

## Характер роста лесных культур сосны обыкновенной под воздействием пара-аминобензойной кислоты

В. П. ИВАНОВ<sup>1</sup>, С. И. МАРЧЕНКО<sup>1</sup>, Д. И. НАРТОВ<sup>1</sup>, Ю. В. ИВАНОВ<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Брянская государственная инженерно-технологическая академия  
241037, Брянск, просп. Станке Димитрова, 3

<sup>2</sup> Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН  
127276, Москва, ул. Ботаническая, 35  
E-mail: ivanovinfo@mail.ru

Статья поступила 24.09.2013

Принята к печати 25.02.2014

### АННОТАЦИЯ

В работе обобщены данные 27 лет наблюдений за характером роста лесных культур сосны обыкновенной, созданных после однократной обработки семян водными растворами пара-аминобензойной кислоты (ПАБК) в диапазоне концентраций 3,7–18,2 мМ. Установлен длительный стимулирующий эффект ПАБК на рост лесных культур в высоту и по диаметру. Показано увеличение очищаемости стволов деревьев от сучьев в опытных вариантах к возрасту 27 лет в среднем на 18 %. Анализируются и обсуждаются возможные механизмы физиологического действия ПАБК в течение длительного периода.

**Ключевые слова:** *Pinus sylvestris*, семена, стимулирующий эффект, ускоренный рост, характер ветвления.

Снижение устойчивости природных экосистем в условиях возрастающих техногенных воздействий приводит к ослаблению продуктивности фитоценозов, а иногда к их гибели [Palowski, 2000; Kozlowski, Pallardy, 2002; Иванов и др., 2012, 2013]. В связи с этим особую актуальность приобретает вопрос применения в практике растениеводства универсальных стресс-протекторных соединений для повышения устойчивости растений. Одним из них является пара-аминобензойная кислота (ПАБК), полимодификационная активность которой открыта И. А. Рапопортом еще в 1938 г. [Рапопорт, 1989].

ПАБК (витамин группы В (В<sub>10</sub>)) – циклическая аминокислота, предшественник в синтезе фолиевой кислоты [Акберова, 2002]. Синтез ПАБК в организме является лимитирующим для всего фолатного метаболического пути, любые нарушения которого приводят к остановке клеточных делений и гибели клеток [Samara et al., 2012]. На рубеже 1970–1980-х гг. XX в. была выявлена антимуtagenная активность ПАБК [Рапопорт и др., 1979; Васильева и др., 1979; Иванов, 1996] и ее способность подавлять ошибки репарации ДНК, индуцированные воздействием ионизирующего излучения, УФ-облучения и окис-

лительного стресса [Васильева и др., 1979; Vasilieva, 2001; Шарова и др., 2007]. Показано восстановление активности ДНКаз и РНКаз при действии ПАБК, частично инактивируемых в результате долгосрочного хранения семян, теплового, ультрафиолетового и рентгеновского воздействий [Акберова, 2002; Camara et al., 2012]. Все это позволяет считать ПАБК адаптогеном и универсальным фенотипическим активатором роста растений [Рапопорт, 1989].

ПАБК оказывает стимулирующий эффект на прорастание семян различных видов растений [Иванов, 1988; Белецкий, 1993; Эйгес и др., 2012; Алиев, Сиволапов, 2013; Bekusarova et al., 2013], физиологический механизм которого связан с активизацией гидролитических ферментов, учащением дыхания, ускорением синтеза белков и нуклеиновых кислот [Самошкин и др., 1990; Белецкий, 1993; Quinlivan et al., 2003]. Под влиянием ПАБК отмечено устранение дифференциации в способности семян к прорастанию, обусловленной как внутренними генетическими, так и внешними факторами [Иванов, 1996; Акберова, 2002].

Масштабные полевые испытания ПАБК в целях повышения устойчивости и урожайности сельскохозяйственных культур подтвердили перспективность ее использования для снижения неблагоприятного влияния почвенной и атмосферной засухи, увеличения уровней холодо- и солеустойчивости растений [Белецкий, 1993; Эйгес и др., 2012; Bekusarova et al., 2013].

Получены данные о вовлеченности ПАБК в синтез коферментов Q (группы коферментов – бензохинонов) через синтез 3-гексапренил-4-аминобензойной кислоты и усилении тем самым ростовых процессов во всем организме [Marbois et al., 2010].

В последние годы значительно возрос научный интерес к использованию ПАБК для индукции приобретенной системной устойчивости сельскохозяйственных культур к воздействию фитопатогенов. Ее применение наиболее предпочтительно ввиду высокой экономической эффективности и безопасности для окружающей среды. Даже в концентрации 1 мМ ПАБК приводит к развитию приобретенной системной устойчивости растений стручкового перца (*Capsicum annuum* L.) к

бактерии *Xanthomonas axonopodis* pv. *vesicatoria* и к вирусу мозаики огурца. Увеличение урожая плодов на этом фоне свидетельствует об отсутствии конкурентных отношений между индуцируемыми механизмами адаптации и естественным протеканием онтогенеза [Song et al., 2013].

