



БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ BIOLOGICAL SCIENCES

УДК: 58.084.1

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ИСТОЧНИКОВ УГЛЕВОДНОГО ПИТАНИЯ НА РИЗОГЕНЕЗ МИКРОЧЕРЕНКОВ ЯГОДНЫХ КУЛЬТУР В УСЛОВИЯХ *IN VITRO*

INFLUENCE OF VARIOUS SOURCES OF CARBOHYDRATE NUTRITION ON RHIZOGENESIS OF MICROCROPS OF BERRY CROPS UNDER THE *IN VITRO* CONDITIONS

Ж.А. Бородаева¹, С.А. Муратова², С.В. Кулько¹, Л.А. Тохтарь¹
Zh.A. Borodaeva¹, S.A. Muratova², S.V. Kulko¹, L.A. Tokhtar¹

¹ Белгородский государственный национальный исследовательский университет,
Россия, 308015, г. Белгород, ул. Победы, 85

² Мичуринский государственный аграрный университет,
Россия, 393760, Тамбовская обл., г. Мичуринск, ул. Интернациональная, д. 101

Belgorod State National Research University, 85 Pobeda St, Belgorod, 308015, Russia
Michurinsky State Agrarian University, 101 Internatsionalnaya St, Michurinsk,
Tambov Region, 393760, Russia

E-mail: borodaeva@bsu.edu.ru

Аннотация

Представлены результаты опытов по изучению влияния различных источников углеводного питания на ризогенез микрочеренков ягодных культур: малины обыкновенной, жимолости, ежевики. Укоренение микрочеренков осуществляли на среде MS_{УК}, содержащей 1 мг/л ИМК с добавлением одного из углеводов: сахарозы, глюкозы, мальтозы или фруктозы – в концентрации 0.05 и 0.1 моль/л. Показано влияние источника углеводного питания и его концентрации на частоту укоренения, интенсивность корнеобразования, рост корней и побегов. Дана оценка общего развития укорененных микрорастений на средах с разными углеводами.

Abstract

The results of experiments on the influence of various sources of carbohydrate nutrition on the rhizogenesis of microcrops of berry crops are presented: raspberry, honeysuckle, blackberry. Rooting of the microcrops was carried out on the MS rooting medium containing 1 mg/l IMK with the addition one of the carbohydrates: sucrose, glucose, maltose or fructose at a concentration of 0.05 and 0.1 mol/l. The article shows the influence of the source of carbohydrate nutrition and its concentration on the frequency of rooting, the intensity of root formation, the growth of roots and shoots. The article gives the estimation of the general development of rooted micro-plants on media with different carbohydrates. The influence of the source of carbohydrate nutrition and its concentration on the frequency of rooting, the intensity of root formation, the growth of roots and shoots was shown. The estimation of the general development of rooted micro-plants on media with different carbohydrates is given.

Ключевые слова: ягодные культуры, клональное микроразмножение, питательные среды, углеводы.

Keywords: berry crops, clonal micropropagation, nutrient media, carbohydrates.



Введение

В настоящее время значительно возрос интерес к разработке способов эффективного воспроизводства растений *in vitro*. Кроме таких очевидных преимуществ как миниатюризация процесса и возможность получения безвирусного посадочного материала (в сочетании с термо- и хемотерапией), клональное микроразмножение растений позволяет получать большое количество генетически однородного материала в достаточно короткие сроки, что делает его практически незаменимым способом воспроизводства перспективных, в том числе новых, гибридных форм растений, имеющих особо ценные характеристики по отношению к исходным сортам [Высоцкий, 1986; Бутенко, 1999; Эрст и др., 2008; Муратова и др., 2010; Ашуров и др., 2009; Молканова и др., 2016; Tokhtar et al., 2016].

Основываясь на опубликованных данных, можно сделать вывод, что в ходе микроразмножения растений любой из факторов, будь то генетические особенности или недостатки питательной среды, может лимитировать развитие экспланта, вызвать его витрификацию или гибель [Муратова и др., 2010]. Для некоторых культур характерны исходно трудная укореняемость, низкая скорость роста побегов или же малый коэффициент размножения [Иванова и др., 2014]. В противовес этому другие культуры способны к быстрому размножению или же к размножению с последующим укоренением на безгормональной среде. Различия в потребностях различных культур на отдельных этапах микроразмножения могут быть столь велики, что возможность создания унифицированной методики не представляется возможной [Божидай, Кухарчик, 2014].

Вопросы укоренения *in vitro* и приживаемости *in vivo* тесно связаны между собой, потому что, как показывает практика, большие потери материала при переводе микрорастений в нестерильные условия могут быть связаны со слабым или аномальным развитием их корневой системы и неразвитостью листового аппарата.

Эффективность укоренения растений *in vitro* зависит от многих факторов, в том числе от концентрации и типа используемого экзогенного углерода. Углевод в питательной среде является источником энергии для культивируемых растений и основным осмотическим агентом.

Относительно универсальным рекомендуемым источником углеводного питания является сахароза в концентрации 20–40 г/л [Высоцкий, 1986; Бутенко, 1999; Муратова и др., 2008; Ашуров и др., 2009; Молканова и др., 2016].

Однако некоторые исследователи для ряда культур предлагают альтернативные источники углеводного питания в качестве более эффективного заменителя сахарозы [Эрст и др., 2008; Кутас и др., 2014; Муратова и др., 2012; Егорова, Ставцева, 2016; Mehwish, 2013].

Для большинства ягодных культур метод клонального микроразмножения разработан достаточно эффективно. Однако в связи с изменяющимся сортиментом и генотипическими особенностями культивирования *in vitro* уже разработанные технологии не всегда приемлемы и требуют постоянного совершенствования и корректировки. Такие культуры, как малина, жимолость, ежевика, активно культивируются *in vitro* и успешно поддаются размножению в лабораторных условиях, что опосредует необходимость опытного определения наилучших условий культивирования, особенно на критическом для многих растений этапе ризогенеза [Деменко и др., 2010; Коваленко и др., 2015; Ларская и др., 2016; Moncousin, 1991].

Разночтения в рекомендациях по составам предлагаемых питательных сред на разных этапах культивирования микрорастений делают актуальным вопрос об изучении влияния типа углеводного питания на эффективность роста и развития растений, в частности, на этапе ризогенеза. В связи с этим целью данного исследования стал поиск оптимального состава питательной среды на этапе ризогенеза при клональном размножении ягодных культур.



