

СОМАКЛОНАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СЕЛЕКЦИЯ ЯЧМЕНЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К АЛЮМИНИЮ*

И.Г. ШИРОКИХ^{1, 2}, С.Ю. ОГОРОДНИКОВА², О.Н. ШУПЛЕЦОВА¹,
И.Н. ЩЕННИКОВА¹

В каллусной культуре ячменя на кислых селективных средах с алюминием отбирали устойчивые линии, из которых получали растения-регенеранты. При выращивании на кислой дерново-подзолистой почве сравнивали семенное потомство регенерантных линий с исходными сортами по биохимическим показателям, продуктивным признакам и урожайности. Выявлены наследуемые в потомстве регенерантов проявления соматоклональной изменчивости, которые могут быть использованы при создании высокопродуктивных, устойчивых к токсичному действию алюминия форм растений.

Ключевые слова: ячмень (*Hordeum vulgare* L.), каллус, регенерантные линии, клеточная селекция, алюминиевый стресс, хлорофилл, повреждение мембран, урожай.

Keywords: barley, callus, regenerates lines, cell selection, aluminium stress, chlorophyll, damage of membranes, crop.

Более половины почв, используемых в мировом земледелии, характеризуются повышенной кислотностью (1), негативное влияние которой на растения во многих случаях усиливается за счет наличия подвижных ионов алюминия. Согласно современным представлениям, одним из механизмов цитотоксического действия алюминия служит окислительный стресс (2, 3). На него указывает активация генов пероксидазы и глутатион-S-трансферазы в растениях, подвергшихся воздействию токсичных концентраций этого элемента (4). В защитных реакциях участвует антиоксидантная система, включающая как ферменты (супероксиддисмутаза, глутатионпероксидаза, каталаза), так и низкомолекулярные соединения (например, каротиноиды), которые взаимодействуют со свободными радикалами, восстанавливают активные формы кислорода (АФК) и продукты окислительного метаболизма (5). Аналогичными свойствами обладают растительные пигменты группы флавоноидов — антоцианы (6).

При продолжительном стрессе антиоксидантные системы растений перестают справляться с возрастающим количеством АФК, что приводит к серьезным нарушениям клеточного метаболизма — фотоокислению хлорофилла (2, 7), перекисному окислению липидов (8), утечке ионов, деградации белков (9). Другие механизмы противодействия алюмоокислительному стрессу, например накопление антиоксидантов (10) или выделение органических кислот (11), недостаточно эффективны, поэтому создание устойчивых к этому фактору сортов сельскохозяйственных растений остается важной задачей селекции. Реализация механизма устойчивости на клеточном уровне (12, 13) служит предпосылкой к использованию в указанных целях культуры изолированных клеток и ткани.

Клеточная селекция позволяет в относительно короткие сроки и с минимальными затратами выявить устойчивые к стрессу формы, а также значительно расширить спектр вариабельности за счет вовлечения в процесс соматоклональных изменений, возникающих при культивировании изолированной ткани вследствие мутаций, экспрессии генов, соматического кроссинговера и т.д. (14).

Целью нашей работы было сравнительное изучение исходных сортов ячменя и семенного потомства выделенных на среде с алюминием ре-

* Работа поддержана грантом РФФИ № 08-04-13590-офи_ц.

генерантных линий по биохимическим показателям, тестирующим проявление окислительного стресса, продуктивным признакам и урожайности.

Методика. В качестве эксплантов для получения каллусной ткани использовали незрелые зародыши ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сортов 999-93, Новичок, Кумир, 637-98, 530-98, Добрый, 889-93.

