

Фізіологія рослин

УДК 581.6

ПРЕДСТАВНИКИ РОДУ *LOLIUM* У ФІЗІОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕННЯХ

І. Тіханков

Дніпропетровський національний університет  
вул. Наукова, 13, Дніпропетровськ 49050, Україна  
e-mail: 24traven@ukr.net

Розглянуто головні напрями фізіологічних, генетичних і анатомо-морфологічних досліджень представників роду *Lolium*. Наголос зроблено не лише на роботі, які дають змогу поглибити знання біології злакових, але і на польові дослідження, що пов'язано з широким використанням цієї групи рослин у зеленому будівництві та сільському господарстві. Обговорюється перспективність *Lolium perenne* L. як моделі при проведенні лабораторних дослідів із вивчення однодольних.

**Ключові слова:** однодольні, пажитниця, регулятори росту, фізіологічно активні речовини.

Більшість робіт із вивчення морфогенезу, загальної фізіології, біохімії та генетики рослин проводиться на представниках дводольних. Класичним об'єктом став *Arabidopsis thaliana* L. Арабідопсис є рослиною невеличкою, швидко росте і швидко дає потомство, для нього створено банки мутантів, результати генетичних дослідів дуже зручно оцінювати за морфологічними ознаками. Значно менше уваги приділяється однодольним. З-поміж цієї групи рослин ще не виділено той вид, який міг би стати аналогом арабідопсису. І це при тому, що однодольні посідають далеко не останнє місце у природних екосистемах і мають важливе економічне значення. Таким видом міг би стати представник роду *Lolium*, а саме *Lolium perenne* L. Пажитниця теж є невисокою, швидко росте і невибаглива до навколишніх умов. З нею проводиться значна селекційна робота. Завдяки цьому створені численні сорти, які характеризуються малою варіабельністю [83]. Незважаючи на відносну одноманітність морфології листків, для оцінки результатів дослідів можна брати анатомічні та фізіологічні ознаки. Особливо слід відзначити, що злакові є зручним об'єктом для вивчення морфогенезу. Це обумовлено, зокрема, тим, що умови формування їх перших і подальших листків принципово різняться між собою, паралельне жилкування листків спрощує аналіз змін у васкулярній системі, які викликані мутаціями або дією фізіологічно активних речовин. Крім того, відсутність вторинного росту також полегшує аналіз результатів, оскільки зменшує кількість ступенів свободи у дослідах.

Мета роботи полягала в тому, щоби дати огляд головних напрямів, за якими проводяться дослідження представників роду *Lolium* і, зокрема, *L. perenne* L. та оцінити їх перспективність як модельних об'єктів для поглиблення знань фізіології злакових, а також для практичного використання цих видів.

**Загальна характеристика**

Пажитниця багаторічна поширена в районах з помірним кліматом. Залежно від умов навколишнього середовища вона може існувати у двох формах: як однорічник (форма з коротким терміном життя) і як багаторічник (форма, що кущиться) [36, 94]. Загальна характеристика рослини й оптимальні умови її росту описані рядом авторів [2, 3, 9, 36, 94]. Пажитниця невибаглива до навколишніх умов, але найкраще росте на нейтраль-

них або злегка підкислених ґрунтах зі середньою фертильністю, які характеризуються помірним зволоженням і достатньою аерацією. Вона демонструє хорошу тіншовитривалість у теплих південних районах, непогано переносить сухе і спекотне літо за умов помірного затінення. Для хорошого росту *L. perenne* потребує негустого засіву.

Існують численні публікації, що стосуються *Lolium perenne* та інших представників цього роду. Однак спостерігається певна асиметрія у кількості робіт, що проводяться за різними напрямками досліджень, переважна більшість із яких пов'язана з питаннями практичного використання представників роду *Lolium* як кормової культури [18, 37, 39, 47] або газонної трави [4, 65, 66, 72, 93]. При цьому поза увагою залишаються ті фізіологічні процеси, що обумовлюють реакцію рослини на різні агротехнічні заходи і фактори навколишнього середовища. Часто такими односторонніми є роботи з фітопатології пажитниці [65, 66, 72, 93], хоча можна зустріти і глибокі, ґрунтовні дослідження [77]. Бракує робіт, що стосуються генетики та генетичного контролю за морфогенезом і переходом від однієї стадії розвитку до іншої [8, 56, 79], і це при тому, що на ринку пропонується широкий вибір сортів пажитниці [83, 93]. Ґрунтовні генетичні дослідження потребують створення банку мутантів, подібного тому, що існує для арабідопсису. Знайти в інтернеті таку базу даних по представниках *Lolium* не вдалося. У країнах західної Європи, США, Японії широко використовують мікроклональне розмноження *L. perenne*, але кількість публікацій з культури тканин і біотехнології для цього виду [14, 40, 53, 54, 57, 88] незрівнянно менше, ніж для арабідопсису і таких злакових, як рис та кукурудза. Тому часто у своїх роботах автори посилаються на результати досліджень, проведені не тільки на дерноутворювальних травах і злаках узагалі, але й на дводольних [35, 56, 77], хоча останні за деякими аспектами індивідуального розвитку значно відрізняються від однодольних. Так, у злаків відсутній вторинний ріст, перші листки часто закладаються ще в ембріональному періоді, архітектоніка листка характеризується відкритою схемою жилкування, закритою транспортною системою і закритою флоемою, для якої притаманний транспорт вуглеводів у вигляді сахарози [1]. Разом з тим, загальні принципи генної та гормональної регуляції залишаються спільними для усіх видів рослин, що обумовлено наявністю в їхніх геномах набору консервативних генів, які залишаються практично еволюційно незмінними і виконують переважно регулювальні функції. Це може допомогти створенню концепції подальших дослідів, об'єктами яких є пажитниця.

#### **Загальнофізіологічні дослідження**

Загальнофізіологічні дослідження стосуються насамперед водного режиму, продуктивності фотосинтезу, інтенсивності дихання, а також практичних питань, пов'язаних із цими процесами: співіснування з іншими видами, стійкість до забруднення навколишнього середовища тощо.

Дослідження водного режиму становить особливий інтерес, бо є актуальним для степової зони України [3, 5]. У кількох своїх роботах Н. Thomas [78, 79] вивчав зв'язок між морфологічними параметрами, осмотичним тиском, водним потенціалом, еластичністю клітинних стінок і генним контролем над ними. Рослини, отримані методом клонального розмноження, штучно вводили в умови водного дефіциту. Заміри проводилися перед накладенням стресового фактора і далі протягом 42 діб, поки рослини відчували дефіцит води. Вимірювали водний і осмотичний потенціали, тургорний тиск, рівень гідратації листків і їхню кількість. Результати показали, що розміри рослин негативно корелювали з осмотичним потенціалом і рівнем гідратації та позитивно корелювали з

тургорним тиском, еластичністю і кількістю листків. Автор зазначає, що здатність регулювати осмотичний тиск перебуває під генетичним контролем. Ним були отримані лінії, які характеризувалися високим і низьким осмотичним потенціалом. Перші були стійкішими до браку води і швидше поверталися до норми після зняття стресу. Рослини з низьким осмотичним потенціалом були менш стійкими, але швидше росли, утворювали більшу кількість колосків і краще регулювали осмотичний тиск. У вакуолях було зареєстровано підвищення вмісту фруктанів і амінокислот, особливо проліну.