Материалы и методы исследований

Исследования выполнены на базе учебно-исследовательской лаборатории биотехнологии Мичуринского государственного аграрного университета в период с января по март 2017 г. Объектами исследований в опытах были микрочеренки культивируемых *in vitro* растений жимолости синей сорта 'Волхова', малины красной сорта 'Вольница', ежевики сорта 'Дирксен Торнлесс'.

Микропобеги растений ягодных культур, достигшие на среде размножения длины 1.5–2.0 см, были высажены на модифицированную питательную среду, приготовленную по прописи Мурасиге и Скуга [Murashige, Skoog, 1962]. На этапе укоренения микрочеренков концентрацию макросолей и мезоинозитола снижали вдвое, питательную среду дополняли глицином – 2 мг/л, пиридоксина *HCl* – 0.5 мг/л, никотиновой кислотой – 0.5 мг/л, тиамин *HCl* – 0.4 мг/л. В среду добавляли ИМК в концентрации 1.0 мг/л. В качестве углевода в питательную среду вносили сахарозу, глюкозу, мальтозу и фруктозу в двух концентрациях: 0.1 и 0.05 моль/л. *pH* питательной среды в процессе приготовления устанавливали в пределах 5.7–5.8 с помощью децинормального раствора *NaOH*. Всего было использовано 8 вариантов среды. Среда стерилизовали автоклавированием (1.2 атм., 20 мин.). Витамины и регулятор роста растений стерилизовали фильтрованием («Millipore» 0.22 μ m, France) и добавляли после автоклавирования.

Субкультивирование побегов осуществляли в широкогорлых конических колбах емкостью 250 мл со 100 мл среды. Колбы закрывали тонкой алюминиевой фольгой и герметизировали липкой лентой.

Культивирование растений осуществляли в специально оборудованной культуральной комнате при 16-часовом световом дне с освещенностью 2000–2500 люкс (люминесцентные лампы Osram L 36W Cool Daylight), температуре воздуха 24 \pm 2 °С и влажности воздуха 50–60%.

В опытах учитывали количество укоренившихся побегов в каждом варианте, число корней на укорененный побег. Замер длины и подсчет числа корней производили через две, четыре и шесть недель после высадки микрочеренков на питательную среду укоренения. Через два месяца культивирования после извлечения микрорастений из культуральных сосудов провели итоговый учет и измерили длину побегов.

Среднее число корней определяли, как отношение числа образовавшихся корней к числу побегов, образовавшихся, по крайней мере, один корень. Результаты обработали с помощью инструментов программного комплекса Excel с использованием *t*-критерия Стьюдента с достоверностью $p \leq 0.05$. Средние значения и ошибки выборочной средней определяли для каждой повторности эксперимента отдельно, затем определяли средние значения для всех повторностей эксперимента. На каждый вариант опыта брали по 25–30 эксплантов. Повторность опыта трехкратная.

Результаты и их обсуждение

Известно, что существует комплекс факторов, каждый из которых в отдельности и в сочетании с другими оказывает заметное влияние на размножение и рост растений *in vitro*. Углевод является одним из них. Поэтому изменяя углеводный состав питательной среды можно в значительной степени воздействовать на развитие микрорастений.

Как следует из анализа литературных данных, на этапе укоренения практикуется использование менее богатых по составу питательных сред. В таких случаях обычно минеральная основа основной среды размножения разбавляется в два

раза и концентрация сахарозы снижается до 1–2% [Катаева, Бутенко, 1983; Moncousin, 1991; Муратова и др., 2008; Деменко и др., 2010; Иванова и др., 2014]. В качестве углевода при клональном микроразмножении используется преимущественно сахароза.

В наших исследованиях мы изучали влияние альтернативных источников углеводного питания на эффективность ризогенеза ягодных культур. Опыты были проведены на культурах с разной способностью к укоренению микрочеренков *in vitro*: ежевике, малине обыкновенной и жимолости синей.

Поскольку исследования проводили с применением как моносахаридов (глюкозы и фруктозы), так и дисахаридов (сахарозы и мальтозы), количество добавляемого сахара рассчитали соответственно молярной массе веществ. Углеводы использовали в концентрациях 0.05 или 0.1 моль/л, соответственно это 34.2 или 17.1 г/л сахарозы и мальтозы и 9 или 18 г/л глюкозы и фруктозы.

Результаты наших исследований показывают, что малина требует достаточно продолжительного периода укоренения. Эффективность укоренения малины сорта Вольница через две недели культивирования в вариантах опыта с концентрацией углевода 0.1 моль/л составила 3.0–15.6%. Наибольшее количество корней образовалось на среде с фруктозой. Во всех вариантах с концентрацией сахаров равной 0.05 моль/л не наблюдали укорененных побегов. На фоне слабого ризогенеза имел место достаточно активный процесс каллусообразования. Наибольшее образование каллуса наблюдалось на среде с глюкозой при обеих концентрациях.

Максимальная эффективность укоренения микрочеренков малины на среде ризогенеза $MS_{УК}$ с 1 мг/л ИМК достигнута через два месяца культивирования. Изменение углеводного состава среды существенно повлияло на эффективность ризогенеза малины. Максимальная частота укоренения получена на средах с сахарозой и мальтозой (рис. 1). При этом повышенная концентрация сахара в питательной среде не снижала, а несколько повышала частоту ризогенеза микрочеренков малины: 60.3% укорененных микрочеренков на среде с 0.05 моль/л сахарозы и 76.2% на среде с 0.1 моль/л сахарозы; на средах с мальтозой соответственно 57.0 и 63.6%. Минимальное количество микрочеренков укоренилось на средах с глюкозой (43.9–48.3%). На средах с фруктозой частота укоренения была практически одинаковой при разных концентрациях углевода (рис. 1).

