

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ / AGRICULTURAL MICROBIOLOGY AND MYCOLOGY

<https://doi.org/10.30766/2072-9081.2024.25.6.1028-1037>

УДК 633.11:58.085:582.28



Адаптация к почве стерильных растений пшеницы в условиях прикорневой обработки экзометаболитами базидиальных грибов

© 2024. О. Н. Шуплецова✉, Е. В. Товстик, Д. В. Попыванов

ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока
имени Н. В. Рудницкого», г. Киров, Российская Федерация

В 2023–2024 гг. изучали адаптацию пшеницы на этапе *in vitro* к *ex vitro* после перенесения в почву и прикорневой обработки 50 мл фильтратом культуральной жидкости (ФКЖ) ксилотрофных базидиальных грибов: *Phellinus igniarius* PI1, *Ganoderma lucidum* GL, *Ganoderma applanatum* GA, *Fomes fomentarius* FF2 и *Lentinula edodes* LE. Обработку ФКЖ (без разбавления, разбавленной в 10 и 100 раз) проводили при посадке растений в почву и на 25-е сутки их роста. Адаптационную способность стерильных растений к почве оценивали по уровню выживаемости, ростовым показателям и содержанию полифенолов в растительной ткани. ФКЖ *G. lucidum* GL независимо от разбавления в 10 и 100 раз снижал выживаемость (на 40–60 %) и последующий рост пшеницы (кустистость в 1,4–1,6 раза, биомассу стеблей в 1,2–7,3 раза и корней в 1,8–3,5 раза относительно контроля без обработки ФКЖ). На фоне различных концентраций ФКЖ *F. fomentarius* FF2 и *L. edodes* LE повышались кустистость в 1,3–2,0 раза, масса надземной части в 1,3–1,5 раза и корней в 2–6 раз. Содержание полифенолов в растениях зависело от факта обработки ФКЖ и вида грибов: в надземной части варьировало от 16,8 до 25,4 мг/г, в корнях от 19,0 до 29,1 мг/г. В общей структуре полифенолов доля свободных форм в надземной биомассе составила 23,7–43,1 %, корнях – 5,1–9,2 %. Отмечено повышение уровня свободных полифенолов в корнях пшеницы при применении ФКЖ всех испытываемых грибов (за исключением *G. lucidum* GL). Сделан вывод о влиянии ФКЖ на эффективность адаптации стерильных растений к почве в переходный период *in vitro/ex vitro* – положительное для *F. fomentarius* FF2 и *L. edodes* LE, отрицательное для *G. lucidum* GL, отсутствие существенного влияния для *P. igniarius* PI1 и *G. applanatum* GA.

Ключевые слова: проростки, *in vitro*, почвенные условия, переходный период, стрессопротектор, фильтрат культуральной жидкости, биологически активные вещества, ростовые показатели, полифенолы.

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого» (тема № FNWE-2022-0008).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Шуплецова О. Н., Товстик Е. В., Попыванов Д. В. Адаптация к почве стерильных растений пшеницы в условиях прикорневой обработки экзометаболитами базидиальных грибов. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2024;25(6):1028–1037. DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2024.25.6.1028-1037>

Поступила: 25.07.2024

Принята к публикации: 28.11.2024

Опубликована онлайн: 25.12.2024

Adaptation of sterile wheat plants to soil under conditions of root treatment with exometabolites of basidiomycetes

© 2024. Olga N. Shupletsova✉, Evgeniya V. Tovstik, Dmitry V. Popyvanov

Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Kirov,
Russian Federation

In 2023–2024 the adaptation of wheat at the *in vitro* stage to *ex vitro* was studied after transfer to soil and root treatment (50 ml) with the culture filtrate (CF) of xylophilic basidiomycetes: *Phellinus igniarius* PI1, *Ganoderma lucidum* GL, *Ganoderma applanatum* GA, *Fomes fomentarius* FF2 and *Lentinula edodes* LE. Treatment with CF (without dilution, diluted 10 and 100 times) was carried out when planting the plants in the soil and on the 25th day of their growth. The adaptive capacity of sterile plants to soil was assessed by the survival rate, growth indicators and the content of polyphenols in plant tissue. *G. lucidum* CL, regardless of 10- and 100-fold dilution, reduced the survival (by 40–60 %) and subsequent growth of wheat (tillering by 1.4–1.6 times, stem biomass by 1.2–7.3 times and root growth by 1.8–3.5 times relative to the control without treatment with CF). Against the background of various concentrations of *F. fomentarius* and *L. edodes* CF, tillering

increased by 1.3–2.0 times, the mass of the aboveground part by 1.3–1.5 times, and roots by 2–6 times. The content of polyphenols in plants depended on the fact of treatment with CF and the type of fungi: in the aboveground part it varied from 16.8 to 25.4 mg/g, in the roots from 19.0 to 29.1 mg/g. In the total structure of polyphenols, the proportion of free forms in the aboveground biomass was 23.7–43.1 % and in the roots – 5.1–9.2 %. An increase in the level of free polyphenols was noted in wheat roots upon application of CF of all tested fungi (except *G. lucidum* GL). A conclusion was made about the effect of CF on the efficiency of adaptation of sterile plants to soil during the transition period *in vitro/ex vitro* – positive for *F. fomentarius* FF2 and *L. edodes* LE, negative for *G. lucidum* GL, no significant effect for *P. igniarius* PI1 and *G. applanatum* GA.

Key words: sprouts, *in vitro*, soil conditions, transition period, stress protector, culture filtrate, biologically active substances, growth indicators, polyphenols

Acknowledgments: the research was carried out under the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian within the state assignment of the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky (theme no. FNWE-2022-0008).

The authors thank the reviewers for their contributions to the peer review of this work.

Conflict of interest: the authors declare no conflict of interest.

