УДК 582.521.43:576.3]:581.5

DOI 10.25230/2412–608X–2018–4–176–146–151

Рясковые как модельный объект в биотестировании водной и почвенной среды

Л.В. Цаценко,

доктор биологических наук, профессор

В.Г. Пасхалиди,

студент-магистрант

ФГБОУ ВО «Кубанский государственный аграр-
ный университет имени И. Т. Трубилина»
Россия, 350044, г. Краснодар, ул. Калинина, 13
E-mail: lvt-lemna@yandex.ru, psld.leta@mail.ru

Для цитирования: Цаценко Л.В., Пасхалиди В.Г.
Рясковые как модельный объект в биотестировании водной и почвенной среды // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2018. – Вып. 4 (176). – С. 146–151.

Ключевые слова: ряска, виды семейства рясковых, биотестирование, соли тяжелых металлов, поллютанты, ответные реакции, тест-системы, биомаркеры.

Рассматриваются вопросы биотестирования водной и почвенной среды на основе видов семейства рясковых. Представлен обзор работ по использованию рясковых как модельных объектов в биологическом тестировании почвы. Рассматриваются несколько блоков вопросов: история развития работ с видами рясковых, ответные реакции тест-объекта на действие тяжелых металлов и поллютантов. Уделено внимание вопросу наличия коллекций с идентифицированными клонами, пригодными для биотестирования. Обсуждается вопрос ответных реакций рясковых на загрязнение и возможность разработки подходов к аналитическим системам или биомаркерам. Дискуссионными остаются вопросы использования генных маркеров в биотестировании на основе ряскового теста, наличие коллекции клонов и визуальных баз данных. Другой блок вопросов, рассмотренных в статье, связан с перспективой использования визуального фенотипирования растений ряски в условиях эксперимента. На сегодняшний день этот подход успешно используется в России, США и Германии, что позволяет обрабатывать визуальную информацию с помощью

информационных технологий и детализировать спектр повреждения растений.

UDC 582.521.43:576.3]:581.5

Duckweed family as a model object for toxicological testing of water and soil

L.V. Tsatsenko, doctor of biology, prof.

V.G. Paskhalidi, student

Kuban State Agrarian University named after I.T. Trubilin

13, Kalinina str., Krasnodar, 350044, Russia

E-mail: lvt-lemna@yandex.ru, psld.leta@mail.ru

Key words: duckweed, species of the duckweed family, toxicological testing, heavy metal salts, pollutants, responses, test systems, biomarkers.

We considered a toxicological testing of water and soil environments using species of the duckweed family. The review of works on the use of duckweeds as model objects in biological testing of soil is presented. We considered several blocks of questions: the history of works with duckweed species, responses of the test-objects to the action of heavy metals and pollutants. We paid some attention to the issue of the availability of collections with identified clones suitable for toxicological testing and discussed the question of the duckweed responses to pollution and the possibility of developing approaches to analytical systems or biomarkers. The questions of the gene markers usage in toxicological testing based on the duckweed test, the presence of a collection of clones and visual databases are still remaining to be discussed. Another block of issues considered in the article is related to the prospect of using visual phenotyping of duckweed plants under experimental conditions. To date, this approach has been successfully used in Russia, the USA and Germany, that allows processing visual information using information technology and detail the spectrum of plant damages.

Введение. Рясковые (*Lemnaceae*) – самые маленькие водные растения с простым строением. Виды семейства рясковых распространены по всей Земле, за исключением жарких сухих пустынь и холодных полярных областей. Семейство *Lemnaceae* состоит из 37 видов, которые распределены в пять родов: *Lemna*, *Spirodella*, *Landoltia*, *Wollfia*, *Wolffiella* [16; 17; 31; 33]. Более 30 видов семейства обитают в тропиках и субтропиках, остальные – в умеренном поясе [6; 7]. Простота строения и большая скорость размножения сделали виды семейства рясковых удобным модельным объектом для экологических исследований.