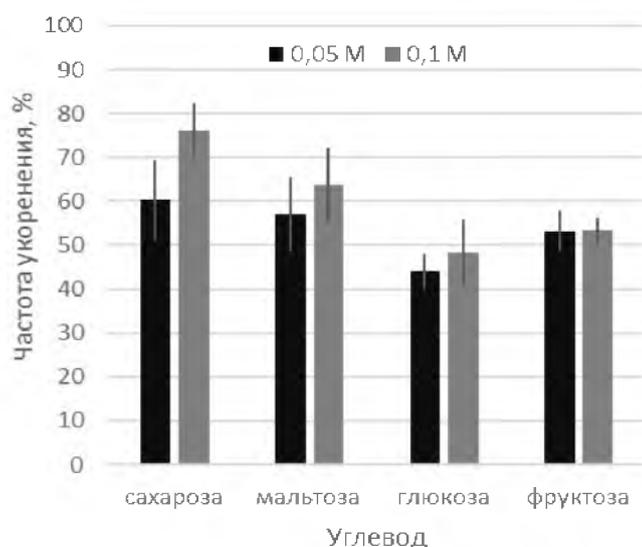


Рис. 1. Эффективность укоренения малины (сорт 'Вольница') на средах с разными углеводами (среда $MS_{УК}$ с 1 мг/л ИМК)

Fig. 1. Effectiveness of raspberry rooting ('Volnitsa variety') on media with different carbohydrates (MS rooting medium with 1 mg/l IMC)

Пониженная концентрация сахара в питательной среде способствовала образованию большего числа корней у микрорастений. Во всех случаях число корней на укорененный микрочеренок было большим при концентрации углевода 0.05 моль/л (рис. 2). Длина корней во всех вариантах опыта была примерно равной, за исключением сред, содержащих 0.1 моль/л глюкозы и фруктозы. На этих средах корни росли медленнее (рис. 3). Максимальный прирост побегов получен на среде с 0.05 моль/л сахарозы, минимальный – на среде с 0.1 моль/л мальтозы (рис. 4).

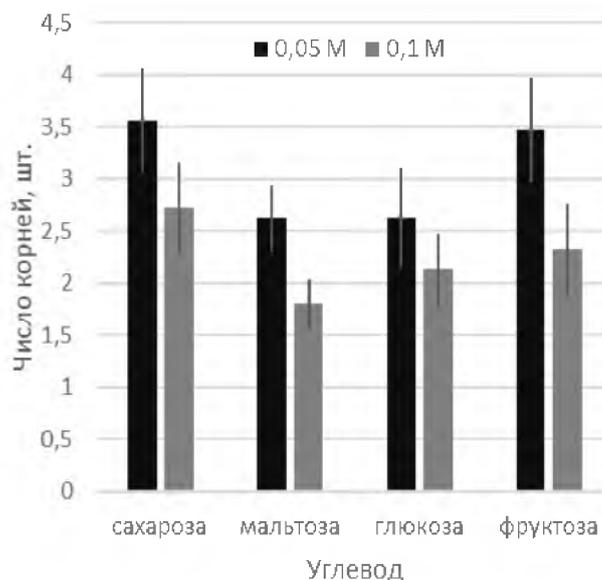


Рис. 2. Образование корней у микрочеренков малины (сорт ‘Вольница’) на средах с разными углеводами (среда MS_{УК} с 1 мг/л ИМК)
 Fig. 2. Root formation in raspberry microcrops (‘Volnitsa’ variety) on media with different carbohydrates (MS rooting medium with 1 mg/l IMC)

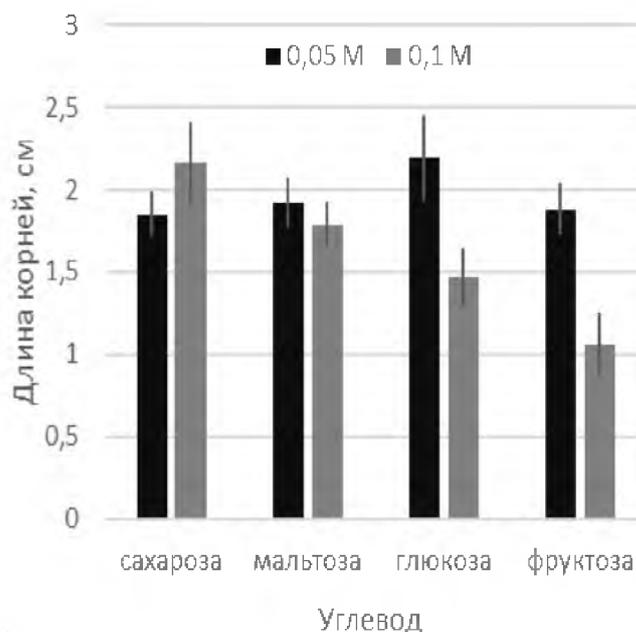


Рис. 3. Рост корней у микрочеренков малины (сорт ‘Вольница’) на средах с разными углеводами (среда MS_{УК} с 1 мг/л ИМК)
 Fig. 3. Root growth in raspberry microcrops (‘Volnitsa’s’ variety) on media with different carbohydrates (MS rooting medium with 1 mg/l IMC)

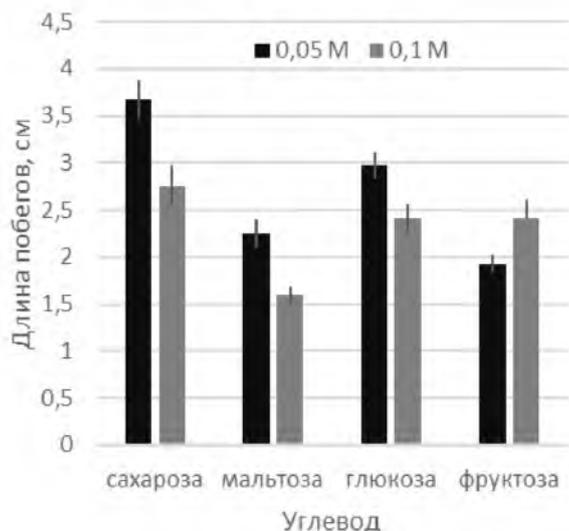


Рис. 4. Рост побегов малины (сорт 'Вольница') на средах с разными углеводами (среда $MS_{ук}$ с 1 мг/л ИМК)

Fig. 4. Growth of raspberry shoots ('Volnitsa's' variety) on media with different carbohydrates (MS rooting medium with 1 mg/l IMC)

Анализ полученных результатов показывает, что применение на этапе ризогенеза малины традиционно используемого углевода – сахарозы – вполне оправдано. На средах с другими сахарами показатели ризогенеза не превышали контрольных значений.

Частота ризогенеза микрочеренков жимолости через две недели культивирования была в диапазоне от 24,4 до 47,8%. Максимальная эффективность ризогенеза отмечена на среде с сахарозой в концентрации 0,05 моль/л и среде с глюкозой в концентрации 0,1 моль/л. Наименьшая частота укоренения микрочеренков получена на среде, содержащей фруктозу в концентрации 0,1 моль/л (рис. 5).