Зародыши изолировали из зерновок через 10-14 сут после цветения и высаживали на модифицированную среду Мурасиге-Скуга (МС) (15) с добавлением сахарозы (25 г/л), 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4-Д, 2 мг/л) и агара (7 г/л) (рН 5,6-5,8). Экспланты культивировали на свету (4 клк) при 25 °С и фотопериоде 16 ч. Полученные каллусы переносили на среду МС со сниженным количеством 2,4-Д (1 мг/л), предназначенную для пролиферации. Длительность первого субкультивирования составляла 15-20 сут, второго — 21 сут. Морфогенный каллус помещали на МС-среду, содержащую кинетин (1 мг/л), β-индолилуксусную и гибберелловую кислоту (соответственно 0,5 и 0,1 мг/л). На этапах пролиферации и морфогенеза каллусной культуры в питательные среды добавляли сульфат алюминия (концентрация Al^{3+} 40 мг/л, рН 3,8-4,0), для придания им плотной консистенции использовали смесь агара (6 г/л) и желатина (12 г/л). На завершающем этапе растения-регенеранты высаживали в сосуды, заполненные смесью из почвы, песка и торфа (объемное соотношение 1:1:1), и выращивали в климатической камере Шка («Nema Netzschkau», Германия) до получения семенного потомства.

Полевые опыты проводили в 2008 году в питомниках предварительного и конкурсного сортоиспытаний (НИИ сельского хозяйства Северо-Востока). Почва — дерново-подзолистая с содержанием гумуса 2,27 %, P_2O_5 и K_2O — соответственно 223 и 190 мг/кг, подвижного алюминия — 4,72 мг/100 г, рН_{сол.} 4,1. Агротехника в опыте — общепринятая. Выращивали регенеранты (поколения R₃-R₅), выделенные от исходных сортов Новичок, 999-93 и 637-98. Норма высева семян — 5 млн/га с учетом хозяйственной годности. Площадь учетной делянки — 10 м², повторность 4-кратная. Метеорологические условия в год проведения исследований были благоприятными, близкими к среднемноголетним. Учитывали полевую всхожесть, сроки наступления фенологических фаз и сохранность растений к сроку уборки. Для анализа структуры урожая в каждом варианте у 20 растений оценивали высоту, общую и продуктивную кустистость, длину колоса, число и массу зерен с колоса, массу 1000 зерен.

Для биохимического анализа в фазы кущения, колошения и молочно-восковой спелости семян отбирали листья с 20 растений на делянке и формировали объединенные пробы. Интенсивность ПОЛ определяли в цветной реакции тиобарбитуровой кислоты с малоновым диальдегидом (МДА), образующимся в процессе окисления липидов (16). Экзосмос электролитов в дистиллированную воду оценивали на кондуктометре INOLAB («WTW», Германия) по изменению электропроводности вытяжки за 3-часовой период; показатель рассчитывали как процент от значения, полученного при полном выходе электролитов из клеток листьев после кипячения. Содержание фотосинтетических пигментов устанавливали на спектрофотометре Specol («Analytik Jena», Германия) в ацетоновой вытяжке (17) при длине волны (λ) 662, 644 (хлорофиллы) и 440,5 нм (каротиноиды). Антоцианы экстрагировали 1 % раствором соляной кислоты, образцы спектрофотометрировали при 510 и 657 нм, как описано (18).

Полученные данные обрабатывали стандартными статистическими методами (19) с использованием пакета программ Microsoft Excel.

Результаты. Доля каллусов, погибших на селективных питательных

средах с алюминием, варьировала от 11,6 до 70,0 % в зависимости от чувствительности исходного генотипа (табл. 1).

1. Выживаемость каллусов у разных сортов ячменя *in vitro* на кислой селективной среде с алюминием

Сорт	Пассировано, шт.	Выжило, шт.		Погибло, %
		всего	морфогенных	
999-93	40	26	5	34,7
Новичок	32	28	7	11,6
Кумир	24	8	0	66,7
637-98	54	18	6	67,2
530-98	111	92	2	17,4
Добрый	60	18	1	70,0
889-93	32	13	1	59,4

Наибольшее число устойчивых к селективному фактору каллусных линий морфогенного типа было получено от сортов Новичок, 999-93 и 637-98. Из плотных участков некоторых каллусов развивались зеленые листообразные структуры (инициалии), а через 2-3 нед форми-

ровались растения-регенеранты, от которых было получено семенное потомство.

