

**Кормовые культуры: физиология растений**

УДК 636.086.1:633.16:581.16:632.118.3

doi: 10.15389/agrobiology.2017.4.820rus

**ПРОЯВЛЕНИЕ ЭФФЕКТА ГОРМЕЗИСА У РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ (*Hordeum vulgare* L.) В КОНТРАСТНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ ПРИ  $\gamma$ -ОБЛУЧЕНИИ СЕМЯН\*****Р.С. ЧУРЮКИН, С.А. ГЕРАСЬКИН**

Выяснение механизмов адаптивных реакций организма на слабые внешние воздействия — одна из наиболее сложных и актуальных проблем современной биологии. К таким реакциям относится эффект гормезиса, представляющий собой стимулирующее действие умеренных доз стрессоров, существование которого при воздействии низкими дозами разнообразных физических и химических агентов многократно подтверждено на всех уровнях организации живой материи. Динамику роста и развития растений, выросших из  $\gamma$ -облученных семян ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур (сочетает высокий потенциал продуктивности — до 80 ц/га, устойчивость к засухе, хорошие фуражные и пивоваренные качества зерна, высокую устойчивость к полеганию, ряду опасных болезней), изучали в полевом эксперименте. Показано, что облучение семян существенно влияло на развитие растений в течение всего вегетационного периода. Сокращалась длительность начальных этапов онтогенеза, а фаза полной спелости наступала на 5-7 сут раньше, чем в контроле. Увеличивалась длина стеблей, масса 1000 зерен, число зерен в колосе, число продуктивных стеблей, масса соломы и колосьев. Зависимость значений хозяйственно ценных признаков от дозы  $\gamma$ -облучения семян статистически значимо лучше описывалась моделями, учитывающими гормезис. Влияние предпосевного облучения различалось в годы с контрастными погодными условиями. В засушливом 2014 году повышение урожая определялось увеличением числа продуктивных стеблей, а в оптимальных условиях 2015 года — ростом числа зерен в колосе. В 2016 году увеличение количества осадков в 2,5 раза относительно климатической нормы нивелировало стимулирующие эффекты. Полученные в настоящей работе результаты свидетельствуют о том, что предпосевное  $\gamma$ -облучение семян существенно влияет на развитие растений ячменя в течение всего вегетационного периода, изменяя структуру урожая. У растений из семян, облученных в стимулирующих дозах, статистически значимо увеличилось проявление хозяйственно ценных признаков при выращивании в контрастные по погодным условиям вегетационные сезоны. Конкретная реализация эффекта гормезиса зависит от условий, в которых происходило развитие растений.

**Ключевые слова:** ячмень, семена,  $\gamma$ -облучение, гормезис, стимуляция роста и развития, урожайность.

Выяснение механизмов адаптивных реакций организма на слабые внешние воздействия — одна из наиболее сложных и актуальных проблем современной биологии. К таким реакциям относится эффект гормезиса, представляющий собой стимулирующее действие умеренных доз стрессоров, существование которого многократно подтверждено на всех уровнях организации живой материи для разнообразных физических и химических агентов (1-3). Полученные в последние десятилетия экспериментальные данные показывают, что  $\gamma$ -облучение семян в стимулирующих дозах ведет к изменению генной экспрессии, количественной и качественной перестройке работы ферментных систем (4, 5), изменению концентраций фитогормонов (6), увеличению митотического индекса в корневых меристемах (7, 8), что обуславливает ускорение роста и развития растений на ранних этапах онтогенеза. Однако до настоящего времени отсутствует ясное понимание механизмов формирования стимулирующих эффектов. Более того, в полевых условиях на выраженность и саму возможность проявления гормезиса влияет множество факторов (3, 9, 10), оценка роли которых необходима для выяснения механизмов ответных реакций на низкодозовое облучение и его практического использования.

В наших исследованиях (11, 12) была проанализирована реакция

\* Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 14-14-00666).

разных сортов ячменя на  $\gamma$ -облучение семян в дозах 2-50 Гр и оценен диапазон, в котором наблюдается стимуляция развития растений на ранних этапах онтогенеза (10-20 Гр). Было показано (4, 12), что активность ряда ферментов, вовлеченных в метаболизм и антиоксидантную защиту в клетках, увеличивается в диапазоне доз 16-20 Гр, стимулирующих развитие проростков. В этой связи возникает вопрос: как полученное на ранних этапах онтогенеза преимущество реализуется в ходе дальнейшего развития растений и формирования урожая? Сохранение такого преимущества растениями до конца вегетационного периода зависит от многих факторов (9, 13). При этом часто неясно, каким образом формируются кратковременные и пролонгированные стимулирующие эффекты облучения.

Целью настоящей работы была оценка динамики роста и развития растений, выросших из  $\gamma$ -облученных семян ячменя, и выяснение роли условий произрастания в модификации этих процессов.

*Методика.* Эксперименты проводили в 2014-2016 годах. Объектом исследования служил яровой ячмень (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур (1-я репродукция). Семена облучали на  $\gamma$ -установке ГУР (Россия) 120 ( $^{60}\text{Co}$ ) в установленном ранее (11, 12) диапазоне стимулирующих доз — 16-20, а также дозами 8 и 50 Гр, мощность дозы 60 Гр/ч. Влажность семян ( $\approx 14\%$ ) соответствовала ГОСТу 12041-82 (13). Дозу излучения оценивали с помощью дозиметра ДКС-101 («Политехформ-М», Россия; паспортная относительная погрешность измерений 4%).