For citations: Shupletsova O. N., Tovstik E. V., Popyvanov D. V. Adaptation of sterile wheat plants to soil under conditions of root treatment with exometabolites of basidiomycetes. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2024;25(6):1028–1037. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2024.25.6.1028-1037>

Received: 25.07.2024

Accepted for publication: 28.11.2024

Published online: 25.12.2024

В последние десятилетия в растениеводстве все большее значение приобретают биотехнологические методы. Перспективным инструментом в этой области являются культуры изолированных клеток и тканей растений, используемых как в селекции, так и в получении генетически однородного оздоровленного посадочного материала¹ [1]. Культивирование растений *in vitro* сопряжено с определенными трудностями. Серьезной проблемой остается адаптация растений-регенерантов к нестерильным условиям. Такие растения часто имеют различные физиологические дефекты (гипергидричность, некроз кончиков побегов, скрученность новых листьев, хлороз и т. д.), приводящие к снижению побегообразования и роста [1]. Кроме того, для индукции ризогенеза у регенерантов на искусственных питательных средах, как правило, применяют ауксины (индолилуксусная, индолилмасляная и нафтилуксусная кислоты), длительное воздействие которых может привести к обратным эффектам – подавлению роста корней или полному отсутствию корневых волосков, связанных с недостатком кислорода и приводящих к ухудшению поглощения воды и минеральных солей [2, 3]. Совокупность перечисленных факторов затрудняет адаптацию стерильных растений в переходный период *in vitro/ex vitro* [4, 5]. Таким образом, неизбежны высокие потери регенерантного материала и возрастание его себестоимости [6]. Особую чувствительность при адаптации к почвенным условиям проявляют полученные в процессе клеточной селекции растения-регенеранты зерновых культур [7], гибель

которых приводит к существенным потерям труда. Оптимизация методов, направленных на снижение стрессового состояния стерильных растений при их переносе в почву, позволит уменьшить экономические и временные затраты специалистов. Для этого необходимо создавать условия, обеспечивающие активный рост корней и надземной части растений, а также восстановление функции устьичного аппарата в регулировании транспирации [8, 9]. Одним из решений данного вопроса является фоновая поддержка растений, в частности применение регуляторов роста, обладающих адаптогенным и протекторным действием [10].

Исследования некоторых авторов указывают на связь между содержанием биологически активных соединений в растительной ткани и устойчивостью растений к биотическим и абиотическим стрессорам [11, 12]. Одним из наиболее распространенных соединений вторичного метаболизма растений являются полифенолы. Их накопление и биосинтез зависят от различных факторов, включая физиолого-биохимические и молекулярно-генетические процессы в растительной ткани, а также условия окружающей среды [13]. Содержание и скорость метаболизма фенольных соединений усиливается в растениях при действии на них различных стрессовых факторов окружающей среды [14]. Одной из важнейших функций полифенольных соединений является их участие в защите растений от окислительного стресса благодаря выраженной антиоксидантной активности. Отмечается положительная корреляция между содержанием фенольных компонентов

¹Калашникова Е. А. Клеточная инженерия растений: учебное пособие. М.: Юрайт, 2022. 333 с.

и антиоксидантной активностью растений в условиях почвенного стресса – при засухе и повышенном содержании кадмия [15, 16]. В настоящее время фенольные соединения все чаще рассматриваются как биохимические маркеры стрессового состояния злаковых культур [17, 18, 19]. Например, в условиях кадмиевого стресса (20 мг/кг почвы) увеличивается содержание флавоноидов, антоцианов и других фенольных веществ в листьях ячменя [15].

У растений в синтезе вторичных метаболитов участвуют как бактерии, так и грибы, находящиеся в прикорневой зоне или на поверхности растительной ткани. Под действием стресса происходят качественные и количественные изменения этого метаболического состава [20]. Исследования последних 10–15 лет свидетельствуют о том, что базидиальные грибы являются доступным источником биологически активных веществ (БАВ) с широким спектром действия и отвечают повышенным требованиям к экологичности производства. В литературных источниках недостаточно освещены результаты исследования культуральной жидкости высших грибов. Отрывочные данные имеются лишь по наиболее ценным видам грибов, используемых в медицинских целях. Так, например, культуральная жидкость *Gano-derma lucidum* содержит более 279 различных компонентов, включая ганодеровые кислоты, полисахариды, три-терпены ланостанового типа [21]. Внеклеточные метаболиты *Ganoderma applanatum* и *Phellinus igniarius* изучены недостаточно, имеются сведения об антимикробной активности выделенной из них полисахаридной фракции [22] и наличии флавоноидов [23]. *Lentinula edodes* при культивировании выделяют в жидкую питательную среду ферменты и бета-глюканы [24].

Метаболиты базидиальных грибов способны оказывать положительное влияние на адаптацию растений к новым условиям, снижая негативные последствия стресса и способствуя более быстрой реакции растений на изменения окружающей среды [25]. Можно предположить эффективность их использования в качестве стресспротекторов для микрорастений при переходе из условий *in vitro* в *ex vitro*. Однако применение подобных соединений в целях повышения стрессоустойчивости растений недостаточно изучено. Кроме того, возможна видовая и сортовая специфичность растений в ответных реакциях на их применение. Также требуют уточнения действующие концентрации БАВ в метаболитах исследуемых грибов.

В лаборатории биотехнологических методов селекции сельскохозяйственных растений ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока изучается потенциал использования вторичных метаболитов ксилотрофных базидиальных грибов для стимуляции роста зерновых и повышения их устойчивости к абиотическим стрессорам. На данный момент выявлена действующая концентрация культуральной жидкости *Trametes pubescens* и *Trametes ochracea*, способствующая значительному увеличению биомассы проростков пшеницы [26]. В наших исследованиях оценку фитостимулирующей способности грибных штаммов проводили на растениях пшеницы, выращенных *in vitro*, после их переноса в почвенные условия. Ввиду сложного и дорогостоящего процесса получения растений-регенерантов зерновых культур в каллусной культуре для предварительного изучения использовали микрорастения, инициированные из незрелых зародышей, минуя стадию каллуса.

Цель исследований – оценка эффективности применения экзометаболитов ксилотрофных базидиальных грибов для адаптации стерильных проростков пшеницы к почвенным условиям.

Научная новизна – получены новые данные по влиянию грибных экзометаболитов на выживаемость и накопление биомассы стерильных растений пшеницы при переносе их в почву.

Материал и методы. Объектами исследования служили проростки пшеницы *Triticum aestivum* L. (генотип Е-27), полученные в асептических условиях из незрелых зародышей на искусственной питательной среде. Исследования проводили в 2023–2024 гг.