Загалом *L. perenne* є зручним об'єктом для створення моделей водного обміну. Свідченням цього є також робота D.W. Lawlor [52], у якій розглянуто питання водного режиму в сукупності з ростовими процесами. Автор детально досліджував зміни водного потенціалу системи ґрунт–рослина і запропонував математичну модель, яка пов'язує основні складові водного обміну з ростом. З водним обміном пов'язана також стійкість до високих температур, яку можна контролювати за допомогою регуляторів росту [48, 49].

Поглинання і транспорт поживних речовин у природних умовах і при постановці лабораторних дослідів з використанням гідропоніки стали темою ряду досліджень [22, 69]. Зокрема, в модельних дослідах C.R. Clement et al. [22] вивчали надходження  $\text{NO}_3^-$  з рідкого поживного середовища до дорослих рослин за різних умов освітлення і після проведення дефоліації, що наближало цю систему до умов газону. Досліджувалася також кореляція потоків  $\text{NO}_3^-$  і  $\text{CO}_2$ . Подібну роботу, але в плані вивчення взаємодії кореневої системи з мікроорганізмами ґрунту, провели T.A. Breland et al. [17].

Співіснування *L. perenne* та інших дерноутворювальних рослин стало темою дисертаційної роботи C.V. Gooch [36]. Він відзначає високу конкурентоздатність пажитниці, а також те, що в сумішах з *Poa pratensis* вона дає більше паростків і сухішу масу, ніж у монокультурі. Автор розрізняє конкуренцію надземну та підземну. У сумішах з пирієм пажитниця більш конкурентоздатна, коли йдеться про взаємодію корневих систем. У той же час вона поступається пирію при конкуренції надземних частин. Висока конкурентоздатність може бути і не зовсім бажаним явищем. Так, утворення дерну з пажитниці на виноградниках призводить до зниження надходження поживних речовин у виноград. Для регуляції таких відносин між різними видами автор пропонує застосувати регулятори росту.

Біохімічний склад окремих органів і тканин пажитниці залишається маловивченим. Зустрічаються лише поодинокі роботи, до яких належить, наприклад, дослідження компонентів клітинної стінки коренів залежно від фізико-хімічних властивостей ґрунту [95].

На теперішній час роботи з пажитницею ведуться у напрямі створення форм, стійких до хвороб, посухи, вигоптування [94], адаптації до низьких температур і умов субарктичного клімату [36]. Це досягається методами селекції, культури тканин і генної інженерії [54, 78, 79], в основі яких лежать методи глибокого вивчення фізіології, цитології та біохімії цієї рослини.

#### **Генетичні дослідження**

Робіт, присвячених мутагенезу і вивченню фізіології мутантних форм представників роду *Lolium*, зустрічається дуже мало. В одній із них G.F.W. Gocal et al. [35] досліджували експресію в апікальній меристемі кількох генів, що відповідають за індукцію цвітіння *L. temulentum*, і проводили порівняльний аналіз цього процесу з даними, отриманими на арабідопсисі. Відзначається наявність у *L. temulentum* генів, аналогічних тим, що функціонують у дводольних. Подібна робота з вивчення генетичних факторів переходу до генеративної стадії виконувалася також і на *L. perenne* [21].

Створення міжвидових гібридів є одним із традиційних шляхів надання рослинам бажаних властивостей. Але це не завжди приносить позитивні результати. Такі гібриди можуть бути нежиттєздатними або стерильними через втрату гомологічних хромосом і ненормальний перебіг каріокінезу [7], нерідко дають насіння з низькою схожістю, часто характеризуються значною варіабельністю фізіологічних параметрів [19]. У зв'язку з цим виникає потреба вивчити поведінку хромосом під час мітозу і мейозу у міжвидових гібридів. Це було темою цілого ряду досліджень, які провів В. Deniz [24, 25] самостійно і у співпраці з А. Tufan [26]. У цих роботах вивчалася нестабільність геному, елімінація хромосом і їх поведінка в ході мейозу у гібридів *Lolium perenne* L. x *Festuca pratensis* Huds. і *Lolium perenne* L. x *Lolium multiflorum* Lam. Зазначається, що перший гібрид був стерильним, але швидше ріс і давав більшу біомасу, ніж батьківські рослини. Подібні дослідження проводили й інші автори [11, 12, 13, 75], зокрема G. Siffelova et al. [75] вивчали розподіл генетичного матеріалу *Lolium perenne* і *Festuca arundinacea* в наступних поколіннях їх гібрида за допомогою маркерних генів. При цьому *L. perenne* брався у диплоїдній формі, а *F. arundinacea* у гексаплоїдній. Аналогічні дослідження анеуплоїдних і поліплоїдних форм *L. perenne* проводив B.S. Ahloowalia [11, 13]. Така увага до поліплоїдних форм пояснюється тим, що у природних умовах вони становлять значну частину популяцій. У зв'язку з цим японські дослідники S. Sugiyama et al. [76] визначали кількість ДНК залежно від фенотипу різних популяцій.

Здійснюються спроби модифікації геному *L. perenne*. Такі роботи почали з'являтися в останні 5 років. Зокрема ген, що є відповідальним за синтез цитокініну в *Agrobacterium tumefaciens*, вводили до ДНК пажитниці з метою модифікації процесу старіння [54].

#### **Морфогенетичні дослідження**

Морфологічні ознаки виникають у результаті активності відповідних груп генів, і їх можна використовувати для загальної оцінки стану геному. P. Varre et al. [15] визначали локалізацію генів *LQT* (локуси кількісних ознак), що є відповідальними за довжину листка. Вони підкреслюють важливість саме цього параметру для селекції, оскільки він значно більшою мірою, ніж інші морфологічні параметри, визначається геномом, а не зовнішніми факторами.

У роботі MacMillan et al. [56] *L. perenne* став об'єктом вивчення впливу умов зростання на морфогенетичні процеси. Досліджувалася дія низьких температур і тривалого освітлення, що імітувало довгий світловий день. Реакція відповіді реалізовувалась через зміни активності певних генів і локальних концентрацій фітогормонів. Необхідними умовами переходу пажитниці від вегетативної фази до генеративної є вербалізація і довготривалий світловий день. Це супроводжується посиленням синтезу гіберелінів. З'ясувалося, що при цьому різко активується експресія гена *L. perenne GA20-oxidase-1* (*LpGA20ox1*), який є ключовим у біосинтезі гіберелінів, що призводить до 5-кратного зростання рівня цих фітогормонів у листках і апікальній меристемі. Рівень абсцизової кислоти залишався без змін. Було проведено аналіз фракційного складу основних груп фітогормонів. Паралельно з описаними змінами, приблизно через 48 годин після тривалого освітлення, спостерігалася репресія генів *DELLA* і *SLEDER*. Автори дійшли висновку, що ініціатором вищезгаданих подій виступає саме світловий фактор. Відсутність верналізації жодним чином не позначилася на перебігу досліджуваних.

У. Нома досліджував фактори, які призводять до різного ефекту 6-(N-бензил)амінопурину на морфогенез низки дерноутворювальних трав, серед яких була і пажитниця [62]. На його думку, це обумовлено міжвидовою різницею за рівнем абсорбції препарату та його транспортуванням.