Семена высевали в день облучения (8.05.2014, 15.05.2015 и 8.05.2016) на опытном поле Всероссийского НИИ радиологии и агроэкологии. Растения выращивали на одном и том же участке на 20 делянках размером  $2 \times 3 \text{ м}^2$  и собирали с центральной части каждой делянки ( $1 \times 2 \text{ м}^2$ ); оставшаяся площадь служила первым защитным контуром. По периметру опытного участка была высажена защитная полоса растений ячменя шириной 50 см (второй защитный контур). Расстояние между делянками относительно соседних и относительно защитной полосы по периметру всего участка составляло 40 см. Делянки на экспериментальном участке в 2014 и 2016 годах выбирали рандомизированно, в 2015 году — упорядоченно. Использовали по 4 делянки на каждую дозу. Перед посевом облученных и контрольных семян вносили смесь удобрений согласно рекомендациям (10): 4 кг на  $225 \text{ м}^2$ , N,  $\text{P}_2\text{O}_5$ ,  $\text{K}_2\text{O}$  в соотношении 1:1,15:1,45. Гидролитическая кислотность, сумма обменных оснований, содержание обменного кальция и обменного магния составляло соответственно 4,92; 3,80; 2,87 и 0,52 мг-экв/100 г, гумуса — 1,63 %, подвижного фосфора и обменного калия — соответственно 24,3 и 66,9 мг/кг; pH = 4,10. Облученные и контрольные семена ячменя согласно рекомендациям (10) высевали в подготовленные бороздки глубиной 4-5 см, расположенные на расстоянии 5 см друг от друга. Прополку проводили по мере необходимости, но не реже одного раза в 14 сут. Урожай собирали в фазу полной спелости после 95-98, 103-106 и 99-100 сут вегетации соответственно в 2014, 2015 и 2016 году. Для каждой дозы анализировали не менее 400 растений.

Наступление фаз онтогенеза определяли, разделяя делянку на 24 участка по  $0,25 \text{ м}^2$ . Выбирали 10 участков, на которых определяли процентное соотношение растений, находящихся в той или иной фазе развития. Фаза онтогенеза считалась наступившей, если ее регистрировали не менее чем у 75 % растений. После достижения полной спелости растения убирали и оценивали следующие параметры: высота растений, число стеблей (кустистость), среднее число продуктивных стеблей на растение, число зерен в колосе, средняя масса соломы 100 растений, средняя масса коло-

сьев 100 растений и масса 1000 семян. Массу соломы, колосьев и семян определяли на аналитических весах OHAUS (США). Показатели качества урожая (содержание протеинов, клетчатки, жиров, сухого вещества и золы в зерне и соломе) учитывали с помощью ИК-анализатора Инфрапид-61 («Лаб-бор-МИМ», Венгрия). Погодные условия оценивали по данным метеостанции (г. Обнинск, синоптический индекс метеостанции WMO ID 27606) (14).

Статистическую обработку данных проводили в программах MS Excel, STATISTICA 6.0 («StatSoft Inc.», США), ORIGIN 6.0 («OriginLab Corp.», США), а также R ver. 3.2.1 («R Foundation», США). Для математического описания результатов использовали программную среду R (модели Brain-Cousens и Cedergreen-Ritz-Streibig, учитывающие возможность проявления гормезиса) (15). Выборки сравнивали с использованием критерия Mann-Whitney. Различия считали статистически значимыми при  $p < 0,05$ .

**Результаты.** Яровой сорт ячменя Нур, использованный нами в исследовании, сочетает высокий потенциал продуктивности (до 80 ц/га), устойчивость к засухе, хорошие фуражные и пивоваренные качества зерна, высокую устойчивость к полеганию, ряду опасных болезней. В 2014 году анализ распределения фаз онтогенеза растений во времени в зависимости от дозы предпосевного  $\gamma$ -облучения не проводили. В 2015 году фаза всходов была короче у семян, облученных дозами 16 и 20 Гр (табл. 1).

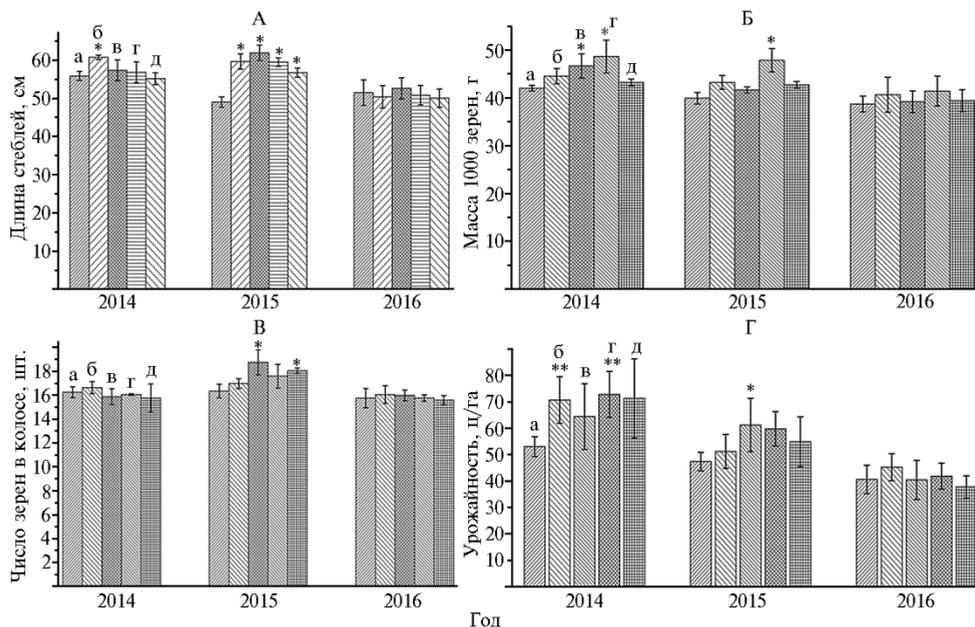
**1. Отклонения в длительности фаз онтогенеза (сут) относительно контроля в зависимости от дозы  $\gamma$ -облучения семян у ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур в годы с оптимальным и избыточным увлажнением (полевой опыт, Калужская обл.)**

