

## Эволюционные всплески в мире растений

П.Ю. Колмаков, Е.В. Антонова

Учреждение образования «Витебский государственный университет  
имени П.М. Машерова»

Консортивные комплексы рассмотрены как «непрерывный процесс» в природе, который «существует всегда» и потому стремится к более полной интеграции совершенно разных, но равноправных в отношениях друг с другом организмов. Как только протекающие в комплексах биохимические, физиологические и экологические процессы перестают быть фрагментированными, более или менее автономными, тогда происходит «эволюционный всплеск» – образование нового организма, функционально целостного во всех отношениях.

Цель работы – на примере консортивных комплексов отразить существующее функциональное динамическое равновесие в природе в эволюционном аспекте.

**Материал и методы.** Материал исследования – микоризные корневые окончания Ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. (семейство Pinaceae Lindl.). Использован описательно-сравнительный метод: аналитический эксперимент в научно-исследовательской лаборатории.

**Результаты и их обсуждение.** Функциональное динамическое равновесие в природе рассмотрено на примере трех консортивных комплексов. Стерильные элементы гимениального слоя грибного компонента выполняют не только защитную, но и выделительную функцию в корневом окончании, что благотворно влияет на улучшение условий ризосферы, привлечение почвенных микроорганизмов в консортивные взаимосвязи и расширение комплекса «дерево–гриб–микроорганизмы» для повышения устойчивости динамического равновесия в природе. Грибной компонент не может приступить к размножению без физиологической связи с растительным организмом. Эволюция грибного и растительного компонентов движется по сходным схемам развития. Гриб находится на другой эволюционной ступеньке и отличается большей экологической пластичностью. Поэтому грибной компонент быстрее, чем растительный, реагирует на изменение условий окружающей среды, тем самым подталкивая к физиологическим изменениям в растительном организме. Глубокая интеграция путей обмена растительного и грибного компонентов соответствует требованию «функционального динамического равновесия в природе».

**Заключение.** Установлена причина проникновения грибного компонента в осевой цилиндр: гарантированное поступление углеводов для обмена веществ. Дозированное проникновение грибного компонента в осевой цилиндр обусловлено необходимостью доставки ауксинов и гиббереллинов в точку роста растений. Формирование чехла происходит после того, когда грибной компонент проникает и «осваивается» в тканях корневого окончания. Чехол необходим для перехода грибного компонента к стадии телеоморфы. Рыхлый наружный слой, возможно, способствует взаимопроникновению микроорганизмов и гифальных структур грибного компонента, что помогает устойчивости «динамического равновесия» и активизации деятельности почвенной биоты. В данном случае происходит сочетание различных видов динамического равновесия: топического, экологического, функционального. Смысл образования консортивных комплексов – это расширение экологической амплитуды взаимодействующих организмов. Трансформация экологической амплитуды приводит к «адаптивному всплеску» – основной причине возникновения подобных взаимоотношений в природе.

**Ключевые слова:** консортивные комплексы, эволюционные всплески, микориза, динамическое равновесие, интеграция разных организмов, ризосфера.

## Evolution Splashes in the World of Plants

P.Yu. Kolmakov, E.V. Antonova

Educational Establishment «Vitebsk State P.M. Masherov University»

Consort complexes are considered as «a continuous process» in nature which «exists always» and thus strives for more complete integration of absolutely different but equal in regard to each other organisms. As soon as biochemical, physiological and ecological processes, which take place in complexes, stop being fragmented, more or less autonomous, «evolution splash» occurs – formation of a new organism, functionally wholesome in all aspects.

The purpose of the work is to present the existing functional dynamic balance in nature, from the point of view of the evolution aspect, on the example of consort complexes.

**Material and methods.** The research material is mycorrhiza root endings of *Picea abies* (L.) Karst. (the family of Pinaceae Lindl.). The descriptive and comparative methods of analytical experiment in a research laboratory are used.