Прорастание зародышей осуществляли на искусственной/агаризованной питательной среде Мурасиге-Скуга в присутствии 2 мг/л 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты и 25 г/л сахарозы. Микрорастения в возрасте 4–5 недель высаживали в вегетационные емкости объемом 5 л с почвой ($pH_{\text{сол}} - 5,4 \pm 0,1$; $N-NO_3^- - 12$ мг/кг; $P_2O_5 - 25$ мг/кг; $K_2O - 400$ мг/кг). Осуществляли регулярное увлажнение почвы до 80 % полной влагоемкости. Прикорневое внесение фильтрата культуральной жидкости (ФКЖ) грибов осуществляли дважды: в момент высадки растений в почву и на 25-е сутки их роста. В работе использовали мицелиальные культуры природных изолятов ксилотрофных базидиальных грибов из коллекции лаборатории биотехнологических методов селекции сельскохозяйственных растений ФГБНУ ФАНЦ Северо-

Востока: *Phellinus igniarius* PI1, *Ganoderma lucidum* GL, *Ganoderma applanatum* GA, *Fomes fomentarius* FF2 и *Lentinula edodes* LE. Грибы культивировали в пивном сусле, разведенном до 4° Баллинга. Процесс культивирования осуществляли на лабораторном шейкере (200 об/мин) 10 суток. Для обработки использовали отфильтрованную культуральную жидкость. Варианты опыта включали обработку прикорневой зоны растений ФКЖ в количестве 50 мл: 1 – без разбавления; 2 – разбавление в 10 раз; 3 – разбавление в 100 раз. Контролем служил вариант без обработки ФКЖ. Количество растений на сосуд – 10 шт., повторность опыта – трехкратная. Выращивание растений осуществляли в климатической камере. Освещенность растений поддерживали на уровне 2000–3000 люкс с фотопериодом 16/8 ч.

По истечению 40 суток растения извлекали из почвы. После отмывки корней от почвы растения делили на структурные части (корни, стебли с листьями). Проводили оценку выживаемости и измерение биометрических показателей растений (кустистость, высота, воздушно-сухая масса корней и стеблей).

После высушивания и измельчения составляли объединенную пробу растительного сырья и экстрагировали полифенолы 2Н раствором гидроксида натрия при температуре 80 °С в течение двух часов. Полученные щелочные экстракты нейтрализовали 3М соляной кислотой. Экстрагирование свободных полифенолов проводили 70%-ным этиловым спиртом при температуре

5 °С в течение 16 часов. Определение содержания полифенолов осуществляли спектрофотометрическим методом. В качестве стандарта использовали галловую кислоту.

Аналитическое определение полифенолов для каждого из вариантов осуществляли в трехкратной повторности. За результат принимали среднее значение $\pm$ стандартное отклонение. Достоверность различий при уровне значимости 0,05 между массивами данных отмечали на графиках латинскими буквами. Для статистического анализа результатов использовали метод ANOVA.

Результаты и их обсуждение. Исследования показали, что асептические растения пшеницы после пересадки в почву имели неодинаковый уровень жизнеспособности. Прикорневое внесение ФКЖ ксилотрофных базидиальных грибов оказывало влияние на рост растений. Установлено, что в присутствии ФКЖ *Ganoderma lucidum* GL независимо от разведения снижалась выживаемость растений на 40–60 % по сравнению с контролем (рис. 1). Отмечено колебание уровня выживаемости на 10 % по сравнению с контролем: повышение в вариантах с ФКЖ *Phellinus igniarius* PI1, независимо от концентрации; *Ganoderma applanatum* GA – при высоких концентрациях (без разведения или 1:10) и при малых – для *Fomes fomentarius* FF2 и *Lentinula edodes* LE (1:100); снижение – ФКЖ в нативной форме у *Fomes fomentarius* FF2 и *Lentinula edodes* LE.

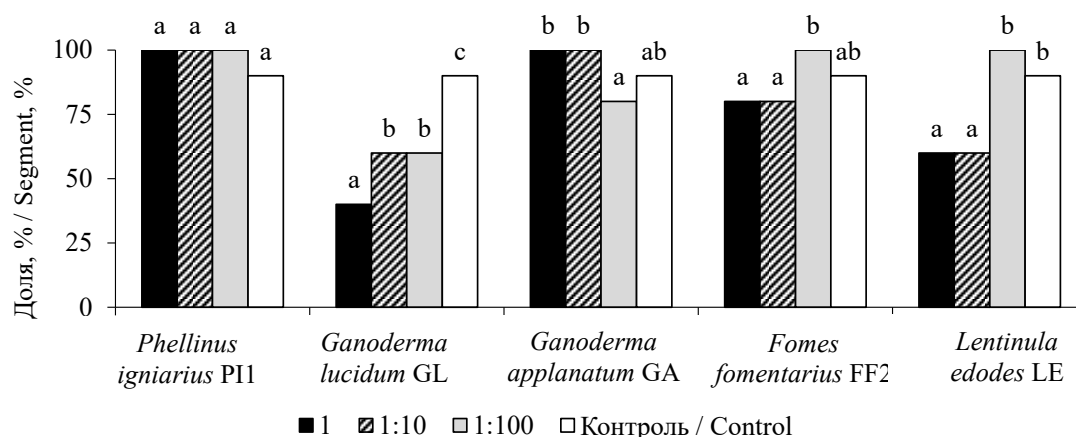


Рис. 1. Выживаемость растений пшеницы после пересадки в почву на 40-е сутки (одинаковыми буквами здесь и на рис. 2-3 отмечены значения, не отличающиеся при $p < 0,05$ для каждого из изолятов ксилотрофных базидиальных грибов) /

Fig. 1. Survival rate of wheat plants in soil by the 40th day (identical letters here and in Fig. 2-3 indicate values that do not differ at $p < 0.05$ for each of the isolates of xylophilic basidiomycetes)

На биометрические параметры пшеницы метаболиты исследуемых грибов также влияли неоднозначно. Повышалась кустистость расте-

ний на фоне высоких концентраций ФКЖ *F. fomentarius* FF2 (в 1,3 раза) и *L. edodes* LE (в 2 раза). На фоне гриба *G. lucidum* GL,

независимо от разведения, этот показатель снижался в 1,4–1,6 раза. Кроме того, увеличивалась высота растений относительно контроля в присутствии ФКЖ *G. applanatum* GA (1:10)

и *F. fomentarius* FF2 (1:100) на 16,2 и 16,6 % соответственно. Во всех остальных случаях достоверных отличий от контроля не выявлено (рис. 2).