Фаза онтогенеза	2015					2016				
	контроль	8 Гр	16 Гр	20 Гр	50 Гр	контроль	8 Гр	16 Гр	20 Гр	50 Гр
Всходы	8	0	-1	-2	-1	8	0	0	0	0
Кушение	15	-1	-1	-2	0	14	0	0	0	0
Выход в трубку	15	0	0	+1	0	15	0	-2	-2	0
Колошение	18	-1	0	+1	-1	17	0	0	0	0
Цветение	3	0	-1	-1	0	3	0	0	0	0
Молочная спелость	14	-1	-2	-1	0	12	0	0	0	0
Восковая спелость	15	0	0	-1	0	14	0	0	0	0
Полная спелость	18	0	0	-2	0	17	0	0	0	0
Полная спелость, сут	106	103	101	99	104	100	100	98	98	100

По-видимому, к более раннему появлению полноценных всходов привело ускорение развития корневой системы выросших из облученных семян растений, которое мы наблюдали в наших предыдущих исследованиях (4, 12). Необходимо отметить, что фаза всходов была короче и у растений, выросших из семян, облученных дозой 50 Гр, которая не относится к стимулирующим и не улучшает морфофизиологические показатели в лабораторных условиях (12). Быстрое прохождение фазы всходов у выросших из облученных семян растений обусловило более раннее наступление фаз кушения и выхода в трубку. Однако фаза колошения у всех растений наступила практически одновременно. За счет уменьшения времени прохождения фаз цветения, молочной, восковой и полной спелости у растений, выросших из семян, облученных дозой 20 Гр, и фаз цветения, молочной, восковой спелости у растений из семян, облученных дозой 16 Гр, полная спелость наступала соответственно на 7 и 5 сут раньше, чем в контроле. В литературе описаны подобные результаты (16), а также волнообразное проявление эффекта стимуляции в отношении длительности фаз онтогенеза (17, 18), когда растения в контроле и опыте к цветению сравнивались по фазе развития, но затем к стадии полной спелости снова отставали от них. В 2016 году облучение семян почти не повлияло на время прохождения основных фаз онтогенеза. Наблюдался лишь более ранний выход в трубку у

растений из облученных семян, что обусловило более быстрый переход к кущению. Однако на общем распределении этапов онтогенеза во времени это не сказалось. Отсутствие стимуляции по срокам прохождения фаз онтогенеза у выросших из облученных семян растений в 2016 году, по-видимому, связано с экстремально высоким количеством осадков.

В 2014 году длина стеблей у растений из семян, облученных дозой 8 Гр, статистически значимо (рис. 1, А) превышала контроль, причем эта группа растений характеризовалась наименьшей вариабельностью изучаемого параметра. В 2015 году длина была статистически значимо больше при облучении во всем диапазоне доз. В 2016 году увеличения длины продуктивных стеблей по сравнению с контролем у растений из облученных семян не наблюдали. Статистически значимое увеличение массы 1000 зерен обнаружили при облучении семян дозами 16 и 20 Гр в 2014 году и дозой 20 Гр — в 2015 год (см. рис. 1, Б). В 2016 году статистически значимых изменений массы 1000 зерен не зарегистрировали.



**Рис. 1.** Длина продуктивных стеблей (А), масса 1000 зерен (Б), число зерен в колосе (В) и урожайность (Г) у ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур в зависимости от дозы  $\gamma$ -облучения семян при дефиците осадков (2014 год), в оптимальных условиях (2015 год) и при избытке увлажнения (2016 год): а — контроль, б — 8 Гр, в — 16 Гр, г — 20 Гр, д — 50 Гр. На диаграммах указаны стандартные ошибки среднего (полевой опыт, Калужская обл.).