**Findings and their discussion.** Functional dynamic balance in nature is considered on the example of three consort complexes. Sterile elements of the hymenial layer of fungal component perform not only protective but also distinguishing functions in the root ending which facilitates the improvement of the conditions of rhizosphere and attraction of soil microorganisms into consort interrelations as well as widening the complex of tree-fungus-microorganism to increase the stability of nature dynamic balance. The fungi component can't start breeding without physiological link with the plant organism. Evolution of the fungi and plant components follows the similar development schemes. The fungus is on another evolution step and possesses bigger ecological plasticity. That is why the fungus component reacts faster than the plant one to changes in the environment conditions and thus encourages physiological changes in the plant organism. Deep integration of the exchange ways of the plant and fungus components corresponds to the requirement of the «functional dynamic balance in nature».

**Conclusion.** The reason why the fungus component penetrates into the axis cylinder becomes evident. It is guaranteed carbon penetration for metabolism. The dozed penetration of the fungus component into the axis cylinder is due to the necessity of carrying auxins and gibberellins into the growth point of plants. The formation of the case takes place after the fungus component penetrates and «feels comfortable» in root endings tissues. The case is needed for the transition of the fungus component to the stage of teleomorph. The loose outer layer, probably, encourages the interpenetration of microorganisms and hyphal structures of the fungus component, which facilitates the stability of «dynamic balance» and activation of soil biota. In this case composition of different types of dynamic balance takes place: the topic, the ecological, the functional. The idea of shaping consort complexes is widening the ecological amplitude of interacting organisms. The transformation of the ecological amplitude results in an «adaptive splash», the main reason of the emergence of such interrelations in nature.

**Key words:** consort complexes, evolution splashes, mycorrhiza, dynamic balance, integration of different organisms, rhizosphere.

Актуальной задачей современной биологии является синтез эволюционной теории и учения о биосфере [1]. Ориентация на фрактальные аналогии, родственность качественно различных явлений, поиск единого во многом является сегодня магистральным направлением научного познания. Наличие в мире вертикальной и горизонтальной масштабной инвариантности, структурной и функциональной похожести качественно разнородных объектов дает возможность сведения сложного к простому в допустимых границах. Именно фрактальное устройство мира позволяет представлять онтогенез в виде логически свернутого во времени филогенеза, создавать эскизный портрет развитого организма на базе изучения всего лишь одной его клетки [2].

Функциональная дифференциация возникла с появлением живого на Земле. Она совершается там, где идет развитие, ибо связана с наибольшим совершенствованием тела для осуществления процессов жизнедеятельности. Достигается это хорошо организованным разделением труда между частями тела. Основные структуры и механизмы для выполнения жизненных растительных функций возникли у зеленых водорослей. Они унаследованы. В последующем развитии происходило лишь совершенствование действия и строения этого аппарата в разных ветвях мира растений. И дифференциация клетки организма – фотосинтетика, и начало гистологической дифференциации у многоклеточных возникли еще на водорослевом уровне развития растительной жизни на Земле, как отработаны были и многие механизмы, управляющие жизнедеятельностью растений. Появление высших сухопутных растений – показатель огромных возможностей развития, свойственных живому существу. Поэтому перестройка тела водных растений для условий жизни в чуждой, сухопутной среде – несомненное проявление наивысшего прогресса в развитии многоклеточных организмов. Полнота физиологического «разделения труда» с помощью разнообразных, сложно построенных органов является показателем прогрессивной эволюции на самом высоком уровне. Перестройка предковой группы растений – водорослей – происходила в условиях наземных, совершенно противоположных тем, где протекала жизнь растений в течение почти 3-х млрд лет [3].

Исследование фактов и механизмов коэволюции между организмами – один из путей синтеза эволюционной теории и учения о биосфере. В симбиотических отношениях с растениями для грибов определяющими являются трофические связи. Филогенетические и экологические последствия коэволюции грибов с растениями прослеживаются как в исторической ретроспективе, так и при анализе синфизиологических связей этих организмов в современных экосистемах [4].

В дальнейшем благодаря коэволюции комплексы разнородных организмов все больше будут подходить на единый организм с более совершенным строением функциональных структур в эволюционном и физиологическом плане. Главное в данных взаимоотношениях будет играть «динамическое равновесие» между партнерами на разных этапах онтогенетических изменений [5]. Различные виды динамического равновесия формируются в пределах природных зон, подзон, растительных сообществ.

ществ, консорций, но везде в основе лежат взаимодействия функциональных партнеров, находящихся в динамических и устойчивых взаимоотношениях.