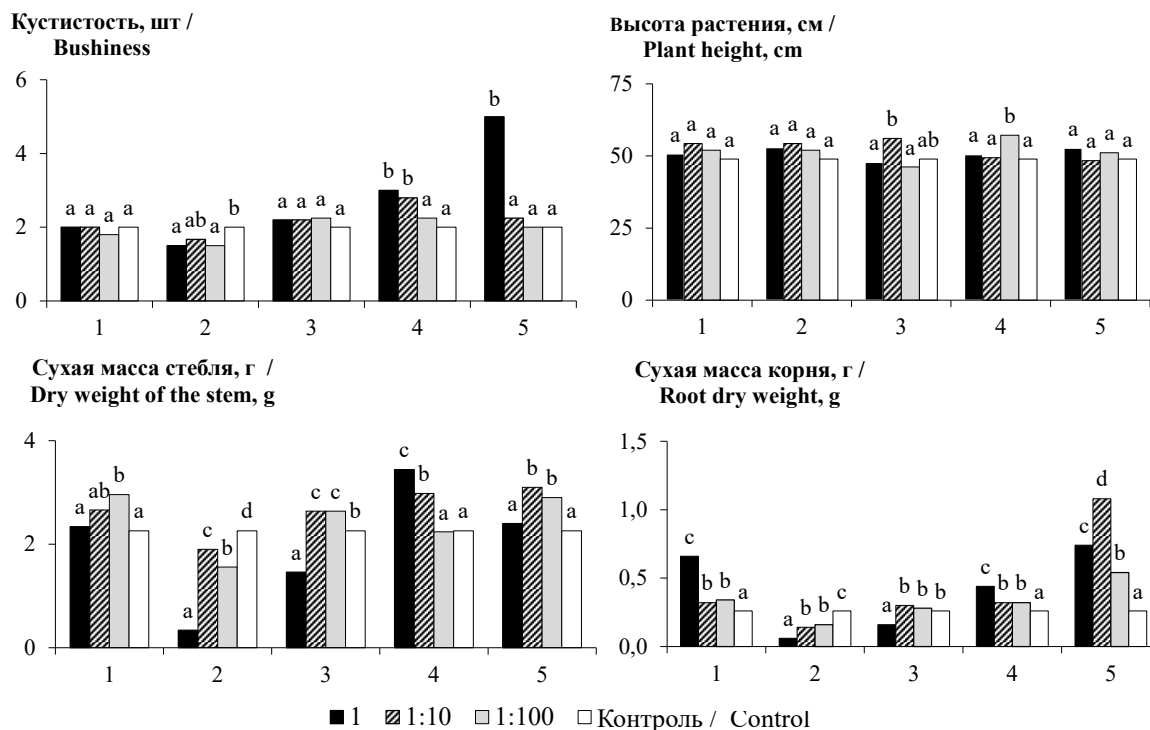


Рис. 2. Влияние ФКЖ грибов на биометрические показатели растений пшеницы: 1 – *Phellinus igniarius* PI1; 2 – *Ganoderma lucidum* GL; 3 – *Ganoderma applanatum* GA; 4 – *Fomes fomentarius* FF2; 5 – *Lentinula edodes* LE /

Fig. 2. Effect of fungal culture fluid filtrate on the biometric parameters of wheat plants: 1 – *Phellinus igniarius* PI1; 2 – *Ganoderma lucidum* GL; 3 – *Ganoderma applanatum* GA; 4 – *Fomes fomentarius* FF2; 5 – *Lentinula edodes* LE

В большей степени присутствие ФКЖ грибов в почве воздействовало на накопление биомассы корней и стеблей пшеницы. Прикорневая обработка *G. lucidum* GL снижала биомассу стеблей, особенно в нативной концентрации – в 7,3 раза по сравнению с контролем. Тогда как метаболиты *G. Applanatum* GA оказывали разнонаправленное действие – без разведения подавляли рост пшеницы в 1,5 раза, но в малой концентрации – стимулировали на 18 %. Присутствие метаболитов остальных грибов в почве в зависимости от разведения или существенно увеличивало надземную фитомассу в 1,3–1,5 раза или не изменяло ее. Рост корней подавлялся в 1,8–3,5 раза во всех вариантах с ФКЖ *G. lucidum* GL и в 1,8 раза с *G. applanatum* GA, но без разведения, и, напротив, метаболиты *P. igniarius* PI1, *F. fomentarius* FF2 и *L. edodes* LE способствовали увеличению конечной биомассы корней в 1,3–6,0 раз в зависимости от концентрации ФКЖ и вида гриба.

Морфометрическим изменениям обычно предшествуют биохимические колебания в растительной ткани, например, изменяется содержание полифенолов, имеющих существенное значение в формирование стрессоустойчивости растений [27].

В результате исследования установлено, что в условиях корневой обработки пшеницы ФКЖ грибов общее содержание полифенолов в надземной биомассе пшеницы изменялось в пределах 19,3–25,4 мг/г; в корнях – 19,0–29,1 мг/г (табл.). Грибные метаболиты в большинстве случаев не влияли на данный показатель. Значимые отличия от контроля по общему содержанию полифенолов отмечены лишь в вариантах опыта с обработкой растений *P. igniarius* PI1 (повышение в надземной биомассе на 17,4 % при 1:10), *F. fomentarius* FF2 (повышение в биомассе корней на 14,5 % при 1:10) и *G. lucidum* GL (снижение в биомассе корней на 30,2 % при 1:100).