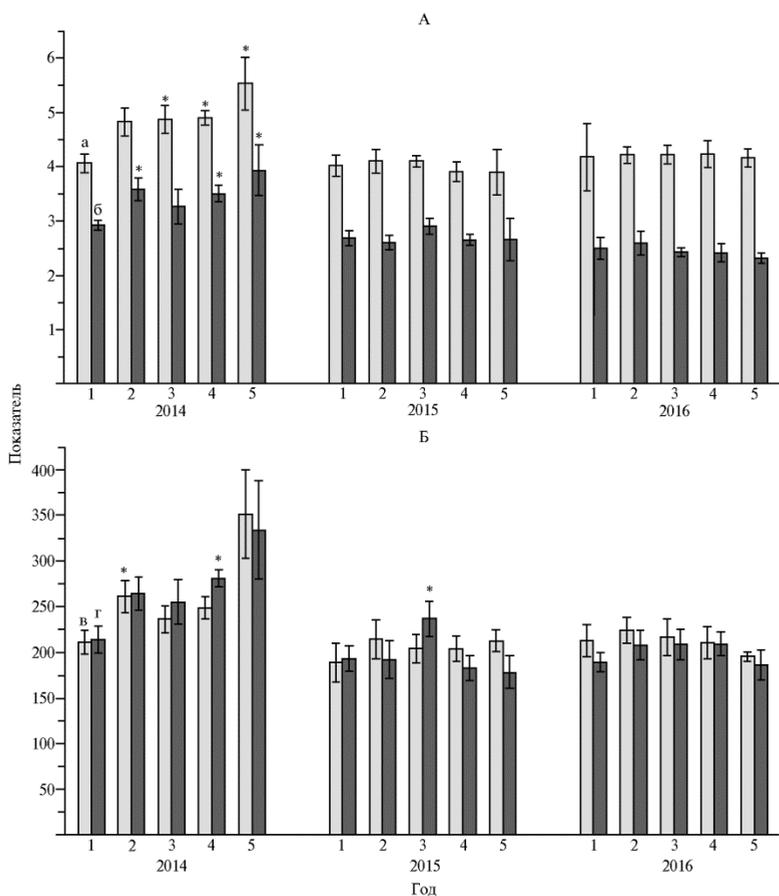
\*, \*\* Различия с контролем статистически значимы соответственно при  $p < 0,05$  и  $p < 0,15$ .

Хотя число зачатков семян в колосе контролируется генетически, число зерен в колосе сильно зависит от взаимодействия генотипа и окружающей среды (19). Особенно сильное влияние на этот элемент структуры урожая оказывают условия выращивания в зоне неустойчивого увлажнения (20). В 2014 и 2016 годах мы не выявили статистически значимых различий по числу зерен в колосе, но в 2015 году оно статистически значимо увеличилось под влиянием доз 16 и 50 Гр (см. рис. 1. В).

В 2014 году число стеблей у растений статистически значимо возросло при воздействии на семена дозами 16, 20 и 50 Гр (рис. 2, А), а число стеблей с колосьями на одном растении — в вариантах 8, 20 и 50 Гр. В 2015 и 2016 годах статистически значимых изменений по числу стеблей и стеблей с колосьями не выявили. Отношение числа продуктивных побегов

к общему числу побегов при облучении семян всеми исследованными дозами статистически значимо не изменялось. Следовательно, число продуктивных побегов увеличивалось или уменьшалось пропорционально общему числу побегов. Это согласуется с данными о том, что в большинстве случаев отношение числа продуктивных стеблей к общему числу стеблей постоянно для вида и не зависит от внешних факторов (21, 22). Однако необходимо отметить снижение соотношения между числом продуктивных побегов и общим числом побегов в 2016 году по сравнению с 2014 и 2015 годами.

В 2014 году с увеличением дозы облучения семян масса колосьев и соломы возрастала (см. рис. 2, Б), но статистически значимые различия наблюдались лишь при облучении дозами 8 (солома) и 20 Гр (колосья). В 2015 году отмечали увеличение массы колосьев при облучении дозой 16 Гр. Различия между массой соломы и колосьев в опыте и контроле в 2016 году не были статистически значимы.



**Рис. 2.** Число стеблей, шт. (а), число стеблей с колосьями, шт. (б) (вверху), масса соломы, г (в) и масса колосьев, г (д) (внизу) в зависимости от дозы  $\gamma$ -облучения семян у ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур при дефиците осадков (2014 год), в оптимальных условиях (2015 год) и при избытке увлажнения (2016 год): 1 — контроль, 2 — 8 Гр, 3 — 16 Гр, 4 — 20 Гр, 5 — 50 Гр (полевой опыт, Калужская обл.).

\* Различия с контролем статистически значимы при  $p < 0,05$ ; на диаграммах отмечены стандартные ошибки среднего.

Полученные результаты позволили оценить урожайность ярового ячменя (см. рис. 1, Г). В 2014 году этот показатель увеличился на 37, 34, 38 и 37 % у растений из семян, облученных дозами соответственно 8, 16, 20 и 50 Гр, в 2015 году — на 8, 29, 26 и 19 % при облучении теми же доза-

ми. Прирост урожая в 2014 году в вариантах 8 и 20 Гр, а также в 2015 году при облучении дозой 16 Гр был статистически значимым ( $p < 0,15$ ). Обнаруженная тенденция к увеличению урожайности свидетельствует о положительном влиянии предпосевного облучения семян на рост и развитие растений. На отсутствие положительного эффекта от предпосевного  $\gamma$ -облучения в 2016 году, по всей видимости, повлияло избыточное количество осадков (почти 3-кратное превышение нормы). Урожайность ярового ячменя в 2016 году оставила примерно 40 ц/га во всем диапазоне исследуемых доз, что обусловлено снижением показателей по основным элементам структуры урожая (масса 1000 семян, число зерен в колосе и число продуктивных стеблей) по сравнению с таковыми в 2014 и 2015 годах.

