

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ  
ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования «Российский государственный аграрный университет –  
МСХА имени К.А. Тимирязева»

*На правах рукописи*

**АНИСИМОВ АЛЕКСАНДР АЛЕКСЕЕВИЧ**

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ  
ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА  
РАСТЕНИЙ МИСКАНТУСА (*MISCANTHUS* SPP.)

Специальность: 1.5.21. Физиология и биохимия растений

Диссертация  
на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук, профессор  
Тараканов Иван Германович

Москва – 2023

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	4
Глава 1 Обзор литературы.....	12
1.1 Физиологические основы продукционного процесса растений.....	12
1.1.1 Общие представления о продукционном процессе растений, потенциальная продуктивность сельскохозяйственных культур.....	12
1.1.2 Продуктивность растений в агроценозе .....	14
1.2 Взаимодействие «генотип-среда» и его роль в продукционном процессе растений.....	19
1.2.1 Концепция взаимодействия «генотип-среда».....	19
1.2.2 Реализация взаимодействия «генотип-среда».....	21
1.2.3 Факторы, лимитирующие продукционный процесс растений.....	25
1.3 Физиологические особенности С3- и С4-растений с точки зрения продукционного процесса.....	30
1.4 Биологические особенности представителей рода <i>Miscanthus</i> .....	33
1.4.1 Ботаническая характеристика хозяйственно-значимых представителей рода <i>Miscanthus</i> .....	33
1.4.2 Физиологические особенности реакций представителей рода <i>Miscanthus</i> на стрессовые факторы.....	37
1.4.3 Биоэкономика и хозяйственное значение мискантуса .....	42
Глава 2 Объекты и методы исследований.....	47
2.1 Объекты исследований.....	47
2.2 Полевой опыт.....	50
2.2.1 Почвенно-климатические условия проведения полевого опыта.....	50
2.2.2 Методика закладки полевого опыта.....	54
2.2.3 Методика проведения учётов и наблюдений в полевом опыте.....	56
2.3 Вегетационные опыты.....	67
2.3.1 Вегетационный опыт по изучению фотопериодической реакции растений мискантуса.....	67

2.3.2	Вегетационный опыт по изучению воздействия водного дефицита на растения мискантуса.....	69
2.3.3	Вегетационный опыт по изучению влияния действия пониженной освещённости на рост и развитие растений мискантуса.....	70
2.3.4	Вегетационный опыт по изучению влияния низкой температуры на растения мискантуса.....	71
2.3.5	Учёты и наблюдения в вегетационных опытах.....	72
2.3.6	Лабораторный опыт по изучению аллелопатической активности растений мискантуса .....	73
2.4	Статистическая обработка данных.....	74
Глава 3 Результаты исследований.....		75
3.1	Физиологические особенности продукционного процесса представителей рода <i>Miscanthus</i> .....	75
3.1.1	Продолжительность вегетации и перезимовка растений мискантуса....	75
3.1.2	Переход растений мискантуса к генеративному развитию.....	79
3.1.3	Особенности формирования элементов продуктивности у представителей рода <i>Miscanthus</i> .....	81
3.2	Реакция растений мискантуса на световые условия.....	94
3.2.1	Фотопериодическая регуляция роста и развития растений мискантуса.....	94
3.2.2	Реакция растений мискантуса на условия пониженной освещенности.....	107
3.3	Реакция растений мискантуса на пониженную температур.....	112
3.4	Влияние водного дефицита на продукционный процесс растений мискантуса.....	116
3.5	Роль аллелопатических взаимодействий в формировании агроценоза на основе мискантуса .....	127
Заключение.....		133
Библиографический список.....		136

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность.** XXI век год от года ставит перед человечеством всё новые вызовы. Одной из самых глобальных и серьёзных является проблема энергообеспечения населения нашей планеты с учётом того, что потребление различных видов энергии растёт с каждым днём (Brosse, 2012; Капустянчик, 2021).

Альтернативная энергетика начала развиваться в странах Европы с середины XIX века, и с тех пор было разработано большое число способов добычи энергии, прежде всего электрической, которые были бы безопасны для окружающей среды и не зависели бы от исчерпаемых ресурсов (Амадзиев, 2011). В настоящее время в мировом сообществе продолжается рост убеждения в том, что необходимо развивать поиск альтернативных источников энергии и внедрять их во все возможные аспекты жизнедеятельности человека (Варфоломеев, 2010; Булаткин, Гурьев, 2012; Капустянчик, Якименко, 2020).

В то же время в природе имеется процесс, который позволяет запастись энергией световых лучей в виде энергии химических связей в органическом веществе – фотосинтез. Космическую роль зелёного растения, как «посредника» между «энергией космических солнечных лучей» и жизнью на нашей планете отмечал в своих работах К.А. Тимирязев (Тимирязев, 1957).

Испокон веков человечество пользуется энергией, запасённой в органическом веществе растений. Это и дрова, которыми отапливают печи в домах, это каменный уголь, при помощи которого плавят металл в доменных печах и приводят в движение двигатель паровоза, и, наконец, это ископаемые жидкие углеводороды – нефть, на которой во многом построена современная жизнь человека. И именно нестабильная ситуация на мировом рынке нефтепродуктов в конце XX века дала стимул развитию нового направления в мировом сельском хозяйстве – биоэнергетики, и, как её

логичного продолжения, биоэкономики (Clifton-Brown, 2015; Гисматулина, 2019).

Одним из основных элементов биоэкономики является производство растительной биомассы в качестве биологически возобновляемого ресурса. В странах Запада активно ведётся работа по созданию и совершенствованию промышленных технологий переработки растительной биомассы в разнообразные виды топлива (твёрдое, жидкое, газообразное) (Васильев, 2005; Винаров, 2008; Lewandowski, 2016; Shepherd, 2020).

В конце XX века в странах Западной Европы была проведена масштабная работа по поиску и изучению дикорастущих видов растений, которые могли бы быть использованы в качестве сырья для производства биотоплива. Среди всех исследованных групп растений особое место заняли представители рода мискантус (*Miscanthus* spp.). Это многолетние травянистые растения, для которых характерен C<sub>4</sub>-тип фотосинтеза (Long, 2009, 2013). Различные виды мискантуса могут успешно реализовывать свой потенциал продуктивности в разнообразных природно-климатических условиях (Lewandowski, 2003; Clifton-Brown, 2008; Fonteyne, 2016; Kalinina, Nunn 2017).

В ходе 7-й Рамочной Программы Европейского Союза в период с 2011 по 2016 год был реализован международный проект FP7-КВВЕ-2011-5 «OPTIMISC» (Оптимизация производства биомассы мискантуса) и международный географический эксперимент по изучению биологических особенностей различных видов, сортов и форм мискантуса. В проекте приняли участие исследователи Германии, Нидерландов, Великобритании, Украины, Турции и России (РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева). Отдельные элементы настоящей работы выполнены в рамках данного проекта (Lewandowski et al, 2016).

Потенциальная продуктивность растительного организма определяется совокупностью факторов. Это, прежде всего, генетические особенности организма, а также условия окружающей среды, которые являются для

данного вида, а зачастую и сорта сельскохозяйственной культуры лимитирующими (Драгавцев, 2015). Для большинства традиционных растений, имеющих важное значение в сельском хозяйстве, особенности продукционного процесса, а также влияние на него различных экологических факторов являются достаточно глубоко изученными (Каюмов, 1989; Кадыров, 2005; Гатаулина, 2013; Капустянчик, 2021).

Однако для новых, относительно недавно введённых в культуру и до сих пор малораспространённых растений, которые имеют потенциал сельскохозяйственного применения (в том числе и для представителей рода *Miscanthus*) вопросы формирования элементов продуктивности и в целом продукционного процесса остаются на настоящий день малоизученными, особенно в условиях нашей страны (Слынько, 2013; Хохлов, 2020; Капустянчик, 2021).

Эколого-физиологическая характеристика различных генотипов мискантуса необходима для обоснования возможности выращивания и получения стабильных урожаев в условиях различных регионов, отличающихся друг от друга климатическими особенностями, и, в частности, средней полосы европейской части России.

**Степень разработанности темы.** Вопросы биологии представителей рода *Miscanthus* изучались европейскими исследователями, прежде всего в климатических условиях, приближенных к естественным ареалам (Clifton – Brown, 1998, 2001, 2007, 2015, 2017; Fonteyne, 2016; Friesen, 2014, 2015; Greef, Deuter 1993, 1997; Hastings, 2008, 2009; Iqbal, 2014; Lewandowski, 2000, 2003, 2016).

Большое количество работ, посвящённых мискантусу, носит прикладной характер и посвящены вопросам переработки биомассы и её дальнейшего использования (Будаева, 2010, 2015; Береснева, 2020; Гисматулина, 2014, 2015, 2017; Сакович, 2020; Слынько, 2013; Bonin, 2014; Brosse, 2012; Davey, 2016).

В последние годы вопросы биологии и продукционного процесса мискантуса стали всё чаще освещаться в работах отечественных исследователей (Гущина, 2018, 2019, 2020; Дорогина, 2019; Зеленова, 2021; Капустянчик, 2020, 2021; Муратова, 2019).

Однако остаются малоизученными отдельные аспекты продукционного процесса мискантуса, особенно в связи с действием стрессирующих факторов, а также особенности продукционного процесса мискантуса при интродукции в более северные, относительно традиционных зон выращивания, регионы, в том числе в среднюю полосу Европейской части России.

### **Цель и задачи исследования**

Цель исследования - изучить эколого-физиологические особенности формирования элементов продуктивности растений мискантуса различных видов и форм.

В исследованиях были поставлены следующие задачи:

1. Изучить эколого-физиологические аспекты формирования урожая у растений разных видов рода *Miscanthus* и дать физиологическое обоснование возможности их успешного выращивания на территории средней полосы европейской части России;
2. Оценить урожайность и выявить факторы, ограничивающие продуктивность представителей рода *Miscanthus* при выращивании на территории средней полосы европейской части России;
3. Исследовать особенности фотопериодической регуляции роста и развития у представителей разных видов рода *Miscanthus*;
4. Изучить особенности продукционного процесса представителей рода *Miscanthus* при разном уровне влагообеспеченности;
5. Изучить влияние низких температур и пониженной освещённости на рост, развитие и функциональную активность представителей рода *Miscanthus*;

б. Оценить потенциальную аллелопатическую активность у представителей рода *Miscanthus*.

**Научная новизна.** Впервые получена морфолого-физиологическая характеристика различных генотипов мискантуса в условиях средней полосы России. В результате сравнительной оценки четырёх генотипов мискантуса выделены перспективные виды и формы. Впервые получены данные по урожайности растений мискантуса в течение первых 8 лет жизни в условиях средней полосы европейской части России. Изучены особенности фотопериодической реакции различных видов мискантуса. Исследована фотопериодическая реакция, благодаря которой в северных широтах наблюдается повышение продуктивности биомассы растений мискантуса. Выявлены основные факторы, которые ограничивают продуктивность растений мискантуса в условиях средней полосы европейской части России. Установлено влияние условий низкой освещённости и пониженной температуры на ростовые процессы растений и функциональную активность разных представителей рода *Miscanthus*. Выявлены реакции растений мискантуса на почвенную засуху, а также основные адаптационные механизмы в этих условиях. Установлено наличие аллелопатического взаимодействия растений мискантуса в ходе формирования агроценоза.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Впервые дана эколого-физиологическая характеристика различных генотипов мискантуса в условиях средней полосы России.

На основании полученных результатов могут быть составлены рекомендации по агротехнике представителей рода *Miscanthus* и по разработке технологических карт возделывания данной культуры.

Кроме того, данные, полученные в ходе работы над диссертацией, могут быть использованы для преподавания курсов физиологии растений, растениеводства, физиологических основ управления продукционным процессом, а также смежных и базирующихся на их основе



профессиональных дисциплин студентам сельскохозяйственных и биологических специальностей.

**Методология и методы исследования.** Диссертационная работа выполнена с использованием классических и современных методов физиологии растений. Подробно методология и методы исследования отражены в разделе «Объекты и методы исследований».

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Мискантус – многолетнее корневищное травянистое растение, способное произрастать и формировать стабильный урожай биомассы в условиях средней полосы России;
2. Мискантус обладает ярко выраженной короткодневной фотопериодической реакцией, определяющей процессы кущения и возможность перехода к генеративному развитию;
3. В условиях средней полосы России продуктивность мискантуса ограничивается относительно невысоким приходом ФАР, возможностью наступления весенних и осенних заморозков, низкими температурами в период перезимовки, а также возможным недостатком запасов влаги в почве;
4. Одним из факторов, влияющих на формирование агроценоза на основе мискантуса, является аллелопатическое взаимодействие с сорными растениями;
5. Благодаря высокой потенциальной продуктивности и относительной неприхотливости мискантус можно рассматривать в качестве перспективной биоэнергетической культуры для России.

**Публикации по теме диссертации.** Результаты диссертационной работы отражены в 21 публикациях в отечественных и зарубежных изданиях, в том числе в 2 изданиях, рекомендованных ВАК МОН РФ для защиты диссертаций и 2 статьях в международных изданиях, индексируемых в базах Scopus и Web of Science.

## **Степень достоверности и апробация результатов**

Достоверность полученных результатов подтверждается проведенным статистическим анализом. Материалы работы докладывались на российских и международных конференциях: Международном конгрессе FESPB/EPSO (Дублин, Ирландия, 2014), Международной конференции «Perennial Biomass Crops for a Resource Constrained World» (Хоэнхайм, Германия, 2015); Международной научной конференции «Научное и кадровое обеспечение продовольственной безопасности России» (Москва, РГАУ-МСХА, 2015); Международной научно-практической конференции, посвященной 85-летию ВИЛАР (Москва, 2015); Всероссийской научной конференции «Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений» (Саранск, 2016); Международной научно-практической конференции «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования» (Ялта, 2016); Международной научной конференции, посвящённой 200-летию со дня рождения Н.И. Железнова (РГАУ-МСХА, Москва, 2017); Годичном собрании общества физиологов растений России. «Экспериментальная биология растений: фундаментальные и прикладные аспекты» (Крым, Судак, 2017); Всероссийской научной конференции с международным участием «Современные аспекты структурно-функциональной биологии растений: от молекул до экосистем (Орел, 2017); 13-й международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию кафедры растениеводства Белорусской СХА (Горки, 2019); Международной научной конференция профессорско-преподавательского состава, посвященной 125-летию со дня рождения В.С. Немчинова (Москва, РГАУ-МСХА, 2019); IX Съезде общества физиологов растений России «Физиология растений - основа создания растений будущего» (Казань, 2019); 16-й международной научно-практической конференции «Аграрная наука – сельскому хозяйству» (Барнаул, Алтайский ГАУ, 2021), Всероссийской научной конференции с международным участием «Экспериментальная

биология растений и биотехнология: история и взгляд в будущее» (Москва, 2021).

**Личный вклад автора.** Диссертационная работа является результатом исследований, проведённых лично автором на кафедре физиологии растений РГАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева.

Автор лично участвовал в проведении полевого опыта. Автором лично была проведена серия вегетационных опытов. Все биометрические, газометрические и прочие измерения и наблюдения, осуществлённые в рамках проведённых автором опытов, проводились собственноручно автором. Обработка всех полученных в ходе работы над диссертацией данных и их научная интерпретация были проведены автором персонально. В совместных публикациях вклад автора колебался от 10 до 90%.

**Структура и объём диссертации.** Диссертация изложена на 170 страницах, состоит из введения, основной части, содержащей 55 рисунков, 20 таблиц, заключения, списка литературы, включающего 196 источников, в том числе 128 - на иностранном языке, и 3 приложений.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую признательность и благодарность за поддержку и помощь при проведении исследований и выполнении научной работы научному руководителю – доктору биологических наук, профессору, заведующему кафедрой физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева Ивану Германовичу Тараканову, а также доктору сельскохозяйственных наук, профессору кафедры земледелия и МОД РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева Николаю Фёдоровичу Хохлову.

## **Глава 1 Обзор литературы**

### **1.1 Физиологические основы продукционного процесса растений**

#### **1.1.1 Общие представления о продукционном процессе растений, потенциальная продуктивность сельскохозяйственных культур**

Продукционный процесс растительного организма – это целый комплекс важнейших физиологических механизмов, которые протекают в растении на всех уровнях его организации – на молекулярном, клеточном, тканевом, и организменном уровне (Шатилов, 1993).

В целом под продукционным процессом растения понимают сложный динамический процесс формирования элементов продуктивности (урожайности), который реализуется благодаря функционированию фотосинтезирующей системы (в виде агроценоза) в определённых почвенно-климатических условиях и при наличии определённых факторов окружающей среды (Гатаулина, 2013).

Изучение потенциальной продуктивности растений, имеющих важное значение для сельского хозяйства – это актуальный вопрос, который в долговременной перспективе позволит найти решение целого ряда проблем, оценить пределы возможностей дальнейшего увеличения урожайности растений, а также очертить пути регуляции продукционного процесса в нужную сторону. (Сычѳв и др., 2009)

Реально получаемые в настоящее время урожаи сельскохозяйственных растений зачастую не соответствуют тем максимальным величинам, которые являются генетически обусловленными для той или иной культуры. Работа в области установления потенциала растительного организма проводится с целью возможности определения максимальной потенциальной урожайности (в зависимости от конкретного растения объектом внимания могут служить как плоды, так и вегетативные органы растений), для обоснования целесообразности использования тех или иных агротехнических приёмов, для обоснования тех морфолого-физиологических признаков, которые могут

быть использованы в селекционном процессе растений для получения новых, более устойчивых, более продуктивных и перспективных сортов. (Рубец, 1997, Коновалов, 2005).

Под потенциальной продуктивностью растения можно понимать его способность утилизировать определённую долю световой энергии, имеющихся в доступе воды, углекислого газа и элементов минерального питания, переводя их при этом в форму органического вещества при наличии оптимальных условий окружающей среды на всех последовательно протекающих этапах онтогенеза (Жученко, 1999).

Необходимо при этом учитывать тот факт, что во многих аспектах потенциальная продуктивность растительного организма – это теоретическая расчетная величина. Связано это с тем, что полностью оптимизировать условия, в которых произрастает растение, зачастую оказывается невозможным, особенно при его выращивании не в лабораторных, а в полевых условиях (Гуляев, 1989). Лимитирующие факторы не позволяют полностью реализовать потенциал генотипа, что делает важным изучение особенностей ответных реакций организма на воздействие данных факторов (Драгавцев, 2007).

Продукционный процесс реализуется в результате важнейших свойств растения – роста и развития, фотосинтеза и дыхания.

Под ростом растений понимают необратимое количественное изменение отдельных параметров организма в сторону их увеличения. Под развитием понимают качественные изменения, происходящие в организме и приводящие к появлению принципиально новых образований или метаболических путей, которые до этого не были свойственны растению (Образцов, 2001).

Потенциальная продуктивность растения – это, прежде всего, генетически обусловленный показатель, на который накладывается воздействие лимитирующих факторов (Драгавцев, 2015). Расчёт потенциальной продуктивности растительного организма может быть

произведён на основе количественного учёта закладывающихся морфолого-физиологических элементов – количества листовых и стеблевых почек во время прохождения ювенильного периода, а затем зачатков колосков и цветков в конусе нарастания растения после перехода его к генеративному развитию (Сычѳв, 2009).

В зависимости от вида растения подход к прогнозированию потенциальной продуктивности может видоизменяться. В случае зерновых культур, соцветие которых является колосом и его вариациями, при рассмотрении конуса нарастания учитывают такие показатели, как число колосков в колосе или число цветков в колосе (Куперман, 1982). В случае культуры, продуктивность которой не связана с генеративными элементами, подход к определению потенциальной продуктивности необходимо видоизменять в соответствии с её особенностями, такими, как накопление биомассы, формирование корнеплодов, листовой поверхности, стеблестоя и т.д. (Гущина, 2019).

Рассмотрим один из классических подходов к определению потенциальной продуктивности растения на примере пшеницы (*Triticum* sp.). Говорят о прохождении растениями отдельных этапов органогенеза, связанных с состоянием конуса нарастания (Куперман, 1982). Конус нарастания – это важнейшее звено в комплексе донорно-акцепторных взаимодействий между генеративными и вегетативными частями побега растения. Регулярная смена аттрагирующей активности у различных органов растения обуславливает прохождение этапов морфолого-генетической системы развития растительного организма (Мокроносов, 1992).

Формирование каждого из отдельных элементов продуктивности растения занимает не один, а несколько этапов органогенеза, поэтому их принято группировать в периоды, в течение каждого из которых происходит формирование и развитие вегетативных частей растения, а также отдельных колосков, цветков и плодов – зерновок (Сычѳв, 2009).

Вопрос связи продукционного процесса сельскохозяйственных культур и морфолого-физиологических параметров широко изучался как в нашей стране, так и за рубежом (Куперман, 1982, Ламан, 2007, Hein, 2005).

### **1.1.2 Продуктивность растений в агроценозе**

Дикорастущие растения реализуют свою продуктивность в условиях естественных биоценозов, в которых существенную роль играют такие факторы, как конкуренция с представителями своего и чужеродных видов, а также ограниченное количество факторов внешней среды – например элементов минерального питания, пополнение которых в почве возможно в основном благодаря наличию опада и активной его минерализации (Николайкин, 2018). Однако один из ключевых факторов конкуренции между растениями в ценозе – световая энергия. В зависимости от типа ценоза распределение света в нём может существенно различаться, при этом наиболее эффективно использовать световую энергию могут лишь те виды растений, которые находятся в верхнем ярусе (Культиасов, 1982).

Всё это приводит к тому, что продуктивность отдельно взятого растительного организма, произрастающего в условиях естественного биоценоза, оказывается невелика.

По-другому обстоят дела в условиях агроценозов. Культурные растения, продукционный процесс которых происходит в условиях постоянного воздействия на внешнюю среду деятельности человека, зачастую не ограничены в той же степени, что и дикорастущие растения (Образцов, 2001).

Системы земледелия направлены на создание наиболее благоприятных условий для произрастания культурных растений, в которых они смогли бы наиболее полно реализовать свой потенциал продуктивности (Ламан, 2007).

Целенаправленная селекция (как традиционными способами, так и с применением самых новых высокотехнологичных и наукоёмких способов

выведения новых сортов) привела к созданию сортов и гибридов сельскохозяйственных культур, продуктивность которых на несколько порядков выше, нежели продуктивность их предшественников, а также дикорастущих представителей данного биологического вида (Рубец, 1997).

Полностью реализовать свой потенциал продуктивности такие растения способны только при активнейшем воздействии на условия их произрастания со стороны человека. Попав в условия естественных биоценозов, подобного рода растения в абсолютнейшем большинстве случаев оказываются неконкурентоспособными (Cadoux, 2012).

Агроценоз, как и биоценоз, является фотосинтезирующей системой. Растения, формирующие агроценоз, должны наиболее эффективным образом улавливать световую энергию и трансформировать её в энергию химических связей в своём организме. Только при соблюдении данного условия может быть получена максимальная потенциальная продуктивность растения (Сычѳв, 2009). В то же время итоговая величина урожайности растений в агроценозе будет зависеть от таких показателей, как величина фотосинтезирующей поверхности (площадь листьев), интенсивности фотосинтеза, фотосинтетического потенциала. В условиях агроценоза данные показатели могут варьировать в широком диапазоне. К примеру, площадь листьев у различных сельскохозяйственных культур, в зависимости от условий выращивания, может колебаться в диапазоне от 5000 – 7000 м<sup>2</sup> на гектар (в случае угнетѳнных и изреженных посевов) до 40 000 – 50 000 м<sup>2</sup> на гектар (в благоприятных условиях). Суточные приросты сухой биомассы растений в агроценозе в пиковые периоды могут достигать до 250 – 300 кг/га (Ничипорович, 1961).

Один из основных факторов, обуславливающих эффективный фотосинтез – усвоение энергии солнечной радиации. В среднем посевы поглощают разное количество световой энергии в течение вегетации - от 1 – 2% в период всходов до 70-80% в период наращивания максимального числа листьев. Полноценно развитые растения могут поглощать до 50-60%



падающей на посев фотосинтетически активной радиации (ФАР), однако суммарный коэффициент полезного действия ФАР в большинстве случаев не превышает 1,5 – 2% (Ничипорович, 1954; Мурей, 1981).

Помимо эффективности использования световой энергии важную роль в формировании агроценоза играет конкуренция между растениями за свет и проявление синдрома избегания затенения. Благодаря первичным реакциям синдрома избегания затенения осуществляется эпигенетическая регуляция смены физиологического состояния растений на основе принципа опережающего отражения действительности, что позволяет обеспечить уход от стрессирующего воздействия, либо понизить его неблагоприятное действие (Тараканов, 2007).

К ответным реакциям растений на ценотические условия можно отнести повышение относительной скорости роста, удлинение побегов, увеличение площади листьев и их удельной поверхностной плотности. Кроме того, может наблюдаться изменение в содержании фотосинтетических пигментов, а также изменение угла наклона листьев. Эти реакции способствуют более экономному расходу фотоассимилятов и повышению эффективности поглощения световой энергии под пологом листьев, что в конечном итоге приводит к оптимизации продукционного процесса на уровне саморегуляции фотосинтетического аппарата растений в агроценозе (Тараканов, 2007).

Помимо факторов, связанных с эффективностью работы фотосинтетического аппарата, немаловажной является и география произрастания растений. Продукционный процесс (независимо от срока жизни целого организма – одно-, двух- либо многолетнего) в географических областях Земного шара с ярко выраженной сезонностью реализуется в течение вегетационного периода – срока, прошедшего с момента прорастания семени, выхода растения из покоя, укоренения вегетативного органа в случае вегетативно размножаемых растений – и до момента уборки

урожая, либо ухода растения в состояние покоя, либо отмирания вегетативной части растения (Clifton-Brown, 2017).

Говоря о продукционном процессе сельскохозяйственной культуры, следует упомянуть такие основные показатели, как потенциальная урожайность, биологическая урожайность, а также фактическая (хозяйственная урожайность), под каждым из которых имеется различное биологическое основание (Гатаулина, 2013; Ничипорович, 1961).

Под потенциальной урожайностью понимают наибольшую, теоретически максимально возможную урожайность, которую можно получить от конкретного вида и сорта сельскохозяйственной культуры при выращивании в идеальных условиях. Потенциальная урожайность – величина во многом теоретически определяемая, на практике же фактически недостижимая (Кошкин, 2015).

Кроме того, при характеристике продукционного процесса культурных растений выделяют такое понятие, как структура урожая, под которой понимают значение доли компонентов урожая, определяющих его общую величину (Образцов, 2001).

К таким компонентам можно отнести, к примеру, густоту стояния растений (число отдельно взятых растительных организмов на единице площади питания), число колосьев на одном растении (в случае зерновых культур), число плодов на одном растении (в случае культур, у которых хозяйственно–ценным органом является плод), массу 1000 семян (в том случае, если хозяйственную ценность представляют семена). Этот список можно продолжить. Кроме того, при характеристике продукционного процесса растительного организма важным понятием является структура растения, под которой понимают вклад отдельных органов в общую его биомассу (Рубец, 1997).

Как в целом продукционный процесс отдельно взятого растительного организма, так и продукционный процесс агроценоза, а также особенности протекания отдельных его этапов, находятся в зависимости от большого

числа факторов – как окружающей среды, так и внутренних факторов растения (Амелин, 2014). К факторам окружающей среды, оказывающим влияние на продуктивность растения, можно отнести, прежде всего, экологические факторы – температурный режим, световой режим, условия увлажнения, обеспеченность почвы элементами минерального питания, достаточное снабжение растений углекислым газом. Факторы внутренней среды, оказывающие влияние на продукционный процесс растений – это, прежде всего, генетические особенности вида или сорта. Именно они определяют границы максимально возможной продуктивности, которую может реализовать растительный организм (Кошкин, 2010).

Кроме того, при отклонении какого-либо из вышеперечисленных факторов от нормы (оптимального уровня) имеет место отрицательное влияние как на отдельные элементы продуктивности растения, так и на его продукционный процесс в целом. Так, например, недостаток влаги в период цветения ряда культур может привести к абортированию генеративных органов и полному отсутствию дальнейшего плодоношения. В связи с этим важнейшую роль в продукционном процессе растения играет взаимодействие «генотип-среда» (Косулина, 1993, Драгавцев, 2015).

## **1.2 Взаимодействие «генотип-среда» и его роль в продукционном процессе растений**

### **1.2.1 Концепция взаимодействия «генотип-среда»**

Структурная организация всех живых организмов на планете Земля характеризуется огромным количеством разнообразных вариаций, что связано как с генетическим эффектом, так и с влиянием окружающей среды. Это, в конечном счёте, приводит к тому, что накапливаются изменения в генотипе, которые приводят к усилению разнообразия в структурах живых организмов, которое оказывается тем больше, чем сильнее разнообразие в факторах окружающей среды (Purdy, 2014).

Основной причиной наличия различий в физиологических характеристиках генотипов в различных средах является наличие взаимодействия генотип-среда (Gedif, 2014). Сама концепция взаимодействия «генотип-среда» приводит к необходимости оценки стабильности генотипа растительного организма в различных экологических условиях. В биологическом плане стабильным может считаться генотип, фенотип которого изменяется лишь в узком диапазоне в ответ на воздействие различных экологических факторов (McCalmont, 2017).

Факторы окружающей среды могут оказывать влияние на уровень метилирования ДНК и состояние хроматина. Такие эпигенетические изменения, как полагают, могут быть механизмом, влияющим на пластичность каждого конкретного вида растений в разнообразных условиях окружающей среды (Zhang, 2015).

Идея о том, что взаимодействие «генотип-среда» может рассматриваться в качестве плейотропического эффекта отдельных вариаций в различных средах подразумевает возможность анализа в качестве генетически взаимосвязанных признаков тех признаков, которые в условиях разнообразных сред видоизменяются в одинаковой степени и с одинаковой направленностью (Flexas, 2006).

В этой связи степень данной взаимосвязи находится в корреляции с уровнем совместного генетического контроля, и знак коэффициента корреляции показывает направление аллельного эффекта для оцениваемой среды. Это открывает определенные перспективы с точки зрения совершенствования и перенаправления селекционного процесса. И, как и в случае с большинством других разделов количественной генетики, это приведёт к тому, что разовьётся статистический аппарат, противопоставленный исключительно биологическим показателям, который можно будет использовать для количественной оценки, понимания и интерпретирования системы взаимодействия «генотип – среда» в селекции растений.

Взаимодействие «генотип-среда» также рассматривают как явление, при котором фенотип отзывается по-разному при едином генотипе, в зависимости от различных факторов окружающей среды, которые воздействуют на организм. Концепция взаимодействия «генотип-среда» обыкновенно графически изображается в качестве наклонной прямой линии. Если прямые не параллельными друг другу, но и не пересекают себя в пределах графика, это набор изучаемых признаков генотипа изменяется в одном направлении в различных средах. В этом случае наиболее оптимальный сорт растения из множества изучаемых будет специфичен в зависимости от конкретного места выращивания. Взаимодействие «генотип-среда» будет влиять на процесс выбора стратегии построения программы селекционного процесса, а именно выбор наиболее подходящих для скрининга условий среды, более рациональное распределение ресурсов в рамках селекционного процесса, и выбор исходных генотипов для селекции (Leflon, 2016).

Продуктивность – это количественный полигенный признак. В разных средах продуктивность растительного организма будет определяться разными группами генов. Основополагающими при выделении этих групп генов будут лимитирующие факторы, которые органичивают продуктивность растения в определённой среде (Драгавцев, 2015). Таким образом, продуктивность растительного организма оказывается в прямой зависимости от взаимодействия «генотип-среда», и определяется его реализацией.

### **1.2.2 Реализация взаимодействия «генотип-среда»**

При реализации взаимодействия «генотип-среда», в том числе и в физиологическом плане, возможно наличие двух категорий взаимодействия: качественные, или перекрёстные взаимодействия (проявляющиеся в кардинальных изменениях проявления генотипа при его перемещении из одной среды в другую) и количественные, или неперекрёстные взаимодействия

(проявляющиеся в линейном градиентном изменении признака при перемещении генотипа через среды) (Leflon, 2015). Взаимодействие «генотип-среда» иногда рассматривают в качестве способа измерения относительной пластичности генотипа в условиях влияния разнообразных внешних факторов. Хотя четкое разделение генотипов по различным, в том числе физиологическим признакам свидетельствует о долгой и богатой истории научного интереса, связанного с фенотипической пластичностью, одно фундаментальное понимание объединило исследователей-представителей разных отраслей наук - это способность генотипов проявляться в виде различных фенотипов под влиянием различных условий окружающей среды, что имеет под собой генетическую основу (Драгавцев, 2015).

Так, на стабильность и регулярность урожайности зерновых культур влияет способность генотипа реагировать на условия окружающей среды, которая определяется набором генов генотипа (Ulaganathan, 2015). В различных условиях окружающей среды можно ожидать, что взаимодействие «генотип – среда» также будет изменчиво и обширно. В результате один сорт может иметь самую высокую урожайность в одной среде, в то время как второй сорт может демонстрировать лучшие характеристики в других условиях. Это обусловило необходимость изучения генотипов с точки зрения особенностей их взаимодействия с окружающей средой для определения величины и степени данных взаимодействий при отборе генотипов в различных средах, наряду с оценкой средней продуктивности изучаемых растений (Chandrika et al., 2015).

Один из самых современных методов моделирования взаимодействия между генотипом и средой предоставляет биологам (в том числе селекционерам и физиологам растений) полную визуальную оценку всех изучаемых параметров путем создания модели, которая одновременно представляет как среднюю продуктивность растения (или иной физиологический признак), так и стабильность получаемых результатов в

разных средах. При этом могут быть определены наиболее оптимальные среды для конкретных генотипов, а также выделены так называемые «мега-среды», которые подходят для большого числа разнообразных генотипов (Gedif and Yigzaw, 2014). Большинство оценок влияния окружающей среды на продуктивность в селекции и физиологии растений опираются на многосредовые полевые исследования, которые представляют собой определённые, нацеленные на конечного потребителя производственные среды, и в основном они используются для выявления наиболее устойчивых и продуктивных генотипов и последующего создания новых сортов растений. Эти географические эксперименты позволяют получить таблицы средних значений разных параметров для различных генотипов в различных средах обитания. Данные из таких таблиц, в которых сопоставляются результаты исследований в разных странах, могут быть первоначально проанализированы с использованием математических моделей, которые включают в себя влияние генотипа, окружающей среды, а также разделяют оставшуюся неучтённую вариацию на эффект взаимодействия между средами и генотипами и остаточную ошибку эксперимента. Это даёт хорошее представление о доле дисперсии, которая относится к действию исключительно со стороны генотипа, а не взаимодействия «генотип-среда». Однако данная модель не позволяет с точностью утверждать о природе взаимодействия между отдельными физиологическими процессами, свойственными организму, и окружающей его средой (Leon et al., 2016).

Соотношение степени вариации среды между тестовыми средами в случае анализа растений, произрастающих на одинаковых экспериментальных делянках, расположенных в разных средах (так называемый «биplot») зависит от масштабирования, ориентированного на среду, и изначально использовался для оценки структуры сред. Для визуализации взаимосвязи между средами были построены прямые, соединяющие тестовые среды с биplotом-источником, известным как вектор среды. Косинус угла между двумя средами используется для аппроксимации

отношения между ними. Таким образом можно обнаружить положительные корреляции между исследуемыми в течение вегетационных периодов признаков для различных участков, в том случае, если угол между векторами среды оказывается меньше 90 (Gedif, 2014). У индивидуальных организмов с одним и тем же генотипом могут развиваться вариации по физиологическим признакам из-за различных условий окружающей среды, и иногда сильные экологические вариации влияют на генотип, в то время как большинство экологических вариаций влияют на фенотип (Yash, 2015). Исторически селекционеры признавали потенциально негативные последствия проявления взаимодействия «генотип – среда» в селекции и при внедрении и распространении новых сортов и сосредоточились на разработке инструментов и ресурсов для количественной оценки этого явления в качестве первого шага к минимизации его пагубного воздействия и, по возможности, использованию преимуществ позитивных взаимодействий (Cooper, 2014; Sadras, 2014). Как правило, тест-объекты определяются для изучения в определенных наборах сред и зависят от конкретного физиологического процесса, который хотят изучить (Leon, 2016). Определение наиболее подходящих растительных объектов основывается на оценке из качественных показателей, которые отражают их чувствительность к окружающей среде с привязкой этой вариации к конкретным физиологическим механизмами (Sadras, 2014). Часть исследований взаимодействия «генотип – среда» основаны на специально моделируемых искусственных стрессовых условий для растений, чтобы выделить влияние конкретных источников, как правило, абиотических стрессов на продуктивность и физиологические особенности различных генотипов растений. (Leon, 2016).