Таблица – Общее содержание полифенолов в растениях пшеницы, мг/г / Table – Total polyphenol content in wheat plants, mg/g

Обработка / Treatment	Вариант опыта / Experiment variant			
	разведение / dilution			контроль / control
	1	1:10	1:100	
Надземная биомасса / Aboveground biomass				
<i>Phellinus igniarius</i> PI1	20,0±1,6	25,4±2,0*	19,3±1,5	20,5±1,6
<i>Ganoderma lucidum</i> GL	21,5±1,7	22,0±1,8	22,2±1,8	
<i>Ganoderma applanatum</i> GA	22,7±1,8	21,5±1,7	21,0±1,7	
<i>Fomes fomentarius</i> FF2	21,6±1,7	22,8±1,8	20,8±1,4	
<i>Lentinula edodes</i> LE	20,4±1,6	22,0±1,8	20,7±1,7	
Корни / Roots				
<i>Phellinus igniarius</i> PI1	25,8±2,1	27,3±2,2	27,2±2,2	24,8±1,9
<i>Ganoderma lucidum</i> GL	27,3±2,2	22,0±1,8	19,0±1,5*	
<i>Ganoderma applanatum</i> GA	28,0±2,2	23,7±1,9	25,2±2,0	
<i>Fomes fomentarius</i> FF2	22,6±1,8	29,1±2,3*	26,4±2,1	
<i>Lentinula edodes</i> LE	25,3±1,5*	24,8±1,9	24,9±1,9	

* Достоверно отличается от контроля / * Differs significantly from the control value

В общей структуре полифенолов доля сводных полифенолов в надземной биомассе (23,7–43,1 %) и корнях (5,1–9,2 %) существенно колебалась и в большей степени зависела от факта обработки ФКЖ грибов (рис. 3, а, б).

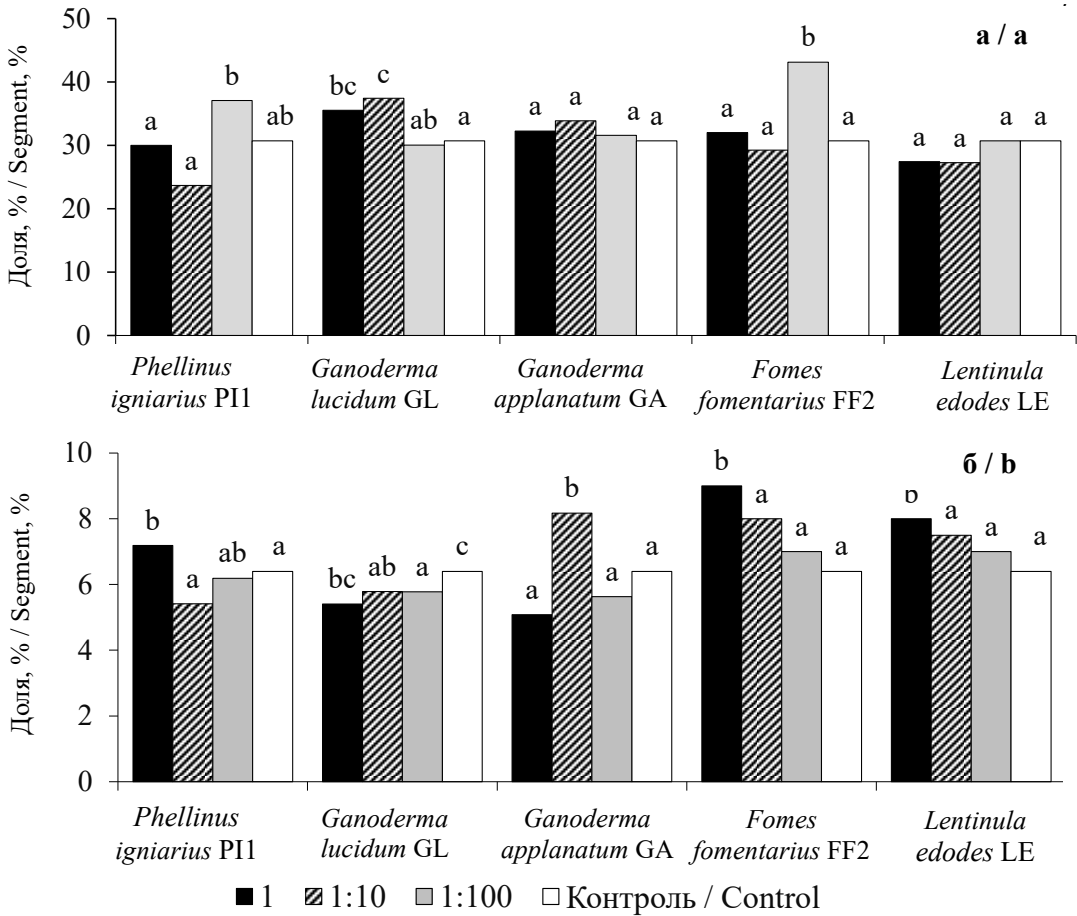


Рис. 3. Доля свободных полифенолов от их суммарного содержания в надземной массе (а) и корнях (б) пшеницы /

Fig. 3. The proportion of free polyphenols from their total content in the above-ground mass (a) and roots (b) of wheat

Повышенное содержание свободных полифенолов по сравнению с контролем, в случае надземной биомассы, отмечали в вариантах опыта с высокой концентрацией ФКЖ *G. lucidum* GL и низкой (1:100) – *P. igniarius* PI1, *F. fomentarius* FF2. В остальных вариантах достоверные изменения отсутствовали.

В корнях пшеницы фиксировали снижение количества свободных полифенолов в 4,6–5,2 раза относительно надземной массы. Их доля в общей структуре полифенолов составила: контроль – 6,4 %; ФКЖ в разведениях – 5,8 %; нативная ФКЖ – 5,4 %. Корни активно накапливали свободные полифенолы на фоне, в основном, высоких концентраций ФКЖ (без разбавления) – *F. fomentarius* FF2, *L. edodes* LE, *P. igniarius* PI1; 1:10 – *G. applanatum* GA. Однако грибные метаболиты *G. lucidum* GL, независимо от разведения, ингибировали накопление свободных полифенолов в корнях.

Таким образом, если считать, что уровень полифенолов значительно увеличивается в стрессовых условиях, и, учитывая характер изменения ростовых показателей растений, можно предположить, что ФКЖ *F. fomentarius* FF2 и *L. edodes* LE способна снижать окислительный стресс в тканях пшеницы в переходный период *in vitro/ex vitro*

Заключение. В результате проведенных исследований установлено, что прикорневое внесение в почву ФКЖ базидиомицетов в большинстве случаев оказывало влияние на жизнеспособность микрорастений пшеницы на этапе адаптации к нестерильным условиям. Однако полученные результаты носили противоречивый характер. Присутствие культуральной жидкости в почве в большей степени воздействовало на накопление массы растений, как надземной части, так и корневой системы. Применение ФКЖ *F. fomentarius* FF2 и *L. edodes* LE однозначно оказывало положительный эффект на все исследованные параметры роста растений пшеницы. Метаболиты *G. lucidum* GL независимо от концентрации снижали как выживаемость, так и последующий рост пшеницы. Не удалось обнаружить четкой зависимости между варьированием ростовых

показателей пшеницы и количеством внесенной в почву ФКЖ грибов. Различие в воздействии культуральной жидкости на жизнеспособность растений, вероятно, объясняется сложностью строения, неодинаковым составом и сочетанием грибных метаболитов, а также их действующими концентрациями у различных видов базидиомицетов.