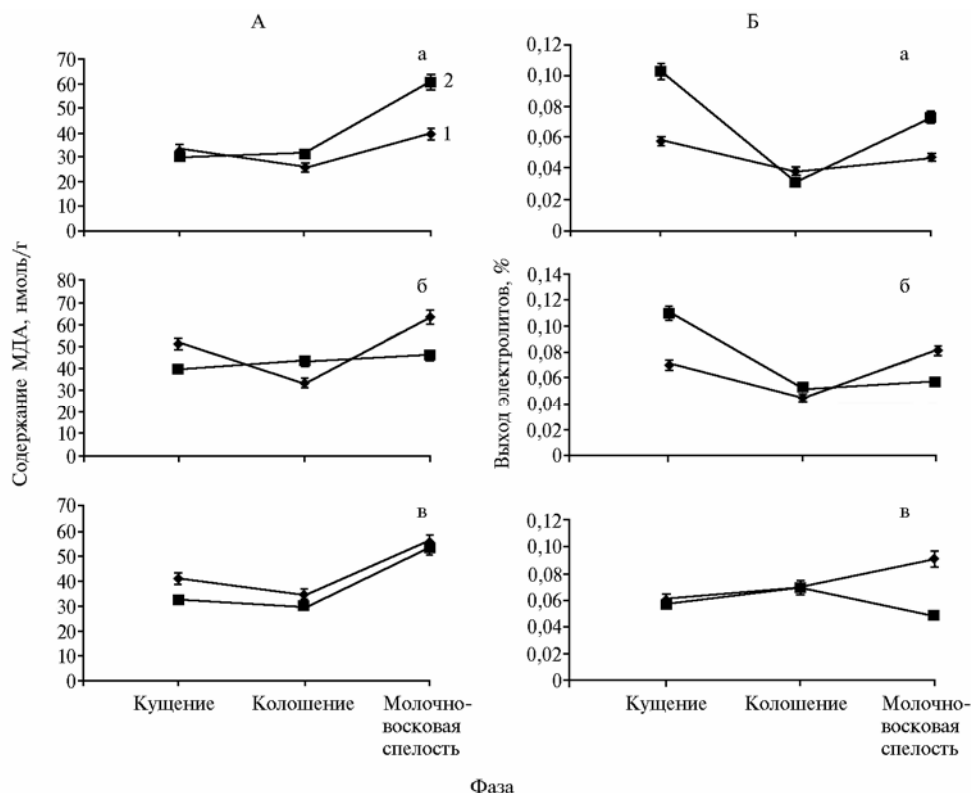


Рис. 1. Содержание малонового диальдегида (МДА) в листьях (А) и экзосмос электролитов (Б) у исходных сортов ячменя (1) и выделенных из них регенерантных линий (R) (2) по фазам развития растений при выращивании на кислой алюмосодержащей почве: а, б, в — соответственно сорта 999-93, Новичок, 637-98 (питомники предварительного и конкурсного сортоиспытаний, НИИ сельского хозяйства Северо-Востока, г. Киров, 2008 год).

При выращивании на кислой дерново-подзолистой почве линия R 637-98 стабильно характеризовалась более низкой по сравнению с исходным сортом интенсивностью ПОЛ в течение всего периода вегетации (рис. 1, А, в). В листьях у регенерантов R Новичок содержание МДА превышало аналогичный показатель для родительской формы только в период колошения, у R 999-93 — на протяжении межфазного периода колошение—молочно-восковая спелость семян (см. рис. 1, А, а).

Окислительные процессы, вызванные наличием в почве алюминия,

приводят к повреждению клеточных мембран, которые частично утрачивают барьерную функцию, а также к снижению содержания хлорофиллов и каротиноидов (10).

По экзосмосу электролитов регенерант R 637-98 в начале онтогенеза не отличался от исходной формы, а в период молочно-восковой спелости значительно уступал ей, что может свидетельствовать о меньшей степени испытываемого им стресса (см. рис. 1, Б, в). Наиболее сильное угнетение барьерной функции мембран по сравнению с ее проявлением у донорной формы происходило у R 999-93 (см. рис. 1, Б, а), о чем свидетельствовали самые высокие значения выхода электролитов почти на всем протяжении вегетации, за исключением фазы колошения. У регенерантной линии, выделенной из сорта Новичок, этот показатель в период кушения превышал таковой у родительской формы более чем в 1,5 раза и снижался на следующих этапах развития до значений, которые были меньше (0,058 %), чем у исходного сорта (0,080 %).