### 1.2.3 Факторы, лимитирующие продукционный процесс растений

Традиционное, до сих пор наиболее широко распространенное утверждение среди биологов растений гласит, что высокий уровень урожайности может быть достигнут лишь при наиболее благоприятных условиях окружающей среды (Blum, 2005). Однако в данной теории имеется ряд недостатков, основной из которых связан с тем, как именно определить условия, которые были бы идеальными для каждой из культур, очертить границы действия факторов, при которых они становятся стрессовыми и не будут подходить для удовлетворения потребностей растений. Для того, чтобы провести подобное разграничение, необходим анализ перекрёстного взаимодействия факторов, при которых определенный стресс, вызванный одним из неблагоприятных воздействий на растение, снизил бы его урожайность (Tenhaken, 2015).

Растения в онтогенезе не всегда находятся в условиях, способствующих оптимальному протеканию всех процессов в организме. В течение жизни на растительный организм могут оказывать воздействие разнообразные неблагоприятные (стрессирующие) факторы внешней среды, прежде всего абиотического характера (Jensen, 2016). Стрессовым фактором может являться любое значение фактора окружающей среды, которое выходит за границы оптимума для той или иной характеристики растения.

Адаптация растительного организма к действию стрессирующего фактора может происходить за счёт механизмов как физиологического характера (так называемая физиологическая адаптация или акклимация) в случае действия на уровне одного конкретного организма, так и на уровне популяции организмов. В данном случае будет действовать генетическая адаптация (Casler, 2003).

Температура в качестве стрессирующего фактора может выступать в двух случаях – в случае слишком низкой и в случае слишком высоких

значений, однако для умеренных широт основную опасность представляют пониженные температуры.

К холодостойким можно отнести те растения, которые при низких температурах выше нуля (от 0 до +10 °С) не демонстрируют реакций раздражения, а также не снижают интенсивности ростовых процессов. В том случае, если растение оказывается повреждённым, либо убитым такими температурами, его относят к нехолодостойким. Холодостойкость – это свойство прежде всего растений, которые являются выходцами из умеренной полосы Земного шара. В качестве примеров холодостойких культур можно привести ячмень, овёс и пшеницу.

В случае нехолодостойких растений их отдельные органы могут различаться по степени устойчивости к низким температурам. Так, например, в случае кукурузы стебель оказывается наименее устойчивым к воздействию низких температур.

У холодостойких растений возможен запуск метаболизма по альтернативному ГМФ-пути, что не обнаруживается у нехолодостойких растений. На фоне снижения интенсивности поглощения  $O_2$  энергетическая эффективность процесса дыхания у холодостойких растений не исчезает полностью. Благодаря повышенному содержанию в мембранах митохондрий ненасыщенных жирных кислот они способны сохранять большую эластичность при пониженных температурах, по сравнению с мембранами митохондрий нехолодостойких растений (Friesen, 2014). Данное явление способствует сохранению энергетической эффективности дыхания холодостойких растений при воздействии на них низких температур.

Условия низких температур приводят к снижению интенсивности фотосинтеза у нехолодостойких растений, причём полная его остановка отмечается при достижении температуры 0 °С. Механизм негативного действия низких температур на процессы фотосинтеза заключается в нарушении нормального состояния мембран, а также разобщении фотофосфорилирования (Кошкин, 2015).

Наряду с низкими положительными температурами на растение могут оказывать повреждающее воздействие и отрицательные температуры.

В работах Н.А. Максимова показаны базовые механизмы реакций растительного организма на воздействие отрицательных температур. Важную роль Н.А. Максимов предавал химическим механизмам защиты клеток от воздействия на них низких температур, а именно защите клеток от замерзания путём накопления в клетке сахаров (Максимов, 1952).

Для сохранения структурной целостности мембран в клетке, находящейся при температуре замерзания, необходимо наличие веществ – протекторов, которые при взаимодействии с мембранами предохраняют их от разрушения.

Таковыми протекторами, наряду с сахарами, являются низкомолекулярные карбоновые кислоты, а также хлористый натрий. Повреждение клеток растения при замерзании их содержимого с одной стороны связано с образованием внутриклеточного льда, а с другой стороны – с обезвоживанием клеток. Наиболее устойчиво к воздействию низких температур растение, находящееся в состоянии покоя. Условия умеренных широт земного шара могут быть стрессовыми для большого числа растений, происходящих из более южных регионов (Скаженник, 2014).

Совместное действие стрессовых факторов, таких как засоление и засуха, вызывает ряд специфических ответных реакций у растения. Это связано с тем, что зачастую имеет место не простое суммарное действие двух негативных факторов и, соответственно, сумма ответных реакций растения, а достаточно уникальное сочетание адаптационных путей, которые зачастую могут быть антагонистичны друг по отношению к другу (Mittler, 2006; Suzuki, 2014).

Физиологические ответы растения на условия засухи включают в себя: изменение степени открытия устьиц, снижение интенсивности фотосинтеза, изменение эластичности клеточных стенок, а также накопление ядовитых продуктов метаболизма, которые могут вызвать гибель клеток (Ahuja, 2010).

В случае наличия засоления почвы в качестве дополнения к недостатку воды, растение оказывается подвержено дополнительному стрессу, связанному с токсичностью накапливающихся в нём ионов (Chaves, 2009).

При длительном дефиците воды фотосинтез растений снижается из-за понижения устьичной проводимости и поглощения  $\text{CO}_2$  наряду с усилением фотоингибирования (Chaves, 2009). Движение устьиц в условиях водного дефицита может варьировать, поскольку различные виды используют различные сигнальные механизмы для инициирования закрытия устьиц. Острый дефицит воды может спровоцировать закрытие устьиц, но при снижении фотосинтетического потенциала метаболические ограничения становятся более важными (Ghannoum, 2003). Метаболические ограничения у метельчатых видов  $\text{C}_4$ - растений больше по сравнению с метельчатыми видами  $\text{C}_3$  при воздействии сильного дефицита воды (Ripley, 2010). Рост растений требует точного контроля клеточного деления и необратимого расширения клеточной стенки для роста клеток, связанного с поглощением воды (Feng, 2016).

Осмотические стрессы, такие как засоленность и дефицит воды, нарушают водный баланс растений и вызывают снижение тургора клеток, что влияет на способность клеток растягиваться, а также приводит к ингибированию фотосинтеза или дыхания (Cramer, 2003). Рост считается наиболее чувствительным физиологическим процессом в условиях дефицита воды, что связано в том числе с ограниченной способностью растения использовать осмотическую систему регуляции (Cramer, 2011), поскольку разность потенциалов между цитоплазмой и внеклеточной средой играет ключевую роль в определении направления движения воды (Feng, 2016). Степень деформации клеточной стенки зависит от степени потери воды и её жесткости, что влияет на биосинтез новых компонентов клеточной стенки, таких как целлюлоза, гемицеллюлоза и пектиновые вещества (Le Gall, 2015; Wang, 2016).

Механизмы устойчивости к абиотическим стрессам можно классифицировать как механизмы избегания и толерантности. Реакции избегания дефицита воды включают изменения в анатомии или метаболизма растений для ухода от стресса и включают увеличение распределение биомассы в сторону корневой системы, опадение листьев, их скручивание, а также снижение устьичной проводимости (Touchette, 2009). Засоление почвы изначально приводит к возникновению осмотического стресса и постепенно приводит к стрессу, связанному с токсичностью ионов. Солевой стресс снижает интенсивность фотосинтеза из-за устьичного ограничения или неустыичных эффектов. К ним относятся снижение содержания хлорофилла и старение листьев, связанное с накоплением токсичных ионов и изменения в фотохимической активности листьев и метаболизме углерода (Chaves, 2009). Избегание засоления заключается в избирательном поглощении солей корневой системой, выведение солей из особых солевых желез у ряда растений-галофитов, а также эффективное разделение солей в вакуолях для избегания их ядовитого действия в ходе клеточного метаболизма. Засоление ингибирует рост и развитие растений и влияет на метаболизм, снижая чистую продуктивность фотосинтеза (Baker, 2008), а также негативно влияет на продуктивность сельскохозяйственных культур. Ингибирование ростовых процессов при засолении связано с двумя процессами. Первоначально, из-за снижения водного потенциала растение начинает испытывать осмотический стресс, подобный дефициту воды, что связано с концентрированными растворенными веществами в прикорневой зоне. Затем возникает ионный дисбаланс, поскольку соли нарушают поглощение питательных веществ и накопление ионов с течением времени, что является основной причиной их токсичности (Munns, 1995; Flowers, 2004). Большое количество факторов способствуют повышению устойчивости растений к засолению, которая зависит от вида растения, а также от стадии его развития (Munns, 2002; Jones 1992). В гликофитах солеустойчивость также включает в себя накопление совместимых с нормальным метаболизмом растения растворенных веществ,

таких как пролин, в цитозоле и органеллах для их осмотической адаптации и осмопротекции.

Таким образом, с учётом концепции взаимодействия «генотип-среда» все вышеперечисленные факторы будут оказывать влияние на растение в разной степени в зависимости от условий произрастания. В каждой конкретной среде один или несколько лимитирующих факторов будут оказывать стрессирующее воздействие на растение, лимитируя его продуктивность.

### **1.3 Физиологические особенности С<sub>3</sub>- и С<sub>4</sub>-растений с точки зрения продукционного процесса**

Как уже было отмечено выше, основную роль в продуктивность растения вкладывает фотосинтез (Ничипорович, 1954). Однако с точки зрения химизма фотосинтеза различные растения могут иметь различный потенциал продуктивности, связанный с генетически обусловленными особенностями работы фотосинтетического аппарата. В частности потенциал продуктивности различается у растений с С<sub>3</sub> и С<sub>4</sub>-типом фотосинтеза (Карпилов, 1960).

Прежде всего, растения с С<sub>3</sub> и С<sub>4</sub>-типом фотосинтеза являются выходцами из разных географических широт. Растения с С<sub>3</sub>-типом фотосинтеза – это в массе своей выходцы из умеренных широт, тогда как растения с С<sub>4</sub>-типом фотосинтеза – представители тропиков и субтропиков (Тарчевский, 1977; Шпаар, 2012).

У С<sub>3</sub>-растения мезофилл листа делится на столбчатый и губчатый. У С<sub>4</sub>-растений паренхима листа дифференцирована на клетки основного мезофилла, а также на клетки обкладки сосудистого пучка (так называемый «кранц-тип» или «корончатый» тип строения листа) (Рахманкулова, 2018). Хлоропласты в клетках мезофилла у С<sub>3</sub>-растений представлены

исключительно гранальными формами. В листьях же  $C_4$ -растений присутствуют как гранальные, так и агранальные хлоропласты.

Первичным продуктом фотосинтеза у  $C_3$ -растений является трёхуглеродное соединение - фосфоглицериновая кислота. В случае  $C_4$ -растений первичный продукт фотосинтеза – это четырёхуглеродная щавелевоуксусная и яблочная кислота (малат) (Jiao, 2017). Первичным акцептором углекислого газа, к которому идёт его присоединение, у растений с  $C_3$ -типом фотосинтеза является пятиуглеродный рибулозодифосфат, а у растений с  $C_4$ -типом фотосинтеза – трёхуглеродный фосфоенолпируват. Ключевыми ферментами реакции карбоксилирования являются соответственно рибулозодифосфаткарбоксилаза и фосфоенолпируваткарбоксилаза. Имеются отличия и по  $CO_2$ -компенсационному пункту у данных групп растений. У растений с  $C_3$ -типом фотосинтеза он лежит на отметках 0,003 – 0,01%. У растений с  $C_4$ -типом фотосинтеза он гораздо ниже и лежит в пределах от 0 до 0.0005% (Maxwell, 2000).

Для растений с  $C_3$ -типом фотосинтеза характерно наличие светового насыщения фотосинтеза – то есть такой величины уровня освещенности, при которой дальнейшее её повышение не будет приводить к увеличению интенсивности фотосинтеза. У  $C_4$ -растений светового насыщения либо не достигается вообще, либо оно достигается при очень высоком уровне освещенности, которое способно разрушить фотосинтетический аппарат (Robson, 2013). Для растений с  $C_3$ -типом фотосинтеза характерно наличие фотодыхания. В процессе фотодыхания ключевой фермент цикла Кальвина – РДФ-карбоксилаза-оксигеназа – катализирует не присоединение углекислого газа, а присоединение кислорода к рибулозодифосфату, что не приводит к накоплению органического вещества (Oliver, 2009). Для  $C_3$ -растений в норме соотношение между реакциями карбоксилирования и окисления рибулозодифосфата находится в соотношении 3:1. Для  $C_4$ -растений фотодыхание не характерно, и это является одной из причин их более

высокой продуктивности (до 80 т/га) по сравнению с C<sub>4</sub>-растениями (20-30 т/га) (van der Weijde, 2017).

Другая причина более высокой продуктивности C<sub>4</sub>-растений – это быстрый отток фотоассимилятов в проводящий пучок, что связано с особенностью строения листьев и организации темновой фазы (Monteith, 2008). У C<sub>3</sub>-растений отток ассимилятов происходит достаточно медленно, поэтому при высоких уровнях освещенности их хлоропласты достаточно быстро забиваются крахмалом, и фотосинтез фактически прекращается до тех пор, пока не будет осуществлён отток (Jiao, 2017). Всё это обуславливает перспективность массового внедрения новых C<sub>4</sub>-растений в сельскохозяйственное производство, особенно способных произрастать в более северных, умеренных широтах и давать в этих условиях высокие урожаи. К таким растениям, безусловно, можно отнести представителей рода мискантус (Wang, 2008). Травянистые виды C<sub>4</sub>-растений, такие как все представители рода мискантус, считаются более холодостойкими, нежели другие C<sub>4</sub>-растения, такие как кукуруза или сахарный тростник (Jones, 1992).

Раннее формирование листовой поверхности в условиях более высоких широт позволяет эффективно реализовать потенциал продуктивности в фотопериодических условиях первой половины вегетационного периода. По отношению к другим возделываемым видам C<sub>4</sub>-растений представители рода мискантус характеризуются более высокими показателями интенсивности фотосинтеза при пониженных температурах, а также способностью сформировать листовую поверхность с крупным листовым индексом гораздо быстрее (Dohleman, 2009).

Однако раннее развитие ассимиляционного аппарата связано с рисками повреждения низкими температурами, к которым C<sub>4</sub>-растения, как правило, достаточно чувствительны, что особенно актуально в умеренных широтах (Long, 2013, Wang, 2008). У C<sub>4</sub>-растений холодовой стресс может вызывать ингибирование ферментов цикла Хетча-Слека (пируватфосфатдикиназы, НАДФ-малатдегидрогеназы и других) (Wang, 2008). Даже у потенциально



холодостойких C<sub>4</sub>-растений продуктивность может быть ограничена сбоями в работе рибулозобифосфаткарбоксилазы и ограниченностью фотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (Long, 2013). Однако у ряда видов растений с C<sub>4</sub>-типом фотосинтеза ферменты темновой фазы способны сохранять активность и при относительно пониженных температурах. К таким культурам относится мискантус, который способен сохранять высокий уровень продуктивности при выращивании в умеренных широтах (Clifton-Brown, 2008), изучению эколого-физиологических аспектов продуктивности которого посвящена данная работа

## **1.4 Биологические особенности представителей рода *Miscanthus***

### **1.4.1 Ботаническая характеристика хозяйственно-значимых представителей рода *Miscanthus***

Современное систематическое положение представителей рода мискантус:

Отдел *Angiospermae* - Покрытосеменные

Порядок *Poales* - Злакоцветные

Семейство *Poaceae* - Мятликовые

Подсемейство *Panicoideae* - Просовые

Триба *Andropogoneae*

Род *Miscanthus* - Мискантус

В пределах рода мискантус по разным данным выделяют от 16 до 40 видов, среди которых можно отметить следующие:

*Miscanthus sinensis* Andersson

*Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Hack.

*Miscanthus × giganteus* J.M.Greef, Deuter

*Miscanthus changii* Y.N.Lee

*Miscanthus depauperatus* Merr.

*Miscanthus ecklonii* (Nees) Mabb. и другие.

Однако среди всего разнообразия представителей рода мискантус хозяйственное значение имеет лишь небольшое количество видов, таких как *Miscanthus sinensis*, *Miscanthus sacchariflorus* и *Miscanthus* × *giganteus*. (Clifton-Brown, 2001)

Представители вида *M. Sacchariflorus* (М. сахароцветковый) являются многолетними растениями, произрастающими в диком виде в тёплом умеренном климате. Для них характерно длинное полое корневище, покрытое чешуевидными покровами. Стебель – соломина, длина которой может достигать 2 – 7,5 метров. При этом диаметр стебля у основания может составлять 0,8 – 3,5 см. Стебель полый либо частично выполненный, частично полый.

Соцветие – метёлка состоит из целого ряда отдельно расположенных кистей на короткой главной оси. Кисти в метёлке достигают 20 – 35 см в длину, иногда могут быть висячими.

Для растений *M. sinensis* (М. китайский) характерно произрастание в регионах с более умеренным климатом, нежели *M. sacchariflorus*. Кроме того, для данного вида мискантуса характерны более короткие по сравнению с предыдущим видом корневища. Для метёлки М. китайского характерно 10 – 25 разветвлений длиной 10-30 см. Метёлка слегка поникающая.

Что касается *M. giganteus* (М. гигантского), то это многолетнее растение, для которого характерно наличие плотного толстого корневища (рис.1, 2)

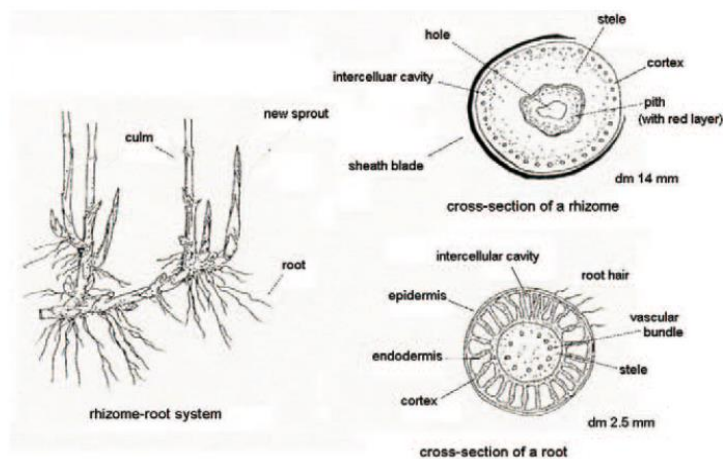


Рисунок 1 - Корневище и корень *M. giganteus*. (Xi, 2004)

Соломина *M. giganteus* достигает высоты от 2,5 до 3,5 м и более. Узлы на солоmine не покрыты волосками.



Рисунок 2 – Корневая система *M. giganteus* 5 года жизни, полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева

Соцветие длиной до 30 см, при этом ось метёлки может достигать длины 15 см. Колоски длиной от 4 до 6 мм. Наибольшая длина цветоножки –

4 мм. Имеются три пыльника длиной по 2 мм каждый. Семян не образует (рис.3).

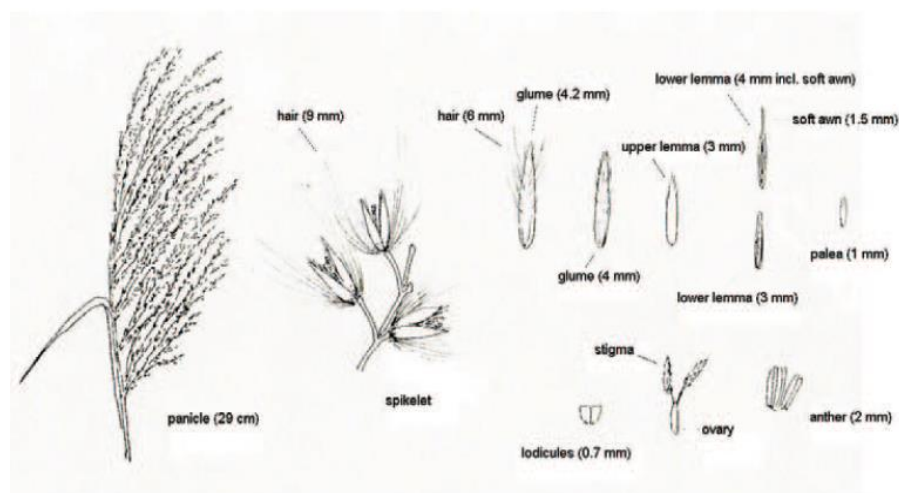


Рисунок 3 - Соцветие *M. giganteus* (Xi, 2004)

Род *Miscanthus* включает в себя целый ряд травянистых растений, распространённых на территории Восточной и Юго-Восточной Азии (рис.4).

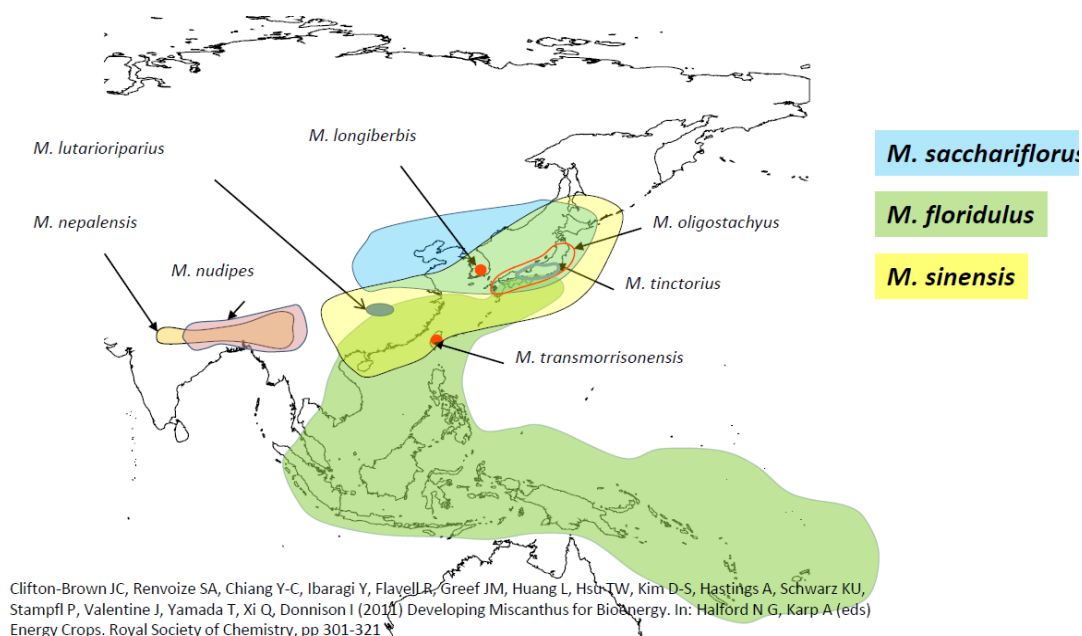


Рисунок 4 – Ареал произрастания различных видов мискантуса.  
(Clifton-Brown, 2011)

Гибридный вид *M. x giganteus* был интродуцирован в Европу из Японии в первой половине 20 века (около 1935 года) (Greef and Deuter, 1993). С 1980-х годов растения данного вида интенсивно исследуются во многих научных заведениях Европы. При помощи биохимических методов исследования было обнаружено достаточно ограниченное генетическое разнообразие тех представителей рода *Miscanthus*, которые используются в странах Европы (Greef, 1997). Это в конечном счёте привело к тому, что на территории Европейских государств возникла сравнительно неблагоприятная ситуация, связанная с ограниченностью генофонда и проблемой с выведением новых сортов и гибридов мискантуса.

#### **1.4.2 Физиологические особенности реакций представителей рода *Miscanthus* на стрессовые факторы**

Высокая устойчивость представителей рода *Miscanthus* в условиях умеренной зоны обусловлена целым рядом физиологических особенностей (van der Weijde, 2013, Гисматулина, 2014). Усиление ранневесеннего развития травостоя у многолетних травянистых растений, таких как представители рода мискантус, позволяет данным растениям использовать преимущества длинного светового дня в весенний период, что является потенциалом для усиления накопления большего количества биомассы в течение всего вегетационного периода, а также увеличивает фотосинтетический потенциал культуры (Dohleman, 2009; Robson, 2013; Clifton-Brown, 2015). Однако в средних широтах Европейской части Евразии более раннее развитие травостоя обуславливает потребность в протекания процесса фотосинтеза роста при относительно низких температурах, что приводит к риску возникновения холодового стресса у данных растений в весенний период (Fonteyne, 2016) Так, была обнаружена взаимосвязь между ростовыми процессами в начале весенней вегетации и высокой интенсивностью фотосинтеза при пониженной температуре у 14 различных

генотипов мискантуса (Jiao, 2016). *Miscanthus × giganteus*, один из наиболее распространённых в мире видов мискантуса, более устойчив к холодному стрессу, нежели другие филогенетически родственные виды С4-растений, такие как кукуруза, сорго или сахарный тростник (Long, 2013). Одна из причин более высокой холодостойкости мискантуса гигантского по сравнению с перечисленными видами – это способность к поддержанию достаточно высокой фотосинтетической активности при пониженных температурах (Naidu, 2004; Głowacka, 2014). Чувствительные к низким температурам растения, такие как кукуруза, могут сильно повреждаться холодным стрессом (Kaiser, 2015). По сравнению с кукурузой, неустойчивой к низким температурам, представители рода мискантус в полевых условиях не обнаруживали существенного повреждения низкими температурами, хотя и снижали интенсивность фотосинтеза, что приводило к торможению ростовых процессов (Long, 2013; Friesen, 2015; Kaiser, 2015; Fonteyne, 2016, Clifton-Brown, 1997; Jiao, 2016).

Различия между генотипами в пределах рода мискантус достаточно существенны, что открывает широкий простор для изучения холодного стресса у данных растений, а также для поиска нового материала для селекционного процесса (Clifton-Brown, 1997; Purdy, 2013; Friesen, 2014, Fonteyne, 2016).

Биохимическая составляющая устойчивости к холодному стрессу у разных растений может отличаться. У мискантуса гигантского, к примеру, холодный стресс усиливает биосинтез ключевых ферментов фотосинтеза – RUBISCO и пируватфосфатдикиназы (Naidu, 2003; Wang, 2008; Spence, 2014).

Усиление биосинтеза RUBISCO, судя по всему, является ответной реакцией на снижение их ферментативной активности в условиях пониженной температуры, что позволяет предотвратить снижение интенсивности фотосинтеза. В неустойчивых к низкой температуре гибридах мискантуса было выявлено снижение активности RUBISCO и

пируватфосфатдикиназы под воздействием пониженной температуры, в то время как в более устойчивом мискантусе гигантском снижения активности ферментов не наблюдали (Friesen, 2015). Это может быть связано с меньшим уровнем деградации хлорофиллов и снижением интенсивности фотосинтеза у мискантуса гигантского по сравнению с более чувствительным к низкой температуре мискантусом китайским (Fonteyne, 2016).

В полевых условиях низкие температуры в сочетании с высоким уровнем освещённости вызывают фотообесцвечивание у чувствительных к охлаждению генотипов мискантуса, что указывает на окислительный стресс (Fonteyne, 2016). В нескольких генотипах мискантуса, на которых это было исследовано, отношение квантового выхода фотосистемы II к квантовой эффективности фиксации CO<sub>2</sub> по-видимому, остается постоянным до тех пор, пока температура не упадет ниже 12 °C (Naidu, 2004; Friesen, 2015), но при 10 °C это отношение увеличивается, что указывает на направление электронов к альтернативным акцепторам частиц, что может привести к усилению окислительного стресса. Таким образом, различия по чувствительности к охлаждению среди различных генотипов мискантуса могут быть как результатом наличия различий в способности справляться с окислительным стрессом, как это имеет место в случае кукурузы, где устойчивые генотипы демонстрируют большее увеличение активных форм кислорода - ферментов и молекулярных антиоксидантов при воздействии понижённой температуры.

Содержание в клетке и качественный состав водорастворимых углеводов может служить критерием оценки интенсивности фотосинтеза у растений мискантуса. Кроме того, высокое содержание водорастворимых углеводов обеспечивает защиту клеток от повреждения низкими температурами (Purdy, 2013; Tarkowski, 2015). При сравнении четырех генотипов мискантуса были выявлены различия в увеличении содержания глюкозы, фруктозы и сахарозы в листьях после холодового шока, причем

наиболее устойчивый к охлаждению генотип (М. гигантский) демонстрирует самое высокое общее содержание углеводов в условиях охлаждения.

Современные знания о механизмах ответных реакций на холодовой стресс у мискантуса все еще довольно фрагментарны, поскольку при изучении различных аспектов используются разнообразные генотипы и условия роста. Это препятствует обобщению и характеристике общих физиологических реакций генотипов мискантуса на низкую температуру, которые, возможно, включают как отдельные механизмы, так и их совокупность. Кроме того, все исследования по холодостойкости у мискантуса проводились преимущественно в вегетационных камерах и зачастую с растениями, подверженными внезапному холодовому шоку (Naidu, 2004; Farage, 2006; Wang, 2008; Purdy, 2013). Однако листья мискантуса, развившиеся на холоде, по своему метаболизму отличаются от листьев, развившихся в более теплых условиях, а затем подвергшихся воздействию охлаждающих температур.

Общая физиологическая реакция устойчивых к низким температурам генотипов мискантуса отличается от реакции генотипов, чувствительных к холоду. В то время как толерантные к охлаждению генотипы накапливают защитные углеводы и демонстрируют высокую активность каталазы при низких температурах, чувствительные к охлаждению генотипы характеризуются более высокими концентрациями глюкозы и фруктозы и более высокой активностью пируватфосфатдикиназы. Реакция м. гигантского сходна с реакциями устойчивых в весенний период генотипов, однако также порою повторяет реакции генотипов, чувствительных к более поздним холодам. Таким образом, высокая продуктивность м. гигантского может быть связана с более высокой холодостойкостью и высокой ассимиляционной способностью при повышенной температуре (Lewandowski. 2015).

К другим факторами, которые могут снизить продуктивность растения, можно отнести недостаток воды и засоление почвы, которые в аридных регионах зачастую действуют в совокупности (Stavridou, 2019).



Неправильная система земледелия в совокупности с некорректно рассчитанной системой орошения могут привести к тому, что в мире площадь земель, пригодных для сельского хозяйства, будет ежегодно падать на 2-9% (Zhang, 2015). Те земли, которые из-за разных причин не могут быть использованы для возделывания пищевых культур, подойдут для выращивания биоэкономических, таких, как мискантус (Oliver, 2009). Культуры, используемые для нужд биоэкономики, зачастую являются достаточно устойчивыми как к засухе, так и к засолению, поэтому их можно вовлекать в освоение и использования таких земель, не создавая конкуренцию пищевым культурам (Popp, 2014). Это позволяет расширять ареал выращивания мискантуса, не меняя площади, на которых возделываются традиционные сельскохозяйственные культуры.

Кроме того, в ряде случаев лимитирующим фактором для растения может выступать фотопериодическая реакция. При интродукции генотипов из низких широт в более высокие умеренные широты может наблюдаться нарушение сезонной ритмики ростовых процессов, а также нарушение развития, что выражается в задержке или полном отсутствии цветения. Тем не менее, в случае мискантуса, задержка цветения является фактором, увеличивающим продуктивность биомассы, поскольку ранний переход к цветению существенно снижает её качество (Анисимов, 2016).

Сортовые популяции у фотопериодически чувствительных видов растений могут характеризоваться внутривидовой изменчивостью, что особенно ярко проявляется на анализирующих фонах (таких как субкритический фотопериод). Изменчивость внутри популяции растений, основанная на уровне фотопериодической чувствительности, может быть критерием динамического характера фотопериодической адаптации и приводить к увеличению пластичности популяции. В случае произрастания популяции в нехарактерных фотопериодических условиях в течение длительного времени может наблюдаться существенное нарушение её структуры. Таким образом, рассматривая естественные биоценозы, можно

говорить о фотопериоде как о факторе, ограничивающем распространение некоторых видов растений. (Тараканов, 2007). Подобного рода ответные реакции могут быть ожидаемы и для разных генотипов мискантуса при их возделывании в более высоких широтах, что также обуславливает интерес к физиологическому обоснованию возможности интродукции южных растений в умеренные широты.

### **1.4.3 Биоэкономика и хозяйственное значение мискантуса**

В современном мире с каждым днём возрастает уровень потребления энергии человечеством. При этом наблюдается устойчивая тенденция к увеличению стоимости традиционных ископаемых видов топлива и продуктов его переработки. Кроме того, ископаемые ресурсы являются исчерпаемыми, что в совокупности влечёт за собой необходимость поиска и разработки новых альтернативных источников энергии и топлива (Кошкин и др., 2015). Мировое потребление энергии в течение XX века увеличилось в 13 раз и утроилось с 60-х годов, то есть возрастает быстрее роста численности людей на нашей планете (Hein, 2005). Возникновение и усиление мирового внимания к обозначенной проблеме привело к возникновению во второй половине XX века нового направления в сельском хозяйстве – выращиванию биоэнергетических культур, как одного из направлений в биоэнергетике. До сих пор выращивание разнообразных сельскохозяйственных культур с целью получения биомассы является одним из самых современных и молодых направлений в сельском хозяйстве (Клочков, 2010). Производство растительной биомассы на сегодняшний день всё больше увеличивает свою долю среди мировых источников возобновляемой энергии (Jurekova, 2013).

В целом для получения биоэнергии можно использовать бимассу, получаемую из различных источников, которую можно разделить на 2 типа:

1. Первичная биомасса. Представляет собой непосредственный результат фотосинтетической деятельности растительного организма – древесных и травянистых растений, а также продукты, отходы и побочные продукты, которые могут быть получены в результате их переработки (рис.5).

2. Вторичная биомасса. Является результатом не прямого, как в случае первичной биомассы, а косвенного использования лучистой энергии. Это могут быть продукты, образующиеся в результате процессов разложения и преобразования органического вещества в процессе метаболизма (например, в организме животного), разнообразные отходы жизнедеятельности, а также осадки сточных вод. Так или иначе, сельскохозяйственную биоэнергетику относят к возобновляемым источникам энергии, поскольку она является одним из видов использования энергии Солнца (Кошкин и др., 2015, Федоренко и др., 2007).

Сельскохозяйственные культуры, вовлеченные в производство биомассы, изначально называли «энергетическими». Одними из первых для данных целей стали выращивать такие издревле известные растения, как кукуруза и сахарный тростник (широко возделываются для нужд биоэнергетики в Бразилии и США) (Клочков, 2010). Таким образом, к группе энергетических культур могут быть отнесены и традиционно возделываемые в пищевых целях культуры (ещё один пример – пшеница, солома которой может быть использована в качестве источника лигноцеллюлозы) (Dunnet et al, 2007).

В 1978 году в Департаменте энергетики США была открыта программа по разработке и изучению сырья для биоэнергетики. Первоначально была изучена возможность выращивания древесных культур, прежде всего тех, которые могут быть вовлечены в краткосрочные обороты для быстрого получения биомассы. Чуть позднее, в 1984 году была развернута программа по изучению травянистых растений с целью возможности их использования для нужд биоэнергетики (Lewandowski et al, 2003). На сегодняшний день в

общемировом производстве энергии на долю биоэнергетики приходится около  $46 \cdot 10^{17}$  Дж. В год, или 13,4 % от суммарного производства энергии (Sims et al., 2006, Jurginger et al., 2006).

В дальнейшем, по мере накопления опыта и развития возделывания биоэнергетических культур, произошел переход от понятия «биоэнергетика» к понятию «биоэкономика» (Lewandowski, 2016). Причинами возникновения, а также движущими силами развития сельскохозяйственной биоэкономики выступают энергетические, экологические и социальные проблемы как аграрного сектора в частности, так и глобальной экономики в целом (Kordachia, 1992).



Рисунок 5 - Продукция, изготовленная из биомассы мискантуса

Термин «биоэкономика» подразумевает возделывание культур не только для получения биотоплива различного типа, но и для целого ряда других целей – производства строительных материалов, композитных изделий, биологически активных веществ и тд. Соответственно растения, возделываемые для целей биоэкономики, называют «биоэкономическими», хотя термин «биоэнергетические» не утратил своего значения и является синонимом. (Lewandowski et al. 2000).

Все культуры, возделываемые для целей биоэнергетики, можно разделить на несколько групп:

- Однолетние травы. Это самая первая группы культур, которая стала использоваться для нужд биоэнергетики. Примерами растений, относящихся к данной группе, являются: пшеница (*Triticum* spp.), кукуруза (*Zea mays*), Рапс (*Brassica napus*). Товарной продукцией в данном случае могут выступать как семена растений, так и биомасса в целом (Calderini et al., 1997).