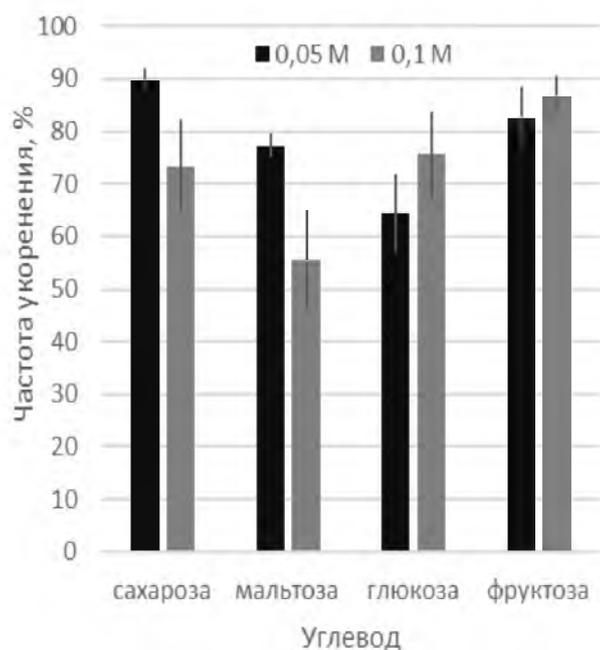


Рис. 5. Эффективность укоренения жимолости (сорт 'Волхова') на средах с разными углеводами (среда $MS_{ук}$ с 1 мг/л ИМК)

Fig. 5. Efficiency of rooting of honeysuckle ('Volkhov's' variety) on media with different carbohydrates (MS rooting medium with 1 mg/l IMC)

Через 6 недель культивирования на среде укоренения MS_{УК} с 1 мг/л ИМК частота укоренения микрочеренков жимолости сорта ‘Волхова’ была в диапазоне от 55.6 до 89.7%. Снижение концентрации сахарозы и мальтозы в питательной среде увеличивало число укорененных микрочеренков жимолости. Максимальная частота ризогенеза получена на среде с сахарозой в концентрации 0.05 моль/л, наименьшая – на среде, содержащей мальтозу в концентрации 0.1 моль/л. На средах с глюкозой частота укоренения была незначительно больше, чем на средах с концентрацией углевода 0.1 моль/л. На средах с фруктозой при полном и половинном содержании углевода эффективность укоренения была сходной. Таким образом, рекомендуемое на этапе ризогенеза снижение количества углевода в 1.5–2 раза по сравнению со средой размножения вполне правомерно для повышения частоты ризогенеза жимолости.

Изменение углеводного состава среды оказывало большое влияние на развитие корневой системы жимолости. Наиболее мощная корневая система с корешками второго и третьего порядка сформировалась при повышенном содержании сахара в среде. Максимальные показатели среднего числа корней на укорененный микрочеренок достигнуты на среде укоренения, содержащей 0.1 моль/л мальтозы (34.2 г/л). Наименьшая интенсивность корнеобразования отмечена на среде, содержащей 0.05 моль/л глюкозы (рис. 6).

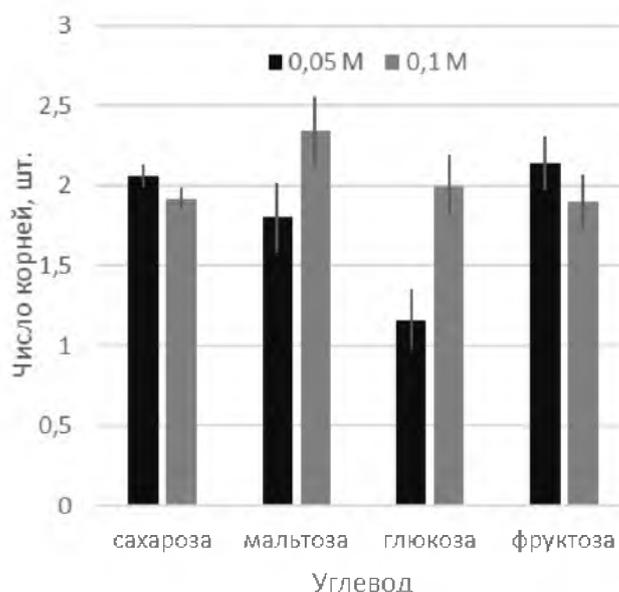


Рис. 6. Образование корней у микрочеренков жимолости (сорт ‘Волхова’) на средах с разными углеводами (среда MS_{УК} с 1 мг/л ИМК)
 Fig. 6. Root formation in microcrops of honeysuckle (‘Volkhov's’ variety) on media with different carbohydrates (MS rooting medium with 1 mg/l IMC)

В результате анализа скорости роста корней жимолости выявлена существенная зависимость этого показателя от концентрации источника углевода в питательной среде. При меньшей концентрации сахарозы и мальтозы в питательной среде (0.05 моль/л) корни микрорастений были в два раза и более короче, чем при концентрации углевода равной 0.1 моль/л (рис. 7, 9в, 9г, 10в, 10г). На средах с глюкозой и фруктозой разница была менее существенна (рис. 7, 11в, 11г, 12в, 12г). В результате полученных данных можно сделать вывод, что углеводы стимулируют рост корней жимолости. Во всех вариантах опыта, в отличие от, на микрочеренках жимолости, каллус не образовывался.

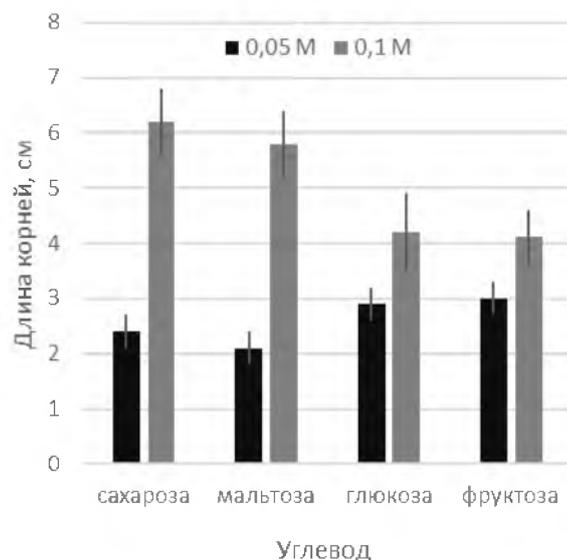


Рис. 7. Рост корней у микрочеренков жимолости (сорт 'Волхова') на средах с разными углеводами (среда $MS_{УК}$ с 1 мг/л ИМК)

Fig. 7. Root growth in microcrops of honeysuckle ('Volkhov's variety') on media with different carbohydrates (MS rooting medium 1 mg/l IMC)

Подобная закономерность прослеживалась и при анализе скорости роста побегов жимолости (рис. 8). Самые длинные побеги получены на среде со стандартным содержанием сахарозы (0.1 моль/л). Растения на этой среде были с крупными темно-зелеными листьями и значительно превосходили в своем развитии растения, полученные на среде с половинной концентрацией сахарозы (рис. 9а, 9б). Более развитые побеги с большим диаметром листовых пластинок получили и при культивации на средах со стандартной концентрацией глюкозы и фруктозы (рис. 11а, 12а). Микрорастения жимолости лучше развивались на средах с сахарозой и фруктозой (см. рис. 9, 12) по сравнению со средами, содержащими глюкозу и мальтозу (рис. 10, 11).