Особым направлением работ, инициированных в 80-е гг. XX в., явилось исследование возможности использования ПАБК в лесохозяйственной практике для ускорения роста посадочного материала и повышения его устойчивости к неблагоприятным факторам среды. Применение ПАБК позволяло не учитывать особенности экологических условий при выращивании сеянцев хвойных видов растений [Иванов, 1988, 1996]. Однако ввиду длительности онтогенеза древесных растений, исследования последствий воздействия ПАБК на них должны охватывать более широкий временной диапазон по сравнению с сельскохозяйственными растениями.

Цель настоящей работы – анализ и обобщение данных многолетних наблюдений (27 лет) за ростом и развитием лесных культур сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), созданных однолетними сеянцами после однократной обработки семян водными растворами ПАБК в широком диапазоне концентраций.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В эксперименте использовали семена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) урожая 1982 г., собранные в средневозрастных сосновых насаждениях нормальной селекционной категории в типах леса сосняк-брусничник и сосняк-черничник, типичных для произрастания сосны в условиях Брянской обл. Непосредственно перед посевом семена обрабатывали водными растворами пара-аминобензойной кислоты (ПАБК) в концентрациях 0,05 % (3,7 мМ), 0,10 (7,3 мМ), 0,15 (10,9 мМ), 0,20 (14,6 мМ) и 0,25 % (18,2 мМ) в течение 12 ч. Семена контрольной группы замачивали в воде в течение 12 ч. Растворы ПАБК готовили непосредственно перед обработкой на водопроводной воде, рН 6,5–7,0;  $t = 20–22$  °С. Экспозиция 12 ч выбрана на основании экспериментов Е. Н. Самошкина [1980], в кото-

рых установлено оптимальное время проникновения растворов через семенную кожуру.

Семена после обработки высевали в лесном питомнике Учебно-опытного лесхоза Брянского технологического института (ныне Брянская государственная инженерно-технологическая академия). Весной следующего 1984 г. однолетними сеянцами создавались лесные культуры сосны на территории дендрария Учебно-опытного лесхоза. Начальная плотность посадки составляла 4,12 тыс. шт./га. В возрасте лесных культур 27 лет – от 1,4 до 1,9 тыс. шт./га – в среднем  $1,62 \pm 0,09$  тыс. шт./га.

Почвы на участке произрастания лесных культур средне- и слабоподзолистые, часто с железистым иллювиальным горизонтом, песчаные, на флювиогляциальных песках. Мощность гумусово-аккумулятивных горизонтов заметно варьирует – от слабой степени дерновости до сильной.

Группы однолетних сеянцев, оставленных на выращивание в лесном питомнике, по окончании вегетационного периода 1984 г. выкапывали и после промывки корневой системы измеряли в лабораторных условиях. С помощью линейки с точностью до 0,5 мм измеряли высоту сеянцев и длину главного корня, для измерения диаметра корневой шейки с точностью до 0,1 мм использовали измерительную лупу ЛИ-3-10.

В полевых условиях в созданных лесных культурах сосны ежегодно (до 13-летнего возраста) измеряли высоту мерной лентой с точностью до 0,5 см, и до 10-летнего возраста диаметр корневой шейки с точностью до 0,1 мм штангенциркулем. С 11 до 13 лет диаметр ствола измеряли на высоте 1,3 м мерной вилкой с точностью до 0,5 см.

В 2010 г. (возраст лесных культур – 27 лет), помимо указанных параметров измеряли расстояние по стволу от корневой шейки до первого мертвого сучка и расстояние от корневой шейки до первой живой ветви с точностью до 0,5 см.

Количество измеренных растений в вариантах составляло 40–55 шт.

Статистическую обработку результатов выполняли с использованием программ *Tanagra 1.4.44* и *Microsoft Excel 2003*. Из каждой выборки исключали значения парамет-

ров, выходящие за рамки  $\pm 3\sigma$ . На графиках представлены средние арифметические величины. Аппроксимирующие кривые (тренды) на графиках построены по полиномиальным функциям второго порядка. Для оценки существенности различий средних величин применяли *t*-критерий Стьюдента.

Корреляционный анализ проводили на основании всех имеющихся экспериментальных данных, за исключением отклоняющихся. Оценку коэффициентов корреляции проводили в соответствии со шкалой Чеддока.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ параметров развития однолетних сеянцев сосны обыкновенной свидетельствует о различиях в росте органов в зависимости от испытанных концентраций ПАБК. Максимальный рост сеянцев в высоту (на 19,3 % выше контроля,  $p < 0,001$ ) отмечался после обработки 3,7 мМ ПАБК. С увеличением концентрации ПАБК рост сеянцев в высоту плавно снижался, достигая минимума при 18,2 мМ (табл. 1).

При всех испытанных концентрациях ПАБК у однолетних сеянцев регистрировалось значительное увеличение длины главного корня. В отличие от надземной части, максимальная длина корня отмечена после воздействия ПАБК в концентрациях 7,3 мМ (на 19,7 %,  $p < 0,001$ ) и 18,2 мМ (на 30,5 %,  $p < 0,001$ ). Минимальное увеличение длины корня по сравнению с контролем отмечалось после воздействия 14,6 мМ ПАБК (на 6,9 %,  $p > 0,05$ ), (табл. 1). Рост однолетних сеянцев по диаметру снижался до 8 % по сравнению с контролем, в диапазоне концентраций 3,7–10,9 мМ ПАБК, однако в вариантах обработки 14,6 и 18,2 мМ увеличивался на 6–7 % ( $p > 0,05$ ) (см. табл. 1).