- Многолетние травы. Одна из наиболее распространённых в настоящее время групп биоэнергетических культур. Способность произрастать на одном месте в течение нескольких лет (в отдельных случаях более 10 и даже 20) даёт данной группе преимущества по сравнению с остальными. В качестве примеров растений, относящихся к данной группе, можно назвать: сахарный тростник (*Saccharum officinarum*), прутьевидное просо (*Panicum virgatum*), и растение, которому посвящена настоящая диссертация – мискантус (*Miscanthus* spp.) (Lewandowski et al, 2003).

- Быстрорастущие древесные растения. Основные представители данной группы – разнообразные виды тополя (*Populus* spp.) и ивы (*Salix* spp.) (Karp et al, 2008). Эти растения могут быть выращены в краткосрочных лесных севооборотах продолжительностью 15 – 18 лет с интервалами между срезкой надземной биомассы в 3-5 лет (Sennerby-Forsse, 1995).

Среди вышеперечисленных групп наибольший интерес в как в мировом научном сообществе, так и с точки зрения производителей, представляет группа многолетних трав (Lewandowski, 2016). Как уже было отмечено выше,

география экспериментов с многолетними травами, имеющих биоэкономический потенциал, неуклонно растёт. Несмотря на обилие источников биотоплива на территории России, интерес к биоэкономическим культурам растёт и в нашей стране. Для того, чтобы иметь возможность эффективно выращивать данные растения, в том числе мискантус, необходимо изучать биологию культуры в изменяющихся, нехарактерных для неё условиях окружающей среды. Знания биологии культуры – ключ к эффективной агротехнике и высоким урожаям. В связи с этим возникла необходимость изучать эколого-физиологические особенности мискантуса при выращивании в нетипичных условиях высоких широт. Этому вопросу посвящена данная работа.

## Глава 2 Объекты и методы исследований

### 2.1 Объекты исследований

В качестве объектов исследования были использованы растения мискантуса различных видов, полученные в рамках международного проекта «Optimisc». Проект был реализован под эгидой проекта Европейского Союза FP7-KBBE-2011-5 «Оптимизация производства биомассы мискантуса» в период с 2011 по 2016 год. Перед участниками проекта был поставлен ряд задач, таких как:

- выявление новых продуктивных и устойчивых к абиотическим стрессам генотипов мискантуса;
- увеличение продуктивности и стабильности урожаев биомассы мискантуса;
- повышение экономической эффективности выращивания мискантуса;
- оптимизация производственных цепей, основанных на биомассе мискантуса (Lewandowski, 2016).

В рамках международного географического эксперимента изучали 15 генотипов мискантуса, относящиеся к 4 видам (таблица 1).

4 генотипа мискантуса сахароцветкового (ОРМ-1, ОРМ-2, ОРМ-3 и ОРМ-3) были отобраны из природного ареала на территории Китая и размножены микроклонально сотрудниками университета Абериствита. Мискантус гигантский (ОРМ-9) – наиболее распространённый в Европе генотип мискантуса, используемый в производстве (Clifton-Brown, 2008). Оригинатор растений, использованных в географическом эксперименте – частная компания предпринимателя Kai-Uwe Shwarz. Растения размножали микроклонально. 5 генотипов мискантуса китайского также были собраны из природного ареала и размножены сотрудниками университета Вагенинген (1 генотип (ОРМ-10) – микроклонально, 4 – семенами (ОРМ-12, ОРМ-13, ОРМ-14, ОРМ-15). Кроме того, в работе был представлен один сорт мискантуса китайского – Голиаф (ОРМ-11). Также университет Абериствита предоставил

для исследований 4 гибрида между мискантусом китайским и мискантусом сахароцветковым.

Таблица 1 – Происхождение, способ размножения и оригинаторы генотипов мискантуса в географическом эксперименте

Условное обозначение генотипа в рамках географического эксперимента	Вид	Размножение для получения посадочного материала	Оригинатор
ОРМ-1	<i>M. sacchariflorus</i>	Микроклонально In vitro	Университет Абериствит, Великобритания
ОРМ-2			
ОРМ-3			
ОРМ-4			
ОРМ-5	<i>M. x hybrid</i>	Микроклонально In vitro	
ОРМ-6			
ОРМ-7			
ОРМ-8			
ОРМ-9	<i>M. x giganteus</i>	Микроклонально In vitro	Кай-Уве Шварц, Брауншвейг, Германия
ОРМ-10	<i>M. sinensis</i>	Микроклонально In vitro	Университет Вагенинген, Нидерланды
ОРМ-11	<i>M. sinensis</i> (сорт Голауф)	Микроклонально In vitro	
ОРМ-12	<i>M. sinensis</i>	Выращены из семян	
ОРМ-13			
ОРМ-14			
ОРМ-15			



Для удобства представления материала и проведения углубленных исследований, в том числе вегетационных опытов, были отобраны 4 характерных генотипа из международного географического эксперимента (рис. 6):

- *M. sinensis* (М. китайский) – сорт Голиаф;

- *M. sacchariflorus* (М. сахароцветковый – дикий вид, собранный в районе 32° сев. широты);

*M. x giganteus* (М. гигантский) – природный гибрид между *M. sinensis* и *M. Sacchariflorus* (Greef, 1993).

- *M. x hybrid*. (М. гибридный) – гибрид, полученный селекционерами университета Абериствита (Великобритания) в результате скрещивания *M. sacchariflorus* (дикого вида неизвестного происхождения) и *M. sinensis*, собранного в районе 45° сев. широты.

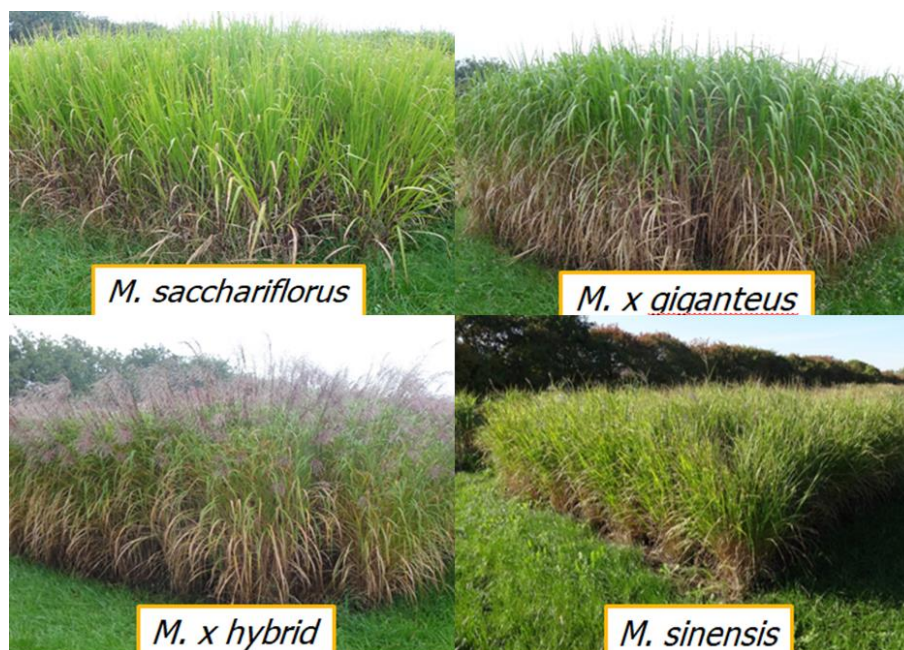


Рисунок 6 – Виды мискантуса, использованные в исследованиях

Отдельные элементы работы выполняли в рамках многолетнего полевого опыта по изучению разных генотипов мискантуса, заложенного в 2012 году в рамках проекта «Оптимизация производства биомассы

мискантуса» на Полевой опытной станции РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (рис. 7).



Рисунок 7 - Растения мискантуса гигантского 5 года жизни, Москва, сентябрь 2016 года

## 2.2 Полевой опыт

### 2.2.1 Почвенно-климатические условия проведения полевого опыта

Многолетний полевой опыт по изучению различных генотипов мискантуса был заложен в 2012 году на Полевой опытной станции РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева в 15 км от центра Москвы ( $355^{\circ}50'20''$  N  $37^{\circ}33'55''$ E) (рис.8).

Участок расположен на высоте 100м над уровнем моря. Рельеф местности можно охарактеризовать как моренная холмистая равнина. Опытный участок расположен в середине пологого ровного простого северо-

восточного склона (азимут 70-80 град). Почвообразующая порода - суглинистая морена с песчаными линзами.

Почвенный покров опытного участка можно охарактеризовать следующим образом: почва агродерново-подзолистая, глееватая, глубоко осветленная, стратифицированная, постагрогенная, легко- и среднесуглинистая, на суглинистой морене, московского возраста.



Рисунок 8 – Космический фотоснимок участка с полевым опытом на территории Полевой опытной станции РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (yandex.ru)

Текстура почвы местами глинистая, суглинистая с вкраплениями песчаных линз. Для слоя почвы 0-60 характерна каменистость на уровне 2,7%, удельная плотность -  $2,65 \text{ г/см}^3$ , на долю глины приходится 21%, на

долю илистых частиц - 29%, песок же составляет 50% от гранулометрического состава почвы.

Содержание минерального азота ( $\text{NH}_4\text{-N}$ ) в слое почвы 0-60 см находится на уровне 2,12 мг/кг. Содержание органического углерода в слое почвы 0-20 см составляет  $2,5 \pm 0,1\%$ . В слое 30-60 см -  $1,0 \pm 0,1\%$ . Почвенные характеристики любезно предоставлены профессором кафедры земледелия и МОД РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева Хохловым Н.Ф.

Опыт закладывали на территории сильно изреженной и засоренной многолетними сорными растениями старовозрастной (более 8 лет) плантации козлятника восточного (*Galega orientalis*). Подготовка участка включала опрыскивание отросших сорняков и засорителей гербицидом сплошного действия глифосатом (3л/га Глидера), вспашку почвы на глубину 20—22см с последующим фрезерованием на глубину 8-10см.

Перед высадкой растений в почву внесли азотные удобрения в количестве N60, P60, K60 (по действующему веществу). При посадке растений производили полив из расчёта 2 литра воды на растение. В первый год минеральные удобрения вносили под вспашку. На второй год опыта минеральные удобрения в аналогичной дозировке (N60, P60, K60 (по действующему веществу) вносили поверхностно до начала весеннего отрастания растений. Удобрения вносили в следующей форме: аммиачная селитра, суперфосфат, сульфат калия. Начиная с третьего года ведения опыта внесение удобрений прекратили.

Отрастающие сорняки в первые два года систематически уничтожали ручной прополкой. На третий год ведения опыта (2014) до начала весеннего отрастания мискантуса сорняки уничтожали опрыскиванием делянок гербицидом сплошного действия на основе глифосата.

При оценке метеорологических условий проведения полевого опыта использовали данные, полученные с метеорологической обсерватории имени В.А. Михельсона РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, расположенной на территории университета на расстоянии 0,5 км от места закладки опыта.

Средние многолетние значения опираются на непрерывный ряд наблюдений за 1881-1980г. Вероятность полусухливых лет в центральном регионе составляет 12%, и засушливых 5%. Метеорологическая характеристика годов исследования представлена в приложении №3 и 4.

Для характеристики метеорологических условий периодов вегетации мискантуса в исследованные года представим значения гидротермического коэффициента (ГТК) Г.Т. Селянинова (табл. 2).

Таблица 2 – Значения гидротермического коэффициента Селянинова по годам исследований

Год	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
ГТК	1,32	1,91	0,92	1,46	1,63	1,78	1,01	1,09

По Г.Т. Селянинову на основе значений ГТК устанавливают степень влагообеспеченности сельскохозяйственных культур. В том случае, если ГТК превышает 1,6, то увлажнение избыточное. За исследованные года избыточное увлажнение наблюдалось в 2013 (растения 2 года жизни), 2016 (растения 5 года жизни) и 2017 (растения 6 года жизни) годах.

Если величина ГТК находится в пределах 1,6 – 1,3, то условия считаются влажными. Таким условиям соответствовал 2012 и 2015 год, растения 1 и 4 года жизни.

Значения ГТК, находящиеся в пределах 1,3 – 1,0 свидетельствуют о недостаточном увлажнении. К таким годам можно отнести 2018 и 2019 года, растения 7 и 8 года жизни. Значения ГТК меньше 1 соответствуют условиям засухи. В исследованном периоде такие условия сложились в 2014 году для растений 3 года жизни. Ответные реакции растений мискантуса на условия засухи будут отдельно описаны в соответствующем разделе результатов исследований.



## 2.2.2 Методика закладки полевого опыта

Для высадки в полевых условиях использовали рассаду растений мискантуса в возрасте трёх месяцев.

Полевой опыт был заложен по методу организованных повторений с рандомизированным распределением растений внутри делянки (рис.9). Растения высаживали по схеме 70х70 см. На одной делянке площадью 25 м<sup>2</sup> (5 м х 5 м) размещалось по 49 растений (рис.10). На рисунке представлено схематическое изображение полевого опыта. Повторность опыта – трёхкратная. По аналогичной схеме закладывались полевые опыты во всех точках географического эксперимента.

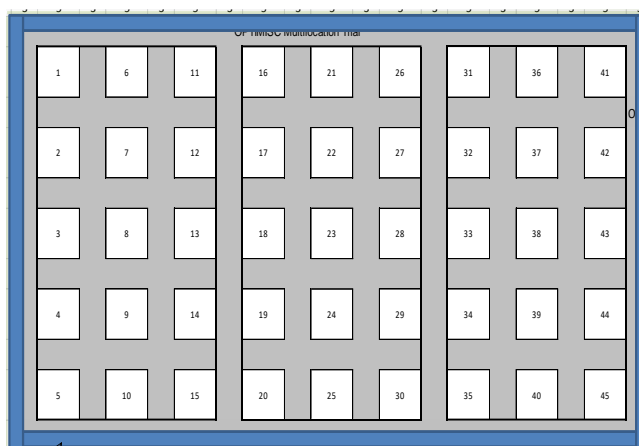


Рисунок 9 - Схематическое изображение полевого опыта

	0.37	0.71	0.71	0.71	0.71	0.71	0.71	0.37	m
	0.37	1.08	1.79	2.5	3.21	3.92	4.63	m	
0.37	x	x	x	x	x	x	x		
1.08	x	x	x	x	x	x	x		
1.79	x	x	x	x	x	x	x		
2.5	x	x	x	x	x	x	x		
3.21	x	x	x	x	x	x	x		
3.92	x	x	x	x	x	x	x		
4.63	x	x	x	x	x	x	x		

Рисунок 10 - Схема посадки растений мискантуса на делянке

Предпосадочная подготовка участка включала в себя вспашку почвы на глубину 20—22 см с последующим фрезерованием на глубину 8-10 см. При посадке растений производили полив в посадочные лунки из расчёта 2 литра воды на 1 растение. Кроме того, в первый год жизни в июле произвели полив из расчёта 2 литра воды на одно растение. В дальнейшем поливы не производились.

В рамках международного проекта по идентичной схеме в те же сроки были заложены полевые опыты ещё в пяти странах Европы (рис.11).

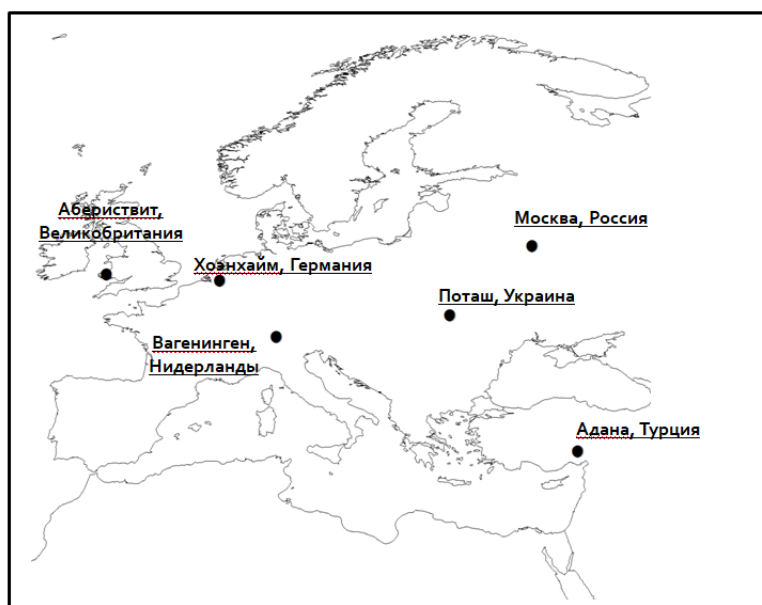


Рисунок 11 – Точки географического эксперимента по изучению мискантуса в рамках проекта Европейского Союза FP7-KBBE-2011-5 «Оптимизация производства биомассы мискантуса»

Все точки географического эксперимента находились на разных географических широтах: Москва, Россия - 55,00° с.ш.; Абериствит; Великобритания - 52,43° с.ш.; Хоэнхайм, Германия - 48,74° с.ш.; Поташ, Украина - 48,89° с.ш.; Вагенинген, Нидерланды - 51,59° с.ш.; Адана, Турция - 37,00° с.ш..

### 2.2.3 Методика проведения учётов и наблюдений в полевом опыте

Первая группа показателей, которую изучали в рамках полевого опыта – **фенологические**.

Основной фенологический показатель - **сроки весеннего выхода растений из состояния покоя и начала отрастания стеблей**. Поскольку все изученные виды мискантуса характеризовались очень дружным прорастанием, датой его начала считали дату массового появления молодых стеблей высотой в 5 см.

**Продолжительность вегетации** мискантуса рассчитывали как число дней, прошедшее с начала весеннего отрастания, до полного отмирания наземной биомассы растений (рис.12).



Рисунок 12 – Полное отмирание наземной биомассы мискантуса китайского после осенних заморозков (15 октября 2018 года)

Для измерения ростовых показателей, показателей функциональной активности и прочих параметров, в качестве учетных использовали девять центральных растений на делянке (рис 13). Два крайних ряда растений в



делянке не использовали для предотвращения искажения результатов за счёт краевого эффекта.

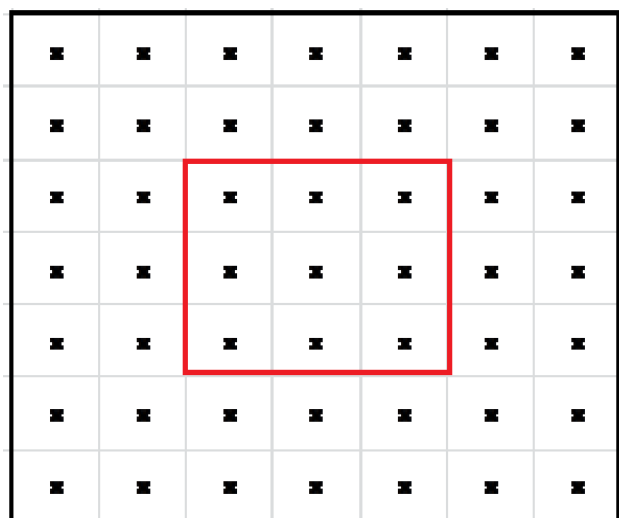


Рисунок 13 – Расположение учётных растений на делянке (выделены красным квадратом)

На девяти отдельных учётных растениях проводили измерение следующих **биометрических** показателей:

**Высота растения, см.** Производили измерение высоты самого длинного стебля на растении от уровня почвы до самого молодого верхнего листа. С момента начала цветения тех генотипов, которые переходят к генеративному развитию, измерения высоты стеблей производили до уровня флагового листа.

**Число стеблей, шт (кущение).** Производили подсчёт числа стеблей на учётных растениях. Учитывали только те стебли, которые превышали высоту 10 см. В случае сильно разрастающихся генотипов, в частности мискантуса сахароцветкового (*M. sacchariflorus*), у которых ко второму-третьему году жизни происходит смыкание отдельных растений в рядках и исчезает возможность чётко разграничить отдельные растения, для подсчёта числа стеблей использовали металлическую рамку со сторонами 71x71 см (площадью 0,5 м<sup>2</sup>). Данная площадь соответствует площади питания одного

растения при использованной схеме посадки и на ней, соответственно, и производили подсчёт числа стеблей.

**Степень повреждения растений весенними заморозками, %.** В случае попадания растений под воздействие весенних заморозков оценивали число растений, которое подверглось повреждению. Оценка производилась по внешним признакам повреждения растений заморозками – потеря тургора, отмирание листовых пластинок и стеблей. Повреждёнными считались растения, у которых более чем на 50% стеблей обнаруживали признаки повреждения заморозками.

Оценку степени повреждения растений заморозками производили только в весенний период при их наличии. В случае единичных заморозков оценку проводили после каждого из них. При наличии заморозков в течение 2 и более дней подряд оценивали степень повреждения 1 раз в неделю до последнего заморозка.

Поврежденные низкими температурами листовые пластинки мискантуса завядают, а при наличии достаточно сильного заморозка становятся мягкими. При прикосновении к поврежденным листовым пластинкам остаётся след от хлорофилла, который выходит из поврежденных клеток.

**Доля перезимовавших растений, %.** Один раз в год весной, после начала вегетации в мае, производили учёт количества погибших (не перезимовавших) растений в пределах каждой делянки. Затем рассчитывали их долю от общего числа растений на делянке.

Уборку урожая производили согласно европейской методике возделывания мискантуса. Данная методика подразумевает весеннюю уборку перезимовавшей в поле надземной биомассы. В связи с этим уборку на широте Москвы организовывали в зависимости от погодных условий либо во второй, либо в третьей декаде марта.

**Урожайность.** Для оценки урожайности производили полную срезку надземной части растений на высоте 5 см над уровнем почвы (данный способ

позволяет имитировать механизированную уборку растений мискантуса и минимизировать потери урожая). Срезали побеги девяти центральных растений на каждой делянке, что схематически представлено на рис. 13.

При уборке урожая производили следующие операции:

1. Собирали все побеги одного растения в единый пучок, после чего аккуратно срезали у основания приблизительно на высоте 5 см от уровня почвы, что соответствует высоте, на которой производится срезка при механизированной уборке данной культуры.
2. Взвешивали все 9 растений вместе для определения сырой биомассы растений в полевых условиях на площади, равной 4,54 м<sup>2</sup> (площадь соответствует густоте стояния растений в полевом опыте).
3. После того, как на всём полевом участке были срезаны и взвешены все растения, вся полученная биомасса маркировалась в соответствии с делянкой и транспортировалась в лабораторию, где производили дальнейшую обработку материала.

Последующая обработка собранного растительного материала включала определение его влажности и расчёт массы сухого вещества с делянки.

Для этого брали навеску приблизительно 600 г сырой массы (точно определяя вес) из общего пучка, случайным образом выбирая стебли. Дальнейшая последовательность действий:

1. Побеги, отобранные для данного образца, разрезали на фрагменты приблизительно 5 см длиной, не производя разделения на стебли, листья и соцветия.
2. Измельченный растительный материал собирали в отдельные бумажные пакеты.
3. Биомассу мискантуса, расфасованную по бумажным пакетам, высушивали в сушильном шкафу при температуре 60° в течение трёх дней.
4. Высушенную биомассу взвешивали.

После определения влажности растительной биомассы в полевых условиях производили пересчёт на абсолютно сухое вещество, в кг/9 растений.

После определения сухой массы 9 растений (кг/9 растений) по простой пропорции определяли урожайность мискантуса в тоннах сухого биомассы на гектар.

Кроме того, для оценки особенностей формирования элементов продуктивности у растений мискантуса необходимо было оценивать **динамику накопления растениями биомассы в течение вегетации**. Для этого был использован метод так называемых «Серийных срезов», который позволял получать данные о накоплении биомассы наземной частью растений без уничтожения самого растения, что особенно важно с учётом того, что работа велась с многолетней культурой. Данный метод позволил нам не только оценить динамику накопления сухой и сырой биомассы растениями мискантуса в течение вегетационного периода, но и определить особенности формирования листового аппарата мискантуса, а также структуру биомассы. Методика «Серийных срезов» включает всебя следующие операции:

1. Один раз в месяц с начала вегетации (отбор проб производили в последнюю декаду месяца) срезали по 2 стебля с четырёх растений на каждой делянке. Кроме того, таким же образом стебли отбирали и сразу же перед уборкой урожая для того, чтобы иметь возможность сопоставления данных, полученных методом «Серийных срезов» с истинной урожайностью растений.
2. Для срезки стебли растения выбирались случайным образом. Для облегчения отбора стеблей использовали специальным образом промаркированную планку, схематически изображённую на рис 14. На планку через указанные на рисунке расстояния наносились вертикальные штрихи, соответствующие каждому стеблю для

срезания. Кроме того, у планки отмечали два различных конца (в данном случае на рисунке соответственно красный и синий конец).



Рисунок 14 – Планка для выбора стеблей для методики «Серийных срезов».  
(Протокол измерений, Optimisc WP4, 2014)

Для использования вышеописанной планки её размещали в ряду растений таким образом, чтобы она проходила через их центр. На рис 15. отмечены ряды растений, которые использовались для отбора проб.

х	х	х	х	х	х	х
х	12	11	10	9	8	х
х	13	х	х	х	7	х
х	14	х	х	х	6	х
х	15	х	х	х	5	х
х	16	1	2	3	4	х
х	х	х	х	х	х	х

Рисунок 15 – Ряды растений, использованные для отбора проб по методу «Серийных срезов» (Протокол измерений, Optimisc WP4, 2014)

Для первых четырёх точек измерений (май, июнь, июль, август) использовали растения с каждой из 4-х сторон (таблица 3). Для оставшихся точек измерений (Сентябрь, уборка) планку переворачивали обратным концом вперёд и последовательно измеряли растения с тех же сторон в том же порядке.

Таблица 3 - Сроки отбора проб по методике «Серийных срезов» и локализация анализируемых растений

№ точки отбора проб	Месяц	Растения для отбора проб (из рис.)
1	Май	1-4
2	Июнь	5-8
3	Июль	9-12
4	Август	13-16
5	Сентябрь	1-4
6	Уборка	9-12

1. Для срезки выбирали стебли, оказавшиеся ближе всего к штрихам на планке (соответственно внутри одного кустика растения оказывалось два штриха на планке).
2. Срезанные стебли маркировались отдельно для каждой делянки и транспортировались в лабораторию. Затем для определения площади листьев биомассу с каждой отдельной делянки разделяли на зелёные листовые пластинки, стебли (включая обхватывающие их влагалища листьев), мертвые листья и соцветия.
3. Каждую отдельную фракцию взвешивали.

Для определения площади листьев на растении методом «Серийных срезов» производили следующие действия:

1. Отделяли как минимум 5 зелёных листьев различного размера для точного определения их площади.
2. Каждый отобранный лист взвешивали, при помощи линейки измеряли его максимальную длину и ширину. Затем при помощи фотопланиметра Li-Cor (LI-3100C, Li-Cor, Небраска, США) измеряли точную площадь каждого листа. После взвешивания

отобранные листья возвращаются в общую пробу листьев с данного образца.

3. Отдельные фракции растений (листья, стебли) высушивали в сушильном шкафу при температуре 60° в течение трёх дней до постоянной массы.
4. Взвешивали сухую биомассу растений.

Таким образом получали данные по площади листьев на 8 стеблях, по сырой и сухой биомассе как 8 стеблей в целом, так и отдельно по листьям. Зная среднее число стеблей у растений на делянке (подсчитывалось отдельно по описанной выше методике) определяли величину перечисленных показателей для целого растения. В дальнейшем, по необходимости, могли производить пересчёт показателя в единицах на гектар или на м<sup>2</sup>.

**Листовой индекс** мискантуса рассчитывали как отношение площади листьев на растении, полученной методикой серийных срезов, к площади питания одного растения (0,5 м<sup>2</sup>).

**Относительную скорость роста** (г/г\*сутки) растений рассчитывали как отношение между приростом сухой биомассы, г, за определённый промежуток времени, к числу дней, прошедших в данный промежуток времени, помноженный на массу в начале временного интервала измерений.

Для изучения **светового режима** (определения плотности потока фотонов) использовали спектрорадиометр Li-Cor LI-250a со штанговым фотоэлементом.

Измерение освещенности в травостое начинали производить с момента его смыкания. В дальнейшем измерения проводили 1 раз в 2 недели до достижения максимального уровня поглощения световой энергии травостоем, В дальнейшем проводили 1 измерение в конце вегетации (сентябрь).

Оценивали степень проникновения света в травостой для каждой из делянок полевого опыта. Расчёт степени проникновения света производили путём определения уровня освещенности над травостоем и на уровне почвы.

Затем находили долю (%) световой энергии, которая доходила до уровня почвы, от общего количества световой энергии, которая падала на травостой.

Для каждой делянки производили измерения уровня освещенности в 4 точках (Рис.16)

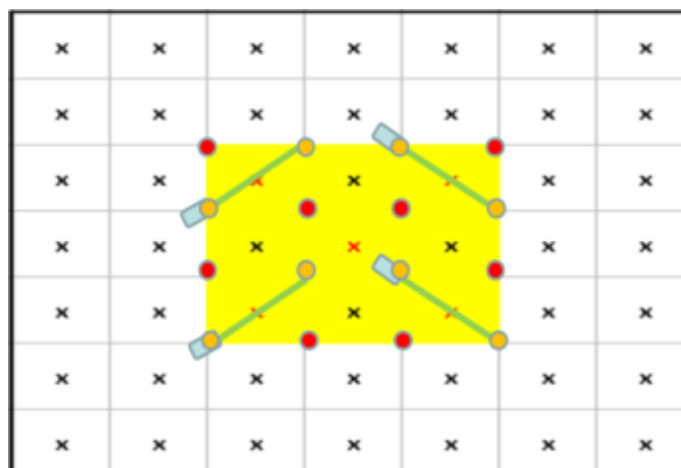


Рисунок 16 – Размещение фотоэлемента спектрорадиометра при измерении уровня освещенности на 4 точках делянки (Протокол измерений, Optimisc WP4, 2014)

При проведении измерений штанговый элемент располагали в центральной части растения, размещая его при этом как можно ближе к уровню поверхности почвы. При проведении измерений фотоэлемент выставляли строго по уровню.

Величину **коэффициента полезного действия фотосинтетически активной радиации** рассчитывали путём нахождения процентного соотношения между энергией солнечной радиации, пришедшей к растениям мискантуса в течение вегетации, и количеством энергии, запасённой в биомассе, которую определяли путём сжигания биомассы и определения удельной теплоты сгорания. Значения прихода солнечной радиации были любезно предоставлены Метеорологической обсерваторией Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.



**Переход растений к генеративному развитию.** Важным показателем степени развития растений мискантуса является переход к генеративному развитию. Для его характеристики производили регистрацию сроков наступления отдельных фаз цветения.

Во второй половине вегетации производили еженедельную оценку степени состояния растений для того, чтобы уловить момент перехода от вегетативной фазы развития к генеративной. Переход от одной фазы к другой у растений мискантуса характеризуется появлением утолщения в верхней части стебля, а также появлением флагового листа. При этом появление флагового листа – это абсолютно точное свидетельство перехода растений мискантуса к генеративному развитию.

Процесс цветения растений мискантуса можно разделить на 4 стадии – появление флагового листа (I стадия), появление метёлки (II стадия), цветение (III стадия), окончание цветения (IV стадия) (рис. 17).



Рисунок 17 - Стадия цветения мискантуса – появление флагового листа  
(Протокол измерений, Optimisc WP4, 2014)



Рисунок 18 - Стадии цветения мискантуса  
(Протокол измерений, Optimisc WP4, 2014)

Количественное определение хлорофиллов производили путём спектрофотометрического анализа ацетоновой вытяжки (Третьяков и др., 2003).

Оптическую плотность полученных вытяжек в 100%-ном ацетоне определяли при помощи спектрофотометра СФ-104 при следующих длинах волн: 662 и 644 нм.

Данные в полевом опыте получены в течение 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018 и 2019 годов, соответственно для растений 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 и 8 годов жизни.

## 2.3 Вегетационные опыты

### 2.3.1 Вегетационный опыт по изучению фотопериодической реакции растений мискантуса

В вегетационном опыте по изучению фотопериодической реакции растений мискантуса использовали 4 вида, изучавшиеся в полевых условиях. Вегетационный опыт проводили в условиях вегетационных камер лаборатории искусственного климата РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева.

Опытные растения выращивали в условиях почвенной культуры в вегетационных сосудах объёмом 2 л. В качестве субстрата использована готовая почвенная смесь «Агробалт-С», основу которой составлял верховой торф высокой степени разложения, нейтрализованный и заправленный удобрениями ( $pH_{\text{водн}} = 5,5 - 6,0$ ,  $pH_{\text{KCl}} = 5,0 - 6,2$ ;  $N_{\text{общ}} = 150$  мг/л;  $P_2O_5 = 150$  мг/л;  $K_2O = 250$  мг/л). Посадочный материал получали путём деления корневищ маточных растений третьего года жизни, выкопанных с полевого участка непосредственно перед закладкой опыта (рис. 19, 20, 21). Благодаря сравнительно большому коэффициенту размножения (до 80 единиц готового посадочного материала с растения) все растения каждого исследованного вида представлены потомками одного маточного экземпляра. Таким образом была обеспечена генетическая однородность используемого растительного материала.



ОПМ-10  
M. X hybrid

ОПМ-9  
M. giganteus

ОПМ-3  
M. sacchariflorus

ОПМ-2  
M. sacchariflorus

Рисунок 19 - Корневища разных видов мискантуса



Рисунок 20 – Корневище мискантуса гигантского, использованное в вегетационных опытах



Рисунок 21 – Часть корневища мискантуса, использованная для посадки в вегетационных опытах

Растения выращивали на фотопериодах 10 ч, 18 ч, 24 ч (непрерывное освещение). В качестве источников облучения использовали натриевые лампы высокого давления (НЛВД) ДНаЗ/Reflux при плотности потока

фотонов на уровне верхушек растений  $180 \text{ мкмоль/м}^2 \cdot \text{с}$ . Температура воздуха в вегетационных камерах  $20\text{-}24 \text{ }^\circ\text{C}$  днем и  $18\text{-}20 \text{ }^\circ\text{C}$  ночью.

Биологическая повторность вегетационного опыта – по 6 растений на каждый вариант.

В анализе особенностей фотопериодической реакции растений мискантуса, помимо вышеописанного вегетационного опыта были использованы данные, полученные на московской точке многолетнего географического эксперимента по изучению различных генотипов мискантуса, методика проведения измерений в которой была описана выше.

### **2.3.2 Вегетационный опыт по изучению воздействия водного дефицита на растения мискантуса**

В вегетационном опыте по изучению влияния засухи на растения мискантуса также использовали все 4 вида, изучавшиеся в полевых условиях.

Вегетационный опыт проводили в зимне-весенний период 2015 года в оранжерее Лаборатории искусственного климата РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. Растения выращивали в оранжерее при естественном освещении с дополнительным досвечиванием натриевыми лампами высокого давления (НЛВД, ППФ составляла  $180 \text{ мкмоль/м}^2 \cdot \text{сек}$ ), фотопериод – 18 ч. Растения выращивали в почвенной культуре в вегетационных сосудах объемом 2 литра. Посадочный материал был получен путём деления корневищ маточных растений третьего года жизни, выкопанных из делянок полевого опыта перед началом эксперимента. Субстрат - почвенная смесь Агробалт-С. Все сосуды содержали равную навеску субстрата – 1500 г воздушно-сухой почвы.

В течение 30 дней с момента начала вегетации полив растений мискантуса производили по весу до 70% ПВ. Далее у части растений полив сократили до поддержания влажности субстрата на уровне 30 % ПВ.



Биологическая повторность вегетационного опыта – по 6 растений на каждый вариант.

Отбор проб для определения биометрических показателей производили в динамике с момента прекращения полива растений опытной группы с периодичностью один раз в две недели.

### **2.3.3 Вегетационный опыт по изучению влияния действия пониженной освещённости на рост и развитие растений мискантуса**

В вегетационном опыте по изучению влияния низкой освещённости растений мискантуса использовали мискантус гигантский (рис. 22).

Вегетационный опыт проводили в условиях вегетационных камер лаборатории искусственного климата РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева.

Опытные растения выращивали в условиях почвенной культуры в вегетационных сосудах объёмом 2 л. Субстрат - почвенная смесь «Агробалт-С».



Рисунок 22 - Корневище растения мискантуса гигантского после разделения на отдельные части, использованные для посадки

Посадочный материал получали путём деления корневищ маточных растений третьего года жизни, выкопанных с полевого участка непосредственно перед закладкой опыта.