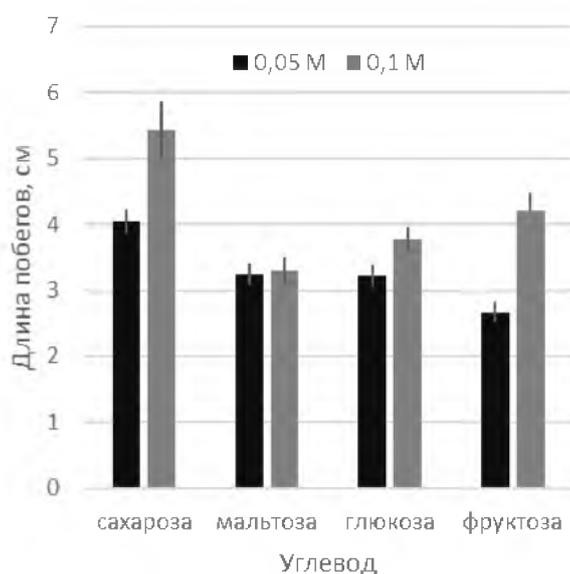


Рис. 8. Рост побегов жимолости (сорт 'Волхова') на средах с разными углеводами (среда $MS_{УК}$ с 1 мг/л ИМК)

Fig. 8. Growth of honeysuckle shoots ('Volkhov's variety') on media with different carbohydrates (MS rooting medium with 1 mg/l IMC)



а)



б)



в)



г)

Рис. 9. Культивирование жимолости (сорт 'Волхова') на среде MSYK (1 мг/л ИМК) с сахарозой: а) рост и развитие побегов при 0.1 моль/л сахарозы; б) рост и развитие побегов при 0.05 моль/л сахарозы; в) рост и развитие корней при 0.1 моль/л сахарозы; г) рост и развитие корней при 0.05 моль/л сахарозы

Fig. 9. Cultivation of honeysuckle ('Volkhov's' variety) on MS rooting medium (1 mg/l IMC) with sucrose: a) growth and development of shoots at 0.1 mole/l sucrose; b) growth and development of shoots at 0.05 mol/l sucrose; c) root growth and development at 0.1 mol/l sucrose; d) root growth and development at 0.05 mol/l sucrose

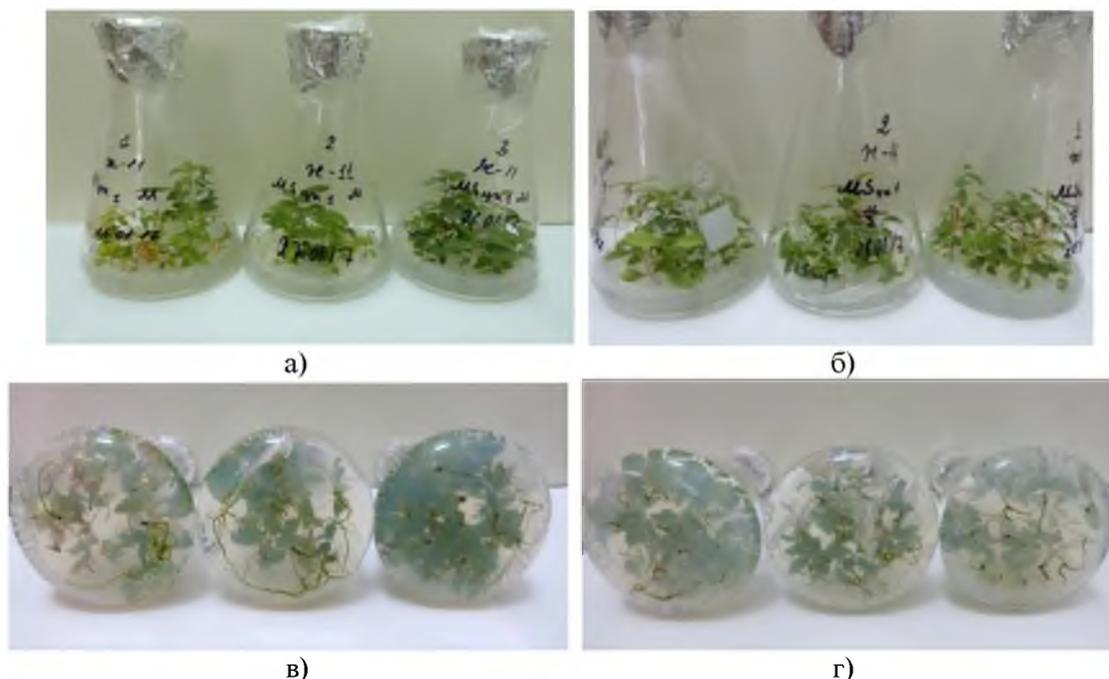


Рис. 10. Культивирование жимолости (сорт Волхова) на среде $MS_{УК}$ (1 мг/л ИМК) с мальтозой: а) рост и развитие побегов при 0.1 моль/л мальтозы; б) рост и развитие побегов при 0.05 моль/л мальтозы; в) рост и развитие корней при 0.1 моль/л мальтозы; г) рост и развитие корней при 0.05 моль/л мальтозы

Fig. 10. Cultivation of honeysuckle (Volkhov's variety) on $MS_{УК}$ rooting medium (1 mg/l IMC) with maltose: a) growth and development of shoots at 0.1 mol/l maltose; b) growth and development of shoots at 0.05 mol/l maltose; c) root growth and development at 0.1 mol/l maltose; d) root growth and development at 0.05 mol/l maltose