Таким образом, у однолетних сеянцев сосны в целом прослеживалась положительная реакция на воздействие ПАБК. При этом препарат в минимальных концентрациях (3,7 и 7,3 мМ) в большей степени индуцировал работу апикальных меристем сеянцев, о чем свидетельствовал ускоренный рост в высоту и удлинение главного корня с одновременным торможением роста по диаметру. При максимальных концентрациях ПАБК (14,6 и

Параметры развития однолетних сеянцев сосны обыкновенной

Концентрация ПАБК, % (мМ)	$M_x \pm m_{Mx}$	$C_x$ , %	$P_x$ , %	% к контролю
Высота, см				
Контроль	3,98 ± 0,10	18,53	2,62	100,0
0,05 (3,7)	4,75 ± 0,13	21,03	2,84	119,3
0,10 (7,3)	4,37 ± 0,19	30,52	4,23	109,8
0,15 (10,9)	4,21 ± 0,13	22,11	3,04	105,8
0,20 (14,6)	4,09 ± 0,12	18,37	2,91	102,8
0,25 (18,2)	4,02 ± 0,19	30,25	4,78	101,0
Диаметр корневой шейки, мм				
Контроль	1,00 ± 0,02	15,12	2,18	100,0
0,05 (3,7)	0,98 ± 0,03	26,38	3,49	98,0
0,10 (7,3)	0,94 ± 0,04	29,38	4,07	94,0
0,15 (10,9)	0,92 ± 0,03	20,17	2,74	92,0
0,20 (14,6)	1,06 ± 0,04	21,56	3,41	106,0
0,25 (18,2)	1,07 ± 0,03	18,60	2,94	107,0
Длина главного корня, см				
Контроль	10,60 ± 0,48	32,19	4,55	100,0
0,05 (3,7)	12,28 ± 0,40	24,62	3,26	115,8
0,10 (7,3)	12,69 ± 0,37	20,94	2,90	119,7
0,15 (10,9)	12,06 ± 0,48	28,95	3,94	113,8
0,20 (14,6)	11,33 ± 0,39	21,99	3,48	106,9
0,25 (18,2)	13,83 ± 0,62	28,28	4,47	130,5

18,2 мМ), напротив, отмечался более выраженный рост сеянцев по диаметру и торможение деятельности апикальной меристемы побега.

По сравнению с однолетними сеянцами, в лесных культурах сосны трехлетнего возраста (абсолютный возраст) различия высот между вариантами опыта и контролем были более выражены. В варианте обработки 3,7 мМ ПАБК превышение высоты над контролем сохранялось, как и у однолетних сеянцев, на уровне 19,3 % ( $p < 0,01$ ). В то же время максимальный рост (на 31,6 %) отмечался в варианте обработки 10,9 мМ ПАБК. Корреляционный анализ значений высот лесных культур трехлетнего возраста выявил наличие слабой ( $r = 0,15$ ,  $p < 0,01$ ) связи с испытанными концентрациями ПАБК.

По характеру изменений диаметров корневой шейки трехлетние лесные культуры сосны кардинально отличались от однолетних сеянцев. В диапазоне концентраций 3,7–

10,9 мМ ПАБК диаметры корневой шейки превышали контрольные значения на 19,4–41,8 % ( $p < 0,001$ ), в то время как у однолетних сеянцев они были минимальны. При концентрациях 14,6 и 18,2 мМ ПАБК рост по диаметру у корневой шейки замедлился, однако он превышал ( $p < 0,05$ ) контрольные значения на 5,9 и 21,6 % соответственно. Какой-либо связи изменений диаметра корневой шейки с испытанными концентрациями ПАБК не выявлено ( $r = 0,06$ ,  $p > 0,05$ ).

Сравнение морфометрических параметров однолетних сеянцев и трехлетних лесных культур свидетельствует о значительном увеличении приростов по диаметру в вариантах обработки 3,7–10,9 мМ ПАБК.

В течение последующих десяти лет рост лесных культур в высоту во всех вариантах опыта с обработкой ПАБК в целом соответствовал тенденции, характерной для трехлетних лесных культур, с максимальными различиями между контрольным вариантом и