По содержанию фотосинтетических пигментов в листьях на первых этапах развития регенерантные линии не имели заметных преимуществ перед соответствующими сортами. В фазу кушения у растений линии R Новичок отмечали увеличение количества хлорофиллов а и b на 8-10 % по сравнению с показателями у исходной формы, в фазу колошения аналогичная тенденция наблюдалась у линий R 637-98 и R 999-93 (табл. 2). В период созревания семян преимущество по этому показателю для R 637-98 составило 19 %, для R Новичок — 39 %.

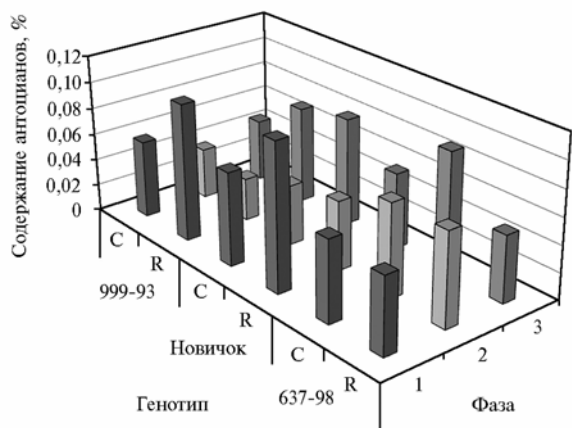


Рис. 2. Содержание антоцианов в листьях у исходных сортов ячменя (С) и выделенных из них регенерантных линий (R) по фазам развития растений при выращивании на кислой алюмосодержащей почве: 1 — кушение, 2 — колошение, 3 — молочно-восковая спелость семян (питомники предварительного и конкурсного сортоиспытаний, НИИ сельского хозяйства Северо-Востока, г. Киров, 2008 год).

еся МДА. Кроме того, у регенерантных линий R 999-93 и R Новичок наблюдалось совпадение максимумов в накоплении листьями каротиноидов и антоцианов с периодами повышенной (по сравнению с показателями у сорта) интенсивности ПОЛ и экзосмоса электролитов. Так, у R Новичок содержание каротиноидов в фазу кушения было на 14 %, у R 999-93 в фазу колошения — на 18 % больше, чем у исходных форм (см. табл. 2). Повышенным содержанием антоцианов R Новичок отличался от родительской формы в период кушения, R 999-93 — в периоды кушения и созревания семян (рис. 2). У регенерантной линии R 637-98 на протяжении опыта

Значительно более низкое (на 16-20 %), чем у донорных растений, содержание фотосинтетических пигментов (включая каротиноиды) было отмечено у регенеранта R 999-93 в фазы кушения и молочно-восковой спелости, то есть в периоды максимального накопления в тканях МДА и интенсивного выхода электролитов. Взаимосвязь этих процессов объясняется тем, что в окислительной деструкции хлорофилла участвуют АФК, провоцирующие перекисное окисление фосфолипидов мембран, в результате которого образу-

значительных отклонений по этим показателям не наблюдали.

2. Содержание ($M \pm m$) пигментов в листьях у исходных сортов ячменя и выделенных из них регенерантных линий по фазам развития растений при выращивании на кислой алюмосодержащей почве (питомники предварительного и конкурсного сортоиспытаний, НИИ сельского хозяйства Северо-Востока, г. Киров, 2008 год)