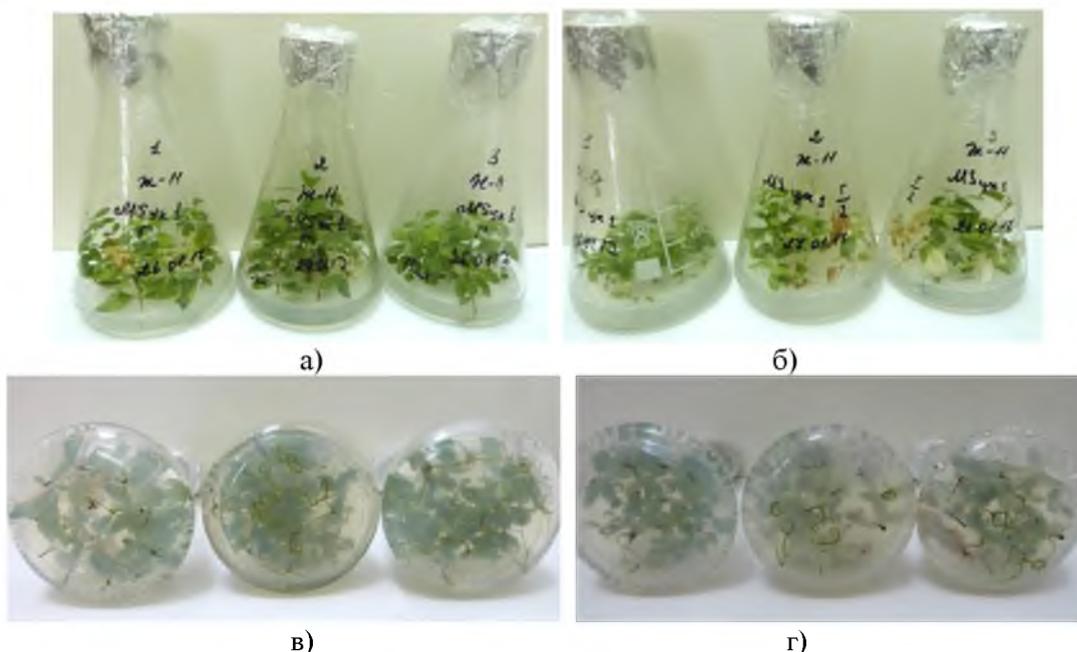
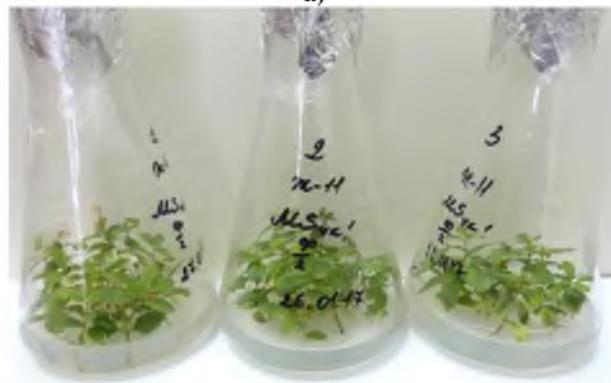


Рис. 11. Культивирование жимолости (сорт Волхова) на среде $MS_{УК}$ (1 мг/л ИМК) с глюкозой: а) рост и развитие побегов при 0.1 моль/л глюкозы; б) рост и развитие побегов при 0.05 моль/л глюкозы; в) рост и развитие корней при 0.1 моль/л глюкозы; г) рост и развитие корней при 0.05 моль/л глюкозы

Fig. 11. Cultivation of honeysuckle (Volkhov's variety) on $MS_{УК}$ rooting medium (1 mg/l IMC) with glucose: a) growth and development of shoots at 0.1 mol/l glucose; b) growth and development of shoots at 0.05 mol/l glucose; c) root growth and development at 0.1 mol/l glucose; d) root growth and development at 0.05 mol/l glucose



а)



б)



в)



г)

Рис. 12. Культивирование жимолости (сорт Волхова) на среде $MS_{УК}$ (1 мг/л ИМК) с фруктозой: а) рост и развитие побегов в среде с 0.1 моль/л фруктозы; б) рост и развитие побегов при 0.05 моль/л фруктозы; в) рост и развитие корней при 0.1 моль/л фруктозы; г) рост и развитие корней при 0.05 моль/л фруктозы

Fig. 12. Cultivation of honeysuckle (Volkhov's variety) on $MS_{УК}$ rooting medium (1 mg/l IMC) with fructose: a) growth and development of shoots at 0.1 mol/l fructose; b) growth and development of shoots at 0.05 mol/l fructose; c) root growth and development at 0.1 mol/l fructose; d) root growth and development at 0.05 mol/l fructose

При укоренении микрочеренков ежевики сорта Дирксен Торнлесс итоговая частота укоренения составила от 87,5 до 100% во всех вариантах опыта. При этом прослеживались следующие закономерности.

1. Наибольшее число корней на укорененный микрочеренок получено на средах с сахарозой и мальтозой при концентрации углевода 0,05 моль/л (рис. 13).

2. Как и у жимолости, корни быстрее росли при повышенной концентрации углевода, исключение составляли среды с фруктозой: у растений, культивированных на них, разница в длине корней была незначительна (рис. 14).

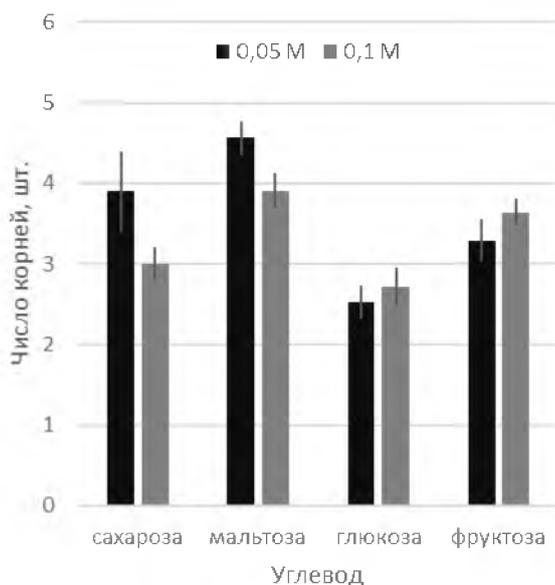


Рис. 13. Образование корней у микрочеренков ежевики (сорт Дирксен Торнлесс) на средах с разными углеводами (среда $MS_{ук}$ с 1 мг/л ИМК)

Fig. 13. Root formation in blackberry microcrops ('Dirksen Tornless' variety) on media with different carbohydrates ($MS_{rooting}$ medium with 1 mg / l IMC)