Схема опыта:

1. Контроль – умеренная освещённость (180 мкмоль/м<sup>2</sup>\*с)
2. Низкая освещённость (20 мкмоль/м<sup>2</sup>\*с)

Фотопериод - 24 ч (непрерывное освещение). В качестве источников облучения использовали натриевые лампы высокого давления (НЛВД) ДНаЗ/Reflux. Температура воздуха в вегетационных камерах 20-24 °С днем и 18-20 °С ночью.

#### **2.3.4 Вегетационный опыт по изучению влияния низкой температуры на растения мискантуса**

В вегетационном опыте по изучению влияния низкой температуры растений мискантуса использовали мискантус гигантский.

Вегетационный опыт проводили в условиях вегетационных камер лаборатории искусственного климата РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева.

Опытные растения выращивали в условиях почвенной культуры в вегетационных сосудах объёмом 2 л. Субстрат - почвенная смесь «Агробалт-С».

Схема опыта:

1. Контроль (20°С)
2. Низкая температура (5°С)

Фотопериод - 24 ч (непрерывное освещение). В качестве источников облучения использовали натриевые лампы высокого давления (НЛВД) ДНаЗ/Reflux при плотности потока фотонов на уровне верхушек растений 180 мкмоль/м<sup>2</sup>\*с.

### 2.3.5 Учёты и наблюдения в вегетационных опытах

В вегетационных опытах проводили учёт следующих газометрических и биометрических показателей растений:

- интенсивность фотосинтетического газообмена (интенсивность фотосинтеза, интенсивность транспирации, устьичная проводимость) (интенсивность фотосинтеза, мкмоль  $\text{CO}_2/\text{м}^2\cdot\text{сек}$ , интенсивность транспирации, ммоль  $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\cdot\text{сек}$ , устьичная проводимость, ммоль/ $\text{м}^2\cdot\text{сек}$ ) растений при помощи системы автоматической регистрации газообмена листа LI-6400 RX (Li-Cor, Lincoln, Nebraska, США). Учёт газообмена проводили на верхних закончивших развитие листовых пластинках в фиксированное для всех точек измерения вечернее время (18-00). На основе данных фотосинтетического газообмена в опыте по изучению водного дефицита производили расчёт показателя эффективности водопотребления (отношение интенсивности фотосинтеза к интенсивности транспирации). В динамике проводили измерения показателя водоудерживающей способности листьев по стандартной методике (Третьяков, 2003).

- динамика кущения (подсчёт числа побегов у растений);

- динамика формирования листовой поверхности (путём определения площади листьев с использованием фотопланиметра LI-3100C, Li-Cor, Небраска, США);

- динамика накопления сырой и сухой биомассы (в том числе по органам) по стандартной методике, определение чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ, г/ $\text{м}^2\cdot\text{сутки}$ ) по стандартной методике (Третьяков, 2003), рассчитывали относительную скорость роста (ОСР, г/г\*сухой массы\*сутки) (Гудскова, 1989).

Кроме того, в опыте по изучению разного фотопериода регистрировали сроки перехода растений к генеративному развитию (учёт сроков наступления цветения). В случае мискантуса появление флагового листа



является первым точным индикатором перехода к генеративному развитию, поэтому сроки начала цветения отмечали по появлению флагового листа.

### **2.3.6 Лабораторный опыт по изучению аллелопатической активности растений мискантуса**

Оценку потенциальной аллелопатической активности растений мискантуса проводили в условиях лабораторного биотеста.

В качестве потенциальных доноров аллелохимикалий взяли растения мискантуса китайского, гигантского и сахароцветкового. Для получения вытяжки использовали листья растений седьмого года жизни из полевого опыта, завершившие свою вегетацию. Из листьев мискантуса получали водную вытяжку аллелопатически активных соединений. Для этого навеску воздушно-сухих листовых пластинок заливали горячей (90°C) дистиллированной водой и настаивали в течение суток. Использовали навеску 100 г сухой биомассы листьев мискантуса на 100 мл воды.

В качестве тест-растения использовали редис сорта Чародей. Растения проращивали в чашках Петри по методике ГОСТ 12038-84 в шкафу для проращивания семян без доступа света.

Схема опыта:

1. Контроль – дистиллированная вода;
2. Разбавление вытяжки в 2 раза;
3. Концентрированная вытяжка из мискантуса.

У тест-растений на 7 день от начала проращивания проводили измерение биометрических показателей – длины корня и гипокотилия (см). Опыт проводили в четырёхкратной повторности.

## 2.4 Статистическая обработка данных

Полученные в результате экспериментов данные подвергались математической обработке с использованием программного обеспечения MS Excel XLSTAT (version 5), с надстройкой «Анализ данных». Производили расчёт средних арифметических и стандартных ошибок. Отдельные показатели подвергались однофакторному дисперсионному анализу по модели полной рандомизации с расчётом значения наименьшей существенной разности на 95% доверительном уровне.

## Глава 3 Результаты исследований

### 3.1 Физиологические особенности продукционного процесса представителей рода *Miscanthus*

#### 3.1.1 Продолжительность вегетации и перезимовка растений мискантуса

Все представители рода мискантус являются многолетними травянистыми растениями. Рассматриваемые в работе виды и формы мискантуса способны произрастать на одном месте без снижения продуктивности до 20 лет (Lewandowski et al, 2000). Жизненный цикл данных растений можно рассмотреть с двух позиций – с точки зрения общей продолжительности (которая будет включать в себя множество вегетационных периодов) и с точки зрения протекания ростовых процессов в течение отдельного периода вегетации. На данный момент удалось собрать данные по 8 годам вегетации.

Жизненный цикл представителей рода мискантус в обязательном порядке включает в себя перезимовку. Способность без потерь переживать зимний период – важная характеристика многолетних растений при их выращивании в условиях континентального климата.

Все изученные виды мискантуса успешно перезимовывали на широте Москвы, за весь период наблюдения со 2 по 8 годы жизни растений гибели при перезимовке не отмечены ни у одного из растений. При этом отличная способность к перезимовке отмечена в том числе у растений второго года жизни. Это свидетельствует о достаточно высокой зимостойкости растений мискантуса, что является немаловажным фактом с точки зрения физиологического обоснования возможности его выращивания в условиях Центральной России. Стоит отметить, что по литературным данным критический период с точки зрения перезимовки – это зима первого-второго года жизни (Lewandowski et al, 2000), которую в наших условиях опытные растения перенесли без труда.

Один из факторов, который также может повредить растения мискантуса – это весенние заморозки. Весенние заморозки более опасны, по сравнению с заморозками осенними, поскольку осенью вегетация растений прекращается, и низкие температуры не оказывают влияния на уже остановившийся рост. Весенние же заморозки, повреждая отросшую наземную часть растения, приводят к сдвигу сроков начала полноценного отрастания и формирования фотосинтезирующей поверхности. Опасность попадания растений под весенние заморозки напрямую связана со сроками начала весеннего отрастания растений. В таблице 4 представлены данные по срокам начала весеннего отрастания растений мискантуса.

Таблица 4 – Календарные сроки начала отрастания растений мискантуса в Москве (дата появления первых зелёных листьев)

Вид	Год жизни						
	2	3	4	5	6	7	8
<i>M. sacchariflorus</i>	11.05	08.05	07.05	11.05	10.05	09.05	10.05
<i>M. x hybrid</i>	11.05	09.05	08.05	10.05	10.05	09.05	09.05
<i>M. x giganteus</i>	12.05	11.05	11.05	13.05	12.05	10.05	11.05
<i>M. sinensis</i>	11.05	08.05	08.05	11.05	09.05	09.05	10.05

У всех изученных генотипов мискантуса весеннее отрастание начиналось в среднем в конце первой декады – начале второй декады мая. При этом мискантус сахароцветковый, мискантус гибридный и мискантус китайский отрастают в одинаковые сроки, тогда как мискантус гигантский стабильно отстаёт от них на 1 – 3 дня. Так или иначе, столь позднее начало весеннего отрастания позволяет мискантусам в средней полосе избегать большинства возвратных заморозков.

В таблице 5 представлены средние сроки начала отрастания растений мискантуса 3 года жизни в разных географических точках (данные проекта OPTIMISC, 2014 год).

В условиях Москвы растения начинали отрастать позднее всего – в мае (как уже было отмечено выше). В других же точках Европы отрастание начиналось гораздо раньше.

Таблица 5 – Средние календарные сроки начала отрастания растений мискантуса третьего года жизни в разных точках Европы ( на примере 2014 года , растения 3 года жизни)

Место произрастания					
Адана, Турция	Штуттгарт, Германия	Поташ, Украина	Вагенинген, Нидерланды	Абериствит, Великобритания	Россия, Москва
10/02/2014	20/03/2014	28/03/2014	15/04/2014	12/03/2014	08/05/2014

Так, в Турции растения начинали отрастать в первой декаде февраля. В Германии, Великобритании и Украине – во второй-третьей декаде марта, в Нидерландах – во второй декаде апреля. Таким образом, из-за гораздо более ранних сроков отрастания, в условиях стран северной Европы существует высокая опасность попадания отрастающих растений под весенние заморозки. Наиболее часто это случалось в Абериствите (Великобритания).

Исходя из вышесказанного, можно отметить, что, несмотря на то, что в Москве растения начинают свою вегетации на месяц-два позже, чем в других точках в странах Европы, высокая вероятность избегания повреждения заморозками снижает вероятность остановки ростовые процессы в начале вегетации из-за воздействия пониженной температуры.

За весь период учётов и наблюдений растения мискантуса всех изучаемых видов ни разу не повредились весенними заморозками. При этом аналогичные виды мискантуса, выращенные в других точках Европы в рамках географического эксперимента, иногда оказывались повреждёнными весенними заморозками. Это связано с более ранним весенним отрастанием растений.

В целом, фотосинтетический потенциал растений мискантуса в течение года ограничен сроками начала вегетации весной и сроками отмирания наземной биомассы в результате осенних заморозков. На рисунке 23 представлен общий вид растений мискантуса китайского после полного отмирания наземной биомассы под действием осеннего заморозка.



Рисунок 23 - Отмирание надземных органов растений мискантуса китайского после осенних заморозков (Москва, Октябрь 2018)

Продолжительность вегетации рассчитывали как число дней от начала весеннего отрастания до полной гибели надземной биомассы растений осенью. Продолжительность вегетации растений мискантуса представлена в таблице 6.

Продолжительность вегетации у различных видов отличается крайне незначительно. Можно отдельно выделить чуть более короткую (в среднем на 1 – 2 дня по сравнению с другими видами) вегетацию у мискантуса гигантского.

Таблица 6 – Продолжительность вегетации растений мискантуса, Полевая станция РГАУ-МСХА, число дней от начала отрастания весной до отмирания наземной биомассы осенью, дни

Вид	Год жизни							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>M. sacchariflorus</i>	155	151	156	161	162	158	163	168
<i>M. x hybrid</i>	156	151	155	160	161	158	163	169
<i>M. x giganteus</i>	153	150	153	157	159	156	162	167
<i>M. sinensis</i>	155	151	156	160	162	159	164	168

Это может свидетельствовать о его более высокой чувствительности к низким температурам в осенний период, однако, как будет показано дальше, это не сказывается на его продуктивности. В целом же продолжительность вегетации у растений мискантуса на широте Москвы колеблется от 150 до 170 дней. Кроме того, чем старше становятся растения, тем продолжительней оказывается их вегетация. Это связано с тем, что взрослые растения более устойчивы к осеннему понижению температуры.

### 3.1.2 Переход растений мискантуса к генеративному развитию

Важным этапом в ходе вегетации мискантуса является переход растений к генеративному развитию. Цветение оказывает влияние и на качество получаемой растительной биомассы, поэтому для полной характеристики жизненного цикла мискантуса рассмотрим даты начала цветения. Цветение у растений в пределах каждого генотипа начинается одновременно. Как отмечается в методике исследований, появление флагового листа у мискантусов – признак перехода к генеративному развитию. В связи с этим приведём даты появления на растениях флагового листа (таблица 7).

В первый год жизни (он же – год высадки растений в поле) перехода к генеративному развитию не отмечалось ни у одного из изученных генотипов мискантуса.

Таблица 7 – Даты начала цветения разных видов Мискантуса на широте г. Москвы. Полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева

Вид	Год жизни							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>M. sacchariflorus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. x hybrid</i>	-	-	02.09	05.09	08.09	02.09	01.09	31.08
<i>M. x giganteus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. sinensis</i>	-	-	02.09	06.09	06.09	05.09	03.09	02.09

Мискантус гигантский и мискантус сахароцветковый на широте Москвы ни в один из годов наблюдения не переходили к генеративному развитию. Во второй год жизни, несмотря на то, что растения увеличили свою биомассу, наблюдались лишь единичные случаи цветения у отдельных растений на делянке, поэтому в таблице они не отражены. Начиная с третьего года жизни у растений мискантуса наблюдается стабильное ежегодное цветение. При этом стоит отметить, что среди изученных видов в полевом опыте зацветали только растения мискантуса гибридного и мискантуса китайского. Сроки цветения у мискантуса гибридного и мискантуса китайского были весьма близки, разница между ними составляла 1 – 3 дня. Цветение у данных видов мискантуса в средней полосе стабильно начинается в первой декаде сентября. Подробнее механизмы регуляции цветения у представителей рода Мискантус будут рассмотрены ниже.



### 3.1.3 Особенности формирования элементов продуктивности у представителей рода *Miscanthus*

У растений мискантуса хозяйственно-значимой частью является вся надземная биомасса, поэтому в данном разделе будут рассмотрены особенности её формирования.

Ростовые процессы растений мискантуса можно характеризовать по двум основным показателям – высоте растений и числу побегов. Для характеристики растений в течение жизни приведём данные по максимальной высоте растений в течение 8 лет вегетации (таблица 8).

Таблица 8 – Максимальная высота растений мискантуса разных лет жизни, см

Вид	Год жизни							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>M. sacchariflorus</i>	71±15	102±8	141±6	165±8	225±15	241±9	244±11	246±18
<i>M. x hybrid</i>	65±11	125±9	153±6	169±12	186±14	191±15	189±19	180±15
<i>M. x giganteus</i>	78±9	152±11	202±9	221±11	232±14	244±18	252±11	249±14
<i>M. sinensis</i>	69±8	131±12	157±8	175±8	191±9	199±14	183±13	186±17

Мискантус сахароцветковый до 4 года жизни является самым низким из изученных генотипов, в то время как, начиная с 5 года, максимальная высота начинает увеличиваться, выходя в отдельные годы на лидирующие позиции. Подобная картина наблюдается до 8 года жизни, и, судя по всему, сохранится в ближайшие года вегетации. Мискантус гибридный также достиг максимального уровня высоты к пятому году жизни, выйдя после этого на плато по данному показателю. Мискантус гигантский с самого начала занял лидирующие позиции с точки зрения высоты растений, и сохраняет их до сих пор. При этом в отдельные годы его высота может превышать значения в 2,5 метра.

На рисунке 24 представлены особенности нарастания высоты растений мискантуса в течение вегетации. Данные представлены для всех точек географического эксперимента. Из-за различной продолжительности вегетации стабильное увеличение высоты в разных географических местоположениях различается по продолжительности. Независимо от места произрастания, наиболее интенсивное увеличение высоты растений приходится на первую половину вегетации, что составляет от 1 до 3 месяцев в зависимости от точки эксперимента.

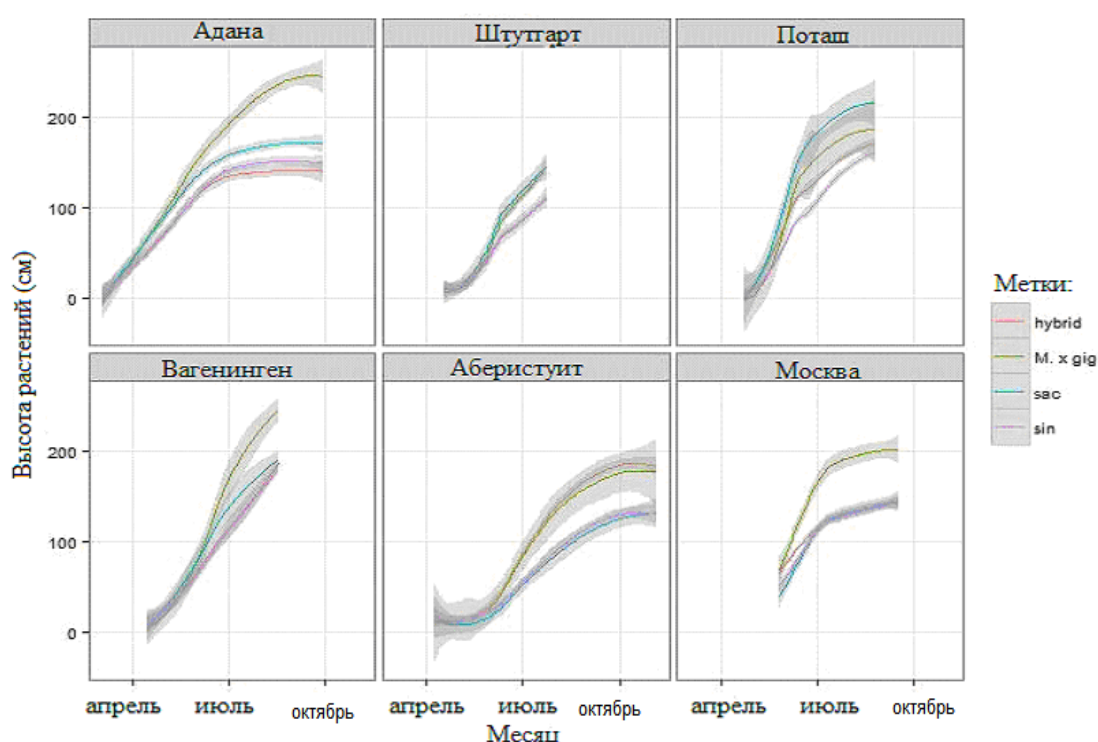


Рисунок 24 – Динамика нарастания растений мискантуса в разных точках географического эксперимента (2014 год, растения 3 года жизни)

Наиболее продолжительный период увеличения высоты растений наблюдается в Aberystwyth и Adana. В нашем опыте наиболее интенсивные ростовые процессы у всех изученных видов мискантуса отмечались в период с мая по июль, после чего происходило плавное снижение интенсивности увеличения высоты растений вплоть прекращения ростовых процессов.

Различная продолжительность вегетации мискантуса обуславливает различия по фотосинтетическому потенциалу, и, соответственно, продуктивности. В целом, оценивая высоту разных видов мискантуса, можно отметить достаточно широкую вариабельность по данному признаку у разных видов, . Разброс значений может достигать одного метра.

Рассмотрев динамику максимальной высоты растений, перейдём к анализу динамики числа стеблей у растений мискантуса за весь период наблюдений (таблица 9).

Анализируя число стеблей у разных видов мискантуса, можно отметить, что наиболее высокой кустистостью отличался мискантус гибридный, наименьшим – китайский и гигантский.

Таблица 9 –Кустистость (максимальное число стеблей) растений мискантуса разных лет жизни, шт на растение

Вид	Год жизни							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>M. sacchariflorus</i>	6±2	29±5	37±4	69±11	72±8	74±6	70±9	75±6
<i>M. x hybrid</i>	21±3	63±18	109±25	114±21	125±19	121±16	116±21	128±14
<i>M. x giganteus</i>	7±2	22±9	42±8	49±11	51±8	55±7	54±9	61±11
<i>M. sinensis</i>	8±3	24±8	24±4	47±8	41±6	43±7	44±5	49±9

Мискантус сахароцветковый занимает промежуточное положение по данному признаку. Что касается динамики по годам вегетации, то в среднем все генотипы к 3 – 4 году жизни выходят на максимальную величину числа стеблей, в дальнейшем увеличивая её лишь в незначительной степени (статистически значимых различий по дальнейшим годам в большинстве случаев не выявляется). По-видимому, это связано с усилением ценотического действия при смыкании надземных частей растений.

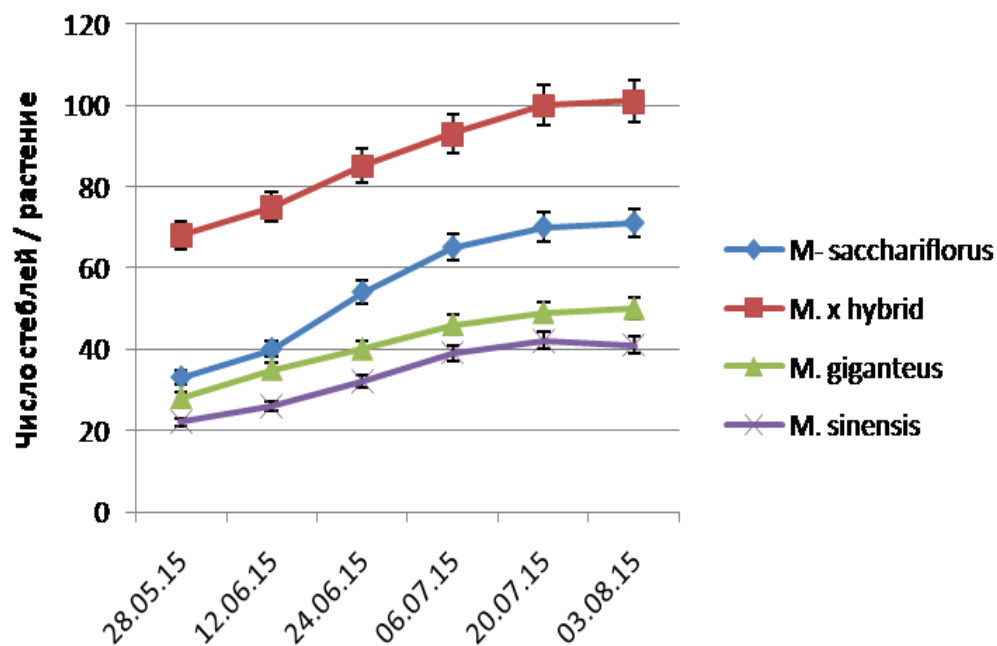


Рисунок 25 - Кущение растений мискантуса 4 года жизни (2015 год).

В течение вегетации у растений всех видов мискантуса происходило стабильное увеличение числа стеблей (рис. 25). Наиболее интенсивный период отрастания новых побегов у растений мискантуса – середина вегетации, то есть период с начала июня по конец июля.

Число стеблей и их высота – важные морфофизиологические признаки, которые позволяют охарактеризовать продукционный процесс мискантусов. Однако, несомненно, самым важным показателем с точки зрения продукционного процесса растений мискантуса является урожайность биомассы (таблица 10, 11).

Урожайность мискантуса сахароцветкового в первый год жизни (после высадки в поле) оказалась равной в среднем 1,1 тонны сухой биомассы с гектара. В дальнейшем, по мере увеличения возраста растений, урожайность мискантуса сахароцветкового постепенно повышается, выходя на максимальную величину к 6-7 году жизни.

Таблица 10 – Урожайность растений мискантуса разных лет жизни, т сухой биомассы/га Полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева

Вид	Год жизни							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>M. sacchariflorus</i>	1,1	2,9	5,8	10,9	12,1	18,2	19,1	18,7
<i>M. x hybrid</i>	1,9	6,9	10,4	9,7	16,0	20,7	18,3	18,3
<i>M. x giganteus</i>	2,6	5,3	7,8	10,6	16,2	23,4	24,2	23,6
<i>M. sinensis</i>	1,7	3,7	6,2	9,9	11,8	14,8	15,8	16,1
<i>HCP<sub>05</sub></i>	0,2	0,4	0,9	0,4	1,2	0,8	1,1	0,9

Из литературных источников известно (Lewandowski et al. 2003), что растения мискантуса в условиях Европы (в том числе и мискантуса сахароцветкового, выходят на максимальный уровень продуктивности уже к 3-4 году, и сохраняют её в течение 20 лет. В условиях Москвы, как показали исследования, выход на максимальную продуктивность мискантуса сахароцветкового оказался отложенным на 3-4 года по сравнению с европейскими условиями, что может быть связано с меньшим фотосинтетическим потенциалом из-за короткого периода вегетации.

Урожайность мискантуса гибридного в первый год жизни составила в среднем 1,9 тонн сухой биомассы с одного гектара, несколько превысив по урожайности мискантус сахароцветковый. В дальнейшие года вегетации происходит стремительное увеличение урожайности, которая выходит на максимальный уровень к 5-6 году жизни. Как и в случае с мискантусом сахароцветковым, мискантус гибридный в условиях Москвы отстаёт по срокам выхода на максимальную продуктивность от сроков в европейских условиях.

Таблица 11 – Урожайность мискантуса в различных точках географического эксперимента, т/га

Точка географического эксперимента	Год	<i>M. sacchariflorus</i>	<i>M. x hybrid</i>	<i>M. x giganteus</i>	<i>M. sinensis</i>	НСР <sub>05</sub>
Адана, Турция	2013	13,1	11,4	-	9,5	0,4
	2014	10,7	16,6	22,0	24,1	2,3
	2015	7,5	10,7	12,8	16,4	1,2
Штутгарт, Германия	2013	9,8	9,6	-	8,2	0,3
	2014	16,3	19,9	18,5	16,5	0,8
	2015	15,8	14,9	12,2	12,8	0,9
Поташ, Украина	2013	12,4	12,9	-	8,7	0,7
	2014	21,4	21,6	24,3	16,7	1,8
	2015	-	-	-	-	-
Вагенинген, Нидерланды	2013	7,2	11,4	-	9,2	1,2
	2014	14,8	17,7	22,8	15,9	0,7
	2015	-	-	-	-	-
Абериствит, Великобритания	2013	1,3	2,4	-	1,4	0,3
	2014	5,2	12,17	12,1	6,8	1,4
	2015	11,3	11,9	16,2	7,9	1,5
Москва, Россия	2013	2,9	6,9	5,3	3,7	0,4
	2014	5,8	10,4	7,8	6,2	0,9
	2015	10,9	9,7	10,6	9,9	0,4

По сравнению с мискантусом сахароцветковым мискантус гибридный выходит на максимальную продуктивность в среднем на 1 год раньше, что позволяет сделать предположение о его более высокой степени адаптированности к условиям произрастания. Мискантус гигантский изначально характеризуется более высокой продуктивностью по сравнению с

остальными изученными видами из-за более развитого ассимиляционного аппарата и высокого фотосинтетического потенциала. Уже в первый год жизни мискантус гигантский сформировал в среднем 2,6 тонны сухой биомассы на гектар. Как и в случае мискантуса гибридного, в каждый из последующих годов жизни происходило постепенное увеличение продуктивности растений, и на максимальный уровень мискантус гигантский вышел к 6-7 году жизни, то есть опять с отставанием на 2-3 года по сравнению с описанными в литературами европейскими сроками (Lewandowski, 2016).

Урожайность мискантуса китайского в первый год жизни составила в среднем 1,7 тонны сухой биомассы на 1 гектар. На максимальный уровень продуктивности растения данного вида вышли к 6-7 году жизни, то есть наблюдалась та же закономерность с отставанием сроков выхода растений на максимальную продуктивность, что была отмечена и у других описанных видов.

Для переработки ценность представляют стебли, а не листья мискантуса. У мискантуса сахароцветкового в начале вегетации в структуре биомассы преобладают листья (рис. 26). В ходе вегетации доля листьев в суммарной биомассе мискантуса сахароцветкового начинает постепенно снижаться. К концу вегетации в структуре биомассы мискантуса сахароцветкового начинают преобладать стебли. Подобная закономерность связана с постепенным отмиранием листьев нижнего яруса и их опадением со стеблей.

У мискантуса китайского и мискантуса гибридного динамика изменения структуры биомассы в целом сходна с аналогичным показателем у мискантуса сахароцветкового. В начале вегетации в биомассе отмечается преобладание доли листьев над долей стеблей. Однако достаточно быстро происходит снижение доли листьев в структуре биомассы, и около 50-60% начинает приходиться на стебли, и подобное соотношение сохраняется до конца вегетации.

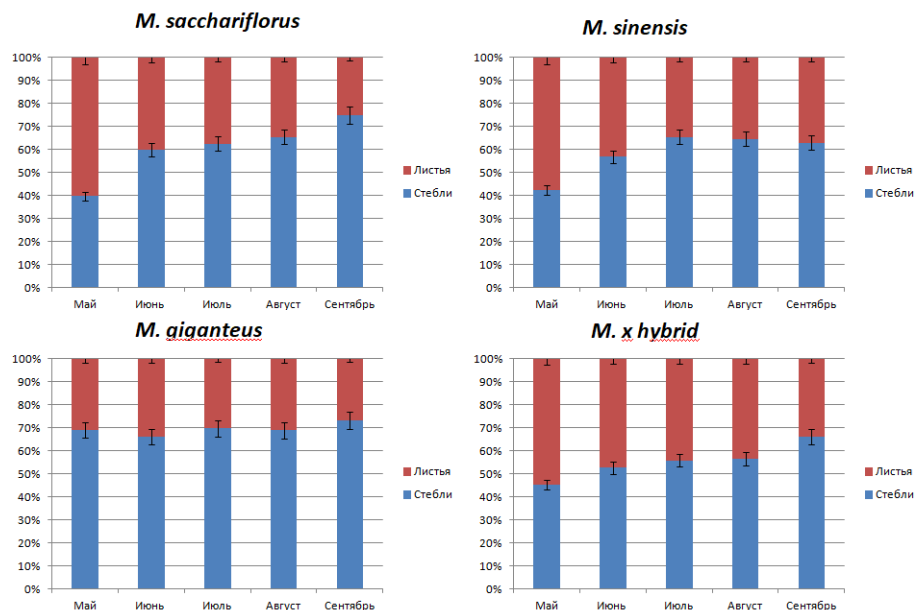


Рисунок 26 - Структура биомассы растений мискантуса 4 года жизни, полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (2015 год).

У мискантуса гигантского динамика несколько иная. У данного вида с самого начала вегетации в структуре биомассы преобладают стебли, и это соотношение сохраняется до самого конца. Кроме того, доля стеблей в биомассе мискантуса гигантского (более 70%) оказывается наибольшей среди всех изученных видов, что может являться одной из причин его более высокой продуктивности.

Особенности накопления мискантусом биомассы в течение вегетации рассмотрим на примере растений 4 года жизни (рис. 27). В течение вегетации у мискантуса происходит стабильное увеличение биомассы растений. Наиболее интенсивное накопление отмечается в начале вегетации (первые два месяца), после чего происходит постепенное снижение, что, с одной стороны, связано повышением выполненности стеблей, а с другой стороны – с переходом некоторых видов к цветению в конце вегетации.



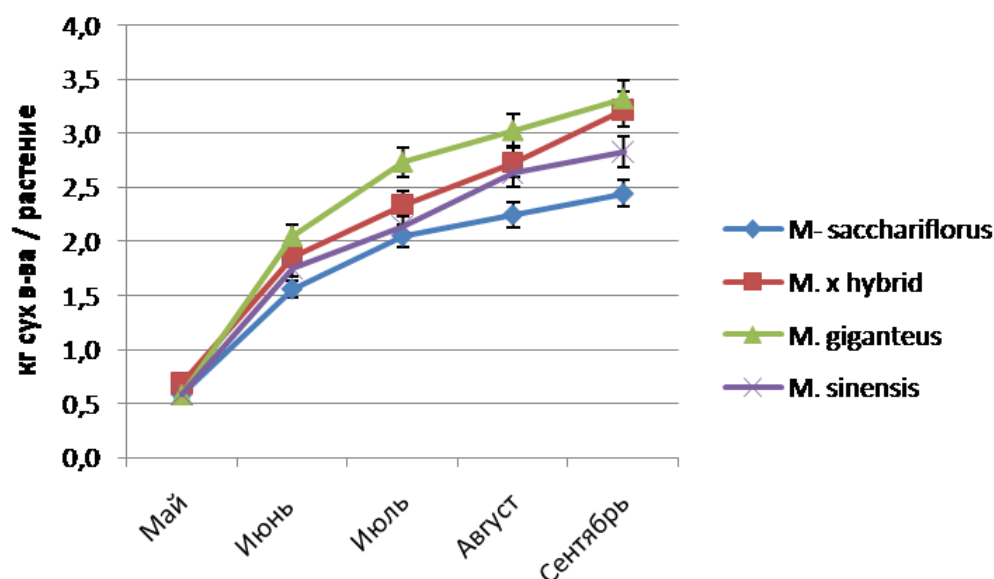


Рисунок 27 - Динамика накопления биомассы растениями мискантуса 4 года жизни (2015 год).

Наиболее интегральным показателем, характеризующим эффективность использования солнечной радиации, является КПД ФАР. На рисунке 28 представлены значения КПД ФАР растений мискантуса 4 года жизни.

В целом значения коэффициента полезного действия фотосинтетически активной радиации для растений мискантуса варьировались от 0,8 до 1,3%.

Наибольшие значения КПД ФАР отмечены для наиболее продуктивного вида – мискантуса гигантского. На втором месте по данному показателю находятся растения мискантуса гибридного. Растения мискантуса китайского и мискантуса сахароцветкового характеризовались наименьшими значениями КПД ФАР – от 0,8 до 1 %.

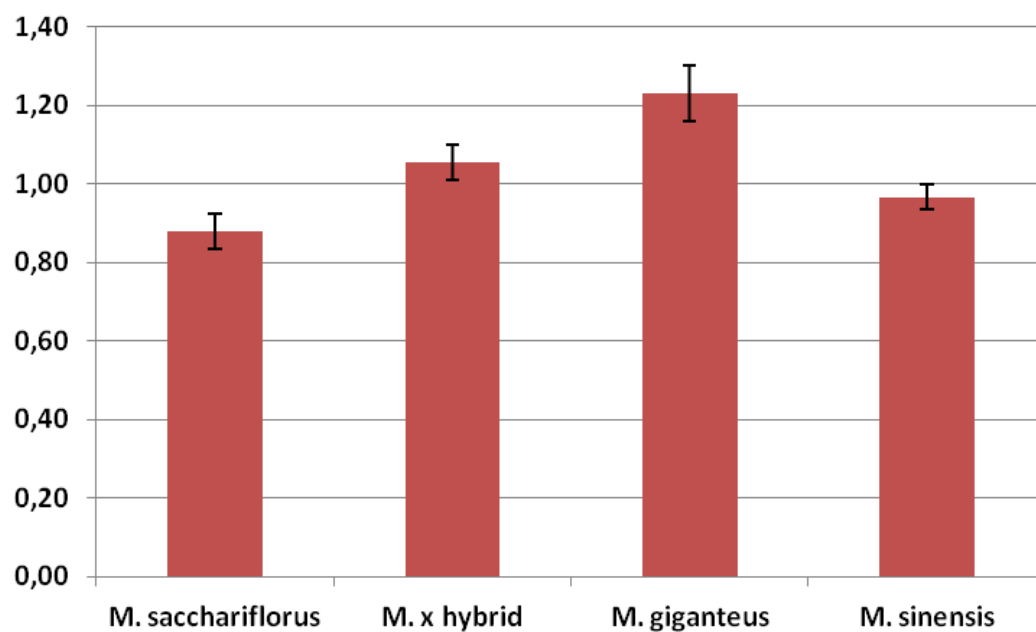


Рисунок 28 - КПД ФАР растений мискантуса 4 года жизни (2015 год), %

Эффективность фотосинтеза зависит от многих показателей, но прежде всего от степени развития ассимиляционного аппарата. В случае растений мискантуса листья составляют существенную долю в суммарной надземной биомассе. На рисунке 29 представлены данные по индексу листовой поверхности изученных видов мискантуса.

Наивысшие значения индекса листовой поверхности в течение вегетации отмечались у растений мискантуса гибридного. В целом по мере роста растений происходило постепенное увеличение величины листового индекса, максимум которого приходился на конец августа.