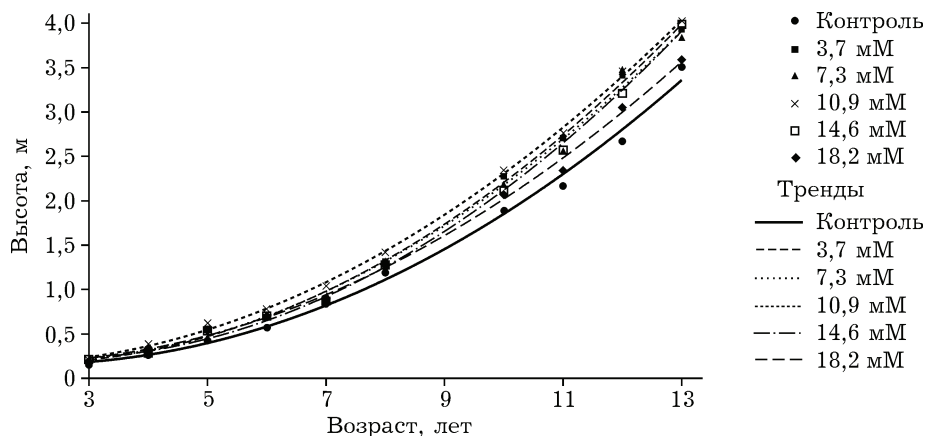


Рис. 1. Рост лесных культур сосны обыкновенной в высоту под воздействием ПАБК

обработкой 10,9 мМ ПАБК (рис. 1). Сравнение высот лесных культур опытных вариантов в пределах каждого изучаемого года свидетельствует о существенном ( $p < 0,05-0,001$ ) их превышении над высотой контрольной группы растений. В среднем по концентрациям ПАБК эти различия составляли: в возрасте 4 года – 27,7 %, 5 лет – 31,9 %, 6 – 26,9, 7 – 9,8, 8 – 8,8, 10 – 16,2, 11 – 19,3, 12 – 19,2, 13 лет – 10,4 %. Наибольшие различия высот регистрировались у четырех- и пятилетних лесных культур и составляли (при  $p < 0,001$ ) в варианте обработки 10,9 мМ ПАБК 42,9 и 47,7 % соответственно. Минимальные превышения высот над контрольной группой растений в эти годы являлись характерными для максимальных концентраций ПАБК: 14,6 мМ (на 17,1 %,  $p < 0,05$ ) и 18,2 мМ (на 26,5 %,  $p < 0,001$ ).

До шестилетнего возраста прослеживалась достоверная ( $p < 0,05$ ) слабая корреляция высоты лесных культур с испытанными концентрациями ПАБК: 4 года –  $r = 0,13$ ; 5 лет –  $r = 0,12$ ; 6 лет –  $r = 0,13$ . В последующие годы какой-либо достоверной корреляции высот лесных культур с испытанными концентрациями ПАБК не зарегистрировано. Следует отметить, что до возраста 13 лет максимальные различия высот лесных культур опытных вариантов с контрольной группой характерны для варианта обработки 10,9 мМ ПАБК, а минимальные – для вариантов 14,6 и 18,2 мМ ПАБК.

В характере роста лесных культур по диаметру корневой шейки за анализируемый десятилетний период в целом прослеживалось положительное влияние обработки ПАБК. Однако в отличие от роста по высоте эти изменения не столь выражены (рис. 2). Например, диаметры корневой шейки у лесных культур четырехлетнего возраста в вариантах 3,7 и 14,6 мМ ПАБК оказались ниже контрольных в среднем на 10 % ( $p > 0,05$ ). Через год, в возрасте пяти лет, превышение диаметров корневой шейки растений опытных вариантов над контрольной группой составило в среднем по концентрациям 25,1 % ( $p < 0,05-0,001$ ). В то же время корреляционным анализом не выявлено значимой связи изменений диаметров корневой шейки с испытанными концентрациями ПАБК ( $p > 0,05$ ).

Как и при анализе роста в высоту лесных культур, максимальный рост по диаметру корневой шейки характерен для варианта обработки 10,9 мМ ПАБК (см. рис. 2). При этом наибольшие различия с контрольной группой сеянцев отмечены у лесных культур возраста пяти лет (на 43,4 %,  $p < 0,001$ ), а минимальные (13,0 %,  $p > 0,05$ ) – в возрасте десяти лет.

Анализ роста по диаметру на высоте 1,3 м (рис. 3) свидетельствует о сохранении положительного влияния ПАБК на рост лесных культур до возраста 13 лет. Измерения, проведенные через 14 лет (возраст лесных культур 27 лет), показывают снижение прирос-

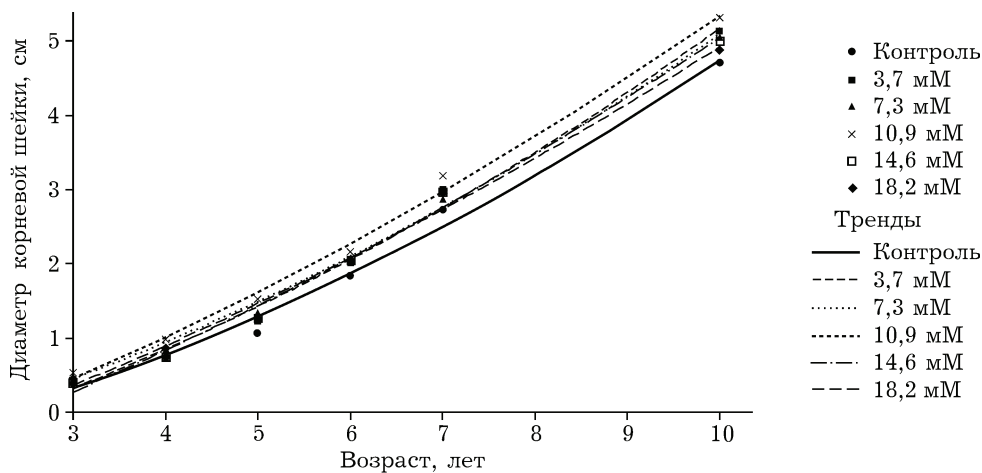


Рис. 2. Рост лесных культур сосны обыкновенной по диаметру у корневой шейки под воздействием ПАБК

тов по диаметру во всех вариантах опыта, по сравнению с контролем, при этом отставание в росте составило в среднем по концентрациям ПАБК 16,4 % ( $p < 0,05$ ). В меньшей степени оно отмечалось в варианте обработки 3,7 мМ ПАБК (13,7 %,  $p < 0,05$ ), в большей – в варианте 7,3 мМ ПАБК (21,6 %,  $p < 0,01$ ).