На розвиток кореневої системи сильний вплив чинять не лише фітогормони, але й певні пептиди [55]. З водної білкової витяжки кукурудзи методами гель-фільтрації та високоефективної рідинної хроматографії було виділено п'ять дипептидів: glu-glu, ala-asp, ala-glu, gly-ala, і ala-ala, які в дослідах у чашках Петрі пригнічували розвиток коренів *L. perenne*.

Розвиток листової пластинки під впливом антигіберелінових ретардантів досліджували К. L. Diesburg et al. [28]. Цікавою є робота С. А. Foster [32], який з'ясував, що чоловіча стерильність, яку викликає обробка гідразидом малеїнової кислоти (ГМК) посівів *L. perenne* на стадії колосіння, виражена значно сильніше за жіночу. Це свідчить про генетично обумовлені відмінності у реакції різних фізіологічних процесів на дію одного і того ж фактора.

#### Дослідження в галузі фітопатології

Хоча пажитниця є доволі стійкою рослиною щодо хвороб [94], все ж вона часто уражається такими збудниками, як *Pythium* spp. і *Rhizoctonia solani* Kuhn, а в деякі роки спостерігаються спалахи захворювання на сіру плямистість листка, спричинену *Pyricularia grisea* (Ске.) Sacc. [36]. Тому достатньо велика кількість досліджень спрямована на вивчення питань стійкості рослин до паразитів і збудників хвороб. При цьому роботи проводяться в різних напрямках. Це підбір генетично стійких сортів [72, 93], отримання з цією метою міжвидових гібридів [57], опрацювання агротехнічних заходів для створення найоптимальніших умов для пажитниці та несприятливих для мікрофлори [65, 66, 72], вивчення впливу хімічних засобів боротьби з небажаними видами злаків і бур'янів на стійкість до патогенів [86], дослідження механізмів взаємодії між хазяїном та паразитом чи збудником [77] тощо. При цьому керуються тим, з якою метою культивується *Lolium perenne*: для створення газонів [2, 9, 86], збору насіння [65] чи як кормової культури [18, 37, 40].

*Lolium perenne* часто уражається ендofітним грибом *Epichloe festucae*, спори якого проникають не через кореневу систему, а через надземні органи, і зараження таким чином передається за допомогою повітря. Дослідження уражених рослин методами конфокальної мікроскопії [77] виявило, що гіфи мікроміцета ростуть узгоджено з ростом листка, ще починаючи зі стадії примордія. Розташовуються вони в міжклітинному просторі паралельно центральній жилці. Бічні відгалуження є поодинокими. Такий розвиток грибка не перешкоджає нормальному росту рослини. Більш того, за даними А. Tanaka et al. [77] ці взаємовідносини носять мутуалістичний характер і розглядаються як своєрідний спосіб пристосування трав'янистих рослин до умов навколишнього середовища. Подібний симбіоз дає змогу пажитниці протистояти комахам і травоядним тваринам за рахунок алкалоїдів, що синтезуються грибом. Автори зазначають, що це співіснування перебуває під генетичним контролем обох організмів, хоча механізм такої регуляції залишається невідомим. Під впливом мутацій мутуалістичні відносини перетворюються на антагоністичні. Прикладом може слугувати вставка єдиної плазмідної копії в ген НАДФ-оксидази *Epichloe festucae* [77]. НАДФ-оксидаза каталізує утворення супероксиду переносом електронів від НАДФН на молекулу кисню, що у подальшому призводить до виникнення  $H_2O_2$ . Таким чином створюються умови, які є подібними до тих, що супроводжують неконтрольований апоптоз, і генна система рослини-господаря неспроможна протидіяти цьому за допомогою посиленої експресії інгібіторів *BAX*-генів [51]. Уражені таким мутантом рослини втрачають апікальне домінування, залишаються карликовими і передчасно старіють. При цьому різко зростає біомаса грибка і виразно посилюється вакуолізація гіфів. Мікроміцет *Puccinia graminis* subsp. *Graminicola*, на

відміну від розглянутого вище мікроорганізму, ніколи не виступає симбіонтом. Він викликає хворобу, звану як стеблова іржа. Хімічним засобом боротьби з її збудником є азоксистробін, який також часто застосовують як профілактичний засіб. Уражені рослини дають дрібне насіння з низькою схожістю. W.F. Pfender [65] досліджував найоптимальніші строки обробки газону цим фунгіцидом, а також пропіканозолом до і після інокуляції збудником. Виявилось, що їхня дія як профілактичних засобів є однаковою. Для досягнення максимального лікувального ефекту азоксистробін слід застосовувати на 14-й день після інокуляції, тоді як пропіканозол на 6–7 днів раніше. В інших досліджах автор [66] вивчав можливість підбору оптимальних умов і термінів висіву насіння та збору врожаю, коли хвороба не встигає сягнути свого піку. Подібні підходи випробовували інші автори [72, 92, 93], які додатково проводили аналіз сортів на стійкість до *Puccinia graminis* subsp. *Graminicola* і показали, що вона є генетично обумовленою.

Однак *L. perenne* страждає не лише від мікроміцетів, але й від патогенних вірусів. У США, Європі та Японії широко застосовують мікроклональне розмноження газонних трав [57]. При цьому виникає проблема присутності латентного вірусу *Lolium latent virus* (LLV). Під цією назвою об'єднуються різні типи вірусів або їх фрагменти, які перебувають в неактивній формі, але за певних обставин активуються і спричиняють різноманітні патологічні процеси. З цієї причини на листках можуть з'являтися хлорозні плями різного ступеня прояву, аж до некрозу тканин. Тому Maroon-Lango et al. [57] протягом 5-ти років проводили тести на присутність LLV. Для цього вони постійно підтримували культуру тканин 4-х ліній гібрида *L. perenne* x *L. multiflorum* та використовували різні методи аналізу, включаючи імунометоди й електронну мікроскопію. З'ясувалося, що всі лінії містили ті чи інші форми LLV, які неможливо було виявити лише в один спосіб. Ще одним вірусом, який вражає пажитницю в умовах газону і викликає сіру плямистість листків, є *Magnaporthe oryzae*. Група авторів на чолі з Y. Tosa [82] проводила генетичний аналіз збудника американського і японського походження та встановила їхню ідентичність. Ця хвороба може прогресувати в разі обробки газону гербіцидами, зокрема етофумесатом проти пирію. Тому W. Uddin et al. [86] вивчали залежність інтенсивності прояву сірої плямистості від режиму обробки газону цим часто вживаним гербіцидом, а також рядом фунгіцидів. Було виявлено різке загострення хвороби, у разі обробки газону навесні, що, ймовірно, пов'язане з активністю ростових процесів. Осіння обробка усіма речовинами, що досліджувались, абсолютно не відбилася на перебігу хвороби, і дослідні рослини нічим не відрізнялися від контрольних.

#### **Біотехнологічні дослідження**

Дедалі частіше *L. perenne* стає об'єктом біотехнології [53, 81, 87]. У цілому ряді країн широко застосовується мікроклональне розмноження. Завдяки цьому отримують чисті лінії, що позбавлені збудників хвороб. Спрямоване перенесення генів з подальшою регенерацією дає змогу створювати рослини з заданими характеристиками [89, 90]. Для збереження генетичного матеріалу відпрацьовуються такі методики кріоконсервації, які дають змогу після розморожування одержувати життєздатні клітини, спроможні до регенерації [89, 90]. Тривають роботи з удосконалення умов культивування тканин і управління регенераційними процесами [73, 81]. У своєму огляді здобутків біотехнології останніх років В. Chai et al. [20] сформулювали чотири основних напрями, у яких розвиватимуться дослідження з метою поліпшення технології розведення дерноутворювальних трав. До них належать:

1. Застосування молекулярних маркерів для сприяння практичній селекції.