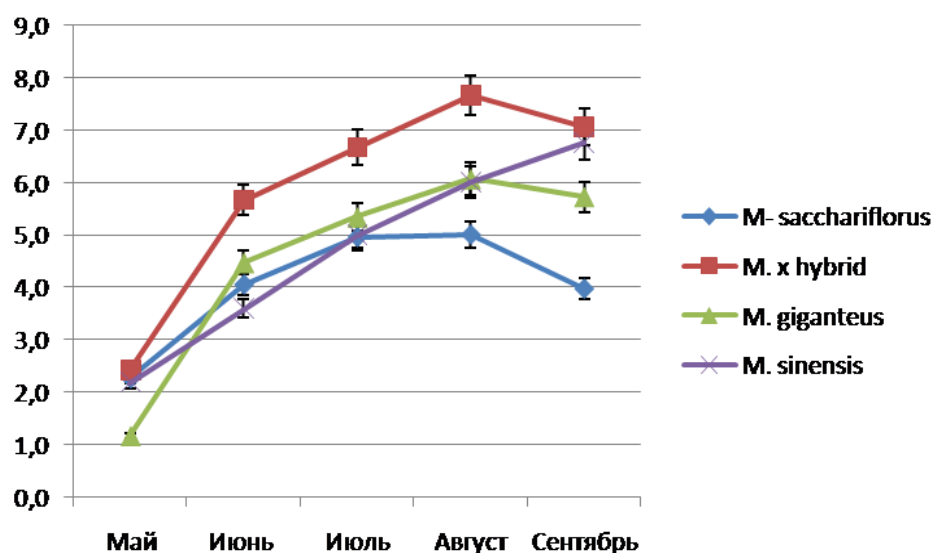


Рисунок 29 – Индекс листовой поверхности растений мискантуса 4 года жизни (2015 год)

Листовой индекс у мискантуса достигает существенных величин (от 5 до 8), то есть листья верхнего яруса в определённый момент начинают затенять листья нижнего яруса, тем самым не позволяя им фотосинтезировать в достаточной степени. У всех видов, кроме мискантуса гигантского, в конце вегетации (в период с конца августа до конца сентября) отмечается снижение величины листового индекса. Это связано с интенсивным отмиранием нижнего яруса. У растений мискантуса китайского все листья на стеблях сохраняются до конца вегетации, тем самым не снижая свой листовой индекс.

Листья нижнего яруса мискантуса при достижении листовым индексом критических значений оказываются в условиях недостаточной освещённости. На рисунке 30 представлены данные по световому режиму в травостое мискантуса.

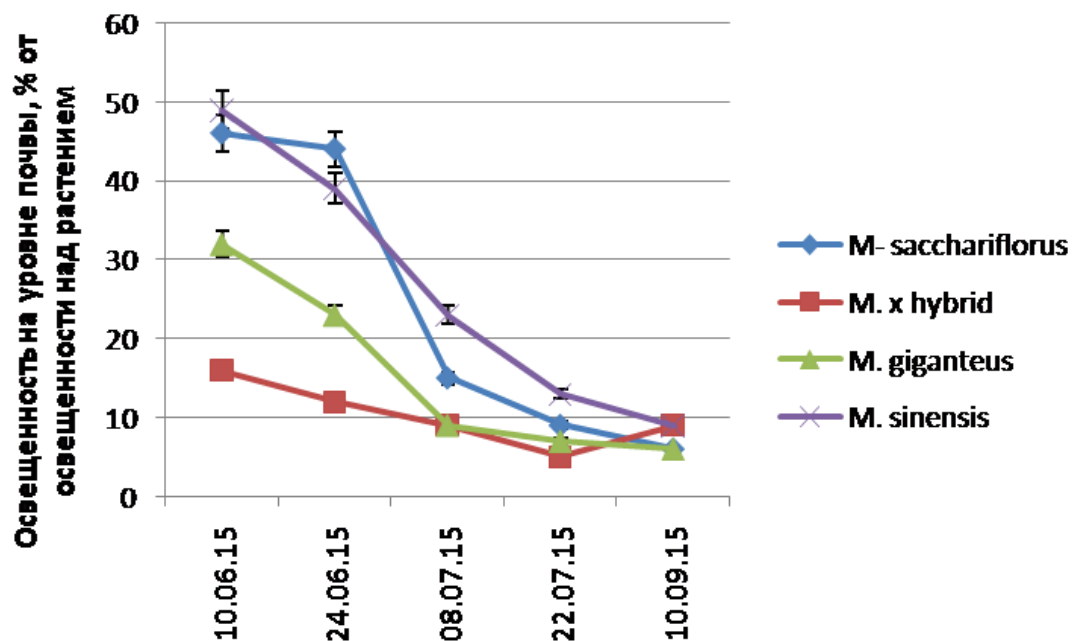


Рисунок 30 – Освещённость на уровне почвы в травостое растений мискантуса 4 года жизни (2015 год)

Сильнее всего в начале вегетации световое излучение задерживают растения мискантуса гибридного, слабее всего – растения мискантуса сахароцветкового и китайского. По мере нарастания площади ассимиляционного аппарата доля светового излучения, которое достигает поверхности почвы в посадках мискантуса, падает. Минимальная величина, до которой падает уровень освещённости в стеблестое мискантусов – около 10 %. В конце вегетации у некоторых видов увеличивается освещённость в стеблестое, что связано с частичным отмиранием листьев нижнего яруса и снижением листового индекса.

Кроме того, развитие ассимиляционного аппарата мискантуса может быть охарактеризовано уровнем накопления фотосинтетических пигментов. На рисунке 31 представлены данные по динамике снижения содержания хлорофиллов в листовых пластинках верхнего яруса листьев растений мискантуса в течение вегетации.

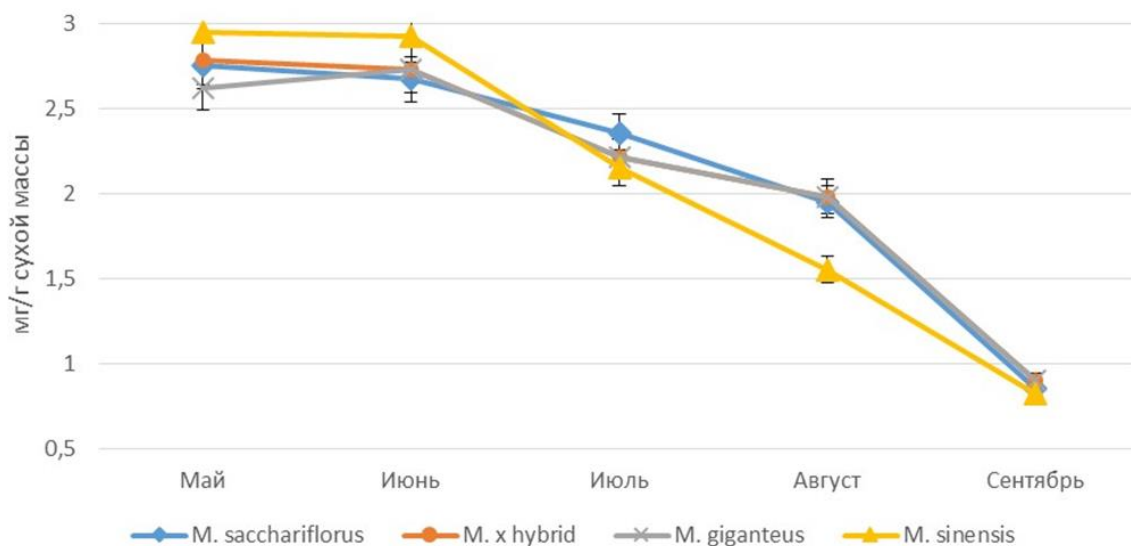


Рисунок 31 - Содержание хлорофиллов в листовых пластинках растений мискантуса 4 года жизни в течение вегетации, 2015 год.

Наивысший уровень накопления хлорофиллов в листьях мискантуса отмечается в начале вегетации (период май-июнь). Кроме того, этот период сопряжен с интенсивным нарастанием листовой поверхности и отсутствием отмирания листьев нижнего яруса. Также в этот период отмечается преобладание листьев в суммарной надземной биомассе у некоторых изученных видов.

В дальнейшем в течение вегетации наблюдается стабильное понижение содержания хлорофиллов в листьях мискантуса, минимум которого отмечен к концу вегетации в сентябре. В этот период происходит постепенное отмирание наземной части растений, сопряженное с разрушением пигментных комплексов.

## **3.2 Реакция растений мискантуса на световые условия**

### **3.2.1 Фотопериодическая регуляция роста и развития растений мискантуса**

Реакция растений на фотопериодические условия проявляется в регуляции многих физиологических процессов. Изменение продолжительности дня, связанные с различной географической широтой, влияют и на процессы развития (цветение) и на процессы роста, что, безусловно, находит своё отражение в изменении конечной фотосинтетической продуктивности растения (Ничипорович, 1961).

Переход к цветению, как уже было отмечено выше, является очень важной стороной продукционного процесса мискантуса. Хозяйственно-ценные органы у мискантуса – это стебли. У всех видов мискантуса переход к цветению приводит к интенсивному вытягиванию стеблей при формировании цветоноса, что снижает их товарные качества. Также происходит отток питательных веществ из стеблей в генеративные органы. Стебли при этом используются как временное депо пластических веществ. Поэтому более поздний переход к генеративному развитию, как правило, способствует увеличению накопления биомассы растениями, в том числе за счёт увеличения кустистости (Мокроносов, 1966).

Другая потенциальная сторона воздействия продолжительности дня на растения – это ростовые процессы. Фотопериод в отдельных случаях может оказывать влияние на рост отдельных органов растения. В случае мискантуса фотопериод оказывал и косвенное влияние на процессы кущения растений, связанное с задержкой перехода к генеративному развитию.

Для изучения влияния фотопериодических условий на рост и развитие растений мискантуса был заложен вегетационный опыт, результаты которого в дальнейшем сравнивали с наблюдениями в полевом опыте (рис. 32).

У всех изученных видов мискантуса в условиях вегетационного опыта длинный день (неблагоприятный фотопериод 18 ч) оказывал стимулирующее

действие на процессы кущения (табл. 12). Условия короткого дня (фотопериод 10 ч) приводили к торможению образования новых побегов у растений всех изученных видов мискантуса.



Рисунок 32 - Растения мискантуса на 30 день от начала выращивания в условиях 18-часового фотопериода  
1- М. гигантский, 2 –М. гибридный,  
3 – М. сахароцветковый, 4 – М. китайский

Условия непрерывного 24-х часового освещения также приводили к тому, что новые стебли у всех изученных видов мискантуса не образовывались, либо образовывались в очень ограниченном количестве, по-видимому за счёт тех почек, которые были сформированы на корневище в предыдущий вегетационный период до деления его на отдельные участки перед закладкой вегетационного опыта.

Выявленная короткодневная фотопериодическая реакция обуславливает относительно высокую продуктивность данных растений по биомассе в высоких географических широтах. Так, в средней полосе России, условия длинного дня, наблюдающиеся в летний период, позволяют

растениям при благоприятных температурных условиях наращивать достаточно большое количество побегов в течение первой половины лета.

Таблица 12 – Влияние фотопериодических условий на кущение растений мискантуса в условиях вегетационного опыта, число побегов на растение, шт

Вид	Фотопериод, ч								
	10			18			24		
	Число дней от начала вегетации								
	20	40	60	20	40	60	20	40	60
<i>M. sinensis</i>	5,4 ± 1,2	5,9 ± 1,3	7,1 ± 1,0	6,3 ± 1,4	15,1 ± 2,0	17,2 ± 1,9	6,4 ± 1,3	8,3 ± 1,1	9,3 ± 1,5
<i>M. x hybrid</i>	4,1 ± 0,5	4,4 ± 0,5	5,2 ± 1,3	3,4 ± 0,5	10,7 ± 1,7	14,4 ± 1,8	3,2 ± 0,4	4,1 ± 0,7	4,2 ± 0,7
<i>M. x giganteus</i>	2,9 ± 0,6	3,2 ± 0,6	3,3 ± 0,6	3,2 ± 0,4	7,1 ± 1,3	11,2 ± 2,5	3,1 ± 0,6	3,2 ± 0,8	3,2 ± 0,8
<i>M. sacchariflorus</i>	4,5 ± 0,6	7,0 ± 0,7	8,1 ± 0,7	7,8 ± 1,2	20,1 ± 2,4	24,8 ± 2,7	8,5 ± 1,3	10,4 ± 1,5	11,3 ± 1,6

Наиболее интенсивно процессы кущения в условиях длинного дня проходят у мискантуса сахароцветкового. Кроме того, при выращивании в полевых условиях данный вид также отличается высокой интенсивностью кущения. Высаженные отдельные растения по схеме 70 на 70 см сомкнулись между собой спустя три года после посадки. При этом остальные виды мискантуса, и в особенности мискантус гигантский, образуют гораздо меньшее количество стеблей, и отдельные растения не смыкались между собой даже на 8 год жизни.

Более развитая ассимиляционная поверхность обуславливает более эффективное использование световой энергии. В таблице 13 представлены данные о влиянии фотопериодических условий на формирование листовой поверхности у растений разных видов мискантуса.



Таблица 13 – Влияние фотопериодических условий на нарастание площади листьев у растений мискантуса в условиях вегетационного опыта, см<sup>2</sup>/растение

Вид	Фотопериод, ч								
	10			18			24		
	Число дней от начала вегетации								
	20	40	60	20	40	60	20	40	60
<i>M. sinensis</i>	173 ± 12	198 ± 19	214 ± 21	201 ± 15	414 ± 25	498 ± 29	163 ± 21	246 ± 16	282 ± 31
<i>M. x hybrid</i>	173 ± 18	178 ± 21	210 ± 15	151 ± 16	473 ± 28	612 ± 32	119 ± 25	171 ± 14	177 ± 21
<i>M. x giganteus</i>	148 ± 18	152 ± 15	155 ± 11	142 ± 11	329 ± 17	498 ± 55	161 ± 17	169 ± 21	172 ± 16
<i>M. sacchariflorus</i>	118 ± 11	196 ± 17	232 ± 17	214 ± 17	492 ± 21	693 ± 47	243 ± 19	291 ± 32	308 ± 23

Условия короткого дня в случае растений мискантуса китайского приводили к сравнительно невысокой скорости увеличения площади листового аппарата, что, по-видимому, обуславливается, как и в случае других изученных видов, подавлением кущения растений, в результате чего новые листовые пластинки могут формироваться лишь на относительно малом числе побегов. При нахождении растений в условиях длинного дня (фотопериод – 18 ч), было отмечено достаточно интенсивное (больше, чем в два раза) увеличение площади листьев на растениях. Это связано с тем, что в условиях длинного дня растения формируют большее число побегов с большим количеством листьев на них. Кроме того, у растений отмечалась задержка перехода в генеративную фазу, о чем будет сказано ниже.

При непрерывном освещении наблюдалось стабильное, хотя и в большинстве случаев незначительное, увеличение площади листьев у всех изученных видов мискантуса.

Аналогичные реакции обнаружены и у мискантуса гибридного. В условиях 10-часового фотопериода площадь листовой поверхности

увеличивалась очень незначительно. Условия длинного дня стимулировали увеличение площади листьев. У мискантуса гигантского и мискантуса сахароцветкового отмечаются аналогичные вышеописанным видам тренды. Сильнее всего увеличение площади листьев происходит в условиях длинного дня (18-часовой фотопериод). При коротком дне и при непрерывном освещении в увеличение площади листьев происходило медленнее.

Таким образом, и с точки зрения формирования ассимиляционного аппарата условия длинного дня являются более благоприятными.

Интегральным, обобщающим показателем, который может охарактеризовать реакции растений на изменение условия среды, является накопление биомассы. В таблице 14 представлены данные по влиянию фотопериодических условий на накопление сухой биомассы растениями мискантуса.

Динамика накопления сухой биомассы растениями мискантуса сходна с динамикой формирования листовой поверхности. В условиях короткого дня все изученные виды мискантуса накапливали наименьшую биомассу. Условия длинного дня (фотопериод 18 ч) способствовали активизации накопления сухой биомассы всеми видами мискантуса, причём наиболее интенсивно это проявилось в случае мискантуса сахароцветкового. В случае непрерывного, 24-часового фотопериода картина несколько отличалась. Так, растения мискантуса китайского и мискантуса сахароцветкового могут накапливать биомассу при непрерывном освещении. Это может быть связано как с усилением ростовых процессов у уже сформированных стеблей, так и с образованием новых.

Для характеристики фотосинтетической деятельности растений в заданных условиях фотопериода был произведён расчёт величины чистой продуктивности фотосинтеза растений мискантуса (таблица 15).

Таблица 14 – Влияние фотопериодических условий на накопление сухой биомассы растениями мискантуса в условиях вегетационного опыта, г/растение

Вид	Фотопериод, ч								
	10			18			24		
	Число дней от начала вегетации								
	20	40	60	20	40	60	20	40	60
<i>M. sinensis</i>	35,2 ±	42,7 ±	49,1 ±	42,0 ±	98,2 ±	119,1 ±	40,2 ±	59,0 ±	64,3 ±
	4,1	5,8	3,6	1,8	8,5	9,8	6,4	7,8	4,3
<i>M. x hybrid</i>	30,3 ±	32,3 ±	43,2 ±	25,2 ±	87,4 ±	114,8 ±	21,0 ±	30,4 ±	31,4 ±
	3,8	4,1	3,1	3,1	7,9	11,2	1,7	2,3	1,5
<i>M. x giganteus</i>	31,8 ±	34,1 ±	37,4 ±	31,4 ±	74,3 ±	132,3 ±	29,4 ±	30,2 ±	33,1 ±
	2,9	3,2	2,5	2,6	6,3	13,9	1,7	1,9	2,5
<i>M. sacchariflorus</i>	28,3 ±	40,7 ±	45,9 ±	50,3 ±	151,6 ±	162,9 ±	41,3 ±	62,3 ±	71,6 ±
	3,4	2,8	4,7	3,2	15,9	16,3	4,3	7,5	11,6

У растений мискантуса сахароцветкового наибольшая чистая продуктивность фотосинтеза отмечена для периода с 20 по 40 день от начала отрастания растений при их выращивании в условиях длинного дня. У мискантуса гибридного чистая продуктивность фотосинтеза оказалась наибольшей также при 18-часовом фотопериоде – длинном дне. Непрерывное освещение растений мискантуса гибридного приводит к резкому падению величины ЧПФ. При коротком дне происходит постепенное увеличение данного показателя. У мискантуса гигантского условия непрерывного освещения и условия короткого дня приводили к заметному снижению чистой продуктивности фотосинтеза. ЧПФ мискантуса гигантского в условиях длинного дня оказалась существенно выше по сравнению с другими изученными видами. Для растений мискантуса сахароцветкового характерно снижение чистой продуктивности фотосинтеза во всех фотопериодических условиях. Максимальный уровень чистой продуктивности фотосинтеза отмечен у растений в условиях длинного дня.

Таблица 15 – Влияние фотопериодических условий на чистую продуктивность фотосинтеза у растений мискантуса в условиях вегетационного опыта, г/м<sup>2</sup>\*сутки

Вид	Фотопериод, ч					
	10		18		24	
	Интервал (число дней от начала вегетации)					
	20 - 40	40 - 60	20 - 40	40 - 60	20 - 40	40 - 60
<i>M. sinensis</i>	2,15 ± 0,32	1,45 ± 0,08	4,37 ± 0,56	1,12 ± 0, 12	4,64 ± 0,87	0,94 ± 0,12
<i>M. x hybrid</i>	0,56 ± 0,41	2,83 ± 0,12	4,77 ± 0,34	1,26 ± 0,38	3,10 ± 0,63	0,28 ± 0,05
<i>M. x giganteus</i>	0,66 ± 0,05	0,97 ± 0,03	4,43 ± 0,53	3,34 ± 0,64	0,60 ± 0,11	0,58 ± 0,09
<i>M. sacchariflorus</i>	4,14 ± 0,93	1,16 ± 0,12	6,97 ± 0, 95	0,45 ± 0,05	3,93 ± 0,87	1,66 ± 0,14

Подводя итог исследованиям ростовых процессов в вегетационном опыте, можно сделать заключение о том, что условия длинного дня являются наиболее благоприятными с точки зрения накопления биомассы растениями мискантуса у всех изученных видов. Это является бесспорным преимуществом, которое необходимо учитывать при расширении ареала возделывания данной культуры в более высоких широтах и северных регионах.

Далее сопоставим результаты изучения ростовых процессов в зависимости от фотопериода, полученные в вегетационном опыте, с результатами полевого опыта. На рисунке 33 показаны данные по кущению растений мискантуса в полевом опыте на 3 и 4 годы жизни.

Количество стеблей, которые отрастают у растений мискантуса весной, зависит от вида и возраста растений. Так, самое большое число побегов в условиях полевого опыта формируют растения мискантуса гибридного. Наименьшее количество побегов стабильно образуется у мискантуса китайского.

Увеличение числа стеблей у всех изученных видов мискантуса на 3 год жизни (2014 год) завершилось к третьей декаде июля, после чего более не возобновлялось, несмотря на благоприятные фотопериодические условия. Судя по всему, это связано с начавшейся в это время почвенной засухой

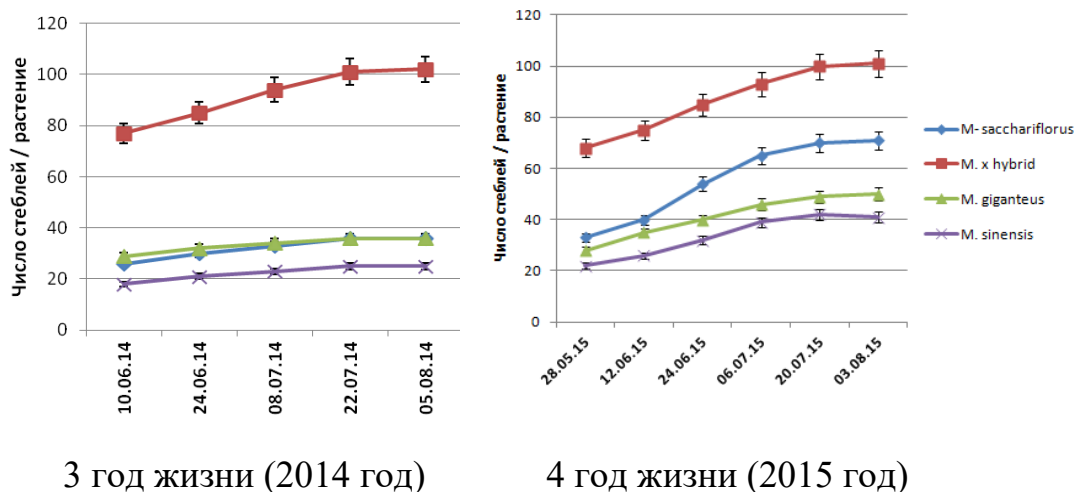


Рисунок 33 – Кущение растений мискантуса в условиях полевого опыта

В более благоприятном в метеорологическом плане 2015 году (4 год жизни растений, стабильное количество осадков в течение года) кущение продолжалось вплоть до первой декады августа, и у всех изученных видов растений сформировалось большее, по сравнению с предыдущим годом, число стеблей. Максимальная интенсивность кущения наблюдалась в тот промежуток времени, когда в средней полосе России отмечается максимальная продолжительность светового дня – в июне-июле.

Второй аспект действия фотопериода на растительный организм – это индукция цветения. Как уже не раз отмечалось выше, у всех представителей рода Мискантус переход к цветению означает резкое снижение интенсивности накопления биомассы, связанное с торможением образования новых побегов и с сильным удлинением генеративных побегов которые становятся в 1,5 – 2 раза тоньше, формируя на своём конце соцветие – метёлку. Длинный и полый цветонос крайне малопригоден для большинства хозяйственных нужд, для которых выращивается мискантус. Кроме того, с формированием в метёлках семян начинается отток ассимилятов к ним, что также может снизить продуктивность биомассы.

Переход к цветению мискантуса изучали в вегетационном опыте (таблица 16).

Таблица 16 – Влияние фотопериодических условий на сроки начала цветения мискантуса в условиях вегетационного опыта

Вид	Фотопериод, ч	Число дней от начала вегетации до начала цветения (появления флагового листа)
<i>Miscanthus sinensis</i>	10	31 ± 3
	18	69 ± 6
	24	77 ± 5
<i>Miscanthus x hybrid</i>	10	28 ± 2
	18	65 ± 4
	24	71 ± 5
<i>Miscanthus x giganteus</i>	10	79 ± 5
	18	120 ± 8
	24	-
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	10	-
	18	-
	24	-

В случае нашего опыта семена у растений не формировались, поскольку часть растений не зацветают в полевых условиях, а зацветающие – являются стерильными триплоидными гибридами. Крайне нежелателен ранний переход мискантуса к цветению, поскольку он приводит к торможению и последующей остановке накопления биомассы.

С точки зрения перехода к цветению изученные растения мискантуса являются растениями короткого дня. Единственное «исключение» - это растения мискантуса сахароцветкового, цветения которых не удалось добиться ни в случае полевого, ни в случае вегетационных опытов. Это

может быть связано с необходимостью большого количества благоприятных с точки зрения фотопериода дней, после которых проявится фотопериодическая реакция.

Мискантус гибридный и мискантус китайский оказались растениями с классической количественной фотопериодической реакцией. Наиболее остро она проявилась у растений мискантуса гигантского, которые при 24-часовом фотопериоде вообще не зацвели. Растения мискантуса китайского и мискантуса гибридного при выращивании в условиях короткого дня перешли к цветению в среднем уже через месяц после отрастания.

При выращивании растений в условиях 18-часового фотопериода наблюдалась задержка перехода к цветению по сравнению с 10-часовым фотопериодом больше, чем в два раза. Кроме того, стоит отметить, что статистически существенных отличий между сроками перехода к цветению в условиях длинного дня и непрерывного освещения у данных видов обнаружено не было. Сравним результаты вегетационных опытов с полевыми опытами. В таблице 17 представлены данные по переходу к цветению растений мискантуса в полевых условиях и в фитотроне.

Как уже отмечалось выше, в полевых условиях к генеративному развитию переходят растения мискантуса китайского и мискантуса гибридного. Эти наблюдения согласуются с результатами вегетационных опытов. Весной (в нашем случае это первая декада мая) продолжительность относительно короткого светового дня оказывается недостаточной для запуска перехода к генеративному развитию. Затем наступает период времени с длинным световым днём, который не даёт зацвести растениями и одновременно стимулирует их кущение, и, соответственно, накопление биомассы.

Переход к цветению у изученных видов мискантуса начинается лишь в первой декаде сентября, то есть при снижающейся продолжительности светового периода. Кроме того, у мискантуса китайского и мискантуса гибридного компетентность к короткодневной фотопериодической индукции

цветения проявляется раньше, нежели у гигантского и сахароцветкового. Продолжительность индуктивного периода у них тоже, очевидно, меньше, благодаря чему удается зафиксировать переход к цветению в рамках относительно малопродолжительного периода вегетации на широте Москвы. У мискантуса сахароцветкового кроме всего прочего, очевидно, меньшая критическая длина дня.

Растения мискантуса гигантского в полевых условиях в средней полосе России не переходят к цветению вообще. Это оказывает весьма положительное влияние на продуктивность этих растений (как уже отмечалось выше, мискантус гигантский – один из самых продуктивных видов). Отсутствие перехода к генеративному развитию способствует тому, что в течение всего периода вегетации, вплоть до осеннего отмирания наземной биомассы, мискантус гигантский накапливает биомассу.

Причины отсутствия цветения у растений мискантуса гигантского в средней полосе России могут быть объяснены результатами вегетационных опытов. Для того, чтобы перейти к цветению, мискантусу гигантскому необходимо как минимум 60 суток с благоприятными фотопериодическими условиями.

Для успешного начала цветения растениям мискантуса гигантского в средней полосе России не хватает продолжительности вегетационного периода, и в частности, периода с коротким днём.

Как было отмечено выше, растения мискантуса сахароцветкового не зацвели ни в одном из вариантов экспериментов. К уже описанным выше гипотезам о причинах этой реакции можно добавить предположение о том, что растения данного вида происходят из существенно более низких географических широт, где длинный вегетационный период проходит на фоне короткого дня.



Таблица 17 – Цветение растений мискантуса в зависимости от фотопериодических условий. “+” - цветение отмечается, “-“ – отсутствие перехода к цветению

Виды	Полевой опыт, изменения длины дня 12-18-12ч	Вегетационный опыт в фитотроне, фотопериод, ч		
		10	18	24
Miscanthus sinensis	+	+	+	+
Miscanthus x hybrid	+	+	+	+
Miscanthus x giganteus	-	+	+	-
Miscanthus sacchariflorus	-	-	-	-

Для завершения характеристики фотопериодической реакции растений мискантуса и их перехода к цветению рассмотрим данные по всем точкам географического эксперимента (рис. 33).

Среди всех представленных в географическом эксперименте точек наиболее южная – это Адана, Турция. Соответственно растения, произрастающие там, должны находиться в наиболее благоприятных фотопериодических условиях с точки зрения цветения (никие широты, меньшая длина дня в период вегетации). Данные, представленные на рисунке, это подтверждают.

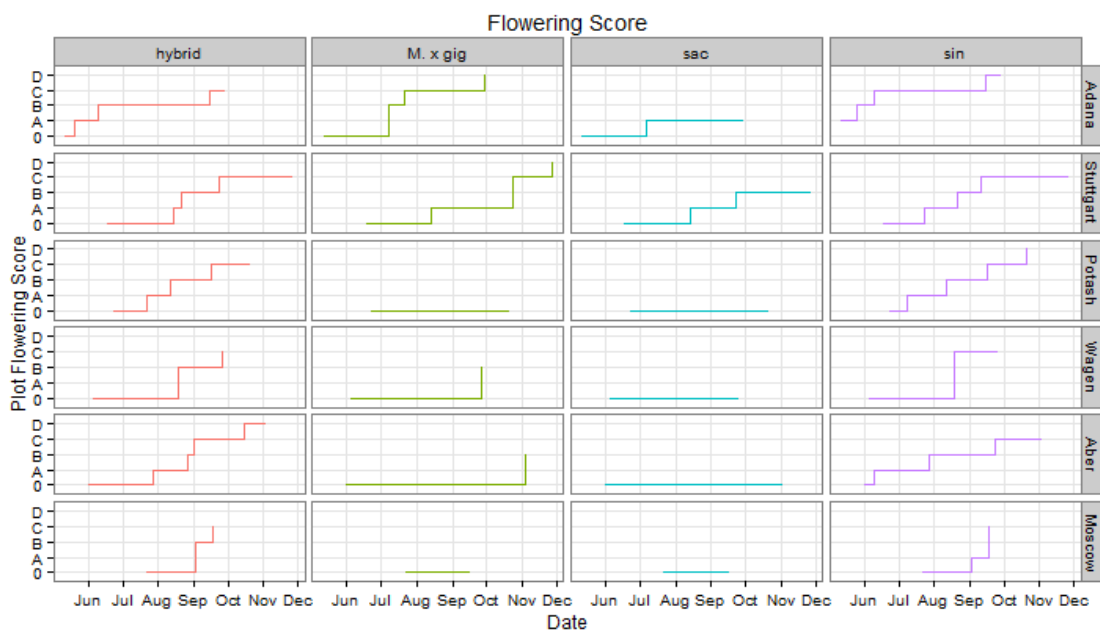


Рисунок 33 – Сроки перехода к цветению у разных видов мискантуса во всех точках географического эксперимента, растения 4 года жизни (2015 год).

А-появление флагового листа, В-вымётывание, С-начало цветения, D-конец цветения

В самой южной точке географического эксперимента растения мискануса начинают зацветать в мае, то есть тогда, когда в средней полосе ещё даже не началось отрастание после зимы. Столь раннее цветение крайне неблагоприятно сказывается на продуктивности мискантусов в данной точке эксперимента.

Данные, полученные в географическом эксперименте, также согласуются с результатами вегетационных опытов, что ещё раз подтверждает важность фотопериодической реакции в продукционном процессе изученных видов мискантуса.

### **3.2.2 Реакция растений мискантуса на условия пониженной освещенности**

Как уже было отмечено выше, потенциальная урожайность растений мискантуса – до 40 тонн сухого вещества с гектара. Однако такая урожайность достигается крайне редко, а в северных широтах представляется маловероятной (Lewandowski, 2000). Одна из причин – более низкий приход фотосинтетически активной радиации, чем в низких широтах (Clifton-Brown, 2017). Кроме того, как было показано выше, для посадок растений мискантуса характерен очень высокий листовой индекс, из-за чего листья нижнего яруса оказываются настолько затенёнными, что почти не фотосинтезируют. В связи с этим представляло интерес изучение ответных реакций целого растения мискантуса гигантского на условия низкой освещенности в вегетационном опыте.

В качестве источника облучения выбрали лампы ДНАТ. Достаточный уровень освещения, на основе анализа литературных источников (Wang, 2016, Cadoux, 2012), был выбран равным  $180 \text{ мкмоль/м}^2 \cdot \text{сек}$ , пониженный –  $20 \text{ мкмоль/м}^2 \cdot \text{сек}$ . Фотопериод – 24 часа.

С самого начала выращивания растений при различных уровнях облучённости были отмечены существенные различия в ростовых показателях (рис. 34)

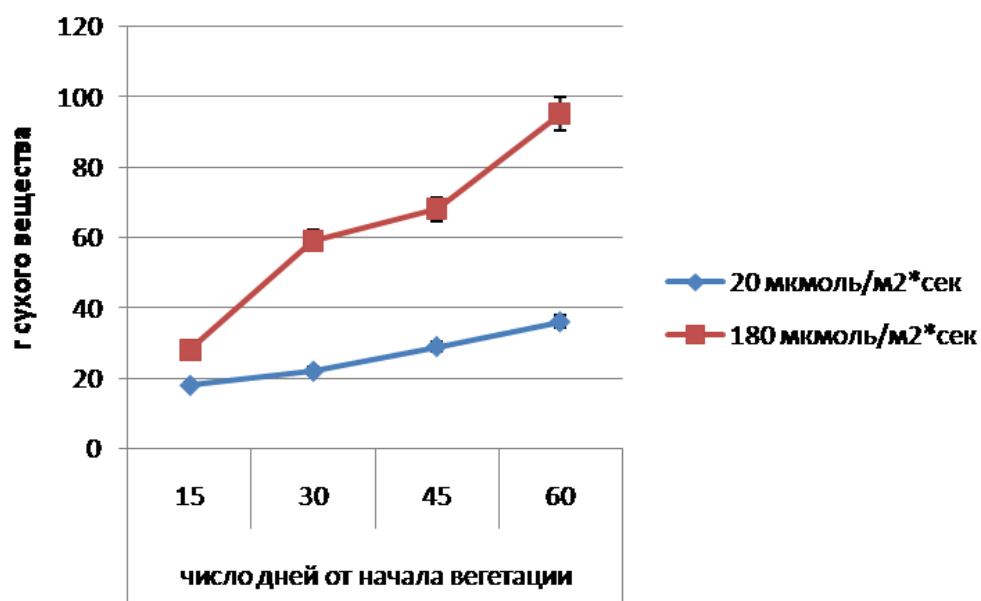


Рисунок 34 - Влияние пониженной освещенности на накопление сухой биомассы растениями мискантуса гигантского

Растения мискантуса, выращиваемые при достаточном уровне освещённости, в значительной степени опережали по ростовым показателям растения, выращиваемые при низкой освещенности. Наибольшие различия отмечены на 60 день от начала опыта.



Рисунок 35 - Растения мискантуса гигантского, выращенные при разной освещённости, 30 день от началал опыта  
1 – 180 мкмоль/м²\*сек, 2 – 20 мкмоль/м²\*сек

Высота растений, выращенных при достаточном освещении, достигла 100 см, при этом самый высокий стебель у растений, выращенных при недостаточной освещенности, не превысил в высоту 40 см. Сходные результаты наблюдались и с точки зрения кущения растений (рис. 36).

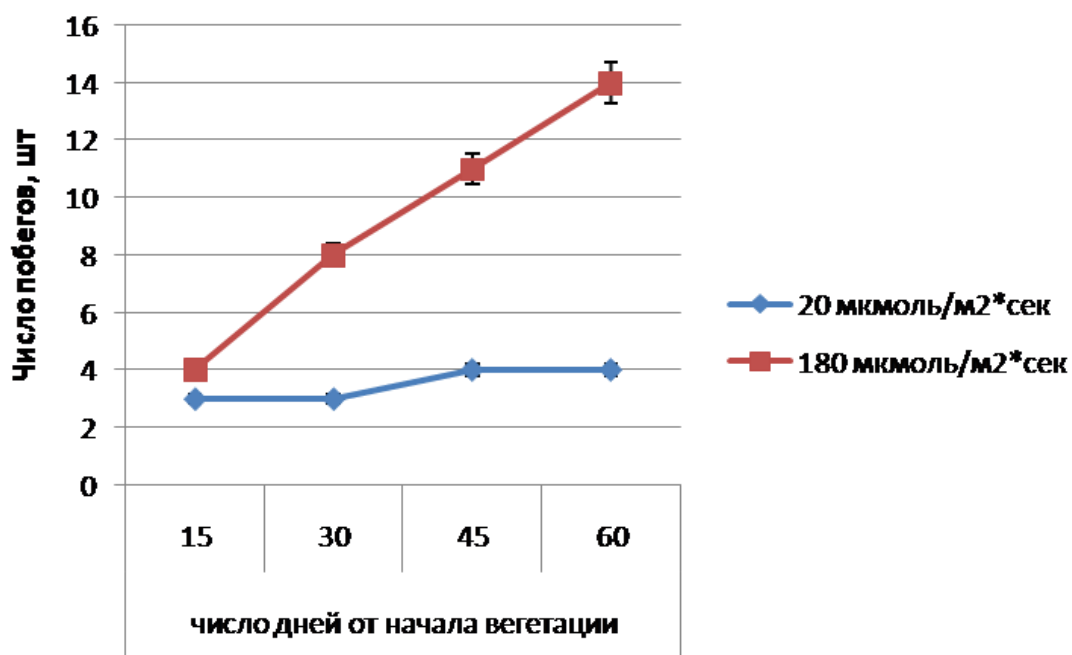


Рисунок 36 - Влияние пониженной освещенности на кущение растений мискантуса гигантского

Условия низкой освещенности задерживали процесс образования новых побегов у растений. Кроме того, следует отдельно отметить тот факт, что условия низкой освещенности не вызывали у растений признаков частичной этиоляции. Отмечалось снижение высоты растения, снизилось число листьев, однако длина междоузлий при этом не изменилась, статистически значимых различий по данному показателю между растениями обнаружено не было

На 30 день после начала опыта произвели определение показателей фотосинтетического газообмена (рис. 37).