Влияя на метаболизм, облучение семян может вести к изменению содержания в растениях веществ, определяющих качество продукции. Многие исследователи в дополнение к увеличению урожая отмечали рост содержания сахара у сахарной свеклы, белка у зерновых, крахмала у картофеля, алкалоидов у лекарственных растений, витаминов у плодовых и овощных культур, каротиноидов у моркови, аскорбиновой кислоты у капусты и пр. (8, 16). Выполненный нами биохимический анализ не позволяет сделать вывод о качественном изменении состава зерна и соломы у растений из облученных семян (все изученные показатели находились в пределах нормы; данные не приведены).

Изменчивость погодных условий обуславливает примерно треть вариативности параметров урожая у сельскохозяйственных культур (23). Это подтверждает сравнение контрольных значений оцениваемых нами элементов структуры урожая в разные по погодным условиям годы (табл. 2). Поэтому погодные условия способны существенным образом модифицировать наблюдающийся на ранних стадиях онтогенеза эффект гормезиса вплоть до полной его элиминации (8, 13, 23, 24).

## 2. Структура урожая растений ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур, полученных из необлученных семян, по годам наблюдения (полевой опыт, Калужская обл.).

Показатель	2014	2015	2016
Длина стеблей, см	55,88±1,17	49,03±1,35*	51,49±3,32
Масса 1000 зерен, г	42,01±0,58	39,91±1,21	38,7±1,66*
Число зерен в колосе, шт.	16,24±0,45	16,34±0,57	15,57±0,81
Число стеблей, шт.	4,05±0,17	4,01±0,20	4,16±0,61
Число стеблей с колосьями, шт.	2,91±0,08	2,68±0,14	2,49±0,19*
Масса соломы, г	214,18±14,76	193,01±13,98	189,3±10,30
Масса колосьев, г	211,49±13,15	188,89±21,39	213±17,60
Урожайность, ц/га	50,01±3,77	47,34±3,52	40,56±5,40*

\* Различия по сравнению с показателями в 2014 году статистически значимы при  $p < 0,05$ .

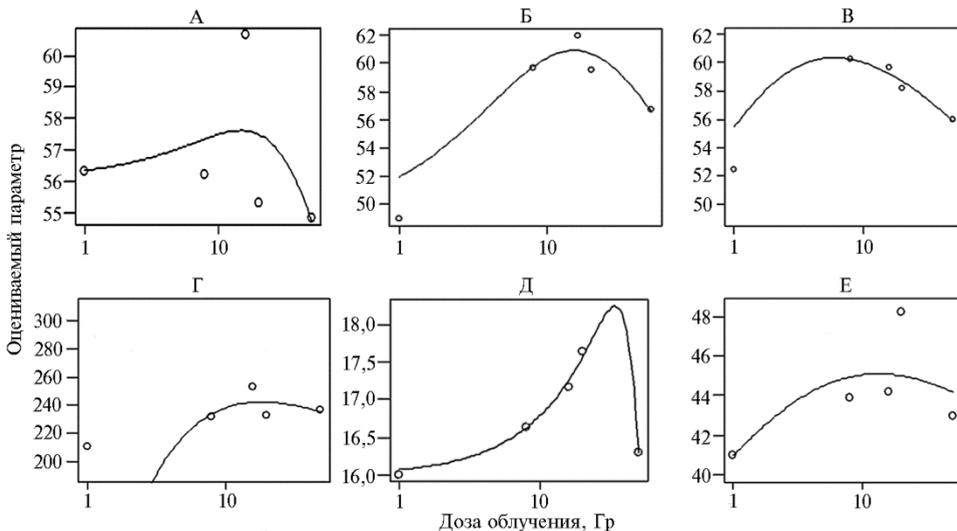
## 3. Погодные условия в период вегетации растений ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур в эксперименте по годам наблюдения (Калужская обл.).

Месяц	Сумма эффективных температур, °С			Количество осадков, мм			Гидротермический коэффициент Селянинова		
	2014	2015	2016	2014	2015	2016	2014	2015	2016
Май	423,3	347,7	339,6	19,1 (43)	70,2 (43)	117,3 (43)	0,45	2,01	3,45
Июнь	468,7	511,6	512	78,9 (77)	80 (77)	268,4 (77)	0,99	1,56	5,24
Июль	612,6	545,8	612,7	59 (80)	106,7 (80)	282,7 (80)	1,04	1,95	4,61
Август	302,7	470	294,9	8,2 (71)	50 (71)	94 (71)	0,91	1,06	3,18
Всего	1808,2	1875,1	1759,2	165,2 (271)	306,9 (271)	762,4 (271)	0,85	1,63	4,33

Примечание. Норма суммы эффективных температур для ярового ячменя в центральном районе Российской Федерации — 1200-1800 °С (24); в скобках указана норма выпавших осадков за месяц, мм (14). Сроки вегетации в 2014 году — 8 мая-14 августа; в 2015 году — 15 мая-28 августа; в 2016 году — 8 мая-15 августа.