В возрасте 27 лет высоты лесных культур опытных вариантов практически не отличались от контрольной группы растений (табл. 2), т. е. стимулирующий эффект воздействия ПАБК на рост в высоту элиминировался.

Анализ характера ветвления по стволу деревьев выявил определенные особенности воздействия ПАБК. В частности, расстояния

от корневой шейки до первого мертвого сучка у деревьев опытных вариантов оказались значительно меньше (в среднем по концентрациям на 40,5 %,  $p < 0,001$ ) по сравнению с контрольными растениями. Корреляционный анализ свидетельствует о наличии слабой отрицательной связи ( $r = -0,29$ ,  $p < 0,01$ ) данного параметра с испытанными концентрациями ПАБК. В то же время во всех опытных вариантах расстояние от корневой шейки до первой живой ветви значительно больше (в среднем на 17,8 %,  $p < 0,001$ ) по сравнению с контролем ( $r = 0,29$ ,  $p < 0,001$ ) (см. табл. 2).

Увеличение всхожести семян сосны обыкновенной под воздействием ПАБК в испытанных концентрациях, описанное ранее [Ива-

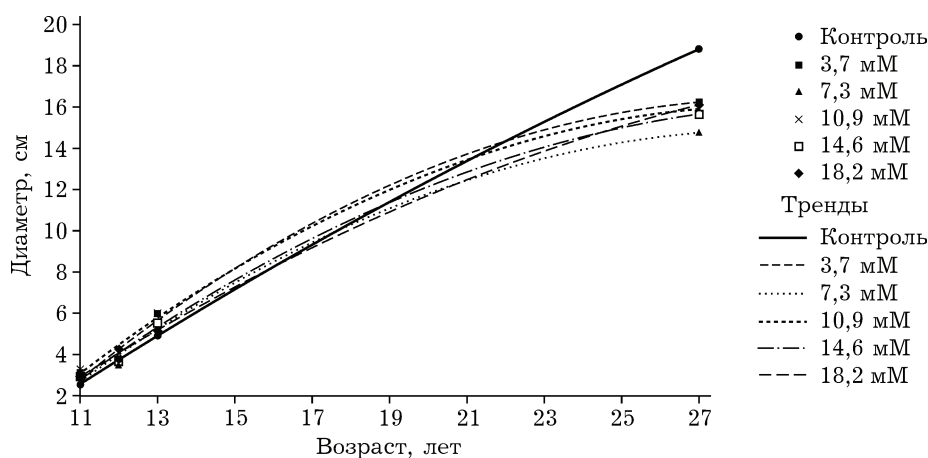


Рис. 3. Рост лесных культур сосны обыкновенной по диаметру на высоте 1,3 м под воздействием ПАБК

Биометрические показатели 27-летних лесных культур сосны обыкновенной

Концентрация ПАБК, % (мМ)	$M_x \pm m_{Mx}$	$C_x, \%$	$P_x, \%$	% к контролю
Высота, м				
Контроль	14,30 ± 0,37	12,63	2,58	100,0
0,05 (3,7)	15,02 ± 0,26	9,02	1,74	105,0
0,10 (7,3)	14,59 ± 0,24	9,39	1,66	102,0
0,15 (10,9)	14,38 ± 0,33	11,34	2,27	100,6
0,20 (14,6)	14,30 ± 0,29	10,55	2,03	100,0
0,25 (18,2)	14,42 ± 0,38	15,56	2,67	100,8
Расстояние от корневой шейки до первого мертвого сучка, м				
Контроль	1,24 ± 0,11	41,43	8,46	100,0
0,05 (3,7)	0,79 ± 0,09	58,14	11,19	63,7
0,10 (7,3)	0,73 ± 0,07	51,92	9,18	58,9
0,15 (10,9)	0,69 ± 0,10	69,35	13,87	55,6
0,20 (14,6)	0,61 ± 0,05	42,84	8,25	49,2
0,25 (18,2)	0,87 ± 0,07	49,16	8,43	70,2
Расстояние от корневой шейки до первой живой ветви, м				
Контроль	7,85 ± 0,25	15,40	3,21	100,0
0,05 (3,7)	9,23 ± 0,15	8,14	1,60	117,6
0,10 (7,3)	9,19 ± 0,25	15,19	2,69	117,1
0,15 (10,9)	9,23 ± 0,19	10,35	2,11	117,6
0,20 (14,6)	9,11 ± 0,20	11,42	2,20	116,1
0,25 (18,2)	9,45 ± 0,19	11,31	1,97	120,4

нов, 1988], нашло подтверждение в экспериментах с семенами различных видов растений [Эйгес и др., 2012; Алиев, Сиволапов, 2013; Bekusarova et al., 2013]. Физиологические механизмы, лежащие в основе данного явления, к настоящему времени выявлены и подробно описаны [Camara et al., 2012; Song et al., 2013].

