat seedlings (*Fagopyrum esculentum* Moench) of various varieties]. *Sel'skokhozyajstvennaya biologiya. – Agricultural Biology*, 2015; 5 (50): 611–619 (in Russ.).

13. Klykov A. G., Barsukova E. N., Chaikina E. L., Anisimov M. M. Perspektivih i rezul'taty selektsii *Fagopyrum esculentum* na povyshennoe soderzhanie flavonoidov [The result of *Fagopyrum esculentum* selection for the increased content of flavonoids]. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossijskoj akademii nauk. – Bulletin of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences*, 2019; 3: 5–16 (in Russ.).

14. Snakin V. V. Global'noe izmenenie klimata: prognozy i real'nost' [Global climate change: forecast and reality]. *Zhizn' zemli. – Life of the Earth*, 2019; 2 (41): 148–164 (in Russ.).

15. Fuksman I. L., Novitskaya L. L., Isidorov V. A., Roshchin V. I. Fenol'niye soedineniya khvojnykh derev'ev v usloviyah stressa [Phenolic compounds of conifers under stress]. *Lesovedenie. – Forest science*, 2005; 3: 4–10 (in Russ.).

16. Rai M. K., Kalia R. K., Singh R., Gangola M. P., Dhawan A. K. Developing stress tolerant plants through *in vitro* selection. An overview of the recent progress. Environmental and Experimental Botany, 2011; 71: 89–98.
17. Agati G., Azzarello E., Pollastri S., Tattini M. Flavonoids as antioxidants in plants: location and functional significance. Plant Science, 2012; 196: 67–76.
18. Gebhart E. Chromosome damage in individuals exposed to heavy metals. Environmental Toxicology and Chemistry, 1984; 8: 253–266.
19. Mahalingam R., Federoff N. Stress response, cell death and signaling: the many faces of reactive oxygen species. Physiologia Plantarum, 2003; 119: 56–60.
20. Maksymiec W. Effect of copper on cellular processes in higher plants. Photosynthetica, 1997; 34: 132–342.
21. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. Physiologia Plantarum, 1962; 15: 473–497.
22. Gondor O. K., Janda T., Soós V., Pál M., Majláth I., Adak M. K. [et al.]. Salicylic Acid Induction of Flavonoid Biosynthesis Pathways in Wheat Varies by Treatment. Frontiers in Plant Science, 2016; 7: 1447.

© Барсукова Е. Н., Клыков А. Г., 2021

Статья поступила в редакцию 28.09.2021; одобрена после рецензирования 19.10.2021; принята к публикации 03.12.2021.

The article was submitted 28.09.2021; approved after reviewing 19.10.2021; accepted for publication 03.12.2021.

Информация об авторах

Барсукова Елена Николаевна, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории сельскохозяйственной биотехнологии, Федеральный научный центр агробиотехнологий Дальнего Востока имени А. К. Чайки, enbar9@yandex.ru;

Клыков Алексей Григорьевич, доктор биологических наук, член-корреспондент Российской академии наук, заведующий отделом селекции и биотехнологии сельскохозяйственных культур, Федеральный научный центр агробиотехнологий Дальнего Востока имени А. К. Чайки, alex.klykov@mail.ru

Information about the authors

Elena N. Barsukova, Candidate of Agricultural Sciences, Leading researcher at the Laboratory of Agricultural Biotechnology, Federal Scientific Center of Agricultural Biotechnology of the Far East named after A. K. Chaika, enbar9@yandex.ru;

Aleksey G. Klykov, Doctor of Biological Sciences, the Corresponding Member of Russian Academy of Sciences, Head of the Department of Selection and Biotechnology of Agricultural Crops, Federal Scientific Center of Agricultural Biotechnology of the Far East named after A. K. Chaika, alex.klykov@mail.ru