Большинство современных консортивных комплексов сложно назвать функционально целостным организмом: не существует полностью единых циклов обмена веществ, хотя ключевые обменные процессы в принципе одинаковы и достаточно интегрированы друг в друга в результате «динамического равновесия»; нет единых анаморф и телеоморф; зачастую экология каждого из компонентов слишком отлична. Но едино лишь то, что экологическая амплитуда консортивных комплексов сильно расширяется и трансформируется, что приводит к «адаптивному всплеску» – основной причине возникновения подобных взаимоотношений в природе. Тому пример – наличие огромного количества видов космополитов и убиквистов.

При анализе консортивных комплексов целесообразно рассматривать данное явление как «непрерывный процесс» в природе, который «существует всегда» и потому стремится к более полной интеграции совершенно разных, но равноправных в отношениях друг с другом организмов. Как только протекающие в комплексах биохимические, физиологические и экологические процессы перестают быть фрагментированными, более или менее автономными, тогда происходит «эволюционный всплеск» – образование нового организма, функционально целостного во всех отношениях.

На заре эволюции была маленькая стела и большой объем паренхиматизированной коры в телах первых наземных растений. И вот через много лет вновь отмечается маленькая стела в импактной зоне [6], засушливых условиях [7], словно как возврат к исходному состоянию. Хотя по закону Долло о необратимости эволюции такого быть не должно. Ведь в фоновой зоне в результате сформировавшегося достигнутого динамического равновесия иные пропорции стелы и первичной коры [6]. Возможно, в результате девиации (отклонения от прежнего хода развития) и экологического запаса прошлого обнаруженная маленькая стела иллюстрирует дуалистическую реальность и отражает динамизм отношений взаимодействующих партнеров.

При освоении растениями суши при том небольшом биологическом разнообразии, вероятно, был другой «накал» взаимоотношений между организмами. Однако биоэкологическая сущность динамического равновесия не изменилась на протяжении филогенетического развития.

Видимо, маленькую стелу следует рассматривать не с позиций закона Долло, а с точки зрения динамического равновесия.

Основная задача грибных организмов с учетом их трофического статуса – это получение органического углерода с использованием биохимических путей обмена. У современных грибов короткие пути обмена, которые могли остаться в них от далеких предков, и их допустимо назвать реликтивными. В мицелии присутствует ряд ферментов, связанных с биологией высших грибов: целлюлаза, расщепляющая клетчатку древесины до дисахарида целлобиозы; целлобиаза, расщепляющая целлобиозу до глюкозы; ксиланаза, расщепляющая пентозан деревьев; ксилан – до пентозы ксилозы; манназа, расщепляющая пентозан маннан (хвойных деревьев) до маннозы, и др. [8]. Обмен веществ у грибов тесно связан с их трофическим статусом и образом существования. Все перечисленное является верным, но все-таки не самым эффективным способом получения органического углерода в природе. Нет смысла тратить усилия на деструкцию сложных углеродсодержащих соединений, когда через консортивные связи можно «подключиться» к току питательных веществ и получить образующиеся в растении сахара.

Большинство штаммов эктомикоризных грибов имеют слабые способности к росту на сложных полимерах [9], поэтому им проще получить сахара через консортивные связи, а не использовать мощный ферментативный потенциал, как это делают грибные организмы из других эколого-трофических групп.

Существуют и побочные пути обмена у грибного компонента [8], относящиеся к реакциям неполного окисления, заканчивающимся на фазе синтеза кислот трикарбонового цикла и продуктов их трансформации.  $\beta$ -индолилуксусная кислота (вещество из группы ауксинов), образующаяся в грибном компоненте, непосредственно влияет на жизнь и развитие растительного организма. Проникая в точки роста, гетероауксины активизируют деление клеток, вытягивание элементов флоремы в осевом цилиндре, тем самым стимулируют образование проводящей системы растения. Основным источником питания грибов – углеводы и азотистые вещества. Углеводы грибной компонент получает из осевого

цилиндра растительного организма. Грибы с помощью целлюлазы могут использовать как растворимые углеводы, моно- и дисахариды из осевого цилиндра, так и полисахариды клетчатки.