Генотип	Содержание, мг/г			Соотношение хлорофиллы/каротиноиды	Сумма хлорофиллов а и b, мг/г
	хлорофилл а	хлорофилл b	каротиноиды		
Фаза кущения					
999-93	<u>4,39±0,47</u>	<u>1,36±0,07</u>	<u>1,83±0,21</u>	<u>3,14</u>	<u>5,75</u>
	3,52±0,44	1,07±0,13	1,54±0,74	2,98	4,59
Новичок	<u>4,16±0,87</u>	<u>1,26±0,27</u>	<u>1,72±0,35</u>	<u>3,15</u>	<u>5,42</u>
	4,59±0,27	1,37±0,26	1,97±0,36	3,03	5,96
637-98	<u>4,65±0,23</u>	<u>1,44±0,12</u>	<u>1,98±0,11</u>	<u>3,08</u>	<u>6,09</u>
	4,43±0,23	1,33±0,11	1,96±0,09	2,94	5,76
Фаза колошения					
999-93	<u>5,15±0,81</u>	<u>1,62±0,27</u>	<u>1,74±0,27</u>	<u>3,89</u>	<u>6,77</u>
	5,17±0,69	1,74±0,33	2,05±0,47	3,37	6,91
Новичок	<u>4,32±0,16</u>	<u>1,35±0,11</u>	<u>1,68±0,12</u>	<u>3,38</u>	<u>5,67</u>
	4,34±0,54	1,42±0,21	1,69±0,16	3,41	5,76
637-98	<u>5,49±0,35</u>	<u>1,69±0,41</u>	<u>2,16±0,43</u>	<u>3,32</u>	<u>7,18</u>
	5,95±0,47	1,82±0,16	2,22±0,10	3,50	7,77
Фаза молочно-восковой спелости					
999-93	<u>5,50±0,42</u>	<u>1,90±0,07</u>	<u>2,15±0,16</u>	<u>3,43</u>	<u>7,41</u>
	4,59±0,63	1,49±0,20	1,76±0,16	3,44	6,09
Новичок	<u>2,98±0,36</u>	<u>1,01±0,12</u>	<u>1,35±0,07</u>	<u>3,43</u>	<u>4,00</u>
	4,96±0,54	1,62±0,22	1,78±0,24	3,44	6,59
637-98	<u>4,37±0,46</u>	<u>1,61±0,25</u>	<u>1,67±0,16</u>	<u>3,57</u>	<u>5,98</u>
	5,51±0,28	1,86±0,09	1,99±0,24	3,71	7,37

Примечание. Над и под чертой — показатели соответственно для исходного сорта и выделенной из него регенерантной линии.

3. Урожайность и продуктивные признаки у растений исходных сортов ячменя и выделенных из них регенерантных линий при выращивании на кислой алюмосодержащей почве (питомники предварительного и конкурсного сортоиспытаний, НИИ сельского хозяйства Северо-Востока, г. Киров, 2008 год)

Сорт, линия	Урожайность, г/м ²	Высота растения, см	Кустистость, шт.		Длина главного колоса, см	Число, шт.		Масса, г	
			общая	продуктивная		колосков в главном колосе	зерен в главном колосе	зерна с главного колоса	1000 зерен
999-93	320	61,3	3,4	3,0	5,9	19,3	18,6	0,8	40,0
R 999-93	370*	72,4*	3,8	3,3	6,1	20,9*	20,3*	0,9	46,8*
Новичок	300	70,4	2,3	2,0	6,5	22,6	21,4	1,0	43,2
R Новичок	210	66,2*	1,9*	1,7*	6,1	21,9	20,6	0,9	41,2
637-98	350	52,3	3,2	2,8	5,6	18,8	18,4	0,8	43,6
R 637-98	410*	53,2	3,8*	3,4*	6,1*	18,8	18,2	0,8	44,1

* Различия с исходным сортом достоверны при $P \geq 0,95$.

Таким образом, наиболее слабое проявление симптомов окислительного стресса отмечали у растений линии R 637-98, которые характеризовались более низкой интенсивностью перекисного окисления липидов в течение всей вегетации (см. рис. 1, А), невысоким выходом электролитов (см. рис. 1, Б), особенно в период созревания семян, стабильным содержанием хлорофиллов (см. табл. 2) и антоцианов (см. рис. 2). Полученные результаты свидетельствуют о большей сбалансированности редокс-состояния растений R 637-98, что, в свою очередь, приводило к формированию более высокой урожайности, чем у родительского сорта (увеличились средние значения длины главного колоса, общей и продуктивной кустистости) (табл. 3).