В условиях прикорневой обработки пшеницы изменялось содержание полифенолов в растительной ткани. Свободные полифенолы в большей степени накапливались в надземной части (в 4,6–5,2 раза выше по сравнению с корнями). Доля свободных форм в общей структуре полифенолов существенно колебалась по вариантам опыта и в большей степени зависела от внесения ФКЖ грибов в почву. Корни более остро по сравнению с надземной частью реагировали на присутствие грибных метаболитов в зависимости от вида грибов. На фоне ФКЖ *G. lucidum* GL, с одной стороны, и *F. fomentarius* FF2 и *L. edodes* LE, с другой стороны, наблюдали разнонаправленное изменение содержания полифенолов.

На основании проведенных исследований сделан вывод о влиянии ФКЖ грибов на эффективность адаптации стерильных растений к почве – положительное для *F. fomentarius* FF2 и *L. edodes* LE, отрицательное для *G. lucidum* GL, отсутствие существенного влияния для *P. igniarius* PI1 и *G. applanatum* GA. Совокупность положительных эффектов в повышении ростовых показателей и уровня полифенолов, достигнутый при применении *F. fomentarius* FF2 и *L. edodes* LE, позволяет предположить, что метаболиты культуральной жидкости этих штаммов способны снижать окислительный стресс у пшеницы в переходный период – *in vitro* к *ex vitro*.

Для более объективной оценки перспективности использования метаболитов базидиальных грибов в качестве стресспротекторов при работе со стерильными растениями, необходимы дополнительные исследования биохимического состава культуральной жидкости, а также оптимизация способа применения к данным биологическим объектам.

Список литературы

1. Mayer N. A., Bianchi V. J., Feldberg N. P., Morini S. Advances in peach, nectarine and plum propagation. Revista Brasileira de Fruticultura. 2017;39(4):355. DOI: <https://doi.org/10.1590/0100-29452017355>
2. Шаяхметов И. Ф., Круглова Н. Н., Зайнутдинова Э. М. Повышение эффективности соматического эмбриогенеза яровой пшеницы в культуре *in vitro*. Итоги биологических исследований. Уфа: БашГУ, 2004. С. 56–60.

3. Arabi M. I. E., Al-Safadi B., Jawar M., Mir-Ali M. Enhancement of embryogenesis and plant regeneration from barley anther culture by low doses of gamma irradiation. In *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*. 2005;41(6):762–764. DOI: <https://doi.org/10.1079/IVP2005699>
4. Корнацкий С. А. Комплекс факторов, влияющих на жизнеспособность, рост и развитие микрорастений после культуры *in vitro*. Плодоводство и ягодоводство России. 1999;6:64–68.
5. Деменко В. И., Лебедев В. Г. Адаптация растений, полученных *in vitro*, к нестерильным условиям. Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2011;(1):60–70.
Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=16728686> EDN: OCBXTZ
6. Niedz R. P., Evens T. J. Regulating plant tissue growth by mineral nutrition. In *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*. 2007;43(4):370–381. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11627-007-9062-5>
7. 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;181(4):192–199. DOI: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-4-192-199> EDN: VPLHDD
8. Namanda S., Gibson R. W., Kirimi S. Sweetpotato seed systems in Uganda, Tanzania and Rwanda. *Journal of Sustainable Agriculture*. 2011;35(8):870–884. DOI: <https://doi.org/10.1080/10440046.2011.590572>
9. Ogero K. O., Gitonga N. M., Mwangi M., Ombori O., Ngugi M. A lowcost medium for sweet potato micropropagation. *African Crop Science Conference Proceedings*. 2011;10:57–63.
URL: <http://repository.must.ac.ke/handle/123456789/1196>
10. Акимова С. В., Раджабов А. К., Бухтин Д. А., Киркач В. В., Аладина О. Н., Деменко В. И., Белошапкина О. О. Адаптация к нестерильным условиям растений винограда укорененных *in vitro* на питательной среде, обогащенной кремнийорганическими соединениями. Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2019;(5):34–53. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=41535033> EDN: WBTOUQ
11. Loskutov I. G., Khlestkina E. K. Wheat, Barley, and Oat Breeding for Health Benefit Components in Grain. *Plants*. 2021;10(1):86. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants10010086>
12. Ma Y., Freitas H., Dias M. C. Strategies and prospects for biostimulants to alleviate abiotic stress in plants. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:1024243. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1024243>
13. Zagorskina N. V., Zubova M. Y., Nechaeva T. L., Kazantseva V. V., Goncharuk E. A., Katanskaya V. M., Baranova E. N., Aksenova M. A. Polyphenols in Plants: Structure, Biosynthesis, Abiotic Stress Regulation, and Practical Applications (Review). *International Journal of Molecular Sciences*. 2023;24(18):13874.
DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms241813874>
14. Курамшина З. М., Смирнова Ю. В. Влияние кадмия на накопление фенольных соединений в побегах *Triticum aestivum*, инокулированных эндофитными бактериями. *Universum: химия и биология*. 2019;3(57):11–13.
Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=37155418> EDN: ZALXCH
15. Yaseen S., Amjad S. F., Mansoor N., Kausar S., Shahid H., Alamri S. A. M., et al. Supplemental Effects of Biochar and Foliar Application of Ascorbic Acid on Physio-Biochemical Attributes of Barley (*Hordeum vulgare* L.) under Cadmium-Contaminated Soil. *Sustainability*. 2021;13(16):9128. DOI: <https://doi.org/10.3390/su13169128>
16. Han Z., Ahsan M., Adil M. F., Chen X., Nazir M. M., Shamsi I. H., Zeng F., Zhang G. Identification of the gene network modules highly associated with the synthesis of phenolics compounds in barley by transcriptome and metabolome analysis. *Food Chemistry*. 2020;323:126862. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.126862>
17. Шагина Н. А., Азимова Ф. Ш. Перспективы использования растительных флавоноидов в различных отраслях промышленности и в медицине. Научно-методический электронный журнал «Концепт». 2017;(Т31):1286–1290.
Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=29216307> EDN: YPIVXD
18. Rao S., Santhakumar A. B., Chinkwo K. A., Blanchard C. L. Investigation of phenolic compounds with antioxidant activity in barley and oats affected by variation in growing location. *Cereal Chemistry*. 2020;97(4):772–782.
DOI: <https://doi.org/10.1002/cche.10291>
19. Moreno-Camachoabc C. A., Montoya-Torresa J. R., Jaeglerbc A., Gondranc N. Sustainability metrics for real case applications of the supply chain network design problem: A systematic literature review. *Journal of Cleaner Production*. 2019;231:600–618. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2019.05.278>
20. Koza N. A., Adedayo A. A., Babalola O. O., Kappo A. P. Microorganisms in Plant Growth and Development: Roles in Abiotic Stress Tolerance and Secondary Metabolites Secretion. *Microorganisms*. 2022;10(7):1528.
DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms10081528>
21. Ma Z., Xu M., Wang Q., Wang F., Zheng H., Gu Z., et al. Development of an efficient strategy to improve extracellular polysaccharide production of *Ganoderma lucidum* using L-phenylalanine as an enhancer. *Frontiers in microbiology*. 2019;10:2306. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02306>
22. Lee W. Y., Park Y., Ahn J. K., Ka K. H., Park S. Y. Factors influencing the production of endopolysaccharide and exopolysaccharide from *Ganoderma applanatum*. *Enzyme and microbial technology*. 2007;40(2):249–254.
DOI: <https://doi.org/10.1016/j.enzmictec.2006.04.009>
23. Shi L., Tan Y., Sun Z., Ren A., Zhu J., Zhao M. Exogenous salicylic acid (SA) promotes the accumulation of biomass and flavonoid content in *Phellinus igniarius* (*Agaricomycetes*). *International Journal of Medicinal Mushrooms*. 2019;21(10):955–963. DOI: <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2019032557>
24. Xiang Q., Zhang H., Chen X., Hou S., Gu Y., Yu X., Zhao K., et al. Enhanced Effects of Iron on Mycelial Growth, Metabolism and In Vitro Antioxidant Activity of Polysaccharides from *Lentinula edodes*. *Bioengineering*. 2022;9(10):581.
DOI: <https://doi.org/10.3390/bioengineering9100581>