Высказанное рядом исследователей [Рапорт, 1989; Иванов, Демченко, 1993; Белецкий, 1993] предположение о сохранении стимулирующего воздействия ПАБК на рост и развитие растений даже после однократной обработки семян ее водными растворами нашло подтверждение в многочисленных экспериментах с сельскохозяйственными растениями [Эйгес и др., 2012; Bekusarova et al., 2013]. Однако механизмы физиологического действия ПАБК, обуславливающие стимуляцию роста и повышение устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям до сих

пор оставались неясными. Несмотря на то, что результаты исследований *in vitro* и *in vivo* свидетельствуют о восстановлении при действии ПАБК уровня продуктов перекисного окисления липидов мембран и активности антиоксидантных систем [Акберова, 2002], наблюдаемые эффекты обусловлены исключительно косвенными причинами, так как ПАБК не является акцептором свободных радикалов [Васильева и др., 2000]. Только благодаря открытию в 2003 г. в растительных клетках высокопроизводительной системы перевода, экзогенно внесенной ПАБК в ее  $\beta$ -D-глюкопиранозильный эфир [Quinlivan et al., 2003], появилась возможность объяснить феномен длительного воздействия ПАБК даже при однократной обработке семян ее водными растворами.

Показано, что наибольшая часть эндогенной ПАБК в клетках растений присутствует в виде этерифицированной формы, а актив-

ность глюкозилтрансфераз и эстеразы, осуществляющих этерификацию ПАБК, обнаруживается преимущественно (если не исключительно) в цитозоле [Quinlivan et al., 2003]. Следовательно, даже при однократной обработке семян водными растворами ПАБК, в клетках формируется сверхвысокий пул ее легковосстановимой этерифицированной формы, в которой обеспечивается длительное хранение в цитозоле и исключаются спонтанные проникновения в другие органеллы клетки.

Таким образом, эффекты воздействия ПАБК на рост и развитие растений обусловлены сложным каскадом биохимических реакций, протекающих как при непосредственном участии ПАБК, так и косвенно с нею связанных.

Представленные данные четко свидетельствуют о наличии двух принципиально разных механизмов стимуляции роста лесных культур сосны обыкновенной. Если в первый год выращивания сеянцев положительный эффект воздействия препарата на семена сохранялся за счет значительного увеличения пула ПАБК в клетках (после обработки семян) и непосредственного ее участия в биохимических процессах, то в последующие годы – только за счет более интенсивного развития сеянцев в первый год жизни.

Отмеченное ускоренное развитие однолетних сеянцев сосны обыкновенной, обусловленное воздействием ПАБК на семена, выражалось в значительном увеличении вегетативной массы и ранней смене фенологических фаз растений. Вследствие этого, по окончании первого вегетационного периода растения опытных вариантов оказались более приспособленными к зимнему периоду по сравнению с контрольной группой [Иванов, Демченко, 1993].

Интенсификация роста сеянцев различных видов древесных растений при использовании ПАБК отмечалась и другими авторами. В частности, воздействие 1,3 мМ ПАБК приводило к увеличению всхожести семян сосны обыкновенной на 11 % и сохранности двухлетних сеянцев на 15 %. При этом прирост двухлетних сеянцев в высоту превышал контрольные значения на 20 %, а масса корневой системы – на 210 % [Алиев, Сиволапов,

2013]. В работе Н.С. Эйгес с соавт. [2012] сообщается об ускоренном развитии сеянцев хвойных видов растений, по сравнению с соответствующими контрольными группами и снижении повреждаемости фитопатогенами при воздействии ПАБК в концентрациях 0,73–3,7 мМ.

Характер роста лесных культур сосны обыкновенной, созданных из однолетних сеянцев, четко свидетельствует о сохранении выраженного стимулирующего эффекта ПАБК. По ряду биометрических показателей развитие сеянцев и лесных культур сосны в возрасте трех лет, обусловленное воздействием ПАБК, существенно превосходило эффект от малых доз супермутагенов [Иванов, 1996]. Тем не менее интенсивный рост лесных культур, сохранившийся до возраста 13 лет, не мог быть обусловлен непосредственным воздействием ПАБК. Поддержание стимулирующего эффекта, вероятно, определялось лучшей приживаемостью сеянцев опытных вариантов при создании лесных культур, что еще раз указывает на адаптационные свойства ПАБК.