Линия R Новичок по урожайности уступала исходному сорту на 30 %. У регенеранта симптомы окислительного стресса, связанные с мембранными нарушениями (ПОЛ, выход электролитов), выражались сильнее, чем

у сорта, только в первую половину вегетации (см. рис. 1). По содержанию хлорофилла регенерант и сорт достоверно не различались (см. табл. 2). Более низкая урожайность у R Новичок связана, скорее всего, с изменчивостью не только биохимических, но и морфометрических признаков у растений, полученных в каллусной культуре. Эта регенерантная линия существенно отличалась от исходной формы по высоте растений, общей и продуктивной кустистости (см. табл. 3).

Линия R 999-93 превосходила донорный сорт по урожайности, однако симптомы окислительного стресса (повреждение мембран, деструкция хлорофилла в начале развития и на его завершающем этапе) у регенеранта проявились сильнее, что должно было привести к снижению продуктивности. Действительно, масса зерна с растения у исходного сорта составила в среднем $1,9 \pm 0,5$ г, у регенеранта — $1,4 \pm 0,5$ г, несмотря на увеличение средних значений числа колосков и зерен в главном колосе, массы 1000 зерен, высоты растения. Причиной более высокой урожайности регенерантной линии R 999-93 была хорошая выживаемость растений в условиях Al-стресса, особенно на ранних стадиях онтогенеза. Полевая всхожесть (97,8 %) и сохранность растений к уборке (336 шт/м²) у регенеранта R 999-93 оказались существенно выше, чем у исходного сорта (91,2 % и 264 шт/м²), что обеспечило большую плотность стеблестоя и, соответственно, более высокий сбор урожая с единицы площади, несмотря на уменьшение продуктивности отдельно взятого растения.

Выявление в семенных потомствах у регенерантов изменений биохимических показателей и продуктивных признаков указывает на генетическую природу этих отклонений, что может быть следствием соматоклональной изменчивости в каллусной культуре в результате воздействия селективного фактора — токсичных концентраций ионов алюминия. Ранее было доказано существование соматоклональной изменчивости по устойчивости растения к засолению почв (20) и осмотическому стрессу (21).

Итак, регенерантные линии ячменя, полученные в результате клеточной селекции на кислой алюмосодержащей почве, в поколениях R₃-R₅ отличались от исходных сортов по степени проявления симптомов окислительного стресса и урожайности, что, по нашему мнению, может быть обусловлено соматоклональной изменчивостью. Такая индуцированная изменчивость не всегда адаптивна, о чем свидетельствует появление регенерантных форм с изменениями как в сторону повышения, так и понижения значений отдельных показателей по сравнению с их величиной у исходного сорта. Тем не менее, полученные результаты подтверждают целесообразность использования клеточных технологий в селекционных программах по повышению устойчивости ячменя к токсическому действию алюминия на кислых почвах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Barcelo J., Poschenrieder C. Fast root growth responses root exudates and internal detoxification as clues to the mechanisms of aluminium toxicity and resistance: a review. *Environ. Exp. Bot.*, 2002, 48: 75-92.
2. Чжан Х., Ли Я.Х., Ху Л.Ю., Ван С.Х., Чжан Ф.К., Ху К.Д. Влияние обработки листьев пшеницы донором окиси азота на антиокислительный метаболизм при стрессе, вызванном алюминием. *Физиол. раст.*, 2008, 55(4): 523-528.
3. Ezaki B., Gardner R.C., Ezaki Y., Matsumoto H. Expression of aluminum-induced genes in transgenic arabidopsis plants can ameliorate aluminum stress and/or oxidative stress. *Plant Physiol.*, 2000, 122: 657-665.
4. Richards K.D., Schott E.J., Sharma Y.K., Davis K.R., Gardner R.C. Aluminum induces oxidative stress genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.*, 1998, 116: 409-418.
5. Капитанов А.Б., Пименов А.М. Каротиноиды как антиоксидантные модуля-