В консортивных взаимоотношениях интеграция путей обмена играет важную роль: получение недостающих веществ от партнера; увеличение поступления необходимых компонентов для более быстрого и качественного развития всей консорции как причины расширения своей «экологической амплитуды», как самоцели всей «системы». При всей сложившейся обстановке, каждый из компонентов консорции готов «пожертвовать» своей «функциональной свободой» ради «успешного выживания» в изменяющихся условиях окружающей среды.

Так, интеграция обмена органического углерода дает возможность растительному компоненту поддерживать тургор на должном уровне, осуществлять интенсивный клеточный рост, менять при необходимости структуру клеточных стенок, влиять на анатомическое строение флоэмы [7], а грибному компоненту – поддерживать свой рост и развитие. В литературных источниках обсуждается вопрос о контролируемом оттоке сахаров от растения к грибу [9], что доказывает глубокую интеграцию углеродного обмена при консортивных связях.

Эктомикоризные грибы нуждаются в ассоциации с корневыми окончаниями для способности образования плодовых тел [10]. Положительная корреляция между освещенностью и концентрацией углеводов в корневых системах и интенсивностью развития микориз у *Picea* и *Pinus* была обнаружена Э. Бьеркманом в 1942–1956 гг. [11]. Микоризы встречаются практически во всех растительных ассоциациях и оказывают значительное влияние как на растения-фитобионты, так и на весь биогеоценоз в целом. Эктомикоризы в лесных сообществах способны осуществлять связь между растениями не только разных видов, но и принадлежащих к разным ярусам, объединяя их в единую систему с общим оборотом питательных веществ, принимая участие в циклах биогенных элементов [12].

Все вышесказанное демонстрирует «функциональное динамическое равновесие» [5] между грибным и растительным компонентами, отражающее физиологический смысл консортивных связей в природе.

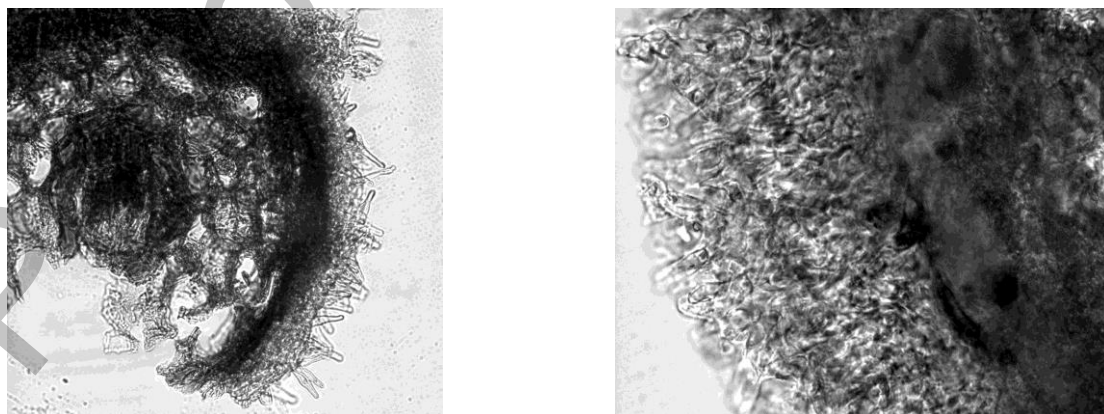
Цель работы – на примере консортивных комплексов отразить существующее функциональное динамическое равновесие в природе в эволюционном аспекте.

**Материал и методы.** Материал – микоризные корневые окончания Ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. (семейство *Pinaceae* Lindl.).

Использован описательно-сравнительный метод: аналитический эксперимент в научно-исследовательской лаборатории.

Методика исследований рассмотрена нами в работе по проникновению грибного компонента в корневые окончания *Picea abies* (L.) Karst. [6].