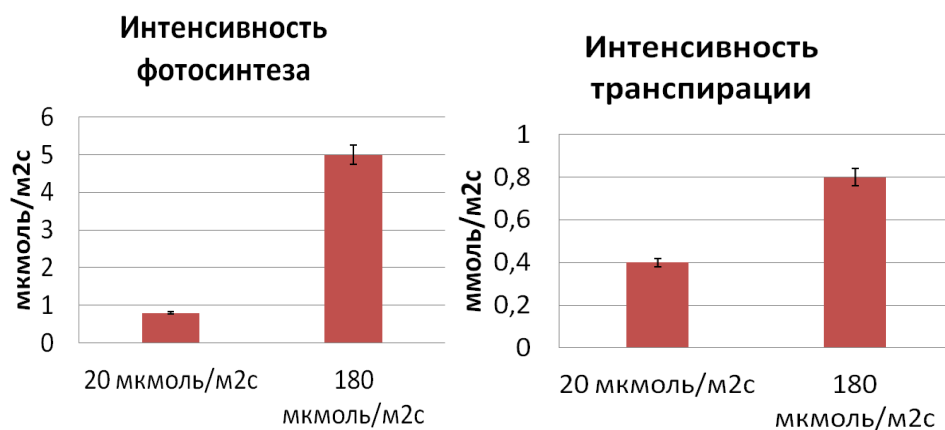


Рисунок 37 - Показатели фотосинтетического газообмена растений мискантуса гигантского в условиях пониженной освещенности на 30 день от начала вегетации

У растений, выращенных при достаточном уровне освещенности, интенсивность фотосинтеза оказалась почти в три раза выше по сравнению с растениями, выращенными при недостаточном световом довольствии. Также стоит отметить, что интенсивность фотосинтеза у растений, выращенных при низкой освещенности, не превышала значений в 1 мкмольСО<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>\*сек.

Снятие световых кривых фотосинтеза произвели на 30 день после начала опыта (рис.38). У растений контрольной группы, выращенных при достаточном уровне освещенности, световая кривая имела классический вид, характерный для С<sub>4</sub>-растений. На промежутке от 0 до 1000 мкмоль/м<sup>2</sup>\*сек отмечено стабильное увеличение интенсивности фотосинтеза. У растений, выращенных при низкой освещенности, уже при сравнительно низких уровнях значений ППФ (40-50 мкмоль/м<sup>2</sup>\*сек) световая кривая выходила на плато, и дальнейшего увеличения интенсивности фотосинтеза не отмечалось.

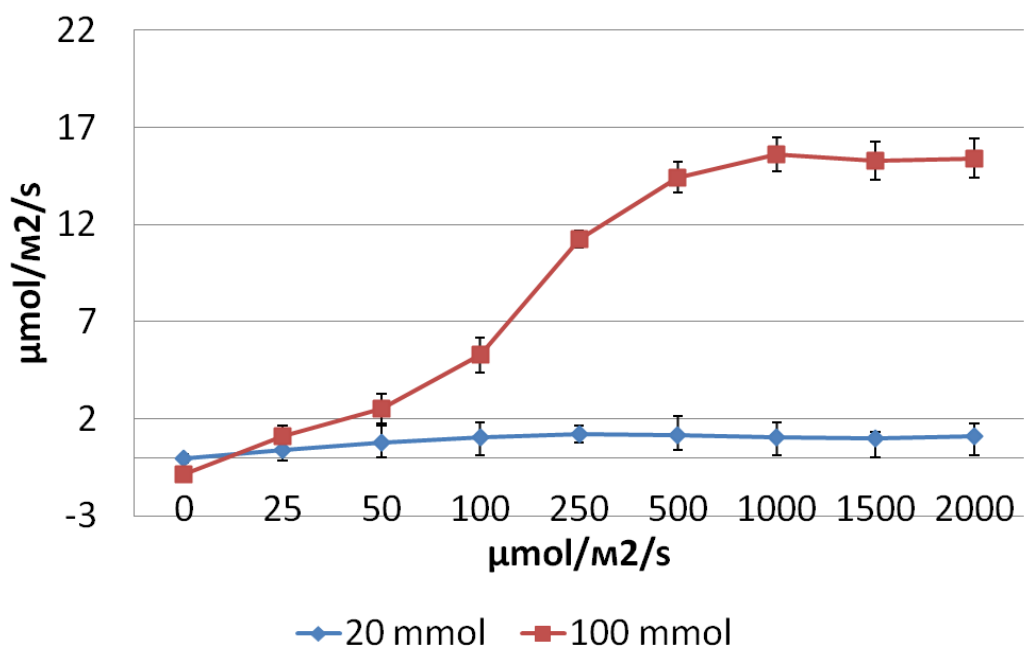


Рисунок 38 - Световые кривые фотосинтеза растений мискантуса гигантского в условиях пониженной освещенности на 30 день от начала вегетации

Фактически была получена картина светового насыщения фотосинтеза. Данная реакция является нехарактерной для растений с С<sub>4</sub>-типом фотосинтеза. Таким образом, можно говорить о том, что условия недостаточной освещенности у растений мискантуса гигантского приводят к возникновению светового насыщения фотосинтеза, хотя, безусловно, этот вопрос требует дальнейшего углубленного изучения.

К реакциям растений мискантуса на низкие уровни освещенности можно отнести: торможение роста при одновременном снижении числа листьев и подавлении кущения, снижение уровня фотосинтетического газообмена.

### 3.3 Реакция растений мискантуса на пониженную температуру

Растения с C<sub>4</sub>-типом фотосинтеза характеризуются более высокой продуктивностью по сравнению с растениями с C<sub>3</sub>-типом. Однако при этом фотосинтетический аппарат C<sub>4</sub>-растений приспособлен к функционированию лишь при сравнительно высоких температурах. Это ограничивает возможность их возделывания в северных регионах (Ghannoum O. 2009). Для растений мискантуса характерен C<sub>4</sub>-тип фотосинтеза, однако его фотосинтетический аппарат приспособлен к работе при более низких, по сравнению с традиционными C<sub>4</sub>-растениями температурах (рис. 3.18).

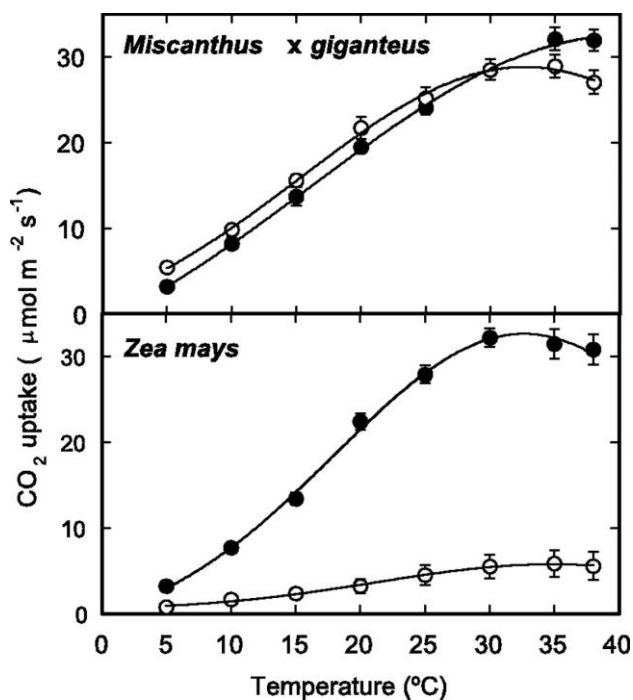


Рисунок 39 - Температурная зависимость фотосинтетического поглощения CO<sub>2</sub> на единицу площади листа у *M. × giganteus* и кукурузы, выращиваемых при 25°C/20°C или 14°C/11°C день/ночь (Naidu, 2003)

Ключевой фермент фотосинтеза – рибулозобифосфаткарбоксилаза – в растениях мискантуса может продолжать функционировать при температурах, гораздо более низких, нежели в растениях кукурузы (Naidu,



2003). Для изучения особенностей ростовых процессов растений мискантуса при пониженной температуре был заложен вегетационный опыт, в котором растения контрольной группы выращивали при температуре воздуха 25 °С, опытные растения - при температуре 5 °С (переносили на 15 день после посадки).

На 15 день после начала проращивания растений из корневища их высота составляла около 10 см, после чего растения были расставлены по вариантам. У растений контрольной группы наблюдался динамичный рост в течении всего периода проведения опыта, и к его концу они достигли высоты в 60 см (рис. 40).

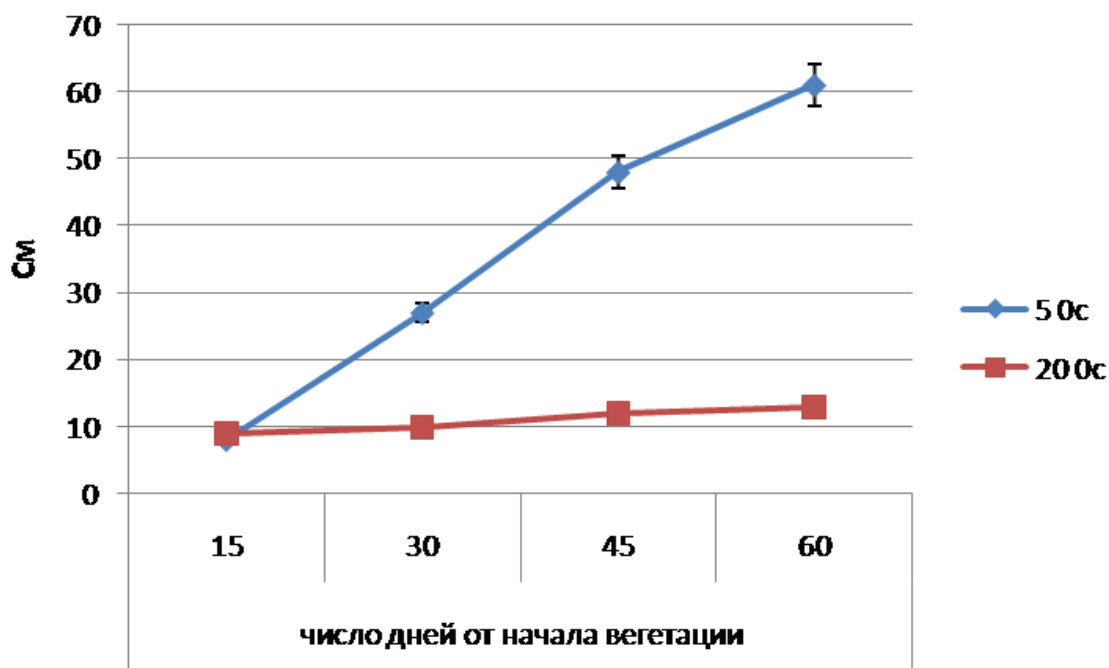


Рисунок 40 - Динамика изменения высоты растения мискантуса гигантского в зависимости от температурных условий

Растения, выращиваемые при температуре 5°C, фактически приостановили свой рост. За 45 дней нахождения при низкой температуре они прибавили в росте менее 5 см, тогда как контрольные растения выросли более чем на 60 см.

Через 45 дней экспозиции при 5°C температуру повысили до 25°C для регистрации изменения ростовых процессов (рис. 41).

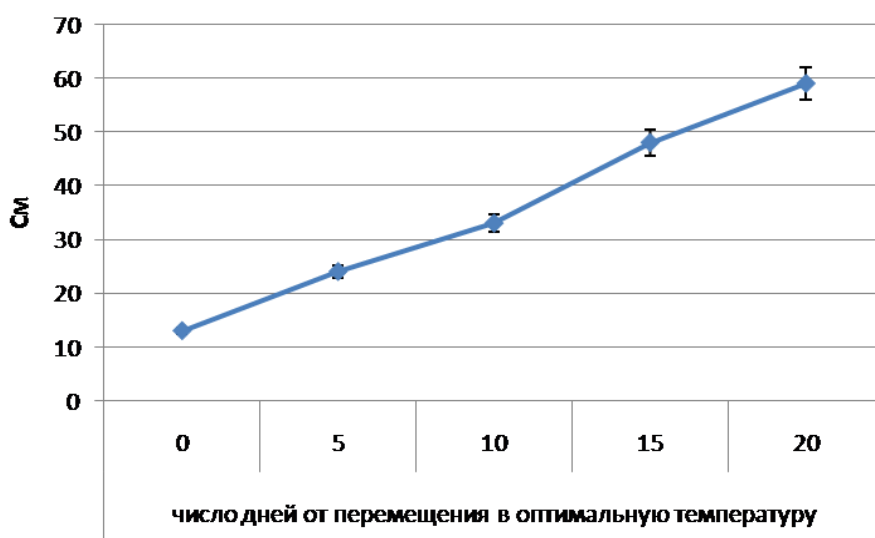


Рисунок 41 - Восстановление ростовых процессов у растений мискантуса гигантского после воздействия низкой температуры

Оказавшись в оптимальных температурных условиях (25°C), растения возобновили ростовые процессы, о чём свидетельствует достаточно высокий угол наклона кривой, описывающий абсолютный прирост высоты.

Таким образом, можно сделать заключение о том, что низкие положительные температуры способствуют крайне сильному замедлению процессов обмена веществ у растений мискантуса гигантского, позволяя ему пережить период с неблагоприятными температурами. При возвращении обратно оптимальных условий процессы метаболизма выходят на стабильно высокий уровень, и растения возобновляют активный рост. Косвенно об этом свидетельствуют результаты измерения фотосинтетического газообмена (рис. 42)

При выращивании в условиях 5°C интенсивность транспирации оказалась почти в 7 раз ниже по сравнению со значениями при температуре 25°C. Аналогичное крайне резкое снижение отмечено и по интенсивности фотосинтеза.

Стоит отметить, что фотосинтез при пониженной температуре оказался подавленным в большей степени, нежели транспирация, что объясняется тем, что растения продолжают расходовать воду, поскольку есть, пусть и относительно небольшая, но тем не менее сформированная листовая поверхность.



Рисунок 42 - Показатели газообмена растений мискантуса гигантского в условиях пониженной температуры на 30 день от начала вегетации

Стратегия замедления метаболизма позволяют растениям мискантуса благополучно переживать периоды похолодания в северных регионах. Достаточно быстрое возобновление метаболизма после возврата благоприятных условий позволяет им поддерживать высокий уровень продуктивности. Тем не менее, эта стратегия не работает при понижении температуры ниже  $0^\circ\text{C}$  – отрицательная температура убивает листовые пластинки, а зачастую одновременно с ними и стебли (Fonteyne, 2016).

### **3.4 Влияние водного дефицита на продукционный процесс растений мискантуса**

На широте Москвы в отдельные годы мискантус может испытывать недостаток влаги в почве, как, например, в достаточно засушливом 2014 году (Ахиярова, 2015). В ходе летних почвенных засух может наблюдаться как отмирание отдельных побегов на растении, так и всего растения в целом (Beale, 1999).

Ответные реакции разнообразных C4-растений на недостаток влаги включают в себя следующие механизмы (Lewandowski, 2000):

1. Возможность избежать повреждающее воздействия водного дефицита путём адаптации жизненных ритмов;
2. Адаптация к стрессовым факторам, которая позволяет растению сохранять и поддерживать процессы жизнедеятельности в условиях водного дефицита;
3. Наличие механизмов, которые позволяют растениям оптимизировать процесс использования воды для образования сухого вещества (эффективности водопотребления).

У растений мискантуса были обнаружены механизмы осмотического регулирования водного режима, что соотносится со второй стратегией ответных реакций на условия водного стресса (Weng, 1993). Осмотическое регулирование позволяет растительному организму поддерживать процессы жизнедеятельности даже при условии низких значений водного потенциала. Кроме того, в работах ряда исследователей отмечается наличие у мискантуса и третьей стратегии избегания повреждения засухой. Также стоит отметить, что максимальная продуктивность растения может быть достигнута только при условии высокой эффективности водопотребления, что является особо актуальным в условиях водного дефицита (Spollen, 1993).

Наиболее общую и интегральную характеристику влияния различных факторов на растение можно получить, изучив ростовые процессы. Для этого

условия засухи были смоделированы в вегетационном опыте. В течение 30 дней с момента начала вегетации полив растений мискантуса производили по весу до 70% ПВ. Далее у части растений полив сократили до поддержания влажности субстрата на уровне 30 % ПВ.

Условия недостаточной водообеспеченности привели к существенному снижению уровня накопления биомассы растениями всех изученных видов мискантуса (рис. 43). Засуха вызвала стабильное снижение относительной скорости роста у всех изученных видов и гибридных форм. На начальном этапе действия недостаточной влагообеспеченности у растений всех вариантов не выявлено различий в значениях ОСР (таблица 18). Это указывает на способность растений мискантуса на ранних стадиях засухи активно адаптировать процессы метаболизма и таким образом максимально снизить действие неблагоприятного фактора. Однако у растений мискантуса гигантского обнаруживается более раннее снижение ОСР под действием засухи по сравнению с другими видами и гибридными формами. В дальнейшем по мере увеличения продолжительности действия условий недостатка воды в почве способность растений к адаптации падает, что выражается в снижении ОСР.

По чистой продуктивности фотосинтеза у изученных видов мискантуса также были выявлены различия в реакциях. Условия засухи не вызывают у растений мискантуса китайского значительных изменений по ЧПФ. Следует отметить, что за весь период наблюдений ЧПФ растений мискантуса китайского в условиях засухи на порядок превышала аналогичный показатель у растений контрольной группы, что, наряду с более интенсивным уровнем накопления сухой биомассы может свидетельствовать об успешной адаптации фотосинтетического аппарата к действию неблагоприятного фактора.

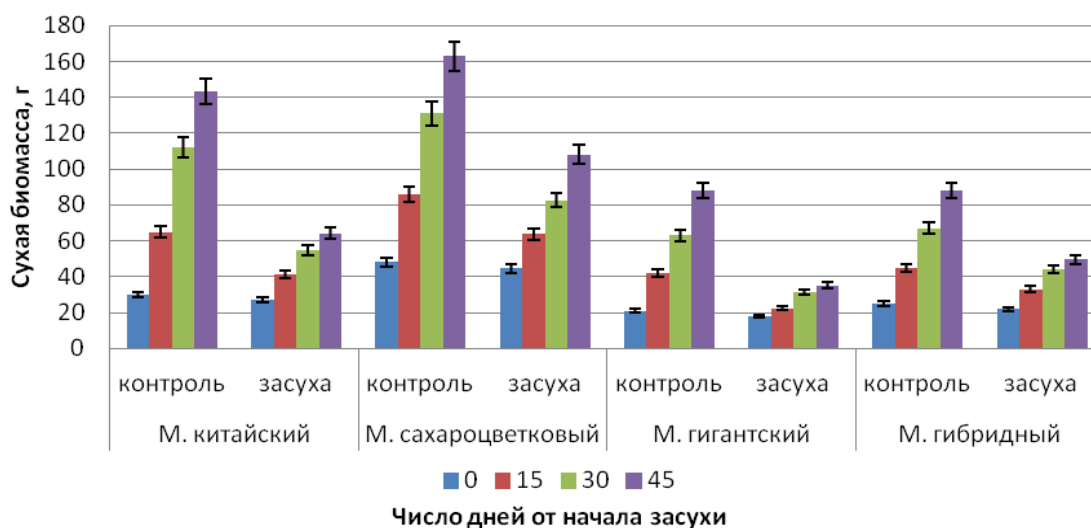


Рисунок 43 - Динамика накопления сухой биомассы растениями мискантуса в условиях вегетационного опыта.

Растения мискантуса сахароцветкового и мискантуса гигантского обнаруживают сходную динамику ЧПФ под действием водного дефицита. На начальных этапах засухи ЧПФ у этих видов возрастала, однако к 45-м суткам продуктивность фотосинтеза существенно падала, особенно у растений мискантуса гигантского. Таким образом, растения мискантуса сахароцветкового и мискантуса гигантского при длительном недостатке влаги не способны в полной мере адаптировать процессы фотосинтеза к условиям водного дефицита, что в свою очередь может привести к снижению конечной продуктивности. У растений мискантуса гибридного наблюдали устойчивое снижение ЧПФ под действием засухи, что свидетельствует о нарушении физиологических процессов с самого начального периода действия недостатка воды в почве.

Таблица 18– Относительная скорость роста растений мискантуса при выращивании в условиях засухи

Вариант		ОСР, г/г сухой биомассы дсутки		
		0 – 15*	15 - 30	30-45
Miscanthus sinensis	К	0,018±0,004	0,015±0,003	0,016±0,003
	З	0,022±0,003	0,017±0,004	0,009±0,002
Miscanthus sacchariflorus	К	0,019±0,003	0,014±0,003	0,020±0,002
	З	0,020±0,008	0,016±0,004	0,014±0,002
Miscanthus x giganteus	К	0,019±0,004	0,019±0,005	0,018±0,003
	З	0,013±0,002	0,008±0,002	0,007±0,002
Miscanthus x hybrid	К	0,016±0,002	0,015±0,003	0,021±0,001
	З	0,022±0,007	0,017±0,004	0,007±0,002

\* - временной интервал, дни от начала засухи. К. – Контроль, З. – Засуха

Недостаток воды в почве существенно влиял на показатели фотосинтетического газообмена растений мискантуса (табл. 19). Условия засухи с самого начала приводили к существенному подавлению процесса видимого фотосинтеза, что может свидетельствовать как о возникновении нарушений в фотосинтетическом аппарате, так и об усилении дыхания под действием засухи. Сходным образом недостаток воды влиял на интенсивность транспирации. В условиях недостаточной водообеспеченности растения мискантуса всех исследованных генотипов были вынуждены снизить расход влаги для того, чтобы максимально эффективно её использовать. Почвенная засуха вызвала устойчивое снижение степени открытия устьиц у растений, что, по-видимому, явилось одной из причин параллельного снижения интенсивности процессов фотосинтетического газообмена.

Таблица 19 – Показатели фотосинтетического газообмена растений мискантуса различных генотипов в условиях засухи

Вариант	Интенсивность фотосинтеза, мкмольСО <sub>2</sub> /м <sup>2</sup> *сек				Интенсивность транспирации, ммольН <sub>2</sub> О/м <sup>2</sup> *сек				Устьичная проводимость, моль/м <sup>2</sup> *сек				
	30/0*	45/15	60/30	75/45	30/0*	45/15	60/30	75/45	30/0*	45/15	60/30	75/45	
1	К.	1,75±0,09	1,68±0,09	1,54±0,05	1,50±0,08	1,52±0,04	1,38±0,11	1,43±0,12	1,28±0,18	0,049±0,11	0,046±0,011	0,043±0,012	0,044±0,012
	З.	1,81±0,08	1,11±0,05	1,01±0,09	0,91±0,04	1,42±0,09	0,44±0,12	0,40±0,08	0,43±0,04	0,043±0,009	0,029±0,008	0,028±0,007	0,027±0,004
2	К.	1,90±0,11	1,85±0,04	1,81±0,15	1,75±0,08	1,41±0,11	1,35±0,08	1,42±0,17	1,30±0,21	0,048±0,010	0,046±0,012	0,044±0,012	0,041±0,013
	З.	1,95±0,14	0,88±0,04	0,80±0,04	0,69±0,04	1,38±0,81	0,62±0,04	0,60±0,6	0,52±0,10	0,047±0,012	0,023±0,007	0,022±0,004	0,021±0,07
3	К.	1,69±0,10	1,60±0,12	1,61±0,14	1,55±0,12	1,47±0,15	1,40±0,14	1,34±0,14	1,38±0,14	0,052±0,08	0,049±0,012	0,048±0,012	0,049±0,014
	З.	1,65±0,14	0,95±0,09	1,01±0,09	1,06±0,09	1,42±0,10	0,69±0,03	0,62±0,9*	0,63±0,09	0,052±0,012	0,029±0,07	0,030±0,08	0,029±0,009
4	К.	0,94±0,13	0,94±0,11	0,90±0,07	0,92±0,07	0,93±0,07	0,92±0,08	0,90±0,14	0,91±0,11	0,048±0,010	0,047±0,014	0,044±0,09	0,043±0,013
	З.	1,02±0,19	0,43±0,02	0,40±0,03	0,38±0,03	0,89±0,8	0,42±0,09	0,36±0,18	0,41±0,07	0,047±0,015	0,018±0,005	0,018±0,03	0,019±0,04

в числителе – число дней от начала вегетации, в знаменателе – число дней от начала засухи. К. – Контроль, З. – Засуха, Виды: 1 - М. китайский, 2 – М. сахароцветковый, 3 – М. гигантский, 4 – М. гибридный.

По изменению эффективности водопотребления под действием засухи растения мискантуса исследованных видов можно разделить на несколько групп с различными стратегиями (табл. 20). В условиях оптимального снабжения водой в связи с отсутствием стрессовых факторов существенных изменений в эффективности водопотребления у всех исследованных растений не отмечается. У мискантуса китайского и мискантуса гигантского условия засухи вызвали стабильное увеличение эффективности водопотребления, а у мискантуса сахароцветкового и мискантуса гибридного она оставалась на уровне контроля. Таким образом, у растений мискантуса китайского проявилась способность к адаптации в условиях засухи как за



счёт оптимизации процессов фотосинтеза, так и за счёт увеличения эффективности водопотребления.

Таблица 20 – Показатели водного обмена растений мискантуса при выращивании в условиях засухи

Вариант		Эффективность водопотребления, мкМольСО <sub>2</sub> / мМольН <sub>2</sub> О				Водоудерживающая способность, % потерянной влаги за 90 мин.			
		30/0*	45/15	60/30	75/45	30/0*	45/15	60/30	75/45
М. китайский	К**	1,19±0,15	1,22±0,12	1,09±0,09	1,19±0,22	8,3±0,8	7,4±0,8	9,2±1,5	8,8±1,2
	З	1,09±0,21	2,55±0,21	2,54±0,22	2,14±0,24	8,9±0,9	12,1±1,3	14,2±2,5	14,8±2,6
М. с/цветковый	К	1,29±0,15	1,32±0,14	1,23±0,15	1,32±0,09	8,0±0,4	8,4±0,7	7,2±1,3	7,6±1,5
	З	1,38±0,12	1,44±0,23	1,35±0,19	1,36±0,14	7,6±0,9	6,9±0,5	7,7±0,8	7,5±1,0
М. гигантский	К	1,19±0,015	1,18±0,14	1,22±0,14	1,12±0,12	11,2±1,2	10,9±1,1	12,4±2,0	11,9±2,6
	З	1,78±0,21	1,54±0,18	1,60±0,21	1,70±0,13	9,9±0,8	7,3±0,7	7,5±1,4	8,7±1,4
М. гибридный	К	1,04±0,12	1,06±0,09	1,07±0,14	1,04±0,08	4,2±0,4	4,0±0,5	3,5±0,9	3,5±0,7
	З	1,17±0,18	1,13±0,11	1,12±0,18	0,91±0,07	4,1±0,5	5,1±0,8	4,6±1,1	4,4±0,4

\*в числителе – число дней от начала вегетации, в знаменателе – число дней от начала засухи. \*\* К. – Контроль, З. – Засуха

У большинства исследованных видов мискантуса условия недостатка воды в почве не вызывали существенных изменений показателя водоудерживающей способности (ВУС). Существенные различия отмечены только в случае растений мискантуса китайского, у которых в условиях засухи можно выделить тенденцию к увеличению ВУС. Эти данные также свидетельствуют о том, что растения мискантуса китайского способны за счёт наиболее широкого спектра физиологических реакций адаптироваться к условиям продолжительной почвенной засухи.

Полученные результаты свидетельствуют о видоспецифичности реакции растений мискантуса к условиям засухи. Недостаточная водообеспеченность приводит к снижению ОСР по мере увеличения продолжительности действия неблагоприятного фактора. У некоторых видов, таких как мискантус сахароцветковый и мискантус гибридный, условия недостатка воды приводили к снижению продуктивности фотосинтеза, однако растения оказались способны поддержать эффективность водопотребления на уровне контрольной группы, не испытывающей недостатка воды. Растения мискантуса гибридного и особенно мискантуса китайского обнаружили более широкий спектр реакций на засуху, который включает в себя не только сохранение продуктивности фотосинтеза, но и её оптимизацию, а также увеличение эффективности утилизации воды. Таким образом, у растений мискантуса исследованных генотипов были подтверждены две стратегии адаптации к условиям недостатка влаги - сохранение и поддержание процессов жизнедеятельности в условиях водного дефицита наряду с наличием механизмов, которые позволяют оптимизировать эффективность водопотребления.

Обратимся к данным полевых исследований. За 8-летний ряд наблюдений в полевых условиях в 2014 году (растения 3 года жизни) была отмечена засуха в летний период (рис. 44) из-за крайне малого количества выпавших в июле осадков. Для сравнения выбрали следующий – 2015 год, в котором в аналогичный период времени засуха не отмечалась (рис. 44). Кроме того, приведённые выше значения ГТК указывали на засушливость 2014 года и влажность 2015 года.

Выше, при обсуждении особенностей фотопериодической регуляции ростовых процессов, была отмечена остановка кущения растений мискантуса после начала засухи. Сходный эффект наблюдался и с точки зрения накопления растениями сухой биомассы (рис. 45)

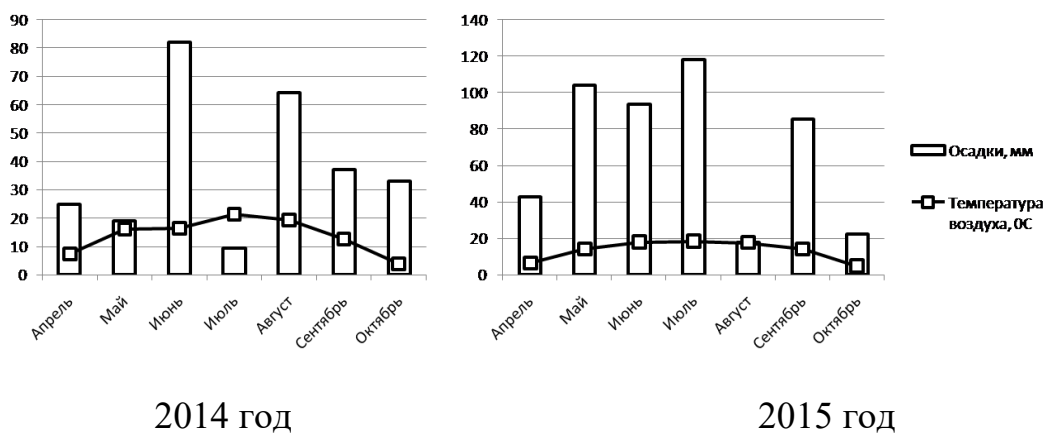


Рисунок 44 - Сопряженные графики температуры воздуха и осадков в полевом опыте (Метеорологическая обсерватория имени В.М. Михельсона, Москва)

В год с засухой на графиках, описывающих динамику накопления сухой массы посадками мискантуса, в период июль – август чётко виден временный выход на плато, который свидетельствует о торможении ростовых процессов.

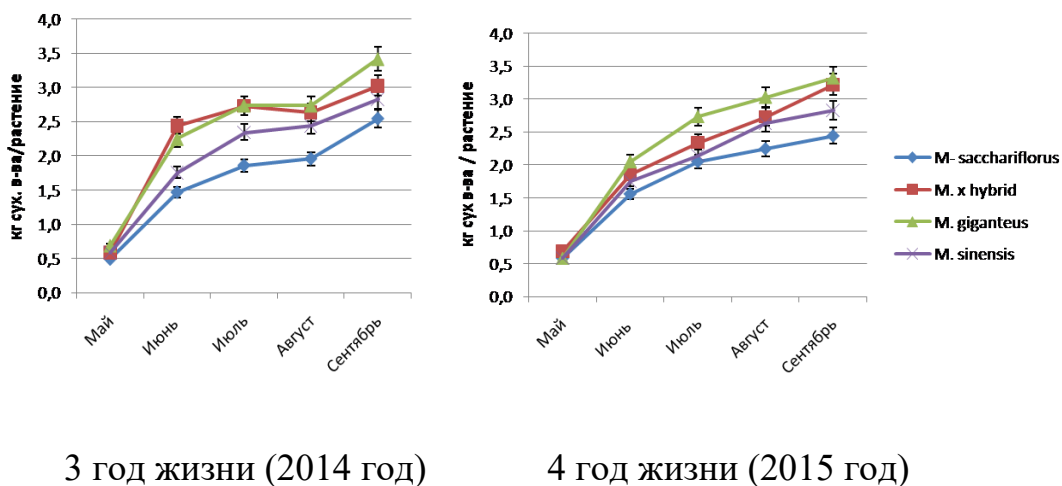


Рисунок 45 - Накопление биомассы растениями мискантуса в условиях полевого опыта

После завершения периода засухи и восстановления благоприятного водного режима растения продолжили накапливать биомассу. Что касается благоприятного 2015 года, то в условиях отсутствия водного дефицита

растения равномерно накапливали биомассу в течение всей вегетации, и какие-либо выходы на плато на графике отсутствуют. Ещё более наглядно о наличии сильного торможения ростовых процессов говорит график относительной скорости роста растений мискантуса в год с засухой (рис. 46)

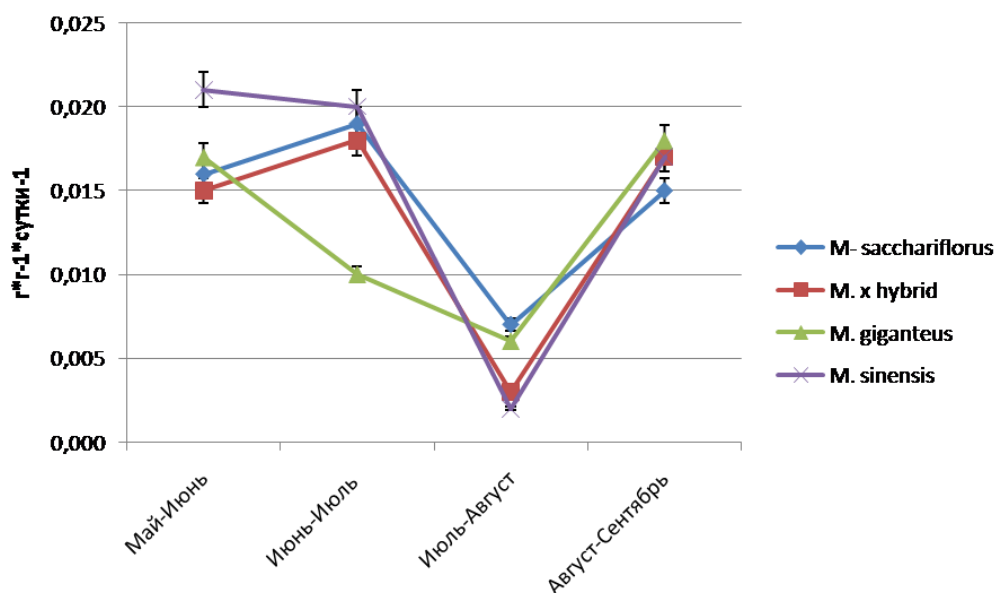


Рисунок 46 - Относительная скорость роста растения мискантуса 3 года жизни, полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (2014 год)

Провал, который можно отметить в периоде июль – август, свидетельствует о том, что в это время в определённые моменты у растений максимально снижалась скорость ростовых процессов. С восстановлением благоприятного водного режима относительная скорость роста возрастала до величин, сопоставимых со значениями до засухи.

Кроме того, можно отметить тенденцию для мискантуса гигантского – в отличие от остальных видов, его относительная скорость роста начала снижаться гораздо раньше, что может говорить о его более высокой чувствительности к почвенной засухе.