- торы клеточного метаболизма. Усп. совр. биол., 1996, 116(2): 179-190.
6. Запрометов М.Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях. М., 1993.
 7. Ohki K. Photosynthesis, chlorophyll and transpiration responses in aluminum stressed wheat and sorghum. Crop Sci., 1986, 26: 572-575.
 8. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. Annal. Bot., 2003, 91: 179-194.
 9. Heath R.L. The biochemistry of ozone attack on the plasma membrane of plant cells. Rec. Adv. Phytochem., 1987, 21: 29-54.
 10. Ezaki B., Tsugita S., Matsumoto H. Expression of a moderately anionic peroxidase is induced by aluminum treatment in tobacco cells: possible involvement of peroxidase isozymes in aluminum ion stress. Physiol. Plant., 1996, 96: 21-28.
 11. Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений. М., 1991.
 12. Fou C.D., Chaney R.L., Parberry D.G. Aluminium toxicity for plants. Annu. Rev. Plant Physiol., 1978, 29: 511-566.
 13. Taylor G.J. The physiology of aluminum tolerance in higher plants. Commun. Soil Sci. Plant Anal., 1998, 15: 1179-1194.
 14. Larkin P.J., Sowerscroft W.R. Somaclonal variation — a novel source of variability from cell culture for plant improvement. Theor. Appl. Genet., 1981, 60: 197-214.
 15. Murachige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue. Physiol. Plant., 1962, 15: 473-497.
 16. Лукаткин А.С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск, 2002.
 17. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зелёных листьев. Биохимические методы в физиологии растений. М., 1971.
 18. Муравьева Д.А., Бубенчикова В.Н., Беликов В.В. Спектрофотометрическое определение суммы антоцианов в цветках василька синего. Фармация, 1987, 36: 28-29.
 19. Лакин Г.Ф. Биометрия: Уч. пос. М., 1990.
 20. Bagkat M.N., Adbel-Latif T.H. In vitro selection of wheat callus tolerant to high levels of salt and plant regeneration. Euphytica, 1996, 91(2): 127-140.
 21. Тучин С.В., Дьячук П.А. Получение засухоустойчивых форм пшеницы одноступенчатым отбором каллусных культур. С.-х. биол., 1994, 5: 21-23.

*1*ГНУ Зональный НИИ сельского хозяйства Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого Россельхозакадемии, 610007 г. Киров, ул. Ленина, 166а, e-mail: irgenal@mail.ru;

*2*Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, 167982 г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

Поступила в редакцию
1 февраля 2010 года

SOMACLONAL VARIABILITY AND BARLEY BREEDING ON RESISTANCE TO ALUMINUM

I.G. Shirokikh^{1, 2}, S.Yu. Ogorodnikova², O.N. Shupletsova¹, I.N. Shchennikova¹

S u m m a r y

In barley callus culture on acid selective media with aluminum the authors selected the resistant lines, from which the regenerated plants were obtained. During a growing on acid sod-podzol soil the seed progeny of regenerated lines was compared with initial varieties on biochemical parameters, on determinants of productivity and yield. It was revealed, that heritable in regenerated progeny the determinants of somaclonal variability can be used for creation of high productive and resistant to toxic action of aluminum forms of plants.

Новые книги

Мозолевская Е.Г., Селиховкин А.В., Ижевский С.С. и др. **Лесная энтомология**. М.: изд-во «Академия», 2010, 416 с.

В учебнике представлены основы общей энтомологии, в том числе морфология, анатомия, физиология, размножение и развитие, экология и систематика насекомых. Рассмотрены биология и экология вредителей

плодов и семян, корневых систем растений, растений в питомниках, в культурах и молодняках, сосущих вредителей растений, минеров и галлообразователей, хвое- и листогрызущих, стволовых насекомых и технических вредителей древесины. Описаны методы защиты растений и системы мероприятий по защите от вредителей в лесном хозяйстве и в озеленении. Для студентов учреждений высшего профессионального образования.