2. Розробка нових методик регенерації рослин в умовах *in vitro*.
3. Модифікація геному шляхом введення в ДНК генів, що надаватимуть рослинам нових властивостей.
4. Використання мікроміцетів-ендофітів для поліпшення фізіологічних властивостей рослин.

Існують міжнародні програми і служби підтримки, що сприяють проведенню біотехнологічних пошуків, у яких не останнє місце займають представники *Lolium* [67].

Але регенерація не є сама по собі самоціллю. Регенеранти повинні давати повноцінне потомство, а їх насіння – високу схожість. З цією метою розробляються різні культуральні середовища і проводиться пошук нових регуляторів росту, аналогів і антагоністів фітогормонів. Саме на це були спрямовані зусилля F. Altpeter і U.K. Posselt [14], які випробували 16 варіантів поживного середовища для суспензійної культури. Вони варіювали склад карбогідратів, замість сахарози додавали мальтозу; як ауксин використовували 2,4-динітрофеноксиоцтову кислоту тощо. З культури клітин апікальної меристеми Perez-Vicente R. et al. [64] отримали рослини, які дали життєздатний пилок.

Однак райграс не завжди є тільки об'єктом біотехнології. Пажитниця може стати її інструментом, джерелом генетичного матеріалу для поліпшення фізіологічних характеристик інших рослин. Так, у США був запатентований винахід, який дає змогу підвищити стійкість до холоду теплолюбних дерноутворювальних трав і кормових рослин [19]. Такі газонні трави, як *Paspalum notatum*, *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Eremochloa ophiuroides*, *Stenotaphrum secundatum* і *Zoysia japonica*, погано переносять прохолодний клімат і тимчасове зниження температури. Проявляється це у побурінні листків, а якщо зниження температури супроводжується низькою вологістю повітря, то їх ріст зупиняється і вони випускають колоски. Це значно погіршує декоративні властивості газону. Зазвичай цьому протидіють пересівом трави. Спроба змінити ситуацію за допомогою отримання міжвидових гібридів не дала бажаного результату через те, що їх кількість обмежена, вони не завжди дають насіння з високою схожістю, тяжко розповсюджуються на обширних площах і характеризуються значною варіабельністю по параметру стійкості до холоду. Тому автори винаходу запропонували ввести у клітини теплолюбних газонних і кормових трав ген, який кодує фактор *CBF3* і обумовлює стійкість до холоду представників роду *Lolium*. В іншому патенті [61] описується спосіб, який запобігає переходові цілого ряду рослин до стадії цвітіння шляхом введення гена *LpTFL1* від *L. perenne*. Автори отримали таким чином трансгенні форми *Arabidopsis thaliana*, *Festuca rubra* L., і самого *Lolium perenne* L. Найбільш значним ефект був у випадку з пажитницею за рахунок надмірної експресії цього гена. Для усіх видів трансгенних рослин зупинка в розвитку на межі переходу до генеративної стадії зберігалась і в наступні роки після першого сезону вегетації.

За допомогою біотехнологічних методів намагаються боротись з вірусними інфекціями. Так, F. Altpeter et al. [14] у своїй роботі запропонували вводити гени, що кодують білки оболонки вірусу мозаїки райграсу в геном *L. perenne* для підвищення стійкості рослини до нього. За допомогою маркерів вони простежили, що ці гени передаються з пилом до зиготи, і обговорюють питання стійкості трансгенних форм залежно від кількості копій перенесених генів і роль посттранскрипційного мовчання.

Загалом, спеціально для пажитниці розробляються технології виділення і введення генів [19, 61], системи маркерів [15, 40, 47], аналізу нуклеотидних послідовностей [39]. Усе це свідчить про перспективність цієї рослини, як у плані проведення

фундаментальних досліджень, так і в суто практичному аспекті, зважаючи на її економічну цінність.

#### **Фізіологічно активні речовини і представника роду *Lolium***

Пажитниця періодично стає об'єктом для вивчення фізіологічної дії регуляторів росту. При цьому, однак, переважно досліджувалися сполуки, які блокують синтез гіберелінів [29, 41, 60]. Так, Е.Н. Ervin [30] застосовував тринексапак-етил, етефон і паклобутразол для регуляції розвитку кореневої системи й утворення бічних пагонів. Автор відзначає, що скошування газону в умовах високої вологості після обробки антигібереліновими ретардантами негативно впливає на стан рослин. Ґрунтовно досліджувався морфогенез *Lolium multiflorum* під впливом мефлуїдиду [38], і паклобутразолу [41]. Але в усіх цих досліджах обробка ретардантами проводилася тоді, коли рослини були вже доволі розвиненими. Ми знайшли кілька робіт, у яких оброблялось насіння, і автори оцінювали результати за морфологічними ознаками проростків і дорослих рослин. Ці досліді ставилися з використанням антигіберелінів, і в них були отримані протилежні результати. Так, J.M. Henry [42, 43] проводив обробку тринексапак-етилом, яка не дала жодного ефекту. Цей препарат і етефон практично не посилює стійкості *L. perenne* до стресових факторів [91]. Поряд із тим, за повідомленням J. Fry et al. [33], саме ця група регуляторів росту сприяла зменшенню витрат води на поливання газонів у зонах з холодним і помірним кліматом. Найбільший вплив ці ретарданти мають на розвиток кореневої системи і водночас їхня дія на надземну частину може бути не так сильно виражена чи навіть непомітна [46]. Найчастіше для запобігання переростанню газону без погіршення його якості застосовують паклобутразол [68].

Високоєфективними є препарати, основу яких становить гідрозид малеїнової кислоти (ГМК). Переважна більшість робіт, пов'язаних із практичним застосуванням ГМК при догляді за газонами, виконувалася ще у 70–80-х роках [6]. Це пояснюється тим, що фізіологічна дія ГМК була відома вже давно, а характер подібних досліджень не потребує застосування потужних біохімічних і цитологічних методів, які постійно ускладнюються і вдосконалюються. Прикладом може бути публікація С.Н. Peel і J.P. Shildrick [63], у якій повідомлялося про довготривалу дію препарату на газон, сформований на основі *L. perenne*, без погіршення його естетичних якостей. Особливий наголос робиться на запобігання колосінню. Для того, щоби така обробка була ефективною, необхідно точно та в залежності від кліматичних і погодних умов визначати термін її проведення. Інша робота була виконана Т. Kavanagh [50]. Вона цікава тим, що автор проводить порівняльний аналіз дії ГМК і антигіберелінових препаратів, зокрема мефлуїдиду та паклобутразолу. Препарати застосовувались поодиночі та в парних сумішах. Дослід тривав три роки, протягом яких газон обробляли п'ять разів. На окремих ділянках досліджувався вплив вищезазначених препаратів на окремі складові газону, в тому числі і *L. perenne*. Найбільший ретардантний ефект, який визначався за зменшенням сирої ваги надземної частини рослин, досягався при спільному застосуванні регуляторів росту. Такі суміші були корисними при запобіганні цвітінню і у разі придушення росту бур'янів. При окремому використанні ретардантів найменший ефект на два останніх фактори дав паклобутразол. Однак ці суміші мали також негативний вплив на естетичний вигляд газону. Це проявилось у зниженні інтенсивності кольору восени. ГМК застосовувався з розрахунку 4 кг на гектар і був менш ефективний для обмеження росту трав, ніж паклобутразол і мефлуїдид, оскільки останнього було достатньо у кількості 0,48 кг на гектар. Разом з тим, ГМК краще обмежував колосіння і при цьому не погіршував кольору газону. Суміш ГМК з мефлуїдидом була дещо менш ефективною за суміш з паклобутразолом.