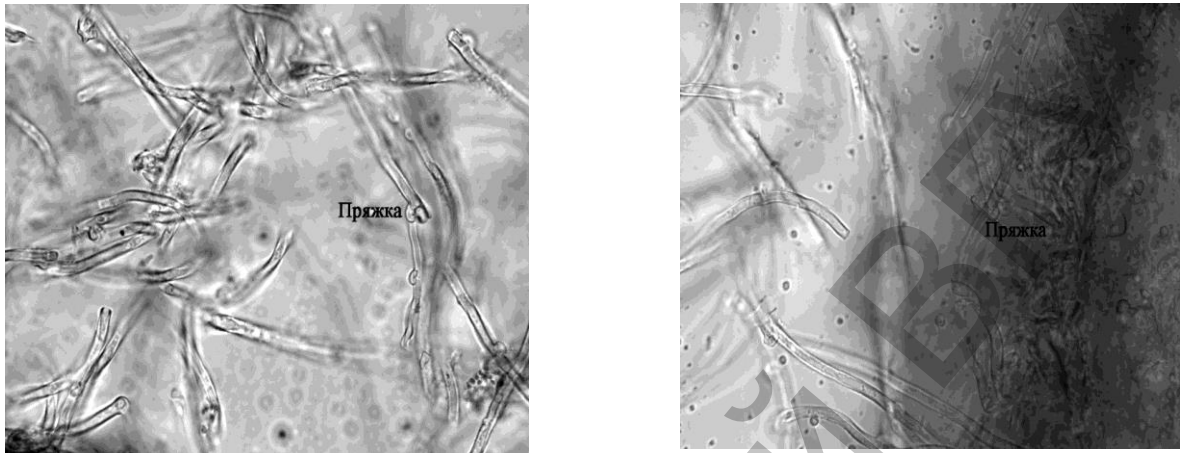
**Результаты и их обсуждение.** Функциональное динамическое равновесие в природе рассмотрим на примере следующих консортивных комплексов: рис. 1–3.



Функционально-физиологическое сближение организмов: проникновение и обособление грибного компонента в стеле; уменьшение размера стелы; стерильные элементы гимения грибного компонента (элемент стадии телеоморфы).

Рис. 1. Консортивный комплекс 1

Стерильные элементы гимениального слоя грибного компонента выполняют не только защитную, но и выделительную функцию в корневом окончании, что благотворно влияет на улучшение условий ризосферы, привлечение почвенных микроорганизмов в консортивные взаимосвязи и расширение комплекса «дерево–гриб–микроорганизмы» для повышения устойчивости динамического равновесия в природе.



Наличие пряжек в наружных гифальных системах чехла. Возможно, пряжки возникают при переходе грибного компонента в стадию телеоморфы.

Рис. 2. Консортивный комплекс 2

Хотя в консортивном комплексе нет еще единых анаморф и телеоморф, но микоризообразующий грибной компонент не может приступить к размножению без физиологической связи с растительным организмом.

Пряжки в гифальных элементах грибного компонента сосредоточены в чехле корневого окончания. Наблюдается функциональное разделение гифальной системы грибного компонента корневого окончания: везикулы, арбускулы и пелотоны – в первичной коре и осевом цилиндре; стерильные элементы гимения и пряжки – в чехле.

Эволюция грибного и растительного компонентов движется по сходным схемам развития.

Этапы формирования консортивного комплекса изображены на рис. 3.

Наличие одиночного, двойного и тройного чехлов или их отсутствие говорит о том, что грибной компонент может быть различным, в отличие от растительного, в пределах одного типа индивидуальной консорции.

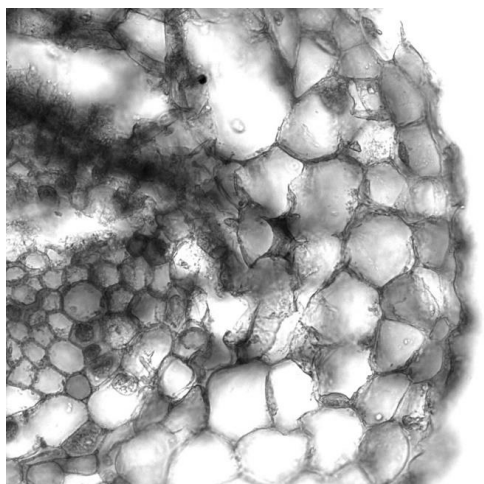
Гриб находится на другой эволюционной ступеньке и отличается большей экологической пластичностью. Поэтому грибной компонент быстрее, чем растительный, реагирует на изменение условий окружающей среды, тем самым подталкивая к физиологическим изменениям в растительном организме. Глубокая интеграция путей обмена растительного и грибного компонентов соответствует требованию «функционального динамического равновесия в природе».