Мы сравнили погодные условия вегетационных сезонов 2014-2016 годов и рассчитали значения гидротермического коэффициента Селянинова

(ГТК) (табл. 3):  $ГТК = r/0,1\sum T_a$ , где  $r$  — сумма осадков за период со среднесуточными температурами выше  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ , мм;  $\sum T_a$  — сумма эффективных температур за вегетационный период,  $^{\circ}\text{C}$  (25). Гидротермический коэффициент характеризует агроклиматические условия возделывания (25). Чем ниже ГТК, тем засушливее вегетационный период. Экстремально низкое количество осадков при оптимуме суммы эффективных температур обусловили очень низкий ГТК (0,45) в мае 2014 года. С учетом того, что наиболее сильное влияние погодных условий на результаты предпосевного облучения семян проявляется на начальных этапах онтогенеза (26), при недостаточном увлажнении в мае 2014 года облученные семена получили преимущество в росте и развитии, что сказалось на урожайности. В целом весь вегетационный период 2014 года ( $ГТК = 0,85$ ) оценивается как засушливый. В отличие от 2014 года в 2015 году май был дождливым ( $ГТК = 2,01$ , что указывает на избыточное увлажнение почвы). Высоким было значение ГТК и за весь период наблюдений в 2015 году, но в целом оно приближалось к норме. Несмотря на столь различающиеся погодные условия 2014 и 2015 годов, полученный из облученных семян урожай превосходил контрольные значения по ряду важных параметров (см. рис. 1, 2). ГТК за вегетационный период 2016 года достиг экстремально высокого значения — 4,33. Это стало результатом интенсивных и обильных дождей (превышение нормы осадков для центральной части РФ в 2,5 раза и значений 2014 года в 4,5 раза). Избыточные осадки на фоне достаточной суммы эффективных температур нивелировали стимулирующий эффект облучения семян.



**Рис. 3.** Аппроксимация результатов полевого эксперимента по выращиванию растений ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур из  $\gamma$ -облученных семян моделями Brain-Cousens и Cedergreen-Ritz-Streibig, учитывающими эффект гормезиса (15): А — масса 1000 зерен, г (2014 год, модель Brain-Cousens,  $p < 0,067$ ); Б — длина стеблей, см (2015 год, модель Brain-Cousens,  $p < 0,098$ ); В — длина стеблей, см (2014-2015 годы, модель Cedergreen-Ritz-Streibig,  $p < 0,013$ ); Г — масса колосьев, г (2014-2015 годы, модель Cedergreen-Ritz-Streibig,  $p < 0,011$ ); Д — число зерен в колосе, шт. (2014-2015 годы, модель Cedergreen-Ritz-Streibig,  $p < 0,001$ ); Е — масса 1000 зерен, г (2014-2015 годы, модель Cedergreen-Ritz-Streibig,  $p < 0,098$ ) (Калужская обл., полевой опыт). При  $p < 0,15$  модель описывает экспериментальные данные статистически значимо лучше, чем логистическая модель.

При математическом описании полученных результатов (рис. 3) оказалось, что ответ на облучение в диапазоне стимулирующих доз по массе 1000 зерен (см. рис. 3, А) и длине стеблей (см. рис. 3, Б) соответствует модели Brain-Cousens. Интересно, что даже объединенные данные полевых

экспериментов за два контрастных по погодным условиям года (2014 и 2015) по массе 1000 зерен (см. рис. 3, Е), длине стеблей растений (см. рис. 3, В), массе колосьев (см. рис. 3, Г) и числу зерен в колосе (см. рис. 3, Д) соответствовали модели Cedergreen-Ritz-Streibig. Во всех этих случаях эффект гормезиса был статистически значимым. По остальным показателям соответствия моделям Brain-Cousens и Cedergreen-Ritz-Streibi не выявили (данные не приведены). Необходимо отметить, что в настоящей работе эффект предпосевного облучения семян изучали на заключительных этапах онтогенеза, когда на элементы структуры урожая активно влияют множество факторов. Тем не менее, результаты математического моделирования (см. рис. 3) убедительно свидетельствуют о том, что преимущество в развитии облученных семян на ранних этапах онтогенеза может позитивно сказываться на величине и структуре урожая в полевых условиях.

Каким образом преимущество, полученное в начале онтогенеза, обеспечивает увеличение показателей урожая ячменя? Формирование корня растений происходит на ранних стадиях развития, когда его морфология и архитектура под действием внешних факторов может сильно отличаться даже в пределах одного вида (27). К тому же у злаков в этот период доминирует рост первичной корневой системы, в то время как качество придаточных корней будет определять развитие на заключительных этапах онтогенеза (28). Таким образом, в засушливых условиях растения ячменя из облученных семян благодаря более развитой корневой системе на ранних этапах онтогенеза имеют преимущество при получении воды из почвы, что в итоге отразится на последующих стадиях развития. Поэтому не удивительно, что стимуляция в максимальной степени проявляется в условиях засушливой весны, когда быстро развивающиеся проростки оказываются в более выгодных условиях обеспечения питательными веществами и влагой (9, 16, 29), что и отмечали в эксперименте в 2014 году.