Можно выделить и некоторые специфические ответные реакции растений мискантуса на засуху. Так, при наступлении водного дефицита происходило массовое отмирание листьев нижнего яруса (рис. 47, 48, 49)



Рисунок 47 - Отмирание листьев нижнего яруса у растений мискантуса гигантского при засухе, июль 2014 года.





Рисунок 48 - Отмирание листьев нижнего яруса у растений мискантуса гибридного при засухе, июль 2014 года.



Рисунок 3.28 - Отмирание листьев нижнего яруса у растений мискантуса сахароцветкового при засухе, июль 2014 года.



Листья нижнего яруса, находящиеся в условиях затенения и не несущие особой фотосинтетической нагрузки, тем не менее, испаряют воду. Для снижения испаряющей поверхности растения мискантуса сбрасывают наименее фотосинтетически деятельные листья, тем самым оптимизируя своё водопотребление. Данная реакция (отмирание нижних листьев) отмечена у всех изученных нами видов мискантуса.

Кроме того, у всех видов мискантуса отмечено скручивание листьев во время засухи, что также является одним из механизмов защиты растений от излишнего испарения воды (рис 50).



Рисунок 50 – Скручивание листьев мискантуса китайского при засухе, июль 2014 года.

В целом можно отметить, что засуха – один из серьёзных факторов, который может оказывать влияние на продуктивность мискантуса даже в средней полосе России.

### **3.5 Роль аллелопатических взаимодействий в формировании агроценоза на основе мискантуса**

Аллелопатия – взаимное влияние высших растений друг на друга путём выделения в окружающую среду жидких и газообразных веществ – это весьма распространённое явление в растительном мире (Кондратьев, 2020). Аллелопатическая активность растения обусловлена наличием в его организме биологически активных веществ – вторичных метаболитов (Кондратьев, 2019).

В растениях мискантуса китайского были обнаружены биологически активные соединения: флавоноидные гликозиды (в соцветиях), трисин, фриделин, лупеол, ацетат лупеола, фриенол, и изоарборинол (в корневище и стеблях) (Фруентов, 1987).

Ежегодно в зимний период с растений мискантуса на поверхность посвы попадает большое число отмерших листьев, которые могут быть потенциальными источниками аллелохимикалий.

Во время ежегодного осмотра делянок полевого опыта на предмет засорённости сорными растениями различных групп нами было обнаружено, что в пределах посадок мискантуса преобладают сорняки семейства Мятликовые. Сорняки семейства Капустные при этом почти полностью отсутствуют. Сорные растения семейства мятликовые не учитывали в разделительной полосе, поскольку она засеяна мятликом луговым. При сравнении состава сорного компонента в делянке и в разделительной полосе рядом с ней было отмечено достаточно большое количество сорных растений семейства капустные в последней (рис. 51). Это позволило сделать предположение о том, что аллелопатическая активность мискантуса будет проявляться прежде всего на растениях именно данного семейства.

Поскольку наличие потенциальных аллелохимикалий – биологически активных веществ – описано только для мискантуса китайского, для изучения аллелопатии первым был взят именно данный вид.



В качестве тест-растения для выявления потенциальной аллелопатической активности растений мискантуса было выбрано стандартное растение семейства капустные – редис посевной (сорт Чародей).

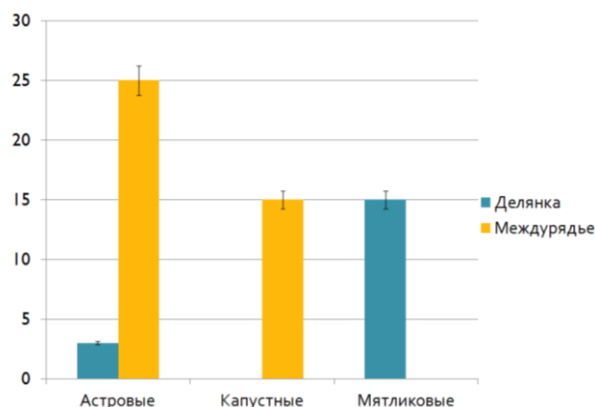


Рисунок 51 - Засорённость посадок сорняками различных семейств мискантуса китайского на начало вегетации (2 декада мая) на 7 год жизни, шт/м<sup>2</sup>

Для исследования использовали водную вытяжку из листьев растений мискантуса китайского 7 года жизни, в растворах различной концентрации которой проращивали семена редиса.



Рисунок 52 - Влияние водной вытяжки из листьев мискантуса китайского на проростки редиса (Слева направо: вода (контроль), разбавление вытяжки в 2 раза, неразбавленная вытяжка)

На рисунке 52 представлен внешний вид 7-дневных проростков редиса, выращенных в разной концентрации вытяжки из биомассы мискантуса китайского.

Проростки редиса, выращенные в контрольном варианте, характеризовались нормальным, ненарушенным габитусом. У них был хорошо развит зародышевый корешок, семядоли не были деформированы. У проростков, выращенных в вытяжке из листьев мискантуса китайского, отмечены нарушение ростовых процессов, которые усиливались по мере увеличения концентрации раствора (что является одним из доказательств наличия в вытяжке из растительной биомассы аллелопатически активных веществ (Кондратьев, 2020).

У проростков в вытяжке, разбавленной дистиллированной водой в соотношении 1:1, отмечено угнетение роста корня, при этом семядоли не деформировались. У проростков, выращенных в неразбавленной (концентрированной) вытяжке, отмечено крайне сильное угнетение зародышевого корня, вплоть до его ослизнения.

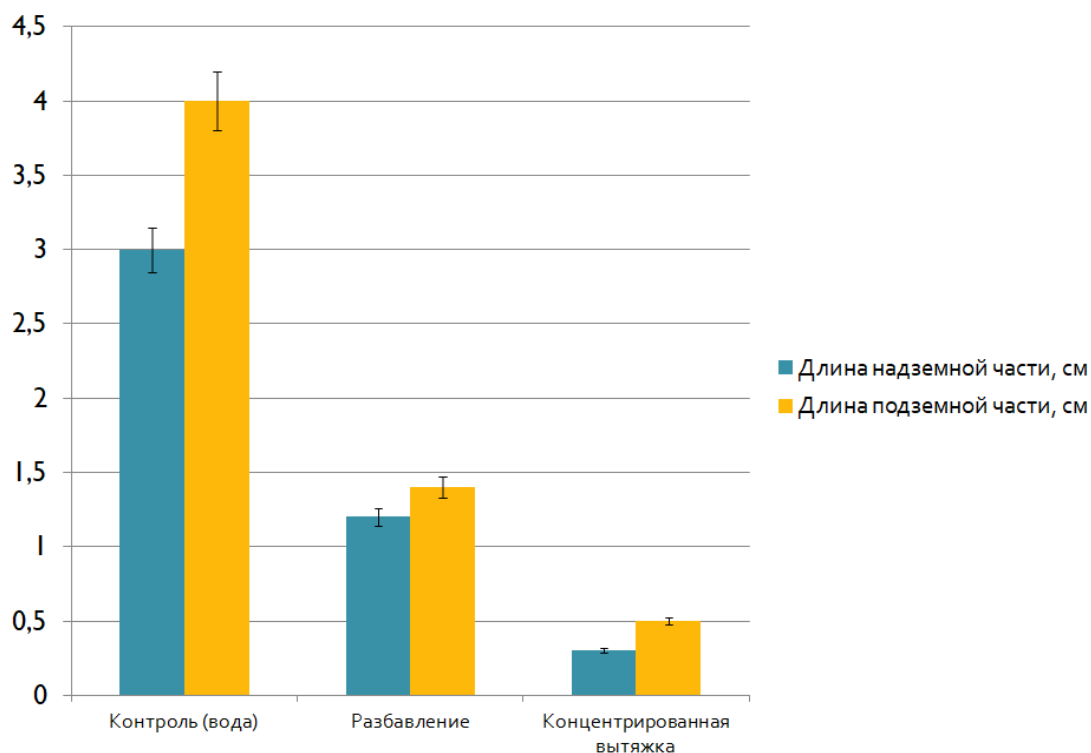


Рисунок 53 - Влияние вытяжки из листьев мискантуса китайского на биометрические показатели проростков редиса, см, 7 день от начала прорастания

Это говорит о высокой чувствительности корневой системы редиса к аллелохимикалиям мискантуса. Эти результаты подтверждаются и проведёнными измерениями (рис. 53). На рисунке чётко видны различия в биометрических показателях проростков редиса, выращенных в вытяжке из мискантуса разной концентрации.

Получив данные по аллелопатической активности мискантуса китайского, аналогичные исследования провели и для мискантуса гигантского и мискантуса сахароцветкового (рис. 54, 55).

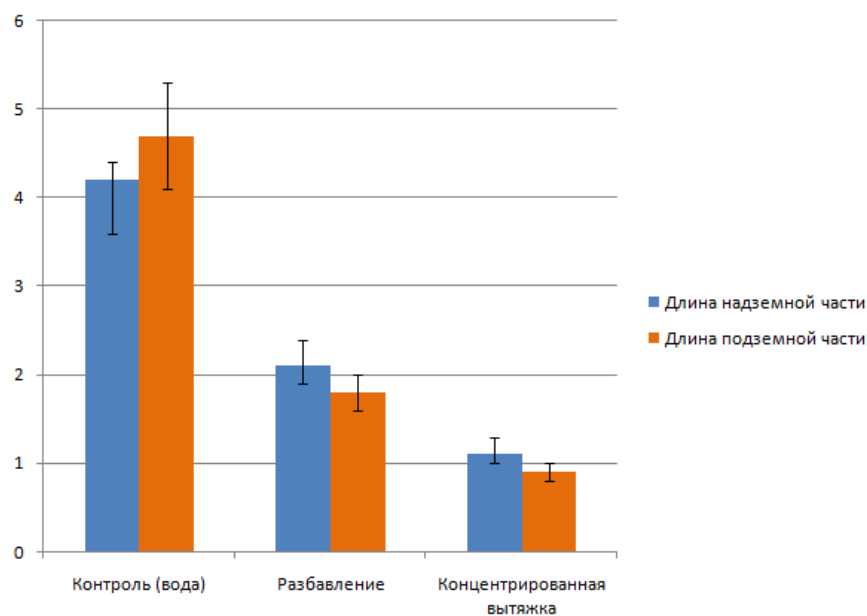


Рисунок 54 - Влияние вытяжки из листьев мискантуса гигантского на биометрические показатели проростков редиса, см, 7 день от начала прорастания

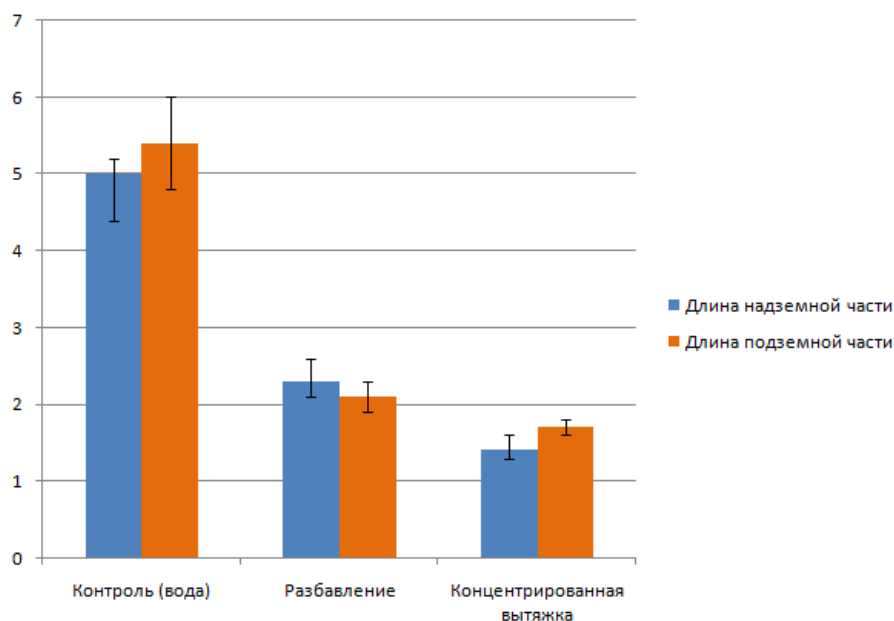


Рисунок 55 - Влияние вытяжки из листьев мискантуса сахароцветкового на биометрические показатели проростков редиса, см, 7 день от начала прорастания

И у мискантуса китайского, и у мискантуса сахароцветкового обнаружили аналогичную мискантусу китайскому аллелопатическую

активность. Под действием вытяжки из листьев происходило угнетение ростовых процессов тест-растений редиса.

Таким образом, можно утверждать о наличии у мискантуса потенциальной аллелопатической активности, что может объяснять различия в видовом составе сорного компонента в пределах агроценоза.

## Заключение

Изучение особенностей продукционного процесса, в том числе ответных реакций растений на неблагоприятные условия окружающей среды – важный этап на пути расширения ареала выращивания новых сельскохозяйственных культур и растений для нужд биоэкономики. Мискантус – перспективная культура для выращивания на территории Российской Федерации.

В результате выполненной работы можно сделать следующие выводы:

1. В результате комплексного изучения эколого-физиологических особенностей продукционного процесса у растений мискантуса китайского, мискантуса сахароцветкового, мискантуса гигантского и мискантуса гибридного установлено, что физиологические характеристики разных генотипов мискантуса, относящихся к этим видам, а также гибридам на их основе, позволяют успешно выращивать их на территории средней полосы европейской части России.

2. По итогам восьми лет наблюдений установлено, что наиболее продуктивным видом мискантуса среди изученных при выращивании в условиях средней полосы европейской части России является мискантус гигантский, урожайность которого к 8 году жизни достигает 25 тонн сухой биомассы с гектара. Мискантус сахароцветковый и мискантус гибридный при выходе на максимальную продуктивность к 8 году жизни достигают урожайности 20 тонн сухой биомассы с гектара. Наименее урожайным оказался мискантус китайский, который к 8 году жизни формирует до 18 тонн сухой биомассы с гектара.

3. Растений мискантуса обладают ярко выраженной короткодневной фотопериодической реакцией, что было экспериментально показано как в контролируемых условиях выращивания, так и в условиях полевого географического эксперимента. Критическая длина дня у растений мискантуса гибридного и мискантуса китайского превышает критическую длину дня у мискантуса сахароцветкового и мискантуса гигантского. На широте Москвы переход к генеративному развитию наблюдается у растений мискантуса гибридного и мискантуса китайского. Условия длинного дня

стимулируют процессы кущения и накопления сухой биомассы.

4. К основным факторам, ограничивающим продуктивность мискантуса в условиях средней полосы России, относятся: недостаточный приход ФАР, низкие температуры в весенний и осенний период и водный дефицит в период вегетации.

5. У растений мискантуса исследованных видов были подтверждены две стратегии адаптации к условиям недостатка влаги - сохранение и поддержание процессов жизнедеятельности в условиях водного дефицита наряду с наличием механизмов, которые позволяют оптимизировать эффективность водопотребления.

6. В условиях пониженной освещенности у растений мискантуса происходит снижение активности фотосинтетического газообмена и перестройка фотосинтетического аппарата, проявляющаяся в возникновении светового насыщения фотосинтеза.

7. Низкие положительные температуры тормозят рост и накопление биомассы, а также подавляют фотосинтетический газообмен растений мискантуса. Отрицательные температуры вызывают полное отмирание наземной части у изученных видов мискантуса.

8. При формировании агроценоза на основе мискантуса существенную роль играют аллелопатические взаимоотношения. Преимущественное влияние растения мискантуса оказывают на представителей семейства Brassicaceae.

## Библиографический список

1. Амадзиев, А.М. Технологические аспекты конверсии биомассы в газообразное топливо / А.М. Амадзиев, А.В. Бессмертных, В.М. Зайченко // Юбилейная научная конференция, посвященная 50-летию ОИВТ РАН, Москва, 21 окт. 2010: сб. тез. докл. - М.: ОИВТ РАН, 2011. - С.252-255.
2. Амелин, А. В. Адаптивные возможности продукционного процесса растений гречихи и их реализация в процессе селекции / А. В. Амелин, А. Н. Фесенко, В. В. Заикин // Теоретические и прикладные аспекты современной науки. – 2014. – № 6-1. – С. 139-143.
3. Андреевко, Т.И. О разработке российских стандартов по биоэнергетике / Т.И. Андреевко, Н.А. Рустамов, А.А. Соловьев // Энергообеспечение и энергосбережение в сельском хозяйстве: тр. 8 междунар. науч.-техн. конф., Москва, 16-17 мая 2012. В 5 ч. Ч.4. - М.: ВИЭСХ, 2012. - С.261-267.
4. Береснева, С.А. Технические возможности видов рода мискантус (*Miscanthus Anderss*) и перспективы его возделывания на территории Приморского края / С.А. Береснева, О.Е. Ивлева, А.О. Маслова // Международный научно-исследовательский журнал. – 2020. – № 7 (97), ч.2. – С. 6-10.
5. Будаева, В.В., Митрофанов, Р.Ю., Золотухин, В.Н., Архипова, О.С. Свойства целлюлозы из мискантуса / В.В. Будаева, Р.Ю. Митрофанов, В.Н. Золотухин, О.С. Архипова // Ползуновский вестник. – 2010. – № 3. – С. 240-245.
6. Будаева, В.В., Севастьянова, Ю.В., Гисматулина, Ю.А. и др. Особенности бумагообразующих свойств целлюлозы мискантуса / В.В. Будаева, Ю.В. Севастьянова, Ю.А. Гисматулина и др. // Ползуновский вестник. – 2015. – № 1. – С. 78-82.
7. Булаткин, Г.А., Гурьев, И.Д. Ресурсы растительной биомассы для производства возобновляемой энергии для условий России (на примере биотоплива второго поколения) / Г.А. Булаткин, И.Д. Гурьев // Глобальные



- экологические процессы: Материалы Международной научной конференции. Отв. ред. В.В. Снакин. М.: Academia. – 2012. – С. 176-183.
8. Варфоломеев, С.Д. Биотопливо / С.Д. Варфоломеев, Е.Н. Ефременко., Л.П. Крылова // Успехи химии. 2010. – Т. 79. - №6. – с. 544-564.
9. Васильев, И.П. Экологически чистые направления получения и использования топлив растительного происхождения в двигателях внутреннего сгорания // Экотехнологии и ресурсосбережение. – 2005. - №1. – с. 19-25
10. Винаров, А.Ю., Кухаренко, А.А., Дирина, Е.Н. Эффективные направления переработки растительного сырья в биотопливо // Экол. и пром-сть России. - 2008. - Ноябрь. - С.14-18.
11. Гатаулина, Г.Г. Продукционный процесс и фотосинтетическая деятельность растений в посевах полевых культур // – М.: РГАУ-МСХА, 2013. – 43с.
12. Гисматулина, Ю.А. Исследование химического состава мискантуса сорта Сорановский урожая 2013 года // Фундаментальные исследования. – 2014. – № 1–1. – С. 47–50.
13. Гисматулина, Ю.А., Будаева, В.В. Химический состав российского мискантуса и качество целлюлозы, полученной из него // Химия в интересах устойчивого развития. – 2013. – Т. 21, № 5. – С. 539-544.
14. Гисматулина, Ю.А., Будаева, В.В., Вепрев, С.Г. и др. Особенности целлюлоз из различных морфологических частей мискантуса сорта Сорановский / Ю.А. Гисматулина, В.В. Будаева, С.Г. Вепрев и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – №18 (3). – С. 553- 563.
15. Гисматулина, Ю.А., Будаева, В.В., Сакович, Г.В. и др. Особенности ресурсного вида *Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Hack. при интродукции в Западной Сибири / Ю.А. Гисматулина, В.В. Будаева, Г.В. Сакович и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2019. – №23(7). – Р. 933-940.
16. Гисматулина, Ю.А., Севастьянова, Ю.В., Будаева, В.В. и др. Структурно-размерные характеристики целлюлозы из мискантуса / Ю.А.

Гисматулина, Ю.В. Севастьянова, В.В. Будаева и др. // Фундаментальные исследования. – 2015. – № 2 (16). – С. 3523-3526.

17. Гисматуллина, Ю.А., Будаева, В.В., Василишин, М.С. и др. Бумага из мискантуса для получения нитратов целлюлозы. – 2017. [Электронный ресурс] <https://elib.belstu.by/handle/123456789/20690>

18. Гудскова Н.Л. Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения / Н.Л. Гудскова, Н.В. Обручева, К.С. Спекторов, С.С. Чайнова // М. – 1989. – 460 с.

19. Гуляев, Б.И. Фотосинтез, продукционный процесс и продуктивность растений. / Б.И. Гуляев, И.И. Рожко, А.Д. Рогаченко // Киев, -1989. 152 с.

20. Гущина, В. А., Володькин, А.А., Остробородова, Н.И., Лыкова, А.С. Основные аспекты продукционного процесса мискантуса гигантского в условиях среднего Поволжья / В.А. Гущина, А.А. Володькин, Н.И. Остробородова, А.С. Лыкова // Нива Поволжья. – 2020. – № 4 (57). – С. 43-50.

21. Гущина, В.А., Володькин, А.А., Остробородова, Н.И. и др. Особенности роста и развития интродуцента мискантуса гигантского (*Miscanthus giganteus*) в условиях лесостепи Среднего Поволжья / В.А. Гущина, А.А. Володькин, Н.И. Остробородова и др. // Аграрный научный журнал. 2018. – № 1. – С. 10-13.

22. Гущина, В.А., Остробородова, Н.И. Формирование биомассы мискантуса гигантского в лесостепи Среднего Поволжья / В.А. Гущина, Н.И. Остробородова // Нива Поволжья. – 2019. – № 3 (52). – С. 81-87

23. Дорогина, О.В., Васильева, О.Ю., Нуждина, Н.С. и др. Формирование и изучение коллекционного генофонда ресурсных видов рода *Miscanthus Anderss.* в условиях лесостепи Западной Сибири / О.В. Дорогина, О.Ю. Васильева, Н.С. Нуждина и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2019. – 23 (7). – С. 926-932.

24. Драгавцев, В.А. Задачи селекционной идентификации генотипов растений по их фенотипам (количественным признакам) на ранних этапах

селекции / Н. В. Кочерина, В.А. Драгавцев // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2007. – № 2. – С. 7-8.

25. Драгавцев, В. А. Эпигенетические механизмы наследования и развития и их роль в селекции растений / В. А. Драгавцев, С. И. Малецкий // Наука - XXI век : сборник материалов международной научной конференции, Москва, 27–28 февраля 2015 года / под редакцией И.П. Лотовой, Ф.П. Тарасенко, В.А. Драгавцева, В.К. Спирина, А.В. Козлова. – Москва: ООО"Русальянс "Сова", 2015. – С. 33-48.

26. Жученко А.А. Стратегия адаптивной интенсификации растениеводства // Доклады РАСХН. -1999. №2. С. 5-10.

27. Зеленова Н. А., Муратова А. Ю., Плешакова Е. В. Выделение из корневой зоны *Miscanthus giganteus* ризобактерий, проявляющих устойчивость к тяжелым металлам и стимулирующий рост растений // Исследования молодых ученых в биологии и экологии: сборник научных статей. – Саратов: Амирит, 2021. – С. 61-63.

28. Кадыров С. В., Федотов В.А. Технологии программированных урожаев в ЦЧР: справочник // Воронеж: ФГУП Издательско-полиграфическая фирма «Воронеж». – 2005. – 544 с.

29. Капустянчик С.Ю. Мискантус – перспективная энергетическая культура для промышленной переработки / Капустянчик С.Ю., Якименко В.Н., Гисматулина Ю.А. и др. // Экология и промышленность России. – 2021. – 25 (3). – С. 66-71.

30. Капустянчик С.Ю., Данилова А.А., Лихенко И.Е. *Miscanthus Sacchariflorus* в Сибири: параметры производственного процесса, динамика биофильных элементов / С.Ю. Капустянчик, А.А. Данилова, И.Е. Лихенко // Сельскохозяйственная биология. – 2021. – № 56 (1). – С.121-134.

31. Капустянчик С.Ю., Якименко В.Н. Мискантус – перспективная сырьевая, энергетическая и фитомелиоративная культура (литературный обзор) / С.Ю. Капустянчик, В.Н. Якименко // Почвы и окружающая среда. – 2020. – № 3 (3). – С. 1-14.

32. Карпилов Ю.С. Распределение радиоактивного углерода  $^{14}\text{C}$  среди продуктов фотосинтеза кукурузы // Труды Казанского сельскохозяйственного института. — 1960. — Т. 41, № 1. — С. 15—24.
33. Каюмов, М. К. Программирование продуктивности полевых культур: справочник, 2-е изд., перераб. и доп. // М.: Росагропромиздат, 1989. — 368 с.
34. Кондратьев М.Н. Роль экссудатов семян и корней во взаимодействиях между растениями разных видов в ценозе / Кондратьев М.Н., Ларикова Ю.С., Дёмина О.С., Скороходова А.Н. // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии.- 2020. № 2. С. 40-53.
35. Кондратьев М.Н., Ларикова Ю.С. Аллелопатия как механизм взаимодействия между растениями, растениями и насекомыми, растениями и микроорганизмами // Аграрная наука. 2019. № S2. С. 57-61.
36. Коновалов Ю.Б. Оценка стабильности урожайности и формирование её показателей у сортов яровой пшеницы// Известия ТСХА. 2005., №6. с. 29-40.
37. Косулина Л.Г. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды / Косулина Л.Г., Луценко Э.К., Аксенова В.А. // Ростов-на-Дону: Издательство Ростовского университета, -1993 - с.240
38. Кошкин Е.И.. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур // М.: Дрофа, -2010. 638 с.
39. Кошкин Е.И. Возобновляемая энергия: источники, технологии, использование: учебное пособие // Кошкин Е.И. и др. М.: Изд-во РГАУ-МСХА, -2015. 194 с.
40. Культиасов И.М. Экология растений //М.: из-во Моск. Ун-та, -1982. — 384 с.
41. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений // М.: Высшая школа, 1982.240 с.
42. Ламан Н.А. Морфофизиологические особенности структурно-функциональной организации растений хлебных злаков в связи с потенциалом их продуктивности // Автореф. дисс. На соис. Уч. Степ. Докт. Биол. наук. Минск, -2007, 20 с.

43. Максимов Н.А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. Т. 2. Зимостойкость растений. // М., - 1952.
44. Мокроносов А.Т. Фотосинтез, физиолого-экологические и биохимические аспекты // М.: МГУ., -1992. 320 с.
45. Мокроносов, А. Т. Фотосинтетическая и гетеротрофная ассимиляция углерода в онтогенезе растений // автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. – Москва, -1966. – 44 с.
46. Муратова А.Ю., Любунь Е.В., Сунгурцева И.Ю. и др. Физиолого-биохимические реакции *Miscanthus × giganteus* на загрязнение почвы тяжелыми металлами/ А.Ю. Муратова, Е.В. Любунь, И.Ю. Сунгурцева и др. // Экобиотех. – 2019. – Т. 2, № 4. – С. 482-493.
47. Мурей И.А., Величкое Д.К. Скорость видимого фотосинтеза и дыхания у подсолнечника и кукурузы // Физиология растений. 1981. Т.28. вып.6
48. Назаренко Л.В. Биотопливо: история и классификация видов биотоплива // Вестник МГПУ. Серия «Естественные науки». - 2012. № 2 (10). С. 16-32.
49. Николайкин Н.И., Николайкина Н.Е., Мелехова О.П. Экология// ИНФРА-М Москва, -2018. — 615 с
50. Ничипорович А.А. Фотосинтез растений и использование солнечной радиации биологическим и фотохимическим путем // Вестн. АН СССР, - 1954.-№9.-С. 24-35. 99.
51. Ничипорович А.А.Фотосинтетическая деятельность растений в посевах /А.А. Ничипорович, Л.Е. Строгонова, С.Н. Чмора, М.П. Власова //М.: Изд-во академии Наук СССР, - 1961,135 с.
52. Образцов А.С. Потенциальная продуктивность культурных растений. // М.: Росинформагротех, - 2001, 502 с.
53. Палта Дж. П. Ли П. Х. Свойства клеточных мембран в связи с повреждениями при замерзании//Холодостойкость растений. М., - 1983. С. 79 - 96.

54. Рахманкулова З.Ф. Роль фотодыхания и циклического транспорта электронов в эволюции C4-фотосинтеза на примере промежуточного C3-C4 вида *Sedobassia sedoides* / З. Ф. Рахманкулова, Е. В. Шуйская, П. Ю. Воронин [и др.] // Физиология растений. – 2018. – Т. 65. – № 3. – С. 232-240. – DOI 10.7868/S0015330318030077.
55. Рубец В.С. Изменение потенциальной продуктивности колоса яровой пшеницы в онтогенезе в связи с формированием числа и крупности зерён // автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МСХА, - 1997.
56. Сакович Г.В. Мискантус – сырье для производства бактериальной nanoцеллюлозы / Сакович Г.В., Скиба Е.А., Гладышева Е.К. и др. // Доклады Российской Академии наук. Химия, науки о материалах. – 2020. – № 495. – С. 42–45.
57. Скаженник М. А., Н. В. Воробьев, В. А. Дзюба Создание холодостойкого исходного материала риса для селекции сортов в рамках консорциума стран с умеренным климатом / [и др.] // Зерновое хозяйство России. – 2014. – № 5. – С. 11-17.
58. Слынько Н.М., Горячковская Т.Н., Шеховцов С.В. и др. Биотехнологический потенциал новой технической культуры -мискантус сорт Сорановский. / Н.М. Слынько, Т.Н. Горячковская, С.В. Шеховцов и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – №17(4-1). – Р. 765-771.
59. Сычѳв В.Г. Приѳемы управления продукционным процессом для достижения потенциальной продуктивности пшеницы / Сычѳв В.Г., Ниловская Н.Т., Осипова Л.В. // М.:ВНИИА, - 2009. – 192с.
60. Тараканов, И. Г. Фоторегуляция в адаптивных стратегиях овощных растений : специальность 03.00.12 : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук / И.Г. Тараканов. – Москва, 2007. – 41 с.
61. Тарчевский И. А. Основы фотосинтеза // — М.: Высшая школа. 1977. – 256 с.

62. Тимирязев, К.А. Избранные сочинения, т.1 / К.А. Тимирязев - М.: Сельхозгиз, - 1957. – 723 с.
63. Третьяков Н.Н. Практикум по физиологии растений / Третьяков Н.Н., Паничкин Л.А., Кондратьев М.Н. и др. // М.: КолосС, - 2003. 288 с.
64. Фруентов Н.К. Лекарственные растения дальнего востока. // Хабаровск: Хабаровское Книжное Изд.. - 1987. 344 с.
65. Хохлов Н.Ф., Тараканов И.Г., Медведков М.С. и др. Оценка потенциальной вегетативной инвазивности генотипов мискантуса / Н.Ф. Хохлов, И.Г. Тараканов, М.С. Медведков и др. // Доклады ТСХА: Сборник статей. Выпуск 292. Часть IV; Москва: Издательство РГАУ МСХА, 2020. – С. 65-67.
66. Шатилов И.С. Земледелие: настоящее и будущее // Рос. семена.— 1993.— Вып. 1, — С. 46—49.
67. Шпаар Д. Кукуруза. Выращивание, уборка, хранение и использование. // – М.: Зерно, - 2012, - 464 с.
68. Эколого-климатические характеристики атмосферы в 2014 г. по данным метеорологической обсерватории МГУ / Ахиярова К.И. и др.; Под ред. Шиловцевой О.А. и Незваль Е.И. – М.: МАКС Пресс, - 2015. – 235 с.
69. Adler, P.R. Plant species composition and biofuel yields of conservation grasslands. // Adler, P.R., Sanderson, M.A., Weimer, P.J., and Vogel, K.P. // Ecol. Appl. 19, - 2009. 2202–2209. doi: 10.1890/07-2094.
70. . Ahuja I. Plant molecular stress responses face climate change / Ahuja I., de Vos R.C.H., Bones A.M., Hall R.D. // Trends in Plant Science – 2010.15: 664–74.
71. Anyia A.O. Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought / Anyia A.O., Herzog H. // European Journal of Agronomy – 2004. 20: 327–339.
72. Atsumi S., Wu T. Y., Eckl E.M. et al. Engineering the isobutanol biosynthetic pathway in Escherichia coli by comparison of three aldehyde reductase/alcohol dehydrogenase genes // Appl. Microbiol .Biotechnol. - 2010. V. 85 (3). P. 651-657.

73. Baibakova O.V., Skiba E.A. Biotechnological Aspects of Ethanol Biosynthesis from Miscanthus // Russian Journal of Genetics: Applied Research. – 2015. – Vol. 5, № 1. – P. 69–74.
74. Baker N.R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo // Annual Review of Plant Biology - 2008. - 59: -p. 89–113.
75. Beale C.V. Can C<sub>4</sub> grasses attain high efficiency of radiant energy conversion in cool climates? / Beale C.V., Long S.P. // Environmental Science - 1995, v. 18, - 641-650 p.
76. Beale C.V. Water use efficiency of C<sub>4</sub> perennial grasses in a temperate climate / Beale C.V., Morison J.I.L., Long S.P. // Agricultural and Forest Meteorology. – 1999. 96. –p. 103-115.
77. Bellamy, P. E. The impact of growing miscanthus for biomass on farmland bird populations / Bellamy, P. E., Croxton, P. J., Heard, M. S., Hinsley, S. A., Hulmes, L., Hulmes, S., et al. // Biomass Bioenergy - 2009. 33, 191–199. doi: 10.1016/j.biombioe.2008.07.001
78. Bellasio C. Acclimation of C<sub>4</sub> metabolism to low light in mature maize leaves could limit energetic losses during progressive shading in a crop canopy / Bellasio C, Griffiths H// Journal of Experimental Botany - 2014. 65: 3725–3736.
79. Benešová M. The physiology and proteomics of drought tolerance in maize: early stomatal closure as a cause of lower tolerance to short-term dehydration? / Benešová M, Holá D, Fischer L, et al. // PLoS ONE 7. - 2012. doi:10.1371/journal.pone.0038017
80. Blum A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential – are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? // Crop and Pasture Science, - 2005. 56, 1159–1168.
81. Bonin C.L., Heaton E.A., Barb J. Miscanthus sacchariflorus – biofuel parent or new weed? / C.L. Bonin, E.A. Heaton, J. Barb // Global Change Biology Bioenergy. – 2014. – № 6 (6). – P. 629-636.



82. Brosse N. Miscanthus: a fast-growing crop for biofuels and chemicals production / Brosse N., Dufour A., Meng X., Sun Q., Ragauskas A. // *Biofuels, bioproducts & biorefining*. – 2012. DOI: 10.1002/bbb/
83. Bullard M. Economics of Miscanthus production. // *Miscanthus for Energy and Fibre*, - 2001. - 155, 155–171.
84. Cadoux S. Nutrient requirements of *Miscanthus x giganteus* / Cadoux S., Riche A.B., Yates N.E., Machet J.M. // *Conclusions from a review of published studies. Biomass & Bioenergy*, - 2012. - 38, 14 -22.
85. Carmo-Silva A.E. Photorespiration in C4 grasses remains slow under drought conditions // Carmo-Silva A.E., Powers S.J., Keys A.J., Arrabaça M.C., Parry M.A.J. *Plant, Cell and Environment*. - 2008. 31: 925–940.
86. Casler M.D. Cultivar x environment interactions in switchgrass. / Casler M.D., Boe A.R. // *Crop Science* - 2003. -43: 2226–2233.
87. Chaves M.M. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell / Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C. // *Annals of Botany* - 2009.103: 551–560.
88. Chou C-H. Towards an integrative biology research: a case study on adaptive and evolutionary trends of *Miscanthus* populations in Taiwan / Chou C-H., Chiang T-Y., Chiang Y-C. // *Weed Biology and Management* - 2001. - 88: 81–88.
89. Christian, D.G. Growth, yield and mineral content of *Miscanthus x giganteus* grown as a biofuel for 14 successive harvests // Christian, D.G., Riche, A.B., and Yates, N.E. *Ind. Crops Prod.* - 2008. - 28, 320–327. doi: 10.1016/j.indcrop.2008.02.009
90. Clifton -Brown J.C. Carbon mitigation by the energy crop, *Miscanthus*. / Clifton -Brown J.C., Breuer J, Jones MB *Global Change Biology* - 2007, 13, 2296 -2307.
91. Clifton -Brown J.C. Establishment of 15 *Miscanthus* genotypes in Southern Germany / Clifton -Brown J.C., Lewandowski I, Schneider S. *Biomass for Energy and Industry*, - 1998. P.926 -929.