Широке використання ГМК при догляді за газонами потребувало вивчення подальшої долі препарату після його надходження до рослин. Відповідну роботу провів В.І. Форд [31]. За допомогою мікропіпетки він наносив на окремі листки розчин радіоактивно міченого ГМК і спостерігав за його транспортом у період від 3 до 48 год після введення препарату. Завдання полягало в тому, щоби з'ясувати пропорції між симпластичним і апопластичним транспортом, а також можливість латерального транспорту, тобто можливість пересування ГМК від одного пагону до іншого. У перші 3 год мобільність ГМК була дуже низька, а його рух спрямовувався у бік кореневої системи та ще незрілих листків. Поступово рухливість препарату зростала, набиравала максимуму через 6 год і залишалась такою протягом усього дослідження. Переважна більшість ГМК транспортувалась до меристематичних клітин через симпласт. Значно менша частина була знайдена у зрілих листках, які вже зупинили свій ріст. До них вона доставлялась виключно через апопласт. Апопласт також забезпечував латеральний рух ретарданту до сусідніх пагонів вже через перші 6 год після нанесення препарату. Дещо пізніше розпочинався більш інтенсивний симпластичний транспорт до листків сусідніх пагонів, які перебували у стані активного росту. У разі нанесення ГМК як на зрілі, так і на молоді листки, різниці в кількості препарату, перенесеного в цих двох варіантах до коренів, не було виявлено. Часткова дефоліація рослин посилювала симпластичний транспорт.

#### **Практичне використання представників роду *Lolium***

Для створення газонів найчастіше використовують два представники роду *Lolium*: пажитницю багаторічну (*L. perenne*), яка формує дерновий шар середньої структурованості та рівномірності [3, 4] і райграс італійський (*L. multiflorum*), а також їх гібрид [94].

Використання регуляторів росту при створенні газонів та при догляді за ними, як зі суто фізіологічної точки зору, так і з економічної є предметом багатьох досліджень [23, 59, 94]. Створені бази даних, де можна ознайомитися з останніми здобутками в цій галузі [84, 85]. При догляді за газонами іноді виникають доволі специфічні проблеми. Так, А.С. Ніксон et al. [44] вважають, що латеральний рух гербіцидів у дерновому шарі є критичним фактором для індустрії газонів через те, що він стає причиною неефективності хімічних препаратів у холодний зимовий період. Це стосується лише тих кліматичних зон, де зимові температури не опускаються нижче нуля градусів і дають змогу газонним травам вегетувати. Важливим є питання підбору таких хімічних засобів боротьби з бур'янами, які мали би мінімальний вплив на пажитницю [16, 27]. Спеціально для газонів проводиться селекція пажитниці на сорти, що швидко розвиваються і випереджають у своєму розвитку бур'яни. У цьому плані V.A. Gibeault et al. [34] намагались оптимізувати норми висіву насіння *L. perenne* для створення суцільного газонного покриття, здатного протистояти небажаним видам залежно від погодних умов. Поліпшити фізичні якості спортивних газонів можна шляхом їх обробки регуляторами росту, які сприяють розвитку кореневої системи трав [80, 58].

У нашій країні та більшій частині Європи *L. perenne* використовується переважно для створення газонів. В той самий час у країнах із розвиненим скотарством (таких як Ірландія, Австралія, США) цей вид або інші види *Lolium* є одними з найважливіших кормових рослин. З одного акра монокультури *L. perenne* можна заготувати від двох до шести тонн сіна [10]. Тому значна кількість публікацій суто прикладного характеру, в яких розглядаються питання збільшення біомаси, мінерального живлення, впливу кліматичних факторів, припадає на наукові колективи саме з цих країн [15, 18, 40].

Представники роду *Lolium* у деяких випадках можуть бути небажаними рослинами, наприклад, у посівах пшениці [74] і таких кормових трав, як *Synodon dactylon* (L.) Pers. [70]. Тому ряд досліджень спрямовано на боротьбу з ними і на підбір відповідних гербіцидів [45, 70, 71, 74].

Аналіз літературних джерел засвідчує зростаючий інтерес до представників роду *Lolium* з боку фізіологів і генетиків, які все частіше обирають ці види рослин для постановки дослідів із вивчення окремих питань функціонування рослинного організму. Поряд із тим, слід вказати на недостатню кількість робіт, присвячених фундаментальним принципам роботи геному і засадам морфогенезу, у яких об'єктами стають різні види *Lolium*. Результати, отримані на представниках *Lolium*, можна з більшим ступенем довіри переносити на інші злакові, ніж дані дослідів, проведених на арабідопсисі. Таким чином, відкриваються широкі можливості для постановки подальших дослідів з метою розв'язання найрізноманітніших теоретичних і практичних проблем біології рослин.

1. Гамалей Ю. В. Флоэма листа: развитие структуры и функций в связи с эволюцией цветковых растений. Л.: Наука, 1990. 144 с.
2. Лантев А. А. Газоны. К.: Наук. думка, 1983. 176 с.
3. Лихолат Ю. В. Еколого-фізіологічні особливості багаторічних дерноутворюючих злаків техногенних територій. Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ, 1998. 188 с.
4. Лихолат Ю. В., Свиницкая А. В. Озеленение городских территорий. Днепропетровск: Изд-во ДНУ, 1992. 76 с.
5. Лихолат Ю. В., Штеменко Н. И., Янов А. Е. Водный обмен и состояние углеводов в составе высокомолекулярных восков листьев газонных трав, как показатель состояния окружающей среды // Вопросы биоиндикации и охраны природы. 1997. Вып. 7. С. 50–54.
6. Петоян С. А. Использование ГМК для задержки роста газонных трав // Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М.: Наука, 1973. С. 214–219.
7. Рингерц Н., Сэвидж Р. Гибридные клетки. М.: Мир, 1979. 415 с.
8. Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 320 с.
9. Сигалов Б. Я. Долголетние газоны. М.: Наука, 1971. 311 с.
10. Agronomy Handbook. Part I. Crop description // Virginia polytechnic institute and state university, 2001. P. 20. <http://www.ext.vt.edu/pubs/agronomy/part1.pdf>.
11. Ahloowalia B. S. Aneuploids of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) // Euphytica. 1982. Vol. 31. N 1. P. 103–111.
12. Ahloowalia B. S. Chromosome association and fertility in tetraploid ryegrass // Genetica. 1967. Vol. 38. N 1. P. 471–484.
13. Ahloowalia B. S. Chromosome behavior in a hypertriploid plant of ryegrass // Theoretical and Applied Genetics. 1970. Vol. 40. N 3. P. 138–142.
14. Altpeter F., Posselt U. K. Regeneration of fertile plants from cell-suspension-derived small-cell colonies of *Lolium perenne* (L.) // Plant Breeding. 1994. Vol. 113. Issue 4. P. 327–330.
15. Barre P., Mi F., Balfourier F., Ghesquiere M. QTL of lamina length in *Lolium perenne* // Plant & Animal Genome IX Conference Town & Country Hotel, San Diego, CA, January 13–17, 2001. [http://www.intl-pag.org/9/abstracts/P5q\\_25.html](http://www.intl-pag.org/9/abstracts/P5q_25.html).
16. Borger J. A., Watschke T. L. Broadleaf weed control // Proceedings of the Fifty-ninth Annual Meeting of the Northeastern Weed Science Society. University of Massachusetts-Amherst Cranberry Station East Wareham. 2005. P. 107. [http://www.newss.org/proceedings/proceedings\\_2005.pdf](http://www.newss.org/proceedings/proceedings_2005.pdf).