**Заключение.** Таким образом, становится понятной причина проникновения грибного компонента в осевой цилиндр: гарантированное поступление углеводов для обмена веществ. Грибу нужны углеводы, которыми богаты клетки флоэмы.

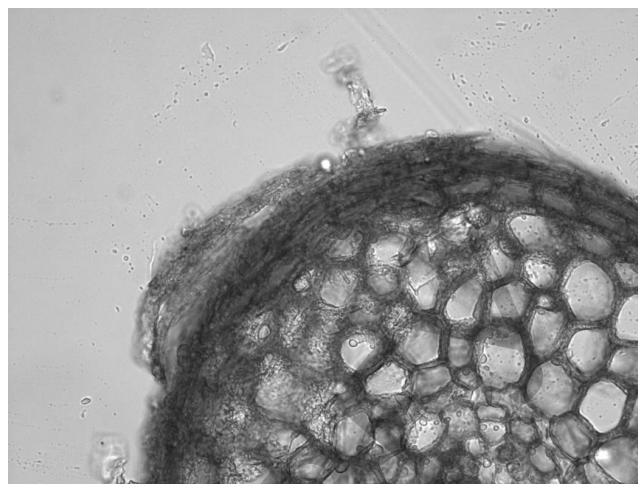
Дозированное проникновение грибного компонента в осевой цилиндр обусловлено необходимостью доставки ауксинов и гиббереллинов в точку роста растений.

Избыток гормонов роста тормозит развитие растительного компонента [13]. Гормоны роста содержатся в грибном компоненте, как в связанном, так и свободном состоянии [9]. Гетероауксины в стеле корня помогают вытягиванию клеток, из которых впоследствии формируется проводящая система.

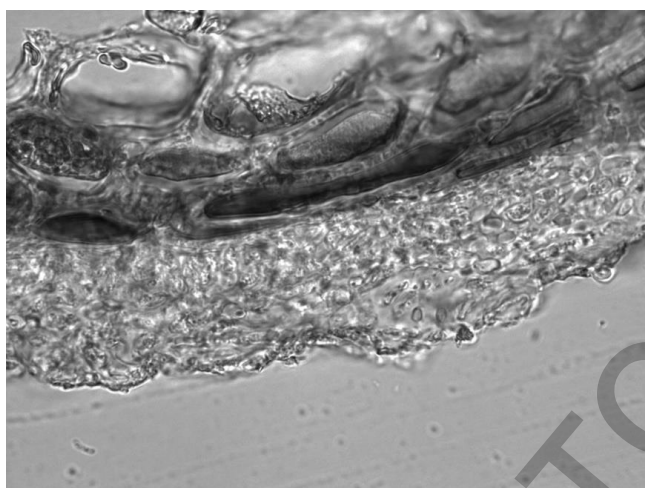
Формирование чехла происходит после того, когда грибной компонент проникает и «осваивается» в тканях корневого окончания. Чехол необходим для перехода грибного компонента к стадии телеоморфы.