25. Бызова М. А., Ермошин А. А., Киселева И. С. Экстракты трутовых грибов уменьшают цитотоксичность ионов кадмия в *Hordeum*-тесте. Биомика. 2022;14(4):310–314. DOI: <https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmc.2022-30> EDN: BHLOQE

26. Кононова О. Е., Злобина Ю. А., Попыванов Д. В. Оценка ростостимулирующей активности базидиальных грибов. Методы и технологии в селекции растений и растениеводстве: мат.-лы X Междунар. научн.-практ. конф., посвящ. 300-летию Российской академии наук. Киров: ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока, 2023. С. 111–114. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=63868470&pff=1> EDN: RBGVVJ

27. Шуплецова О. Н., Товстик Е. В., Щенникова И. Н. Изменение содержания полифенолов в растениях ячменя на стрессовых почвенных фонах. Российская сельскохозяйственная наука. 2023;(6):15–19. DOI: <https://doi.org/10.31857/S2500262723060030> EDN: NNMCAD

References

1. Mayer N. A., Bianchi V. J., Feldberg N. P., Morini S. Advances in peach, nectarine and plum propagation. *Revista Brasileira de Fruticultura*. 2017;39(4):355. DOI: <https://doi.org/10.1590/0100-29452017355>
2. Shayakhmetov I. F., Kruglova N. N., Zaynutdinova E. M. Improving the efficiency of somatic embryogenesis of spring wheat in *in vitro* culture. Results of biological research. Ufa: *BashGU*, 2004. pp. 56–60.
3. Arabi M. I. E., Al-Safadi B., Jawar M., Mir-Ali M. Enhancement of embryogenesis and plant regeneration from barley anther culture by low doses of gamma irradiation. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*. 2005;41(6):762–764. DOI: <https://doi.org/10.1079/IVP2005699>
4. Kornatskiy S. A. Complex of factors affecting viability, growth, and development of microplants after *in vitro* culture. *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii* = Pomiculture and small fruits culture in Russia. 1999;6:64–68. (In Russ.).
5. Demenko V. I., Lebedev V. G. Adaptation of plants obtained *in vitro* to non-sterile conditions. *Izvestiya Timiryazevskoy sel'skokhozyaystvennoy akademii* = Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy. 2011;(1):60–70. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=16728686>
6. Niedz R. P., Evens T. J. Regulating plant tissue growth by mineral nutrition. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*. 2007;43(4):370–381. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11627-007-9062-5>
7. Shupletsova O. N., Ogorodnikova S. Yu., Nazarova Ya. I. Effects of nonspecific resistance in barley genotypes obtained by cell selection. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii* = Proceedings on applied botany, genetics and breeding. 2020;181(4):192–199. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-4-192-199>
8. Namanda S., Gibson R. W., Kirimi S. Sweetpotato seed systems in Uganda, Tanzania and Rwanda. *Journal of Sustainable Agriculture*. 2011;35(8):870–884. DOI: <https://doi.org/10.1080/10440046.2011.590572>
9. Ogero K. O., Gitonga N. M., Mwangi M., Ombori O., Ngugi M. A lowcost medium for sweet potato micropropagation. *African Crop Science Conference Proceedings*. 2011;10:57–63. URL: <http://repository.must.ac.ke/handle/123456789/1196>
10. Akimova S. V., Radzhabov A. K., Bukhtin D. A., Kirkach V. V., Aladina O. N., Demenko V. I., Beloshapkina O. O. Adaptation to non-sterile conditions of grape plants rooted *in vitro* in a nutrient media enriched by organosilicon compounds. *Izvestiya Timiryazevskoy sel'skokhozyaystvennoy akademii* = Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy. 2019;(5):34–53. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=41535033>
11. Loskutov I. G., Khlestkina E. K. Wheat, Barley, and Oat Breeding for Health Benefit Components in Grain. *Plants*. 2021;10(1):86. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants10010086>
12. Ma Y., Freitas H., Dias M. C. Strategies and prospects for biostimulants to alleviate abiotic stress in plants. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:1024243. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1024243>
13. Zagorskina N. V., Zubova M. Y., Nechaeva T. L., Kazantseva V. V., Goncharuk E. A., Katanskaya V. M., Baranova E. N., Aksenova M. A. Polyphenols in Plants: Structure, Biosynthesis, Abiotic Stress Regulation, and Practical Applications (Review). *International Journal of Molecular Sciences*. 2023;24(18):13874. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms241813874>
14. Kuramshina Z. M., Smirnova Yu. V. Effect of cadmium on accumulation of phenol compounds in *Triticum aestivum* shoots, inoculated by endophytic bacteria. *Universum: khimiya i biologiya*. 2019;3(57):11–13. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=37155418>
15. Yaseen S., Amjad S. F., Mansoor N., Kausar S., Shahid H., Alamri S. A. M., et al. Supplemental Effects of Biochar and Foliar Application of Ascorbic Acid on Physio-Biochemical Attributes of Barley (*Hordeum vulgare* L.) under Cadmium-Contaminated Soil. *Sustainability*. 2021;13(16):9128. DOI: <https://doi.org/10.3390/su13169128>
16. Han Z., Ahsan M., Adil M. F., Chen X., Nazir M. M., Shamsi I. H., Zeng F., Zhang G. Identification of the gene network modules highly associated with the synthesis of phenolics compounds in barley by transcriptome and metabolome analysis. *Food Chemistry*. 2020;323:126862. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.126862>
17. Shagina N. A., Azimova F. Sh. Prospects for the use of plant flavonoids in various industries and in medicine. *Nauchno-metodicheskiy elektronnyy zhurnal «Kontsept»*. 2017;(T31):1286–1290. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=29216307>
18. Rao S., Santhakumar A. B., Chinkwo K. A., Blanchard C. L. Investigation of phenolic compounds with antioxidant activity in barley and oats affected by variation in growing location. *Cereal Chemistry*. 2020;97(4):772–782. DOI: <https://doi.org/10.1002/cche.10291>