17. Breland T. A., Bakken L. R. Microbial growth and nitrogen immobilization in the root zone of barley (*Hordeum vulgare* L.), Italian ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam.), and white clover (*Trifolium repens* L.) // *Biology and Fertility of Soils*. 1991. Vol. 12. N 2. P. 154–160.
18. Brodie E., Davies W. J., Clipson N. PLANT-microbial dynamics of an Irish upland grassland in response to management factors // Abstracts from the Irish botanists' meeting, Dublin, March 31- April 2 1998. <http://www.ria.ie/cgi-bin/ria/papers/100371.pdf>.
19. Bughara S., Han Z., Wang, Y. Ryegrass CBF3 gene: identification and isolation // United States Patent 20060005265. Accepted 07.01.2004; Printed 01.05.2006. <http://www.freepatentsonline.com/20060005265.html>.
20. Chai B., Sticklen M. B. Applications of biotechnology in turfgrass genetic improvement // *Crop Science*. 1998. Vol. 38. Issue 5. P. 1320–1338.
21. Ciannamè S., Kaufmann K., Frau M. et al. Protein interactions of MADS box transcription factors involved in flowering in *Lolium perenne* // *J. Exp. Bot.* 2006. Vol. 57. P. 3419–3431.
22. Clement C. R., Hopper M. J., Jones L. H. P., Leafé E. L. The uptake of nitrate by *Lolium perenne* from flowing nutrient solution. II. Effect of light, defoliation, and relationship to CO<sub>2</sub> flux // *J. Exp. Bot.* 1978. Vol. 29. N 5. P. 1173–1183.
23. Daniels R.W., Sugden S.K. Opportunities for growth regulation of amenity grass // *Pesticide Science*. 1996. Vol. 47. Issue 4. P. 363–369.
24. Deniz B. Hybrids between meadow fescue (*Festuca pratensis* Huds.) and perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) and their morphological characteristics // *Turk. J. Agric. For.* 1997. Vol. 21. P. 579–584. <http://mistug.tubitak.gov.tr/bdyim/toc.php?dergi=tar&yilsayi=1997/6>.
25. Deniz B. Meiotic behaviour in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.), meadow fescue (*Festuca pratensis* Huds.) and their triploid hybrids // *Turk. J. Agric. For.* 1997. Vol. 21. P. 557–563. <http://mistug.tubitak.gov.tr/bdyim/toc.php?dergi=tar&yilsayi=1997/6>.
26. Deniz B., Tufan A. Cytogenetic studies on diploid hybrids between annual ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam.) and perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) // *Turk. J. Agric. For.* 1997. Vol. 21. P. 585–592. <http://mistug.tubitak.gov.tr/bdyim/toc.php?dergi=tar&yilsayi=1997/6>
27. Dernoeden P. H., McDonald S. J. Maryland 2004 smooth crabgrass control studies in turf // Proceedings of the Fifty-ninth Annual Meeting of the Northeastern Weed Science Society. University of Massachusetts-Amherst Cranberry Station East Wareham. 2005. P. 97. [http://www.newss.org/proceedings/proceedings\\_2005.pdf](http://www.newss.org/proceedings/proceedings_2005.pdf).
28. Diesburg K. L., Watschke T. L., Koski A. J. Extended growth inhibition of cool-season turfgrasses using ethephon and trinexapac ethyl // *Agronomy Abstracts*. 1997. Vol. 89. P. 136.
29. Duell R. W. Turfgrass quality and phytotoxicity affected by growth retardants // Proceedings of the Fifth International Turfgrass Research. Avignon, France. July 1985. P. 749–756.
30. Ervin E.H. Strategies for growing in tall fescue: Seeding rates and fertilization play a big role, but plant growth regulators may be optional // *Golf Course Management*. 2000. Vol. 68. N2. P. 52–55.
31. Forde B. J. Translocation in grasses. 2. Perennial ryegrass and couch grass // *New Zealand J. Botany*. 1966. Vol. 4. P. 496–514.
32. Foster C. A. Efficacy of selective gametocides on *Lolium perenne* L. // *Annals of Botany*. 1969. Vol. 33. P. 947–950.
33. Fry J., Jiang H. Plant growth regulators may help reduce water use: Greenhouse research hints that some PGRs can reduce irrigation needs of perennial ryegrass in cool and transition regions // *Golf Course Management*. 1998. Vol. 66. N 11. P. 58–61.