Несмотря на наличие других модифицирующих воздействий — дефицита минерального питания (9) и низкой температуры почвы (16), ключевым фактором остается сумма эффективных температур и осадков за период вегетации. Слишком сухие или экстремально влажные условия могут свести до минимума стимулирующий эффект облучения семян (16). Так, в эксперименте 2016 года, характеризовавшегося избыточным количеством осадков в течение всего вегетационного сезона, значимых изменений показателей урожая мы не зафиксировали. Однако погодные условия способны повлиять на результаты предпосевного облучения и иным образом. В наших экспериментах изменение водного режима (2014–2015 годы) привело не к нивелированию стимулирующего эффекта, а к его реализации за счет переключения на альтернативный ход онтогенеза, обеспечивший увеличение урожая в изменившихся условиях. «Триада урожая» (число продуктивных стеблей, число зерен в колосе и масса 1000 зерен) для полноты реализации требует благоприятных условий. Благодаря саморегуляции этих элементов агроценозом в изменяющихся условиях среды урожайность может поддерживаться при изменении одного параметра за счет компенсации другими (29). Так, в засушливом (ГТК = 0,85) 2014 году, помимо повышения массы 1000 зерен, отмечали увеличение числа продуктивных стеблей, а в оптимальном 2015 году рост урожайности достигался благодаря увеличению числа зерен в колосе. Необходимо отметить, что у контрольных растений в контрастные по погодным условиям годы не проявлялась широкая вариабельность по исследуемым параметрам (показатели сохранялись практически одинаковыми), за исключением длины стеблей в 2015 году, а также массы 1000 зерен, числа продуктивных стеблей и урожайности в 2016 году.

Итак, полученные в настоящей работе результаты свидетельствуют о том, что предпосевное  $\gamma$ -облучение семян влияет на развитие растений ячменя в течение всего вегетационного периода, существенно изменяя структуру урожая. Положительное и статистически значимое воздействие стимулирующих доз на хозяйственно ценные признаки отмечали при выращивании в контрастные по погодным условиям вегетационные сезоны. Конкретная реализация эффекта гормезиса зависит от факторов среды, в которой происходило развитие растений.

*Авторы благодарят Е. Казакову, А. Кузьменкова и Е. Макаренко за помощь в выполнении полевых экспериментов.*

## ЛИТЕРАТУРА

1. Calabrese E.J., Baldwin L.A. Radiation hormesis: its historical foundations as a biological hypothesis. *Human & Experimental Toxicology*, 2000, 19: 41-75 (doi: 10.1191/096032700678815602).
2. Gressel J., Dodds J. Commentary: Hormesis can be used in enhancing plant productivity and health; but not as previously envisaged. *Plant Sci.*, 2013, 213: 123-127 (doi: 10.1016/j.plantsci.2013.09.007).
3. Belz R.G., Duke S.O. Herbicides and plant hormesis. *Pest Management Science*, 2014, 70: 698-707 (doi: 10.1002/ps.3726).
4. Волкова П.Ю., Чурюкин Р.С., Гераськин С.А. Влияние  $\gamma$ -облучения семян на активность ферментов в проростках ячменя. *Радиационная биология. Радиоэкология*, 2016, 56(2): 1-7 (doi: 10.7868/S0869803116020144).
5. Kurobane I., Yamaguchi H. The effects of gamma irradiation on the production and secretion of enzymes, and on enzyme activities in barley seeds. *Environmental and Experimental Botany*, 1979, 19: 75-84 (doi: 10.1016/0098-8472(79)90011-X).
6. Аксенова Н.П. Регуляция покоя и прорастания клубней картофеля. *Физиология растений*, 2013, 60(3): 307-319.
7. Okamoto H., Tataru A. Effect of low dose  $\gamma$ -irradiation on the cell cycle duration of barley roots. *Environmental and Experimental Botany*, 1995, 35(3): 73-88 (doi: 10.1016/0098-8472(95)00008-6).
8. Гудков И.Н. Основы общей и сельскохозяйственной радиобиологии. Киев, 1991.
9. Гудков И.Н. Анализ причин неудовлетворительной воспроизводимости в полевых условиях стимулирующего эффекта ионизирующей радиации при предпосевном облучении семян сельскохозяйственных культур. В сб.: *Сельскохозяйственная радиобиология*. Кишинев, 1989: 49-56.
10. Доспехов Б.А. Методика полевого эксперимента. М., 1985.
11. Гераськин С.А., Чурюкин Р.С., Казакова Е.А. Модификация  $\gamma$ -облучением семян развития растений ячменя на ранних этапах онтогенеза. *Радиационная биология. Радиоэкология*, 2015, 55(5): 607-615 (doi: 10.7868/S0869803115060065).
12. Geraskin S., Churyukin R., Volkova P. Radiation exposure of barley seeds can modify the early stages of plants' development. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2017, 177: 71-83 (doi: 10.1016/j.jenvrad.2017.06.008).
13. Belz R.G., Cedergreen N. Parthenin hormesis in plants depends on growth conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 69: 293-301 (doi: 10.1016/j.envexpbot.2010.04.010).
14. Гидрометцентр России. Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Режим доступа: <http://meteoinfo.ru/climate/klimatgorod/1695-1246618396>. Без даты.
15. Cedergreen N., Ritz C., Streibig J.C. Improved empirical models describing hormesis. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2007, 24(12): 3166-3172 (doi: 10.1897/05-014R.1)
16. Левин В.И. Агроэкологические аспекты предпосевной обработки семян сельскохозяйственных культур гамма-лучами. М., 2000.
17. Кузин А.М. Стимулирующее действие ионизирующего излучения на биологические процессы (к проблеме биологического действия малых доз). М., 1977.
18. Березина Н.М. Предпосевное облучение семян сельскохозяйственных растений. М., 1964.
19. Arisnabargeta S., Miralles D.J. Radiation effects on potential number of grains per spike and biomass partitioning in two- and six-rowed near isogenic barley lines. *Field Crops Research*, 2008, 107(3): 203-210 (doi: 10.1016/j.fcr.2008.01.005).
20. Железнов А.В., Железнова Н.Б., Кукоева Т.В. Изменчивость ячменя разного географического происхождения по элементам структуры урожая. *Сельскохозяйственная биология*, 2012, 1: 33-40 (doi: 10.15389/agrobiol.2012.1.33rus).
21. Коновалов Ю.Б. Формирование продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя. М., 1981.