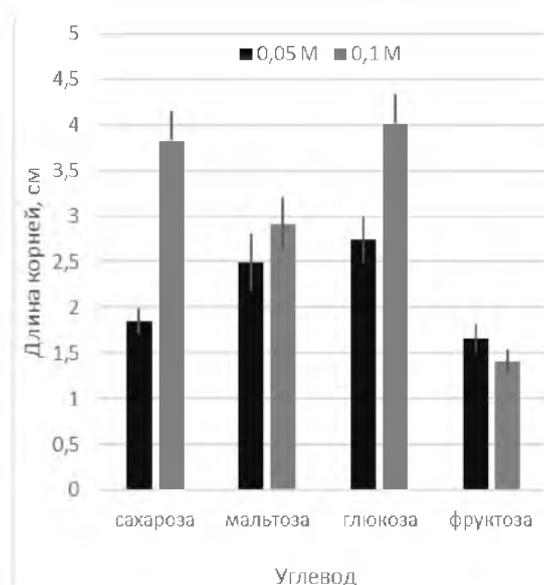


Рис. 14. Рост корней у микрочеренков ежевики (сорт Дирксен Торнлесс) на средах с разными углеводами (среда $MS_{ук}$ 1 ИМК)

Fig. 14. Root formation in blackberry microcrops (Dirksen Tornless variety) on media with different carbohydrates ($MS_{rooting}$ medium with 1 mg / l IMC)



Выводы

Различные виды и сорта культурных растений существенно отличаются по способности к образованию корней *in vitro* и по реакции на изменение типа и концентрации источника углеродного питания.

Изменение углеводного состава среды существенно влияет на эффективность ризогенеза малины. Максимальная частота укоренения достигается на средах с сахарозой и мальтозой. Повышенная концентрация сахара в питательной среде укоренения (0.1 моль/л) на 10–15% повышает частоту ризогенеза микрочеренков малины. При этом пониженная концентрация углевода в питательной среде способствует образованию большего числа корней у укорененных микрорастений. Число корней на укорененный микрочеренок малины возрастает при снижении концентрации углевода до 0.05 моль/л в 1.2–1.5 раза.

Частота укоренения микрочеренков жимолости (сорт Волхова) находится в диапазоне от 55.6 до 89.7%. Изменение углеводного состава среды существенно влияет на развитие корневой системы жимолости. Снижение концентрации сахарозы и мальтозы в питательной среде повышает количество укорененных микрочеренков жимолости, при этом лучшее развитие корневой системы и побегов достигается на средах с концентрацией углевода 0.1 моль/л.

Максимальная эффективность ризогенеза достигается при культивации на среде с сахарозой в концентрации 0.05 моль/л (17.1 г/л).

Максимальное число корней на укорененный микрочеренок образуется на среде, содержащей 0.1 моль/л мальтозы (34.2 г/л).

Углеводы стимулируют рост корней и побегов жимолости. При меньшей концентрации сахарозы и мальтозы в питательной среде (0.05 моль/л) корни микрорастений в два раза и более короче, чем при концентрации углевода, равной 0.1 моль/л. На средах с глюкозой и фруктозой разница менее существенна. Более развитые побеги с большим диаметром листовых пластинок формируются при концентрации сахарозы, глюкозы и фруктозы 0.1 моль/л.

Микрорастения жимолости лучше развивались на средах с сахарозой и фруктозой, по сравнению со средами, содержащими глюкозу и мальтозу.

Эффективность укоренения микрочеренков ежевики сорта 'Дирксен Торнлесс' оказалась относительно высокой на средах, содержащих все использованные в опытах источники углеводов, и находилась в пределах 87.5–100%. При этом наибольшее число корней на укорененный микрочеренок образовалось на средах с сахарозой и мальтозой при концентрации углевода 0.05 моль/л. Меньше корней большей длины формируется при концентрации углевода 0.1 моль/л.

Список литературы References

1. Ашуров С.Х., Нематуллоев З.С., Азимов М.Л., Алиев К.А. 2009. Особенности роста и микроклубнеобразования гибридов картофеля в условиях *in vitro*. Вестник Таджикского государственного университета права, бизнеса и политики. Серия гуманитарных наук, 1: 100–108.

Ashurov S.H., Nematulloev Z.S., Azimov M.L., Aliev K.A., 2009. Specific features of growth and microtuber formation of potato hybrids under *in vitro* conditions. Vestnik Tadjikskogo gosudarstvennogo universiteta prava, biznesa i politiki. Serija gumanitarnyh nauk, 1: 100–108. (in Russian)

2. Березина Е.В., Носкова Ю.С., Агеева М.Н., Брилкина А.А., Веселов А.П. 2014. Морфологические особенности и синтез фенольных соединений и аскорбата микрорастениями клюквы крупноплодной при выращивании на питательных средах с разным минеральным,



углеводным и гормональным составом. *Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского*, 4 (1): 202–209.

Berezina E.V., Noskova Ju.S., Ageeva M.N., Brilkina A.A., Veselov A.P. 2014. Morphological features and synthesis of phenolic compounds and ascorbate by microplants of large-billed cranberries when grown on nutrient media with different mineral, carbohydrate and hormonal composition. *Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod*, 4 (1): 202–209. (in Russian)

3. Божидай Т.Н., Кухарчик Н.В. 2014. Укоренение *in vitro* и *ex vitro* голубики сорта Duke. В кн.: Опыт и перспективы возделывания голубики на территории Беларуси и сопредельных стран. Материалы международной научно-практической конференции. Минск: 15–21.

Bozhidaj T.N., Kuharchik N.V. 2014. Rooting *in vitro* and *ex vitro* of blueberry Duke. In: Опыт і перспектывы воздзелыванія голубікі на тэрыторыі Беларусі і суседніх краін [Experience and prospects for the cultivation of blueberries on the territory of Belarus and neighboring countries]. Materials of the International Scientific and Practical Conference. Minsk: 15–21. (in Russian)

4. Бутенко Р.Г. 1999. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнология на их основе. М., 160.

Butenko R.G. 1999. Biologija kletok vysshih rastenij *in vitro* i biotehnologija na ih osnove [Biology of cells of higher plants in vitro and biotechnology based on them]. Moscow, 160. (in Russian)

5. Высоцкий В.А. 1986. Клональное микроразмножение растений. Культура клеток растений и биотехнология. М.: 91–102.

Vysockij V.A. 1986. Klonal'noe mikrorazmnozhenie rastenij. Kul'tura kletok rastenij i biotehnologija [Clonal micropropagation of plants. Plant cell culture and biotechnology]. Moscow: 91–102. (in Russian)

6. Деменко В.И., Шестибратов К.А., Лебедев В.Г. 2010. Укоренение – ключевой этап размножения растений *in vitro*. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*, (1): 73–85.

Demenko V.I., Shestibratov K.A., Lebedev V.G. 2010. Rooting is the key stage in plant propagation *in vitro*. *Izvestija Timirjazevskoj sel'skohozjajstvennoj akademii*, (1): 73–85. (in Russian)

7. Егорова Н.А., Ставцева И.В. 2016. Микроразмножение сортов эфиромасличной розы в культуре *in vitro*. *Вестник удмуртского университета. Биология. Науки о земле*, 26 (2): 45–52.