Вегетативное тело – листец или фронд, состоит в основном из губчатого мезофилла с большими воздушными мешками, что делает

эти растения плавучими на поверхности воды. Корней мало, у ряда видов один, у многокоренника несколько – 6–10, у вольфии их нет вообще.

Роды рясковых различаются формой листцов (почковидная, округлая, эллиптическая, ланцетная, линейная, шаровидная и овальная), числом корней, архитектурой клонов. Вегетативное тело рясковых – это одно отдельное растение, от которого вегетативно формируются дочерние листцы [6]. Одно растение может образовывать 10–14 дочерних листцов (колония). У разных видов рясковых дочерние листцы формируются по-разному: у ряски малой из двух боковых кармашков, виды вольфии снабжены одним базальным кармашком из которого образуется дочерний листец [20].

В природе рясковые особенно хорошо растут в эвтрофных, т.е. обогащенных питательными веществами (нитраты, аммиак, фосфаты) водоемах. Растения устойчивы к очень высоким концентрациям этих веществ – таким, которые наблюдаются в водоемах, куда поступают отработанные коммунальные, сельскохозяйственные и промышленные воды. Благодаря быстрому росту рясковые поглощают огромное количество веществ, тем самым очищая воду. Содержание азота в клетках рясковых может в 2000 раз превышать его концентрацию в воде, фосфора – в 7000, калия – в 5000 раз. Эти свойства рясковых позволили их использовать для очистки технической воды. Созданные рядом фирм США и Германии на основе рясок технические установки по очистке воды представляют собой несколько ванн с поверхностью около 200 м² с очищаемой водой и рясковыми, агрегаты по сбору и транспортировке растений, устройства по их сушке, ферментации, накопитель метана, генератор и др. [13; 14].

Рясковые могут выступать как индикаторы загрязнения почвы и воды путем приостановки роста, гибели или появления специфических ответных реакций. В 1976 г. William Hillman предложил использовать растения семейства рясковых как модельный объект в экологических исследованиях [15]. Замечательная способность рясковых приспосабливаться к изменению климата без изменения своей структуры позволила им существовать как в водоемах тундры, так и тропических лесах Амазонки.

В задачу настоящего обзора входил анализ имеющихся методов и подходов с использованием видов семейства рясковых в биологическом тестировании водной и почвенной среды, а также рассмотрение дальнейших

перспектив использования данного метода в схемах биологического контроля почвы.

Аналитический обзор. К. Линей (1707–1778) был первым ботаником, который описал четыре вида *Lemna*. Подробно морфологию и особенности роста рясковых изучили зарубежные авторы Jacobs (1947), Landolt (1986), Lemon, Polsluszny (2000), Sree, Maheshwari (2015) [21; 24; 26; 27]. В России семейство рясковых описано А.Л. Тахтаджяном (1982) в многотомном издании «Жизнь растений». В разделе представлены характеристики видов, обитающих на территории России, приводятся данные о способах размножения, по использованию, имеются великолепные рисунки, позволяющие понять строение рясковых [6].

На основе экспериментов с видами семейства рясковых в конце 1980 г. рясковый тест стал базовым методом для оценки водного загрязнения при анализе воды и почвенных вытяжек [25]. Организация экономического сотрудничества и развития (OECD, 2006) в 2006 г. и международная организация по стандартам (ISO, 2005) утвердили в качестве основного метода рясковый тест за счет небольших размеров самих растений, быстроты роста, простоты содержания и легкости идентификации. Вид ряски малой (*Lemna minor* L.) с 1979 г. является первым видом водных макрофитов, который используется в стандартизированной процедуре по установлению загрязнения воды (ЕС, 2007).

На сегодняшний день из 37 видов рясковых в биотестировании используются два вида: ряска малая (*L. minor*) и ряска горбатая (*L. gibba*). В Канаде и Европе ряска малая – стандарт в протоколах по биотестированию водной среды, в США – ряска горбатая [28; 30].