34. *Gibeault V. A., Johnson E., Gowans K., Donaldson D.* An evaluation of perennial ryegrass variety seeding rates // California turfgrass culture. 1974. Vol. 24. N 2. P. 9–11.
35. *Gocal G. F. W., King R. W., Blundell C. A.* et al. Evolution of floral meristem identity genes. Analysis of *Lolium temulentum* genes related to APETALA1 and LEAFY of *Arabidopsis* // Plant Physiol. 2001. Vol. 125. P. 1788–1801.
36. *Gooch C. B.* Competitive effects of perennial ryegrass and chewings fescue on bermudagrass seed establishment // Thesis. Virginia polytechnic institute and state university. Blacksburg. May 1998. 100 p. <http://scholar.lib.vt.edu/theses/available/etd-41898-114735>.
37. *Griffith S. M.* Changes in dry matter, carbohydrate and seed yield resulting from lodging in three temperate grass species // Annals of Botany. 2000. Vol. 85. N5. P. 675–680.
38. *Gupton C. L.* Use of herbicides and plant growth regulators to suppress Italian ryegrass growth // Hort Technology. 2000. Vol. 10. N 4. P. 773–776.
39. *Guthridge K. M., Dupal M. P., Jones E. S.* et al. Aflp analysis of genetic diversity within and between populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) // Plant & Animal Genome IX Conference Town & Country Hotel, San Diego, CA, January 13–17, 2001. [http://www.intl-pag.org/9/abstracts/P3d\\_10.html](http://www.intl-pag.org/9/abstracts/P3d_10.html).
40. *Guthridge K. M., Jones E. S., Smith K. F.* et al. Mapping drought tolerance in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) // Plant & Animal Genome IX Conference Town & Country Hotel, San Diego, CA, January 13–17, 2001. [http://www.intl-pag.org/9/abstracts/P5q\\_12.html](http://www.intl-pag.org/9/abstracts/P5q_12.html).
41. *Hampton J. G.* The effect of the growth regulator paclobutrazol (PP333) on the growth, development and yield of *Lolium perenne* grown for seed // Grass and Forage Science. 1985. Vol. 40. N 1. P. 93–101.
42. *Henry M. J.* An evaluation of plant growth regulator and contact herbicide pre-treatments during initial overseeding of bermudagrass with perennial ryegrass // California Turfgrass Culture. 2000. Vol. 50. N 1–4. P. 3–6.
43. *Henry M. J.* An evaluation of plant growth regulator and contact herbicide pre-treatments to overseeding *Cynodon dactylon* (L.) pers. with *Lolium perenne* L. // Proceedings of the 8th International Turfgrass Research Conference. Sydney, NSW, Australia: 20–25 July, 1997. Vol. 8. P. 158–165.
44. *Hixson A. C., Warren L. S., Yelverton F. H.* Lateral movement of sulfonyleureas in a turfgrass system // Proceedings of the Fifty-ninth Annual Meeting of the Northeastern Weed Science Society. University of Massachusetts-Amherst Cranberry Station East Wareham. 2005. P. 93. [http://www.newss.org/proceedings/proceedings\\_2005.pdf](http://www.newss.org/proceedings/proceedings_2005.pdf).
45. *Izquierdo J., Fernandez-Quintanilla C., Mortensen D. A.* Factors influencing rigid ryegrass fitness // Proceedings of the Fifty-ninth Annual Meeting of the Northeastern Weed Science Society. University of Massachusetts-Amherst Cranberry Station East Wareham. 2005. P. 82. [http://www.newss.org/proceedings/proceedings\\_2005.pdf](http://www.newss.org/proceedings/proceedings_2005.pdf).
46. *Jiang H., Fry J.* Drought responses of perennial ryegrass treated with plant growth regulators // HortScience. 1998. Vol. 33. N 2. P. 270–273.
47. *Jones E. S., Dupal M. P., Dumsday J. L., Forster J. W.* Development of a perennial ryegrass (*Lolium perenne*) marker map based on simple sequence repeats (ssr) isolated using an optimised enrichment protocol // Plant & Animal Genome IX Conference Town & Country Hotel, San Diego, CA, January 13–17, 2001. [http://www.intl-pag.org/9/abstracts/P3b\\_17.html](http://www.intl-pag.org/9/abstracts/P3b_17.html).
48. *Kauffman G.L.* The plant growth regulator activity of one biostimulant and its impact on the heat tolerance of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) // Dissertation: Pennsylvania State University. – 2004. – 151 p. <http://www.psu.edu/history/turfgrass/appendix.cfm>.
49. *Kauffman G. L., Watschke T. L., Knievel D. P.* Plant growth regulator assessment of macro-sorb foliar and its impact on the photosynthetic efficiency of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) exposed to heat stress // Turfgrass Research Report. 2003. P. 68–73.

50. *Kavanagh T.* The effect of three grass growth retardant chemicals singly and in mixtures on growth, colour and species composition of lawn turf // *J. Sports Turf Research Institute*. 1986. Vol. 62. P. 173–181.
51. *Kawai-Yamada M., Ohori Y., Uchimiya H.* Dissection of Arabidopsis Bax Inhibitor-1 suppressing Bax-, hydrogen peroxide-, and salicylic acid-induced cell death // *The Plant Cell*. 2004. Vol. 16. P. 21–32.
52. *Lawlor D. W.* Growth and water use of *Lolium perenne*. I. Water transport // *J. Applied Ecology*. 1972. Vol. 9. N 1. P. 79–98.
53. *Lee L., Berg J. B.* Transgenic plants and method for node segment transformation // United States Patent 5948956. Accepted 10.06.1997. Printed 09.07.1999. <http://www.freepatentsonline.com/5948956.html>.
54. *Li Q., Robson P. R. H., Bettany A. J. E.* et al. Modification of senescence in ryegrass transformed with *IPT* under the control of a monocot senescence-enhanced promoter // *Plant Cell Reports*. 2004. Vol. 22. N 11. P. 816–821.
55. *Liu D., Christians N.* Isolation and identification of root-inhibiting compounds from corn gluten hydrolysate // *J. Plant Growth Regulation*. 1994. Vol. 13. N 4. P. 227–230.
56. *MacMillan C. P., Blundell C. A., King R. W.* Flowering of the Grass *Lolium perenne*. Effects of Vernalization and Long Days on Gibberellin Biosynthesis and Signaling // *Plant Physiol*. 2005. Vol. 138. P. 1794–1806.
57. *Maroon-Lango C. J., Hammond J., Warnke S.* First report of *Lolium latent virus* in ryegrass in the United States // *Plant Dis*. 2006. Vol. 90. P. 528.
58. *McCullough P., Hart S., Lycan D.* Plant growth regulator regimens reduce *Poa annua* populations in creeping bentgrass // *Applied Turfgrass Science*. 2005. Vol. 4. P. 1–6.
59. *McCullough P., Liu H., McCarty B.* PGR programs for bermudagrass greens // *Golf Course Management*. 2006. Vol. 74. N 7. P. 84–88.
60. *Miller G., Killingsworth S.* Primo influences: On overseeded perennial ryegrass and *Poa trivialis* // *Florida Turf Digest*. 1997. Vol. 14. N 5. P. 24.
61. *Nielsen K., Jensen C., Gao C., Salchert K.* Method of repressing flowering in a plant // United States Patent 20060070141. Accepted 10.03.2003. Printed 30.03.2006. <http://www.freepatentsonline.com/20060070141.html>.
62. *Noma Y.* Absorption and translocation of 6-(n-benzyl) amino purin (6-BAP) in *Lolium perenne* L. (perennial rye-grass) and *Agrostis atolonifera [stolonifera]* L. (penncross creeping bentgrass) // *Proceedings of the Sixth International Turfgrass Research Conference*. Tokyo, Japan: July 31–August 5. 1989. P. 373–377.
63. *Peel C. H., Shildrick J. P.* The effects of two growth retardants on eight perennial ryegrass cultivars representing different height and heading dates // *J. Sports Turf Research Institute*. 1986. Vol. 62. P. 153–171.
64. *Perez-Vicente R., Wen X. D., Wang Z. Y.* et al. Culture of vegetative and floral meristems in ryegrasses: potential targets for microballistic transformation // *J. Plant Physiol*. 1993. Vol. 142. N 5. P. 610–617.
65. *Pfender W. F.* Effect of autumn planting date and stand age on severity of stem rust in seed crops of perennial ryegrass // *Plant Dis*. 2004. Vol. 88. P. 1017–1020.
66. *Pfender W. F.* Interaction of fungicide physical modes of action and plant phenology in control of stem rust of perennial ryegrass grown for seed // *Plant Dis*. 2006. Vol. 90. P. 1225–1232.
67. Plant Transgene Technologies. Transformation, tissue culture and micropropagation systems for plants. <http://www.iger.bbsrc.ac.uk/Business/TransgeneTechnologies.htm>.
68. *Razmjoo K., Imada T., Miyairi A.* et al. Effect of paclobutrazol (PP333) growth regulator on growth and quality of cool-season turfgrasses // *J. Sports Turf Research Institute*. 1994. Vol. 70. P. 126–132.