Биометрические исследования, проведенные в лесных культурах в возрасте 27 лет, свидетельствуют об элиминации стимулирующего эффекта ПАБК, так как прирост в высоту практически неотличим от контрольной группы растений, а прирост по диаметру снижен на 16 %. В то же время явным эффектом, опосредованным воздействием ПАБК, являлась лучшая очищаемость стволов от сучьев. Практически вдвое меньшие расстояния от корневой шейки до первого мертвого сучья у деревьев опытных вариантов свидетельствуют о более раннем начале ветвления по стволу. Таким образом, после воздействия ПАБК увеличивалась площадь поверхности ассимилирующих органов, что сопровождалось ускорением ростовых процессов. Хорошо развитая крона при достаточном освещении усиливала развитие корневой системы, проводящих сосудов ствола и прирост ветвей. По-видимому, с возрастом в этих условиях хвоя нижних ветвей образовывала меньше ассимилятов и расходовала больше энергии на дыхание. В связи с этим отмирание нижних ветвей происходило раньше, а очищаемость от сучьев усиливалась.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние наблюдения за характером роста лесных культур сосны обыкновенной, созданных однолетними сеянцами, выращенных из семян, однократно обработанных водными растворами (3,7–18,2 мМ) ПАБК, свидетельствуют о перспективности использования препарата в лесохозяйственной практике. Увеличение всхожести и энергии прорастания семян сосны обыкновенной позволяет рекомендовать снижение норм высева, а интенсивный рост сеянцев за первые годы жизни позволяет минимизировать количество агротехнических уходов в лесном питомнике, снижая тем самым себестоимость посадочного материала.

Стимулирующее воздействие на рост и развитие сеянцев, опосредованное воздействием ПАБК, улучшает приживаемость создаваемых лесных культур и их устойчивость к неблагоприятным факторам абиотического и биотического происхождения. За счет этого лесные культуры опытных вариантов по сравнению с контролем сохраняют приоритет в росте по высоте и диаметру более 10 лет. Последствие ПАБК сохраняется и в лесных культурах старшего возраста (27 лет), у которых, несмотря на потерю прироста по диаметру, отмечается улучшение очищаемости стволов от сучьев, т. е. формирование древесины более высокого качества.

Несмотря на выявленные положительные эффекты воздействия ПАБК на рост и развитие лесных культур сосны обыкновенной, требуются многочисленные всесторонние исследования механизмов ее физиологического действия на растительный организм. Кроме того, для широкого использования ПАБК в лесных питомниках необходимы дополнительные исследования особенностей реакции растений в различных природно-климатических и почвенных условиях.

## ЛИТЕРАТУРА

- Акберова С. И. Новые биологические свойства *para*-аминобензойной кислоты // Изв. АН. Сер. биол. 2002. № 4. С. 477–481 [Akberova S. I. New Biological Properties of *p*-Aminobenzoic Acid // Biol. Bul. 2002. Vol. 29, N 4. P. 390–393].
- Алиев Э. В., Сиволапов А. И. Влияние предпосевной обработки семян на всхожесть и рост сеянцев сосны обыкновенной ростовыми веществами // Совр. проблемы науки и образования. 2013. № 4. С. 369–369.
- Белецкий Ю. Д. *Para*-аминобензойная кислота – новое биологически активное соединение. Ростов н/Д.: Изд-во Рост. ун-та, 1993. 64 с.
- Васильева С. В., Давниченко Л. С., Луцкова Е. А. Репарационный эффект генетически активного природного соединения *para*-аминобензойной кислоты в опыте с *N*-нитрозометилмочевинной // Докл. АН СССР. 1979. Т. 247, № 1. С. 226–230.
- Васильева С. В., Махова Е. В., Мошковская Е. Ю., Жижина Г. П. Роль *para*-аминобензойной кислоты в защите ДНК от оксидантов // Докл. АН. 2000. Т. 375, № 3. С. 418–420. [Vasil'eva S. V., Makhova E. V., Moshkovskaya E. Yu., Zhizhina G. P. The Role of *p*-Aminobenzoic Acid in DNA Protection against Oxidants // Dokl. Biol. Sci. 2000. Vol. 375. P. 624–626].
- Иванов В. П. Длительный характер активации роста сосны, вызванной ПАБК // Новые сорта, созданные методом химического мутагенеза: сб. ст. / отв. ред. И.А. Рапопорт; ин-т хим. физики. М.: Наука, 1988. С. 196–199.
- Иванов В. П. Изменчивость сосны обыкновенной под влиянием генетически активных факторов: дис. ... д-ра биол. наук. Брянск, 1996. 276 с.
- Иванов В. П., Марченко С. И., Глазун И. Н., Нартов Д. И., Иванов Ю. В. Использование показателей развития женской генеративной сферы сосны обыкновенной в экологическом мониторинге // Экология и промышленность России. 2012. № 8. С. 56–59.
- Иванов В. П., Марченко С. И., Глазун И. Н., Паничева Д. М., Иванов Ю. В. Формирование женских шишек и семян *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в зоне воздействия выбросов цементного производства (Брянская обл.) // Раст. ресурсы. 2013. № 4. С. 547–557.
- Иванов В. П., Демченко С. И. Усиление ростовых процессов сеянцев сосны обыкновенной после воздействия ПАБК // Химический мутагенез и задачи сельскохозяйственного производства. М., 1993. С. 206–210.
- Рапопорт И. А. Действие ПАБК в связи с генетической структурой // Химические мутагены и *para*-аминобензойная кислота в повышении урожайности сельскохозяйственных растений: сб. ст. / ред. И. А. Рапопорт; АН СССР, Ин-т хим. физики. М., Наука, 1989. С. 3–37.
- Рапопорт И. А., Васильева С. В., Давниченко Л. С. Роль *para*-аминобензойной кислоты в репарации повреждений, индуцированных УФ-облучением и гамма-лучами // Докл. АН СССР. 1979. Т. 247, № 1. С. 231–235.
- Самошкин Е. Н. Воздействие химических мутагенов на древесные растения. Лесн. пром-сть, 1980. 88 с.
- Самошкин Е. Н., Иванов В. П., Крючкова, Л. А. *Para*-аминобензойная кислота – новый биостимулятор роста сеянцев и саженцев сосны // Лесн. журн. 1990. № 4. С. 25–28.
- Шарова Н. П., Строева О. Г., Ерохов П. А., Дмитриева С. Б., Усова Т. А. Изменение активности протеасом *in vivo* под влиянием окислительного стресса и *n*-аминобензойной кислоты у зародышей выюна // ДАН. 2007. Т. 415, № 4. С. 562–565 [Sharova N. P., Stroeve O. G., Erokhov P. A., Dmitrieva S. B., Usova T. A. Changes in the Activity of Proteasomes *in*