Egorova N.A., Stavceva I.V. 2016. Micropropagation of varieties of essential oil in culture *in vitro*. *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*, 26 (2): 45–52. (in Russian)

8. Иванова Н.Н., Митрофанова И.В., Митрофанова О.В. 2014. Методические основы клонального микроразмножения некоторых декоративных культур. В кн.: Сборник научных трудов ГНБС. Т. 138. Ялта: 57–101.

Ivanova N.N., Mitrofanova I.V., Mitrofanova O.V. 2014. Methodological foundations of clonal micropropagation of some ornamental cultures. In: Sbornik nauchnyh trudov GNBS [Works of the State Nikitsky Botanical Garden]. Vol. 138: 57–101. (in Russian)

9. Катаева Н.В., Бутенко Р.Г. 1983. Клональное микроразмножение растений. М., 96.

Kataeva N.V., Butenko R.G. 1983. Klonal'noe mikrorazmnozhenie rastenij [Clonal micropropagation of plants]. Moscow, 96. (in Russian)

10. Коваленко Н.Н., Поливар Н.В., Тыщенко Е.Л. 2015. Размножение жимолости съедобной в культуре *in vitro*. В кн.: Хранение и использование генетических ресурсов садовых и овощных культур. Сборник тезисов докладов и сообщений Международной научно-практической конференции. Крымск–Краснодар: 137–139.

Kovalenko N.N., Polivara N.V., Tyshhenko E.L. 2015. Reproduction of honeysuckle edible in culture *in vitro*. In: Hranenie i ispol'zovanie geneticheskikh resursov sadovyh i ovoshhnyh kul'tur [Storage and use of genetic resources of garden and vegetable crops]. The collection of abstracts of reports and reports of the International scientific and practical conference. Krymsk-Krasnodar: 137–139. (in Russian)

11. Кутас Е.Н., Веевник А.А., Титок В.В. 2014. Регенерация интродуцированных сортов *Vaccinium corymbosum* L. на различных модификациях питательных сред. В кн.: Опыт и перспективы возделывания голубики на территории Беларуси и сопредельных стран. Материалы Международной научно-практической конференции. Минск: 57–61.



Kutas E.N., Veevnik A.A., Titok V.V. 2014. Regeneration of introduced varieties *Vaccinium corymbosum* L. on various modifications of nutrient media. *In: Opyt i perspektivy vozdeleyvaniya golubiki na territorii Belarusi i sopredel'nyh stran* [Experience and perspectives of blueberry cultivation on the territory of Belarus and neighboring countries]. Materials of the International Scientific and Practical Conference. Minsk: 57–61. (in Russian)

12. Ларская И.А., Трофимова О.И., Горшкова Т.А. 2016. Ризогенез в культуре *in vitro* и влияние на этот процесс регуляторов углеводной природы. *В кн.: Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира. Материалы VII Международной научно-практической конференции.* Ялта: 276–277.

Larskaja I.A., Trofimova O.I., Gorshkova T.A. 2016. Risogenesis in culture *in vitro* and the influence of regulators of carbohydrate nature on this process. *In: Biotehnologija kak instrument sohraneniya bioraznoobrazija rastitel'nogo mira* [Biotechnology as a tool for conserving plant biodiversity]. Materials of the VII International Scientific and Practical Conference. Yalta: 276–277. (in Russian)

13. Молканова О.И., Коновалова Л.Н., Стахеева Т.С. 2016. Особенности размножения и сохранения коллекции ценных и редких видов растений в условиях *in vitro*. *В кн.: Сборник научных трудов ГНБС.* Т. 120. Ялта: 17–23.

Molkanova O.I., Konovalova L.N., Staheeva T.S. 2016. Features of reproduction and conservation of a collection of valuable and rare plant species in *in vitro* conditions. *In: Sbornik nauchnyh trudov GNBS* [Works of the State Nikitsky Botanical Garden]. Vol. 120: 17–23. (in Russian)

14. Муратова С.А., Шорников Д.Г., Янковская М.Б. 2008. Размножение садовых культур *in vitro*. Мичуринск – наукоград РФ, 68.

Muratova S.A., Shornikov D.G., Jankovskaja M.B. 2008. Reproduction of garden crops *in vitro*. Michurinsk – naukoograd RF, 68. (in Russian)

15. Муратова С.А., Шорников Д.Г., Янковская М.Б., Папихин Р.В. 2010. Совершенствование метода клонального микроразмножения актинидии и лимонника китайского. *Современное садоводство*, (1): 96–100.

Muratova S.A., Shornikov D.G., Jankovskaja M.B., Papihin R.V. 2010. Improving the method of clonal micropropagation of actinidia and magnolia vine. *Contemporary Horticulture*, (1): 96–100. (in Russian)

16. Муратова С.А., Папихин Р.В., Янковская М.Б. 2012. Влияние различных углеводов на регенерацию, размножение и рост растений *in vitro*. *В кн.: Плодоводство и ягодоводство России.* Т. XXXI. Вып. 2. Москва: 86–94.

Muratova S.A., Jankovskaja M.B., Papihin R.V. 2012. Influence of various carbohydrates on regeneration, multiplication and growth of plants *in vitro*. *In: Plodovodstvo i jagodovodstvo Rossii* [Fruit and grapes breeding in Russia]. Vol. XXXI. Iss (2). Moscow: 86–94. (in Russian)

17. Эрст А.А., Вечернина Н.А. 2008. Размножение смородины золотистой *in vitro*. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*, (4): 10–14.

Erst A.A., Vechernina N.A. 2008. Reproduction of golden currant *in vitro*. *Bulletin of Altai State Agricultural University*, (4): 10–14. (in Russian)

18. Mehwish Yaseen, Touqeer Ahmad, Gaurav Sablok, Alvaro Standardi, Ishfaq Ahmad Hafiz. 2013. Review: role of carbon sources for *in vitro* plant growth and development. *Molecular Biology Reports*: 2837–2849.

19. Moncousin C. 1991. Rooting of microcuttings: general aspects. *Acta Horticulturae*, 289: 301–310.

20. Murashige T., Skoog F. 1962. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiology of Plant*, 15 (13): 473–497.

21. Tokhtar V.K., Doang Zh., Tokhtar L.A., Safronova G.I. 2016. *Momordica cochinchinensis* (Lour.) Spreng. (Cucurbitaceae) in culture *in vitro*. *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences*, 7 (6): 3243.