69. Rengel Z. Net  $Mg^{2+}$  uptake in relation to the amount of exchangeable  $Mg^{2+}$  in the Donnan free space of ryegrass roots // *Plant and Soil*. 1990. Vol. 128. N 2. P. 185–189.
70. Ricker D. B., Willis J. B., Askew S. D. et al. Foramsulfuron for overseeded perennial ryegrass to bermudagrass transition in optimal and suboptimal environments // *Proceedings of the Fifty-ninth Annual Meeting of the Northeastern Weed Science Society*. University of Massachusetts-Amherst Cranberry Station East Wareham. 2005. P. 90. [http://www.newss.org/proceedings/proceedings\\_2005.pdf](http://www.newss.org/proceedings/proceedings_2005.pdf).
71. Ritter R. L., Menbere H. Field investigations in maryland with KIH-485 // *Proceedings of the Fifty-ninth Annual Meeting of the Northeastern Weed Science Society*. University of Massachusetts-Amherst Cranberry Station East Wareham. 2005. P. 10. [http://www.newss.org/proceedings/proceedings\\_2005.pdf](http://www.newss.org/proceedings/proceedings_2005.pdf).
72. Ronald E., Welty R., Azevedo M. D. Application of Propiconazole in Management of Stem Rust in Perennial Ryegrass Grown for Seed // *Plant Dis*. 1994. Vol. 78. P. 236–240.
73. Salehi H., Khosh-Khui M. Effects of genotype and plant growth regulator on callus induction and plant regeneration in four important turfgrass genera: A comparative study // *In Vitro: Cellular & Developmental Biology*. Plant. 2005. Vol. 41. N 2. P. 157–161.
74. Sanders J. C., Whaley C. M., Wilson H. P., Hines T. E. Italian ryegrass control in winter wheat utilizing mesosulfuron // *Proceedings of the Fifty-ninth Annual Meeting of the Northeastern Weed Science Society*. University of Massachusetts-Amherst Cranberry Station East Wareham. 2005. P. 9. [http://www.newss.org/proceedings/proceedings\\_2005.pdf](http://www.newss.org/proceedings/proceedings_2005.pdf).
75. Siffelova G., Pavelkova M., Klabouchova A. et al. RAPD fingerprinting of diploid *Lolium perenne* x hexaploid *Festuca arundinacea* hybrid genomes // *Biol. plantarum*. 1998. Vol. 40. N 2. P. 183–192.
76. Sugiyama S., Yamaguchi K., Yamada T. Intraspecific phenotypic variation associated with nuclear DNA content in *Lolium perenne* L. // *Euphytica*. 2002. Vol. 128. N2. P. 145–151.
77. Tanaka A., Christensen M. J., Takemoto D. et al. Reactive oxygen species play a role in regulating a fungus–perennial ryegrass mutualistic interaction // *The Plant Cell*. 2006. Vol. 18. P. 1052–1066.
78. Thomas H. Osmotic adjustment in *Lolium perenne*; its heritability and the nature of solute accumulation // *Annals of Botany*. 1990. Vol. 66. P. 521–530.
79. Thomas H. Physiological responses to drought of *Lolium perenne* L.: measurement of, and genetic variation in, water potential, solute potential, elasticity and cell hydration // *J. Exp. Bot.* 1987. Vol. 38. N 1. P. 115–125.
80. Tilton L. PGRs benefit Boulder course // *Golf Course Management*. 2006. Web Exclusives. P. 1–2.
81. Torello W. A., Mancino L., Troll J. Initiation, growth, and maintenance of callus tissue derived from mature caryopses of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) // *Rasen, Grünflächen, Begrünungen*. 1983. Vol. 14. N 1. P. 4–7.
82. Tosa Y., Uddin W., Viji G. et al. Comparative genetic analysis of *Magnaporthe oryzae* isolates causing gray leaf spot of perennial ryegrass turf in the United States and Japan // *Plant Dis*. 2007. Vol. 91. P. 517–524.
83. Trifolium // *Trifolium*. 2007. [www.dif.com](http://www.dif.com).
84. Turfgrass information file // USGA. 2007. <http://turfweb.lib.msu.edu>.
85. Turfgrass manager 2005/2006 // COBURNS. 2006. <http://www.coburnseeds.com/COBURNS.pdf>.
86. Uddin W., Soika M. D., McNitt A. S., Fidanza M. Effects of timing of ethofumesate application on severity of gray leaf spot of perennial ryegrass turf // *Plant Dis*. 2004. Vol. 88. P. 1146–1152.

87. *Van der Maas H. M., de Jong E. R., Rueb S.* et al. Stable transformation and long-term expression of the *gusA* reporter gene in callus lines of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) // *Plant Molecular Biology*. 1994. Vol. 24. N 2. P. 401–405.
88. *Wang G. R., Binding H., Posselt U. K.* Fertile transgenic plants from direct gene transfer to protoplasts of *Lolium perenne* L. and *Lolium multiflorum* Lam. // *J. Plant Phys.* 1997. Vol. 151. N 1. P. 83–90.
89. *Wang Z.Y., Legris G., Nagel J.* et al. Cryopreservation of embryonic cell suspensions in *Festuca* and *Lolium* species // *Plant Science*. 1994. Vol. 103. N 1. P. 93–106.
90. *Wang Z. Y., Nagel J., Potrykus I., Spangenberg G.* Plants from cell suspension-derived protoplasts in *Lolium* species // *Plant Science*. 1993. Vol. 94. N 1–2. P. 179–193.
91. *Watschke T. L., Borger J. A.* Pre-stress conditioning of perennial ryegrass with PGRs // Annual Research Report. Turfgrass information file. The Pennsylvania State University. 1999. P. 96–97.
92. *Welty R. E., Azevedo M. D.* Application of propiconazole in management of stem rust in perennial ryegrass grown for seed // *Plant Dis.* 1994. Vol. 78. P. 236–240.
93. *Welty R. E., Barker R. E.* Evaluation of resistance to stem rust in perennial ryegrass grown in controlled and field conditions // *Plant Dis.* 1992. Vol. 76. P. 637–641.
94. *Wharton S. M.* Overseeded bermudagrass fairway performance and post dormancy transition as influenced by winter overseeding practices and trinexapac-ethyl // Thesis. Virginia polytechnic institute and state university. 1999. 158 p. <http://scholar.lib.vt.edu/theses/available/etd-121799-115556/unrestricted>.
95. *Whitehead D. C., Buchan H., Hartley R. D.* Composition and decomposition of roots of ryegrass and red clover // *Soil Biol. Biochem.* 1979. Vol. 11. Issue 6. P. 619–628.

## THE REPRESENTATIVES OF *LOLIUM* GENUS IN PHYSIOLOGICAL INVESTIGATION

**I. Tikhankov**

*Dnipropetrovsk State University  
13, Naukova St., Dnipropetrovsk 49050, Ukraine  
e-mail: 24traven@ukr.net*

The main trends of physiological, genetically and anatomically investigation of *Lolium* representative have been examined. It was emphasized that such works perform to deepen our knowledge about crops biology. They are also very important for the field investigation, what is connected with wide uses of these plants in phytodesign and agriculture. The possibility to use of *Lolium perenne* as a pattern for the laboratory experiments with monocots is discussed.

*Key words:* monocots, ryegrass, plant growth regulators, physiologically active matters.

Стаття надійшла до редколегії 25.04.08

Прийнята до друку 29.08.08