22. Шатилов Н.С., Ваулин А.В. Динамика ассимиляционной поверхности и роль отдельных органов растений в формировании урожая ячменя. Известия ТСХА, 1972, 1: 35-40.
23. Ray D.P., Gerber J.S., MacDonald G.M., West P.C. Climate variation explains a third of global crop yield variability. Nature communications, 2014, 1: 1-9 (doi: 10.1038/ncomms6989).
24. Sheppard S.C., Hawkins J.L. Radiation hormesis of seedlings and seeds, simply elusive or an artifact? Environmental and Experimental Botany, 1990, 30: 17-25 (doi: 10.1016/0098-8472(90)90004-N).
25. Грингоф И.Г. Клещенко А.Д. Основы сельскохозяйственной метеорологии. Обнинск, 2011.
26. Можаяв Н.И., Серикпаев Н.А., Стыбаев Г.Ж. Программирование урожаев сельскохозяйственных культур. Астана, 2013.
27. Hodge A., Berta G., Doussan C., Merchan F., Crespi M. Plant root growth, architecture and function. Plant Soil, 2009, 321: 153-187 (doi: 10.1007/s11104-009-9929-9).
28. Melki M., Marouani A. Effects of gamma rays irradiation on seed germination and growth of hard wheat. Environmental Chemistry Letters, 2010, 8: 307-310 (doi: 10.1007/s10311-009-0222-1).
29. Плищенко В.М., Голубь А.С. Структура урожая ярового ячменя в зависимости от условий вегетации в период прохождения этапов онтогенеза. АгроXXI, 2009, 1-3: 40-42.

ФГБНУ Всероссийский НИИ радиологии и агроэкологии,  
249032 Россия, г. Обнинск, Калужская обл., Киевское ш., 109 км,  
e-mail: stgeraskin@gmail.com

Поступила в редакцию  
5 мая 2017 года

*Sel'skokhozyaystvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2017, V. 52, № 4, pp. 820-829

## HORMESIS IN BARLEY (*Hordeum vulgare* L.) PLANTS DERIVED FROM $\gamma$ -IRRADIATED SEEDS UNDER CONTRASTING WEATHER CONDITIONS

R.S. Churyukin, S.A. Geras'kin

All-Russian Research Institute of Radiology and Agroecology, Federal Agency of Scientific Organizations, 109 km, Kievskoe sh., Kaluzhskaya Province, Obninsk, 249032 Russia, e-mail stgeraskin@gmail.com (corresponding author)  
ORCID: Churyukin R.S. orcid.org/0000-0002-2845-1052

The authors declare no conflict of interests  
Acknowledgements:

The authors thank E. Kozakova, A. Kuz'menkov and E. Makarenko for assistance in field trials.  
Supported by Russian Science Foundation (grant № 14-14-00666)

Received May 5, 2017

doi: 10.15389/agrobiology.2017.4.820eng

### Abstract

Identification of mechanisms of adaptive response to weak external exposure is one of the most complex and urgent problems of the modern biology. Such reactions include the effect of hormesis which is the stimulating effect of moderate doses of stressors (e.g. the low doses of various physical and chemical agents) repeatedly confirmed at all levels of the organization of living matter. The dynamics of the growth and development of the plants, grown from  $\gamma$ -irradiated barley (*Hordeum vulgare* L.) seeds of Nur variety, which combines high productivity potential (up to 80 c/ha), resistance to drought, good forage and brewing qualities of grain, high resistance to lodging and serious diseases, was studied in a field trial. It was shown that irradiation of seeds significantly influenced the development of plants throughout the vegetative period. The duration of the initial stages of ontogenesis was shortened, and the phase of full ripeness came on 5-7 days earlier than in the control. The length of the stems, the weight of 1000 grains, the number of grains per ear, the number of productive stems, the weight of straw and ears increased. The dependence of economically valuable traits on the dose of  $\gamma$ -irradiation of seeds was statistically significantly better described by models that take into account the effect of hormesis. The manifestation of the effect of presowing  $\gamma$ -irradiation was different in the years with contrasting weather conditions. In the dry year of 2014, the increase in yield was determined by the increase in the number of productive stems, and under optimal conditions in 2015, this was due to the increase in the number of grains per ear. In 2016, an increase in the amount of precipitation by 2.5 times relative to the climatic norm leveled the stimulating effects. The results obtained in this study indicate that presowing  $\gamma$ -irradiation of seeds notably affects the development of barley plants throughout the growing season, significantly changing the structure of the crop. In the plants from the seeds irradiated at stimulating doses, the manifestation of economically valuable traits was statistically significantly increased when vegetation seasons were contrasting in weather conditions. Realization of the effect of hormesis specifically depends on the conditions in which the plants developed.

Keywords: barley, gamma irradiation, seeds, hormesis, growth and development stimulation, yield.