92. Clifton -Brown J.C. Performance of 15 Miscanthus genotypes at five sites in Europe // Clifton -Brown J.C., Lewandowski I, Andersson B et al *Agronomy Journal*, - 2001 93, 1013 -1019.
93. Clifton-Brown J. History of the development of Miscanthus as a bioenergy crop: from small beginnings to potential realisation / J. Clifton-Brown, K-U. Schwarz, A. Hastings // *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 115B - 2015. p. 1–13.
94. Clifton-Brown J.C. Miscanthus: genetic resources and breeding potential to enhance bioenergy production / Clifton-Brown J.C., Chiang YC, Hodkinson TR. In: *Genetic Improvement of Bioenergy Crops* (ed. Vermerris W), - 2008 pp. 273–294.
95. Clifton-Brown J.C., Lewandowski I. Water use efficiency and biomass partitioning of three different Miscanthus genotypes with limited and unlimited water supply // *Annals of botany*, 2000, v. 86, - 191 – 200 p.
96. Clifton-Brown J.C. Performance of 15 Miscanthus Genotypes at five sites in Europe / Clifton-Brown J.C., Lewandowski I., Andersson B., Gottlieb B. et al. // *Agronomy journal* - 2001.v.93: 1013-1019.
97. Clifton-Brown J.C. Miscanthus: genetic resources and breeding potential to enhance bioenergy production // Clifton-Brown J.C., Chiang Y.C., Hodkinson T.R. In: *Genetic Improvement of Bioenergy Crops* (ed. Vermerris W) – 2008. pp. 273–294.
98. Clifton-Brown, J. C. Progress in upscaling Miscanthus biomass production for the European bioeconomy with seed based hybrids / Clifton-Brown, J. C., Hastings, A., Mos, M., McCalmont, J., Ashman, C., AwtyCarroll, D., et al. (2017).. *Glob. Change Biol. Bioenergy*. doi: 10.1111/gcbb.12357
99. Clifton-Brown, J. C., Lewandowski, I. Overwintering problems of newly established Miscanthus plantations can be overcome by identifying genotypes with improved rhizome cold tolerance // *New Phytol.* - 2000. 148, 287–294. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00764.x

100. Clifton-Brown, J.C. Comparative responses to water stress in stay-green, rapid- and slow senescing genotypes of the biomass crop, *Miscanthus* / Clifton-Brown, J.C., Lewandowski, I., Bangerth, F., and Jones, M.B. // *New Phytol.* - 2002 154, 335–345. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00381.x
101. Clifton-Brown, J. C., Neilson, B., Lewandowski, I., and Jones, M. B. (2000). The modelled productivity of *Miscanthus x giganteus* (GREEF et DEU) in Ireland. *Ind. Crops Prod.* 2, 97–109. doi: 10.1016/s0926-6690(00)00042-x
102. Clifton-Brown, J.C. *Miscanthus* biomass production for energy in Europe and its potential contribution to decreasing fossil fuel carbon emissions / Clifton-Brown, J. C., Stampfl, P. F., and Jones, M. B. // *Glob. Change Biol.* - 2004 10, 509–518. doi: 10.1111/j.1529-8817.2003.00749.x
103. Clifton-Brown, J. *Miscanthus: breeding our way to a better future* / Clifton-Brown, J., Robson, P., Allison, G.G., Lister, S.J., Sanderson, R., Morris, E., et al. // *Aspects Appl. Biol.* - 2008. 90, 199–206.
104. Clifton-Brown, J. History of the development of *Miscanthus* as a bioenergy crop: from small beginnings to potential realisation // Clifton-Brown, J., Schwarz, K.-U., and Hastings, A. *Biol. Environ. Proc. R. Ir. Acad.* – 2015. 115B, 1–13. doi: 10.3318/bioe.2015.05
105. Cramer G.R. Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective // Cramer G.R., Urano K., Delrot S., Pezzotti M., Shinozaki K. *BMC Plant Biology* - 2011.11: 163.
106. Cramer GR. Differential effects of salinity on leaf elongation kinetics of three grass species. *Plant and Soil* - 2003.253: 233–244.
107. . Cramer G.R. Leaf expansion limits dry matter accumulation of salt-stressed maize / Cramer G.R., Alberico G.J., Schmidt C // *Functional Plant Biology* – 1994. 21: 663–674.
108. Cunniff J. High yielding biomass genotypes of willow (*Salix* spp.) show differences in below ground biomass allocation / Cunniff J, Purdy S.J., Barraclough T.J.P. et al. // *Biomass & Bioenergy* -2015, 80, 114 – 127

109. Davey C.J. Radiation capture and conversion efficiencies of *Miscanthus sacchariflorus*, *M. sinensis* and their naturally occurring hybrid *M. x giganteus* / Davey C.J., Jones L. E., Laurence E. J., Squance M., Purdy S., Maddison, A., et al. // *Glob. Change Biol. Bioenergy* – 2016. doi: 10.1111/gcbb.12331
110. de Souza A.P. Will the exceptional productivity of *Miscanthus*×*giganteus* increase further under rising atmospheric CO<sub>2</sub>? // de Souza A.P., Arundale R.A., Dohleman F.G., Long S.P., Buckeridge M.S. *Agricultural and Forest Meteorology* - 2013.171–172: 82–92.
111. Dohleman, F. G., Long, S. P. More productive than maize in the midwest: how does miscanthus do it? // *Plant Physiol.* - 2009. 150, 2104–2115. doi: 10.1104/pp.109.139162
112. Emerson R. Drought effects on composition and yield for corn stover, mixed grasses, and *Miscanthus* as bioenergy feedstocks / Emerson R, Hoover A, Ray A et al. // *Biofuels* - 2014, 5, 275–291.
113. Farrell, A.D. Genotypic variation in cold tolerance influences the yield of *Miscanthus* / Farrell, A.D., Clifton-Brown, J.C., Lewandowski, I., and Jones, M.B. // *Ann. Appl. Biol.* – 2006. 149, 337–345. doi: 10.1111/j.1744-7348.2006.00099.x
114. Felten, D. Energy balances and greenhouse gas-mitigation potentials of bioenergy cropping systems (*Miscanthus*, rapeseed, and maize) based on farming conditions in Western Germany // Felten, D., Fröba, N., Fries, J., and Emmerling, C. *Renewable Energy.* - 2013. 55, 160–174. doi: 10.1016
115. Flexas J. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. / Flexas J, Bota J, Galmés J, Medrano H, Ribas-carbo M. // *Physiologia Plantarum* - 2006.127: 343–352.
116. Flexas J, Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C<sub>3</sub> plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited // *Annals of Botany* - 2002. 89: 183–189.
117. Flowers T.J. Improving crop salt tolerance // *Journal of Experimental Botany* - 2004. 55: 307–319.

118. Fonteyne S. Chilling tolerance and early vigor related characteristics evaluated in two *Miscanthus* genotypes / Fonteyne S., Lootens P., Muylle H. et al. // 2016. *Photosynthetica* 54: 295–306.
119. Fonteyne S. A review of frost and chilling stress in *Miscanthus* and its importance to biomass yield / Fonteyne S, Roldan-Ruiz I, Muylle H, De Swaef T, Reheul D, Lootens P. In: Barth S, Murphy-Bokern D, Kalinina O, Taylor G, Jones M., eds. *Perennial biomass crops for a resource constrained world*. - 2016 New York: Springer, 127–144.
120. Fonteyne S. How low can you go? – Rhizome and shoot frost tolerance in *Miscanthus* germplasm / Fonteyne S., Muylle H, De Swaef T, Reheul D, Roldán-Ruiz I, Lootens P. 2016. *Industrial Crops and Products* 89: 323–331.
121. Friesen P.C. Chilling and frost tolerance in *Miscanthus* and *Saccharum* genotypes bred for cool temperate climates. / Friesen P.C., Peixoto M.M., Busch F.A. et al. *Journal of Experimental Botany* - 2014.63: 3749–3758.
122. Friesen P.C., Sage R.F. Photosynthetic responses to chilling in a chilling-tolerant and chilling-sensitive *Miscanthus* hybrid // *Plant, Cell and Environment* - 2015. 39: 1420–1439
123. Ghannoum O. Nonstomatal limitations are responsible for drought-induced photosynthetic inhibition in four C<sub>4</sub> grasses / Ghannoum O., Conroy J.P., Driscoll S.P., Paul M.J., Foyer C.H., Lawlor D.W. // *New Phytologist*. - 2003. 159: 599–608.
124. Ghannoum O. C<sub>4</sub> photosynthesis and water stress // *Annals of Botany*. - 2009.103: 635–644.
125. Gismatulina Yu.A., Budaeva V.V., Veprev S.G., Sakovich G.V., Shumny V.K. Cellulose from Various Parts of Soranovskii *Miscanthus* // *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. – 2015. – Vol. 5, № 1. – P. 60–68.
126. Głowacka K. Variation in chilling tolerance for photosynthesis and leaf extension growth among genotypes related to the C<sub>4</sub> grass *Miscanthus* × *giganteus* / Głowacka K, Adhikari S, Peng J et al. // *Journal of Experimental Botany*. - 2014. 65: 5267–5278.

127. Głowacka K. Can the exceptional chilling tolerance of C4 photosynthesis found in *Miscanthus×giganteus* be exceeded? Screening of a novel *Miscanthus* Japanese germplasm collection // Głowacka K., Jorgensen U., Kjeldsen J.B. et al. // *Annals of Botany*. - 2015. 115: 981–990.
128. Glowacka K. Can chilling tolerance of C4 photosynthesis in *Miscanthus* be transferred to sugarcane? / Glowacka K., Ahmed A., Sharma S., et al. // *GCB Bioenergy*. - 2016. 8: 407–418.
129. Greef J.M., Deuter M. Syntaxonomy of *Miscanthus x giganteus* Greef et Deu., // *Angew. Bot.* - 1993.67: 87-90
130. Hastings A. The development of MISCANFOR, a new crop growth model: towards more robust yield predictions under different climatic soil conditions. / Hastings A, Clifton-Brown J, Wattenbach M, Mitchell CP, Smith P. // *GCB Bioenergy*. - 2009.1: 154–170. [Google Scholar]
131. Hastings, A. Potential of *Miscanthus* grasses to provide energy and hence reduce greenhouse gas emissions / Hastings, A., Clifton-Brown, J., Wattenbach, M., Stampfl, P., Mitchell, C. P., and Smith, P. // *Agron. Sus. Dev.* – 2008. 28, 465–472. doi: 10.1051/agro:2008030
132. Hayes, D. J. M. Mass and compositional changes, relevant to biorefining, in *Miscanthus x giganteus* plants over the harvest window // *Bioresour. Technol.* – 2013. 142, 591–602
133. Heaton E., Long S., Voigt T., Jones M., Clifton-Brown J. *Miscanthus* for Renewable Energy Generation: European Union Experience and Projections for Illinois. // *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* . - 2004, V. 9 , P. 433-451
134. Heaton, E.A. *Miscanthus*: a promising biomass crop / Heaton, E. A., Dohleman, F. G., Miguez, A. F., Juvik, J. A., Lozovaya, V., Widholm, J., et al. // *Adv. Bot. Res.* – 2010. - 56, 75–137. doi: 10.1016/b978-0-12-381518-7.00003-0
135. Hein K.R.G. Future energy supply in Europe – challenge and chances. // *Fuel*. - 2005. Vol. 84. p. 1189-1194.

136. Ings J. Physiological and growth responses to water deficit in the bioenergy crop *Miscanthus × giganteus* / Ings J., Mur L.A.J., Robson P.R.H., Bosch M.. *Frontiers in Plant Science* - 2013. 4: 468.
137. Iqbal, Y., Lewandowski, I. Inter-annual variation in biomass combustion quality traits over five years in fifteen *Miscanthus* genotypes in south Germany. // *Fuel Process. Technol.* – 2014. - 121, 47–55. doi: 10.1016/j.fuproc.2014.01.003
138. Iqbal, Y., Lewandowski, I. Biomass Composition and ash melting behaviour of selected *Miscanthus* genotypes in Southern Germany. *Fuel*. - 2016. - 180, 606–612. doi: 10.1016/j.fuel.2016.04.073
139. Jensen E. Characterization of flowering time diversity in *Miscanthus* species / Jensen E., Farrar K, Thomas -Jones S, Hastings A, Donnison I, Clifton -Brown J // *Global Change Biology Bioenergy*. – 2011. - 3, 387 - 400.
140. Jensen, E. Towards *Miscanthus* combustion quality improvement: the role of flowering and senescence / Jensen, E., Robson, P., Farrar, K., Thomas Jones, S., Clifton-Brown, J., Payne, R., et al. // *GCB Bioenergy*. - 2016. doi: 10.1111/gcbb.12391
141. Jensen, E. Flowering induction in the bioenergy grass is a quantitative short-day response, whilst delayed flowering under long days increases biomass accumulation. E. Jensen, P. Robson, J. Norris, A. Cookson, K. Farrar, I. Donnison, et al. *J. Exp. Bot.* - 2013. 64, 541–552. doi: 10.1093/jxb/ers346
142. Jiao, X, Kørup, K, Andersen, M.N. et al. Low-temperature leaf photosynthesis of a *Miscanthus* germplasm collection correlates positively to shoot growth rate and specific leaf area // *Annals of Botany*/ - 2016. 117: 1229–1239
143. Jiao X, Kørup K, Andersen MN, et al. Can *Miscanthus* C4 photosynthesis compete with *Festulolium* C3 photosynthesis in a temperate climate? // *GCB Bioenergy* - 2017.9: 18–30.
144. Jones, H. G.. *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge University Press. – 1992.

145. Kaiser, C.M., Sacks, E.J. Cold-tolerance of miscanthus seedlings and effects of spring and autumn frosts on mature clonally replicated cultivars // *Crop Science*. - 2015.55: 2401.
146. Kalinina O., Nunn C., et al., Extending Miscanthus Cultivation with Novel Germplasm at Six Contrasting Sites / O. Kalinina, C. Nunn R. Sanderson // *Frontiers in Plant Science*. – 2017. - № 8. – P. 563.
147. Kalinina, O., Nunn, C., Hastings, A., Khokhlov, N., McCalmont, J., Meyer, H., et al. Performance of 15 Miscanthus genotypes at six field sites in Europe, Turkey and Russia // *Front. Plant Sci.* - 2017. 7:1620. doi: 10.3389/fpls.2016.01620
148. Karp, A., Shield, I. Bioenergy from plants and the sustainable yield challenge // *New Phytologist*. - 2008. v.179. p.15-32.
149. Le Gall, H., Philippe, F., Domon, J.-M., Gillet, F., Pelloux, J., and Rayon, C. Cell wall metabolism in response to abiotic stress. *Plants* - 2015. - 4, 112–166. doi: 10.3390/plants4010112
150. Lewandowski I, Scurlock JMO, Lindvall E et al. The development and current status of perennial rhizomatous grasses as energy crops in the US and Europe // *Biomass and Bioenergy*. – 2003. 25, 335–361.
151. Lewandowski I. The role of perennial biomass crops in a growing bioeconomy // *Perennial Biomass Crops for a Resource Constrained World*, eds S. Barth, D. Murphy-Bokern, O.K alinina, G. Taylor and M. Jones. 2016. New York, NY Springer.
152. Lewandowski, I., Clifton-Brown, J.C. Water Use Efficiency and Biomass partitioning of Three Different Miscanthus Genotypes with limited and unlimited water supply // *Annals of Botany*. - 2000.p.191-200.
153. Lewandowski I., Clifton-Brown J.C., Scurlock J.M.O., Huisman, W. Miscanthus: European experience with a novel energy crop. // *Biomass Bioenergy*. 2000. vol. 19, p. 209–227 doi:10.1016/S0961-9534(00)00032-5
154. Lewandowski, I. Progress on optimizing miscanthus biomass production for the european bioeconomy: Results of the EU FP7 project OPTIMISC / I.



- Lewandowski, Y. Iqbal, A. Kiesel [et al.] // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – Vol. 7. – No NOV. – P. 1620. – DOI 10.3389/fpls.2016.01620. – EDN XFRPPJ.
155. Long, S.P., Spence, A.K. Toward cool C4 crops // *Annual Review of Plant Biology*, - 2013. 64, 701–722.
156. Long, S.P. Does greater leaf-level photosynthesis explain the larger solar energy conversion efficiency of *Miscanthus* relative to switchgrass? // *Plant, Cell and Environment* 32, - 2009, p. 1525–1537.
157. Maxwell, K., Johnson, G.N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*. - 2000. 51, 659–668.
158. McCalmont, J.P., McNamara, N.P., Donnison, I.S., Farrar, K., Clifton-Brown, J.C. An inter-year comparison of CO<sub>2</sub> flux and carbon budget at a commercial scale landuse transition from semi-improved grassland to *Miscanthus giganteus* // *GCB Bioenergy*. – 2015. doi: 10.1111/gcbb.12323
159. McCalmont, J. P., Hastings, A., McNamara, N. P., Richter, G. M., Robson, P., Donnison, I. S. et al. Environmental costs and benefits of growing *Miscanthus* for bioenergy in the UK. // *GCB Bioenergy*. - 2017. 9, 489–507. doi: 10.1111/gcbb.12294
160. Meehan, P. G., Finnan, J. M., and McDonnell, K. P. A comparison of the energy yield at the end user for *M. × giganteus* using two different harvesting and transport systems. *Bioenergy Res.* - 2013. 6, 813–821. doi: 10.1007/s12155-013-9307-6
161. Mittler, R. Abiotic stress, the field environment and stress combination // *Trends in Plant Science*. - 2006. 11: 15–9.
162. Monteith, J. L.. Reassessment of maximum growth-rates for C3 and C4 crops // *Exp. Agric.* – 1978. 14, 1–5. doi: 10.1017/s0014479700008255
163. Munns, R. Comparative physiology of salt and water stress // *Plant, Cell and Environment*. - 2002. 25: 239–250.
164. Munns, R., James, R. A., Xu, B., Athman, A., Conn, S. J., Jordans, C., et al. Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na(+) transporter gene // *Nat. Biotechnol.* - 2012. 30, 360–364. doi: 10.1038/nbt.2120

165. Naidu S.L., Moose S.P., Al-Shoaibi A.K., Raines C.A., Long S.P., Cold tolerance of C<sub>4</sub> photosynthesis in *Miscanthus × giganteus*: adaptation in amounts and sequence of C<sub>4</sub> photosynthetic enzymes // *Plant Physiol.* - 2003132:1688–1697
166. Naidu, S.L., Long, S.P. Potential mechanisms of low-temperature tolerance of C<sub>4</sub> photosynthesis in *Miscanthus × giganteus*: an in vivo analysis // *Planta* - 2004. 220: 145–55.
167. Nishiwaki A, Mizuguti A, Kuwabara S, et al. Discovery of natural *Miscanthus* (Poaceae) triploid plants in sympatric populations of *Miscanthus sacchariflorus* and *Miscanthus sinensis* in southern Japan // *American Journal of Botany.* - 2011. 98, 154–159.
168. Oliver, R.J., Finch, J.W., Taylor, G. Second generation bioenergy crops and climate change: a review of the effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and drought on water use and the implications for yield // *GCB Bioenergy.* - 2009. 1: 97–114.
169. Płażek, A., Dubert, F., Kościelniak, J., et al. Tolerance of *Miscanthus × giganteus* to salinity depends on initial weight of rhizomes as well as high accumulation of potassium and proline in leaves // *Industrial Crops and Products.* 2014. 52: 278–285.
170. Purdy, S.J., Maddison, A.L., Cunniff, J., Donnison, I., Clifton-Brown, J.. Non-structural carbohydrate profiles and ratios between soluble sugars and starch serve as indicators of productivity for a bioenergy grass // *AoB Plants.* – 2015. 7: 1–12.
171. Purdy, S. J., Cunniff, J., Maddison, A. L., Jones, L. E., Barraclough, T., Castle, M., et al. Seasonal carbohydrate dynamics and climatic regulation of senescence in the perennial grass, *Miscanthus*. *Bioenergy Res.* - 2014. 8, 28–41. doi: 10.1007/s12155-014-9500-2
172. Purdy, S. J., Maddison, A. L., Jones, L. E., Webster, R. J., Andralojc, J., et al. Characterization of chilling-shock responses in four genotypes of *Miscanthus* reveals the superior tolerance of *M. x giganteus* compared with *M. sinensis* and *M. sacchariflorus* // *Ann. Bot.* - 2013. 111, 999–1013. doi: 10.1093/aob/mct059

173. Ripley, B.S., Gilbert, M.E., Ibrahim, D.G., Osborne, C.P. Drought constraints on C4 photosynthesis: stomatal and metabolic limitations in C3 and C4 subspecies of *Alloteropsis semialata* // *Journal of Experimental Botany*/ - 2007. 58: 1351–1363.
174. Robson, P., Farrar, K., Gay, A.P., Jensen, E.F., Clifton-Brown, J.C., Donnison, I.S.. Variation in canopy duration in the perennial biofuel crop *Miscanthus* reveals complex associations with yield // *Journal of Experimental Botany*. - 2013 64: 2373–2383.
175. Robson, P., Mos, M., Clifton-Brown, J., and Donnison, I. Phenotypic variation in senescence in *Miscanthus*: towards optimising biomass quality and quantity // *BioEnergy Res.* - 2012. 5, 95–105. doi: 10.1007/s12155-011-9118-6
176. Semere, T., and Slater, F. M. Ground flora, small mammal and bird species diversity in *Miscanthus* (*Miscanthus × giganteus*) and reed canary-grass (*Phalaris arundinacea*) fields // *Biomass Bioenergy*. – 2007. 31, 20–29. doi: 10.1016/j.biombioe.2006.07.001
177. Shepherd, A., Littleton, E., Clifton-Brown, J. et al. Projections of global 261 and UK bioenergy potential from *Miscanthus x giganteus* – feedstock yield, carbon cycling and electricity generation in the 21st century / A. Shepherd, E. Littleton, J.Clifton-Brown et al. // *Global Change Biology Bioenergy*. – 2020. – №12. – P.287-305.
178. Spence, A.K., Boddu, J., Wang, D. et al. Transcriptional responses indicate maintenance of photosynthetic proteins as key to the exceptional chilling tolerance of C4 photosynthesis in *Miscanthus × giganteus*. *Journal of Experimental Botany*. - 2014. 65: 3737–3747.
179. Stavridou, E, Webster, R.J., Robson, P.R.H. Novel *Miscanthus* genotypes selected for different drought tolerance phenotypes show enhanced tolerance across combinations of salinity and drought treatments // *Annals of Botany* 124: 653–674, - 2019 doi: 10.1093/aob/mcz009
180. Styles, D., Gibbons, J., Williams, A. P., Dauber, J., Stichnothe, H., Urban, B., et al. Consequential life cycle assessment of biogas, biofuel and biomass

- energy options within an arable crop rotation // *GCB Bioenergy*. - 2015. 7, 1305–1320. doi: 10.1111/gcbb.12246
181. Suzuki, N., Rivero, R.M., Shulaev, V., Blumwald, E., Mittler, R. Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*. - 2014. 203: 32–43.
182. Tarkowski, Ł.P., Van den Ende, W. Cold tolerance triggered by soluble sugars: a multifaceted countermeasure // *Frontiers in Plant Science*. - 2015. 6: 203.
177. Tenhaken, R. Cell wall remodeling under abiotic stress // *Front. Plant Sci.* – 2015. 5:771. doi: 10.3389/fpls.2014.00771
183. Touchette, B.W., Smith, G.A., Rhodes, K.L., Poole, M. Tolerance and avoidance: two contrasting physiological responses to salt stress in mature marsh halophytes *Juncus roemerianus* Scheele and *Spartina alterniflora* Loisel // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. - 2009. 380: 106–112.
184. van Der Weijde, T., Alvim Kamei, C.L., Torres, A.F., Vermerris, W., Dolstra, O., Visser, R.G.F., Trindade, L.M. The potential of C4 grasses for cellulosic biofuel production // *Frontiers in Plant Science*. 2013. 4, 1–18.
185. van der Weijde, T., Huxley, L. M., Hawkins, S., Sembiring, E. H., Farrar, K., Dolstra, O., et al. Impact of drought stress on growth and quality of *Miscanthus* for biofuel production // *GCB Bioenergy*. - 2017. 9, 770–782. doi: 10.1111/gcbb.12382
186. van der Weijde, T., Kiesel, A., Iqbal, Y., Muylle, H., Dolstra, O., Visser, R. G. F., et al. Evaluation of *Miscanthus sinensis* biomass quality as feedstock for conversion into different bioenergy products // *Glob. Change Biol. Bioenergy*. – 2017. doi: 10.1111/gcbb.12355
187. van der Weijde, T., Torres, A. F., Dolstra, O., Visser, R. G. F., and Trindade, L. M. Impact of different lignin fractions on saccharification efficiency in diverse species of the bioenergy crop *Miscanthus* // *Bioenergy Res.* – 2016. 9, 146–156. doi: 10.1007/s12155-015-9669-z
188. Walsh, M. *Miscanthus handbook* // EU project FAIR 3-CT96-1707 – Cork: Hyperion, - 1997.

189. Wang, D., Naidu, S.L., Portis, A.R., Moose, S.P., Long, S.P. Can the cold tolerance of C(4) photosynthesis in *Miscanthus x giganteus* relative to *Zea mays* be explained by differences in activities and thermal properties of Rubisco? // *Journal of Experimental Botany*. - 2008, 59, 1779 -1787.
190. Wang, D., Portis, A.R., Moose, S.P., Long, S.P. Cool C(4) photosynthesis: Pyruvate P(i) dikinase expression and activity corresponds to the exceptional cold tolerance of carbon assimilation in *Miscanthus x giganteus* // *Plant Physiology*. – 2008. 148, 557 -567
191. Wang, K., Bauer, S., Sun, R. C. Structural Transformation of *Miscanthus x giganteus* Lignin Fractionated under Mild Formosolv, Basic Organosolv, and Cellulolytic Enzyme Conditions//*J. Agric.Food Chem.* – 2012. – № 60. – P. 144–152
192. Wang, T., Mcfarlane, H.E., Persson, S. The impact of abiotic factors on cellulose synthesis // *Journal of Experimental Botany*. - 2016.67: 543–552.
193. Weng, J.H. Photosynthesis of different ecotypes of *Miscanthus* spp. as affected by water stress // *Photosynthetica*. - 1993.29: 43-48.
194. Xi Q. Investigation on the distribution and potential of giant grasses in China: *Triarrhena*, *Miscanthus*, *Arundo*, *Phragmites* and *Neyraudis* // *Diss. Uni-Kiel, Cuvillier Verlag Goettingen*. - 2000.: 1-143.
195. Xi Q., Jezowski S. Plant resources of *Triarrhena* and *Miscanthus* species in China and its meaning for Europe // *Plant Breeding and seed science*. - 2004., Vol. 49, p. 63-77.
196. Zhang J, Xu Y, Chen W, Dell B et al. A wheat 1-FEH w3 variant underlies enzyme activity for stem WSC remobilization to grain under drought // *New Phytologist*. – 2015. 205: p. 293–305.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

### Приложение А – фото растений мискантуса в многолетнем полевом опыте



Рисунок 1 - Растения мискантуса гибридного, 2 год жизни  
(сентябрь 2013 года)



Рисунок 2 - Растения мискантуса гигантского, 2 год жизни  
(июль 2013 года)





Рисунок 3 - Растения мискантуса сахароцветкового, 2 год жизни (июль 2013 года)



Рисунок 4 – Делянка с мискантусом китайским в начале вегетации, 3 год жизни (май 2014 года)





Рисунок 5 – Общий вид полевого опыта, растения 3 года жизни  
(июнь 2014 года)



Рисунок 6 - Растения мискантуса китайского, 3 год жизни  
(август 2014 года)





Рисунок 7 - Растения мискантуса гибридного 4 года жизни на момент уборки урожая (март 2015 года)



Рисунок 8 - Растения мискантуса сахароцветкового 4 года жизни на момент уборки урожая (март 2015 года)





Рисунок 9 - Растения мискантуса гибридного, 4 год жизни  
(сентябрь 2015 года)



Рисунок 10 - Растения мискантуса китайского, 4 год жизни  
(август 2015 года)





Рисунок 11 - Растения мискантуса гигантского, 5 год жизни  
(август 2016 года)



Рисунок 12 - Растения мискантуса сахароцветкового, 5 год жизни  
(август 2016 года)





Рисунок 13 - Растения мискантуса гибридного, 5 год жизни  
(август 2016 года)



Рисунок 14 - Растения мискантуса китайского, 5 год жизни  
(август 2016 года). Растения полегли под собственным весом



Рисунок 15 - Растения мискантуса гигантского, завершившие вегетацию, 6 год жизни (декабрь 2017 года)



Рисунок 16 - Общий вид полевого опыта, май 2016 года





Рисунок 17 - Общий вид полевого опыта, декабрь 2016 года,  
растения 5 года жизни



Рисунок 18 – Растения мискантуса сахароцветкового, декабрь 2016 года,  
растения 5 года жизни. На фото видны потери биомассы из-за обламывания  
стеблей под тяжестью снега



Рисунок 19 – Растения мискантуса гигантского, декабрь 2016 года,  
растения 5 года жизни.



Рисунок 20 – Уборка урожая мискантуса гигантского, март 2017 года





Рисунок 21 – Уборка урожая мискантуса гибридного, март 2015 года



**Приложение Б – Среднедекадные значения температуры воздуха за исследованные года по данным метеобсерватории имени В.М. Михельсона, оС**

Месяц	Декада	Среднегодовое	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
Январь	I	-8.3	-0.4	-4.2	0.5	-7.0	-14.2	-13.1	-0.2	-6.3
	II	-10.1	-4.3	-10.6	-9.0	0.1	-9.3	-4.0	-6.7	-4.5
	III	-9.5	-14.4	-10.0	-16.0	-5.8	-6.6	-6.0	-5.7	-8.4
Февраль	I	-8.0	-16.8	-0.8	-5.4	-4.2	0.2	-9.9	-7.6	-1.5
	II	-8.1	-13.8	-5.1	0.7	-2.7	-1.0	-2.1	-5.9	-0.3
	III	-6.6	-2.7	-4.0	-0.3	1.7	-0.6	-0.5	-13.6	-2.4
Март	I	-4.5	-6.2	-7.2	2.0	1.8	1.4	2.7	-8.9	-1.1
	II	-2.6	-1.6	-5.6	1.6	4.6	-0.3	3.2	-5.0	0.7
	III	0.5	-1.2	-5.9	5.3	0.6	0.7	1.7	-1.3	2.7
Апрель	I	3.6	1.3	2.3	1.2	3.2	6.2	5.8	6.2	5.8
	II	5.7	8.5	9.6	8.0	5.5	8.5	2.7	8.8	6.1
	III	8.3	15.4	7.4	12.3	9.9	10.2	7.6	9.1	13.1
Май	I	11.9	13.2	13.5	10.4	11.9	14.7	9.9	15.8	13.8
	II	13.1	16.8	21.1	17.2	12.3	12.8	9.4	16.8	15.8
	III	14.3	15.8	16.6	20.5	18.4	17.3	13.6	15.8	18.7
Июнь	I	15.9	14.4	18.9	21.4	17.4	13.6	12.4	13.0	21.0
	II	16.5	19.0	19.1	13.7	17.7	18.4	15.2	17.4	19.6
	III	17.8	18.0	21.9	13.7	18.7	22.6	15.4	21.2	18.2
Июль	I	18.0	22.4	21.7	20.1	20.0	19.2	15.0	17.8	16.2
	II	18.6	19.4	19.2	21.1	15.9	21.6	18.4	22.0	15.7
	III	18.3	21.3	16.3	22.5	19.1	21.9	20.0	21.1	18.2
Август	I	18.3	22.1	20.4	23.3	19.6	21.6	19.9	21.2	14.2
	II	13.5	17.8	19.1	20.1	16.5	17.9	20.9	19.4	17.6
	III	10.9	14.4	16.3	15.0	16.9	19.1	16.0	18.8	17.4
Сентябрь	I	8.8	11.9	12.5	14.3	13.0	14.5	13.8	18.1	17.6
	II	7.1	14.7	11.8	12.7	13.9	11.0	15.7	15.8	12.7
	III	5.3	12.4	6.5	10.5	15.3	8.6	9.3	10.4	6.9
Октябрь	I	2.9	9.4	6.8	5.8	6.5	9.9	7.2	8.5	7.8
	II	7.1	8.5	6.3	5.8	4.5	3.1	7.0	10.9	10.8
	III	5.3	2.3	6.9	0.1	2.7	0.9	1.3	3.3	7.9
Ноябрь	I	0.4	3.4	8.1	3.0	3.4	-1.8	1.4	4.0	4.8
	II	-0.9	2.3	3.1	-0.8	0.6	-2.6	2.0	-1.6	4.0
	III	-3.2	-0.8	1.0	-5.7	-1.3	-3.5	-3.1	-3.9	-3.2
Декабрь	I	-4.1	-2.9	-3.2	-4.7	1.8	-6.0	-1.1	-3.6	0.2
	II	-6.7	-12.6	-3.3	1.1	-0.6	-7.4	1.6	-5.9	1.8
	III	-7.2	-9.5	1.2	-7.7	-0.2	-0.6	-0.4	-6.8	0.6

**Приложение В – Среднедекадные значения количества осадков по данным метеобсерватории имени В.М. Михельсона, мм**

Месяц	Декада	Среднемноголетнее	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
Январь	I	18	32.2	11.1	15.2	25.1	11.0	16.0	11.8	19.6
	II	11	20.1	24.8	24.9	15.1	35.3	13.4	18.0	16.0
	III	14	1.9	11.4	0.9	20.4	32.0	17.2	28.4	25.8
Февраль	I	13	7.0	39.2	3.2	24.2	16.5	0.8	44.1	1.9
	II	15	14.4	0.8	12.3	2.5	25.9	10.2	11.4	11.5
	III	8	14.9	1.0	4.7	7.0	17.3	24.4	0.2	15.2
Март	I	11	2.9	16.3	1.0	6.3	38.6	11.2	15.3	18.6
	II	11	19.5	40.2	13.2	0.0	2.5	10.0	5.5	5.1
	III	13	34.9	23.8	2.2	5.6	4.9	37.5	9.2	14.9
Апрель	I	15	19.5	20.5	11.0	20.4	8.1	23.0	4.1	2.1
	II	14	17.2	0.0	8.3	11.2	13.3	22.4	18.1	5.2
	III	15	11.9	46.2	5.6	11.2	10.8	29.4	15.5	0.3
Май	I	15	45.8	15.5	16.6	18.2	1.3	37.2	13.8	39.1
	II	18	11.9	5.4	1.2	50.0	20.2	25.4	30.0	15.2
	III	20	10.0	71.9	40.2	35.7	33.7	15.8	0.0	4.0
Июнь	I	26	51.7	10.0	7.1	0.7	21.7	22.0	21.7	0.0
	II	29	30.6	7.1	34.8	55.4	28.9	24.8	14.6	9.2
	III	22	16.3	23.6	40.3	37.6	1.1	68.4	18.0	45.4
Июль	I	35	0.0	28.0	9.3	29.4	23.2	56.0	28.9	5.6
	II	30	38.5	55.3	0.0	19.8	61.5	39.3	41.0	52.1
	III	26	11.7	45.5	0.0	69.0	23.6	7.4	15.4	6.2
Август	I	26	1.1	21.2	7.8	1.1	24.9	10.7	3.5	36.1
	II	23	41.1	13.2	24.6	11.6	96.8	8.2	11.8	12.2
	III	29	35.1	56.1	32.0	5.2	30.3	57.9	4.6	0.0
Сентябрь	I	23	18.9	82.7	20.8	75.8	26.6	28.2	0.4	1.7
	II	22	11.2	41.3	3.5	0.3	14.0	11.7	21.7	17.0
	III	20	16.8	65.1	12.8	9.2	20.9	0.3	54.0	13.6
Октябрь	I	20	44.8	5.2	1.5	11.9	43.9	29.6	29.1	35.8
	II	18	18.3	7.0	24.4	1.5	1.1	20.6	0.0	8.8
	III	22	74.8	21.7	7.0	8.8	11.5	39.3	24.7	14.3
Ноябрь	I	19	41.9	27.3	18.6	4.4	48.9	4.1	9.7	26.1
	II	18	3.3	6.6	0.3	19.5	32.4	38.2	1.1	2.8
	III	22	29.3	33.4	0.0	12.7	13.5	4.0	5.2	6.8
Декабрь	I	18	24.3	26.3	6.8	12.0	21.8	27.6	17.4	6.3
	II	20	0.5	11.0	32.3	21.2	5.6	27.1	15.2	9.3
	III	17	21.8	16.5	16.6	22.1	15.2	19.3	15.9	15.1