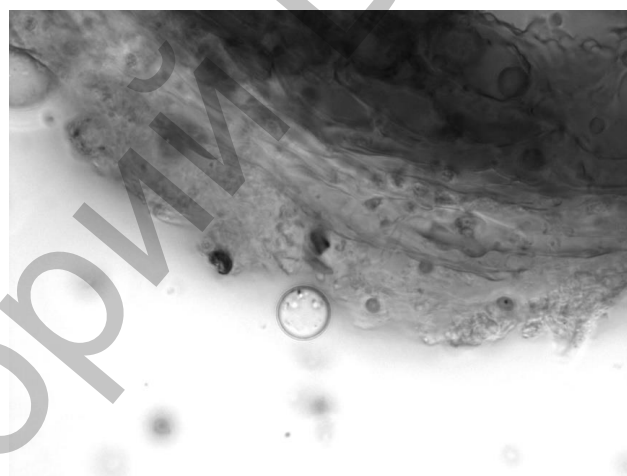
Этап 1



Этап 2



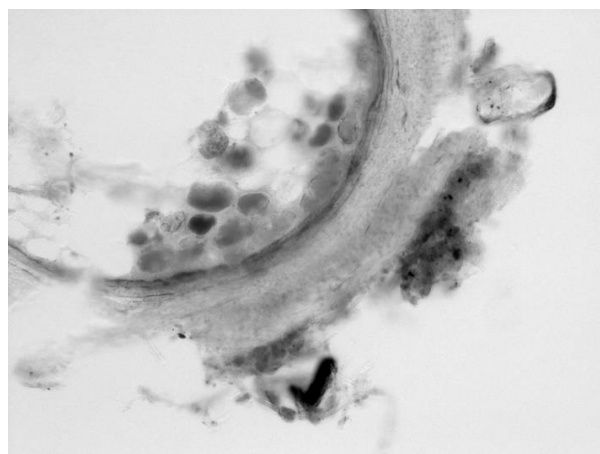
Этап 3



Этап 4



Этап 5



Этап 6

Формирование третьего комплекса связано с образованием чехла. На начальном этапе грибной компонент проникает в сами структуры корневого окончания (этап 1) с дальнейшим образованием отдельных элементов одиночного чехла (этап 2). Впоследствии одиночный грибной чехол (этап 3) получает развитие через двойной (этап 4), двойной переплетенный (этап 5) к тройному с рыхлым наружным слоем (этап 6).

Рис. 3. Консортивный комплекс 3

Рыхлый наружный слой, возможно, способствует взаимопроникновению микроорганизмов и гифальных структур грибного компонента, что помогает устойчивости «динамического равновесия» и активизации деятельности почвенной биоты. В данном случае происходит сочетание различных видов динамического равновесия: топического, экологического, функционального.

В консортивных комплексах взаимодействующие партнеры интегрируются в единый организм в первую очередь на физиологическом уровне.

Несмотря на разную эволюционную дистанцию, Гриб и Растение нуждаются друг в друге для дальнейшего динамического и устойчивого развития в современной экологической обстановке.

Смысл образования консортивных комплексов – это расширение экологической амплитуды взаимодействующих организмов. Трансформация экологической амплитуды приводит к «адаптивному всплеску» – основной причине возникновения подобных взаимоотношений в природе.

Традиционный взгляд на микоризу как поглощающий орган у подавляющего большинства видов растений в природных условиях [11] или современное объяснение микоризы как мультитрофного симбиотического комплекса [12] следует расширить до понимания взаимовыгодного и взаимостимулирующего развития не только грибного, растительного компонентов и микроорганизмов, но и всего биогеоценоза в целом с позиции устойчивого и непрерывного динамического равновесия.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Колчинский, Э.И. Эволюция биосферы / Э.И. Колчинский. – Л., 1981. – 236 с.
2. Слемнев, М.А. Диалектическая природа феномена фрактальности / М.А. Слемнев // Наука – образованию, производству, экономике: материалы XX(67) Регион. науч.-практ. конф., Витебск, 12–13 марта 2015 г.: в 2 т. / Витеб. гос. ун-т; редкол.: И.М. Прищепа (гл. ред.) [и др.]. – Витебск, 2015. – Т. 1. – С. 309–310.
3. Письякуова, В.В. Элементы морфологической эволюции растений / В.В. Письякуова. – Л.: ЛГПИ им. А.И. Герцена, 1980. – 77 с.
4. Каратыгин, И.В. Козволюция грибов и растений / И.В. Каратыгин. – СПб.: Гидрометеоздат, 1993. – 118 с.
5. Колмаков, П.Ю. Динамическое равновесие в природе на примере консортивных связей *Picea abies* (L.) Karst. / П.Ю. Колмаков, Е.В. Антонова // Весн. Віцеб. дзярж. ун-та. – 2018. – № 3(100). – С. 35–40.
6. Колмаков, П.Ю. Проникновение грибного компонента в корневые окончания *Picea abies* (L.) Karst. / П.Ю. Колмаков, Е.В. Антонова // Весн. Віцеб. дзярж. ун-та. – 2017. – № 4(97). – С. 40–47.
7. Rainer-Lethaus, G. Phloem girdling of Norway Spruce alters quantity and quality of wood formation in roots particularly under drought / G. Rainer-Lethaus, W. Oberhuber // *Frontiers in Plant Science*. – 2018. – Vol. 9. – Article 392.
8. Титаев, А.А. Биология высших грибов / А.А. Титаев. – М.: Наука, 1976. – 72 с.
9. Шиврина, А.Н. Биологически активные вещества высших грибов / А.Н. Шиврина. – М.–Л.: Наука, 1965. – 200 с.
10. Romell, L.G. A trenching experiment in spruce forest and bearing on the problems of mycotrophy / L.G. Romell // *Svensk Botanisk Tidskrift*. – 1938. – Bd. 32. – S. 89–99.
11. Смит, С.Э. Микоризный симбиоз / С.Э. Смит, Д.Д. Рид. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 776 с.
12. Воронина, Е.Ю. Влияние эктомикориз ели и березы на структуру комплексов почвообитающих микроорганизмов: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.Ю. Воронина. – М., 2008. – 27 с.
13. Гетероауксин [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://ru.wikipedia.org/wiki/Гетероауксин>. – Дата доступа: 17.12.2018.