19. Moreno-Camachoabc C. A., Montoya-Torresa J. R., Jaeglerbc A., Gondranc N. Sustainability metrics for real case applications of the supply chain network design problem: A systematic literature review. *Journal of Cleaner Production*. 2019;231:600–618. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2019.05.278>
20. Koza N. A., Adedayo A. A., Babalola O. O., Kappo A. P. Microorganisms in Plant Growth and Development: Roles in Abiotic Stress Tolerance and Secondary Metabolites Secretion. *Microorganisms*. 2022;10(7):1528. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms10081528>
21. Ma Z., Xu M., Wang Q., Wang F., Zheng H., Gu Z., et al. Development of an efficient strategy to improve extracellular polysaccharide production of *Ganoderma lucidum* using L-phenylalanine as an enhancer. *Frontiers in microbiology*. 2019;10:2306. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02306>
22. Lee W. Y., Park Y., Ahn J. K., Ka K. H., Park S. Y. Factors influencing the production of endopolysaccharide and exopolysaccharide from *Ganoderma applanatum*. *Enzyme and microbial technology*. 2007;40(2):249–254. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.enzmictec.2006.04.009>
23. Shi L., Tan Y., Sun Z., Ren A., Zhu J., Zhao M. Exogenous salicylic acid (SA) promotes the accumulation of biomass and flavonoid content in *Phellinus igniarius* (*Agaricomycetes*). *International Journal of Medicinal Mushrooms*. 2019;21(10):955–963. DOI: <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2019032557>
24. Xiang Q., Zhang H., Chen X., Hou S., Gu Y., Yu X., Zhao K., et al. Enhanced Effects of Iron on Mycelial Growth, Metabolism and In Vitro Antioxidant Activity of Polysaccharides from *Lentinula edodes*. *Bioengineering*. 2022;9(10):581. DOI: <https://doi.org/10.3390/bioengineering9100581>
25. Byzova M. A., Ermoshin A. A., Kiseleva I. S. Polypore fungus extracts reduce cytotoxicity of cadmium ions in the Hordeum test. *Biomika = Biomics*. 2022;14(4):310–314. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2022-30>
26. Kononova O. E., Zlobina Yu. A., Popyvanov D. V. Evaluation of the growth-stimulating activity of basidial fungi. Methods and technologies in plant breeding and crop production: Proceedings of the Xth International scientific-practical conf., dedicated to the 300th anniversary of the Russian Academy of Sciences. Kirov: FGBNU FANTs Severo-Vostoka, 2023. pp. 111–114. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=63868470&pf=1>
27. Shupletsova O. N., Tovstik E. V., Shchennikova I. N. Reaction of barley varieties on the content of polyphenols on stress soil backgrounds. *Rossiyskaya sel'skokhozyaystvennaya nauka*. 2023;(6):15–19. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.31857/S2500262723060030>

Сведения об авторах

✉ **Шуплецова Ольга Наумовна**, доктор биол. наук, доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории биотехнологических методов селекции сельскохозяйственных растений, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина, 166 а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4679-0717>, e-mail: olga.shuplecova@mail.ru

Товстик Евгения Владимировна, кандидат биол. наук, доцент, научный сотрудник лаборатории биотехнологических методов селекции сельскохозяйственных растений, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина, 166 а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1861-6076>

Попыванов Дмитрий Владимирович, кандидат биол. наук, заведующий лаборатории биотехнологических методов селекции сельскохозяйственных растений, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина, 166 а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4978-4542>

Information about the authors

✉ **Olga N. Shupletsova**, DSc in Biological Science, associate professor, leading researcher, the Laboratory of Biotechnological Methods of Agricultural Plant Breeding, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Lenin Str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4679-0717>, e-mail: olga.shuplecova@mail.ru

Evgeniya V. Tovstik, PhD in Biological Science, senior researcher, associate professor, researcher, the Laboratory of Biotechnological Methods of Agricultural Plant Breeding, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Lenin Str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1861-6076>

Dmitry V. Popyvanov, PhD in Biological Science, Head of the Laboratory of Biotechnological Methods of Agricultural Plant Breeding, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Lenin Str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4978-4542>

✉ – Для контактов / Corresponding author