- vivo* Induced by Oxidative Stress or Para-aminobenzoic Acid in Loach Embryos // Dokl. Biochem. and Biophys. 2007. Vol. 1, N 1. P. 197–199].
- Эйгес Н. С., Волченко Г. А., Волченко С. Г., Вайсфельд Л. И., Козлов В. С. Донец Н. В. Некоторые аспекты ненаследственной изменчивости, индуцированной на сельскохозяйственных культурах с помощью антиоксиданта *para*-аминобензойной кислоты // Автохтонні та інтродуковані рослини. 2012. № 8. С. 71–78.
- Bekusarova S. A., Bome N. A. Weisfeld L. I., Tzomatova F. T., Luschenko G. V. On the Effects of PABA on Germination, in Progress in Organic and Physical Chemistry: Structures and Mechanisms / eds G. E. Zaikov, A. N. Goloshchapov, A. V. Lobanov. Toronto: Apple Acad. Press, 2013. P. 253–260.
- Camara D., Bisanz C., Barette C., Van Daele J., Human E., Barnard B., Van Der Straeten D., Stove C. P., Lambert W. E., Douce R., Marechal E., Birkholts L. M., Cesbron-Delauw M.-F., Dumas R., Rebeille F. Inhibition of *p*-Aminobenzoate and Folate Syntheses in Plants and Apicomplexan Parasites by Natural Product Rubreserine // J. Biol. Chem. 2012. Vol. 287, N 26. P. 22 367–22 376.
- Kozlowski T. T., Pallardy S. G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses // Bot. Rev. 2002. Vol. 68, N 2. P. 270–334.
- Marbois B., Xie L. X., Choi S., Hirano K., Hyman K., Clarke C. F. *para*-Aminobenzoic Acid is a Precursor in Coenzyme Q<sub>6</sub> Biosynthesis in *Saccharomyces cerevisiae* // J. Biol. Chem. 2010. Vol. 285, N 36. P. 27 827–27 838.
- Palowski B. Seed yield from polluted stands of *Pinus sylvestris* L. // New Forests. 2000. Vol. 20, N1. P. 15–22.
- Quinlivan E. P., Roje S., Basset G., Shachar-Hill Y., Gregory III J. F., Hanson A. D. The Folate Precursor *p*-Aminobenzoate is Reversibly Converted to its Glucose Ester in the Plant Cytosol // J. Biol. Chem. 2003. Vol. 278, N 23. P. 20 731–20 737.
- Song G. C., Choi H. K., Ryu C.-M. The folate precursor *para*-aminobenzoic acid elicits induced resistance against *Cucumber mosaic virus* and *Xanthomonas axonopodis* // Ann. Bot. 2013. Vol. 111, N 5. P. 925–934.
- Vasilieva S. *Para*-aminobenzoic acid inhibits a set of SOS functions in *Escherichia coli* K12 // Mutation Research – Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis. 2001. Vol. 496, N 1-2. P. 89–95.

## Growth Status of Scots Pine Artificial Stands Under the Influence of *para*-Aminobenzoic Acid

V. P. IVANOV<sup>1</sup>, S. I. MARCHENKO<sup>1</sup>, D. I. NARTOV<sup>1</sup>, Yu. V. IVANOV<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Bryansk State Technological Academy of Engineering  
241037, Bryansk, Stanke Dimitrova ave., 3*

<sup>2</sup> *K. A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS  
127276, Moscow, Botanicheskaya str., 35  
E-mail: ivanovinfo@mail.ru*

The article summarizes 27 years of observations on the growth status of Scots pine artificial stands, established after single seed treatment with *para*-aminobenzoic acid (concentration range: 3.7–18.2 mM). Long-term stimulating effect of PABA on artificial stands' height growth (up to 47 %) and diameter (up to 42 %) was discovered. By the age of 27 years, self-pruning of the artificial stands increased by 18 %. The possible mechanisms of long-term PABA physiological effect are now being discussed.

**Key words:** *Pinus sylvestris*, seedlings, stimulating effect, accelerated growth, tree branchiness.