#### REFERENCES

1. Kolchinski E.I. *Evolutsiya biosferi* [Evolution of Biosphere], L., 1981, 236 p.
2. Slemnev M.A. *Nauka – obrazovaniyu, proizvodstvu, ekonomike: Materiali XX(67) Region. nauch.-prakt. konf., Vitebsk, 12–13 marta 2015 g. V 2-kh t. Vit. gos. un-t* [Science – to Education, Production, Economy: Proceedings of the 20<sup>th</sup> (67) Regional Scientific and Practical Conference, Vitebsk, March 12–13, 2015, 2 Volumes, Vitebsk State University], Vitebsk, VGU im. P.M. Masherova, 2015, 1, pp. 309–310.
3. Pisyaukova V.V. *Elementi morfologicheskoi evolutsii rastenii* [Elements of Morphological Evolution of Plants], Ln.: LGPI im. A.I. Gertsena, 1980, 77 p.
4. Karatygin I.V. *Koevolutsiya gribov i rastenii* [Co-evolution of Fungi and Plants], St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1993, 118 p.
5. Kolmakov P.Yu., Antonova E.V. *Vesnik VDU* [Journal of VSU], 2018, 3(100), pp. 35–40.
6. Kolmakov P.Yu., Antonova E.V. *Vesnik VDU* [Journal of VSU], 2017, 4(97), pp. 40–47.
7. Rainer-Lethaus, G. Phloem girdling of Norway Spruce alters quantity and quality of wood formation in roots particularly under drought / G. Rainer-Lethaus, W. Oberhuber // *Frontiers in Plant Science*. – 2018. – Vol. 9. – Article 392.
8. Titayev A.A. *Biologiya vysshikh gribov* [Biology of Upper Fungi], M.: Nauka, 1976, 72 p.
9. Shivrina A.N. *Biologicheski aktivniye veshchestva vysshikh gribov* [Biologically Active Substances of Upper Fungi], M.–Ln.: Nauka, 1965, 200 p.
10. Romell, L.G. A trenching experiment in spruce forest and bearing on the problems of mycotrophy / L.G. Romell // *Svensk Botanisk Tidskrift*. – 1938. – Bd. 32. – S. 89–99.
11. Smith S.E., Read D.D. *Mikorizni simbioz* [Mycorrhiza Symbiosis], Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, 776 p.
12. Voronina E.Yu. *Vliyaniye ekto-mikoriz eli i berezy na strukturu kompleksov pochvoobitayushchikh mikroorganizmov, Avtoref. diss ... kand. biol. n* [Impact of Ectomycorrhiza of Fir and Birch on the Structure of Complexes of Soil Inhabiting Microorganisms, PhD (Biology) Dissertation Abstract], M., 2008, 27 p.
13. *Geteroauksin* [Heteroauxin]. – Available at: <https://ru.wikipedia.org/wiki/Гетероауксин>. – Accessed: 17.12.2018.

Поступила в редакцию 23.01.2018

Адрес для корреспонденции: e-mail: [pavel\\_kolmakov@list.ru](mailto:pavel_kolmakov@list.ru) – Колмаков П.Ю.