Другие виды рясок также используются в биотестировании, но в меньшей степени. В последние годы возрос интерес к многокореннику обыкновенному (*Spirodela pollirrhiza*). Этот вид является самым крупным из всех представителей семейства рясковых. Листец может достигать 1 см. Характерной особенностью этого вида является образование турионов, которые выступают в роли покоящихся почек, содержат питательные вещества в виде крахмала, что позволяет растению переносить понижение температуры в водоеме [11; 18; 22]. Этот вид также удобно содержать в культуре, вести анализ и использовать как индикатор состояния природной среды. Appenroth и другие авторы отмечали, что раннее образование турионов в природной среде может выступать сигналом изменения природной среды. Автор также наблюдала в 2009 г. в водоемах г. Краснодара образование турионов в середине августа, вме-

сто привычного конца сентября и начала октября [10; 12].

Рядом авторов было установлено, что соли тяжелых металлов (ТМ) оказывают негативное влияние на содержание хлорофилла и каротиноидов в листьях рясовых [1; 2; 3; 4; 5; 23; 29; 32]. Для определения действия металлов на растения ряски используют как ростовые характеристики (скорость роста, площадь поверхности листьев, количество колоний листьев, площадь поверхности пластинок, сухой или живой вес), так и физиологические (содержание хлорофилла а и б, концентрация каротиноидов, процесс замедленной реакции хлорофилла). На фоне многообразия тестирующих параметров в стандартной процедуре оценки в рясовом тесте для выявления действия ТМ используют сухой вес, содержание хлорофилла и коэффициент роста. Cedergreen (2007) указал, что такие параметры, как содержание хлорофилла, могут быть разными и не коррелировать с ростовыми характеристиками, особенно если в водной среде находится несколько загрязнителей [19]. В этой связи предлагается в качестве биомаркеров брать число листьев в конце эксперимента по отношению к контролю и их вес.

В большинстве протоколов по биотестированию используется несколько периодов: короткий (7 дней), средний (14 дней) и длительный (21 день). Этот вопрос является важным, т.к. характер действия загрязнителей может сказаться либо сразу, либо длительно, а в некоторых случаях умеренно [19; 20]. Кроме продолжительности эксперимента, существует еще несколько дискуссионных вопросов по процедуре тестирования.

Первый блок вопросов связан с созданием базы данных ответных реакций видов рясок на действие загрязнителей. При анализе действия ТМ на ряску рядом авторов – Сердюков С.Ю. (2011), Кислицина М.Н., Борисова Г.Г. (2016), Цаценко Л.В., Филипчук О.Д. (1997), Appenroth K.J., Ziegler P., Sree K.S. (2016) [3; 1; 9; 15] кроме приостановки роста, наблюдались специфические ответные реакции листьев: пожелтение или побледнение (хлороз), полное обесцвечивание (некроз), в некоторых случаях – голубоватый цвет. Отмечали локализацию и обширность участков с измененной окраской, а также характер изменения окраски у листьев разного возраста. Наблюдали сохранение групп растений ряски (состоящих из 4–8 листьев, связанных гиалиновыми нитями) либо их распад, частичный или полный, до обособленных ли-

стцев; сохранение либо отпадание корешков у растений (рис. 1, 2).

Рисунок 1 – Изменение цвета листьев ряски малой (*Lemna minor* L.) в эксперименте: а – контроль (интенсивная зеленая окраска); б – потеря окраски, зеленые только точки роста; в – бедно-зеленые листья; г – рассоединение листьев

Рисунок 2 – Ответные реакции многокоренника обыкновенного (*Spirodella pollyrhiza*): а – контроль; б – частичная потеря окраски; в – частичное побурение листьев; г – отмирание корней и появление туррионов

Второй блок вопросов связан с количеством видов рясковых для биотестирования. Стандартно в биотестировании берутся два тест-объекта из разных видов и даже семейств. При анализе почвенных вытяжек в анализ включают семена редиса красного, пшеницы, ячменя, кресс-салата. Поскольку у рясковых чувствительность к поллютантам у разных видов различна, можно брать 2–3 вида из этого семейства. На сегодняшний день наиболее распространенные виды в биотестировании: ряска малая, ряска горбатая и многокоренник [7; 8; 9; 10; 32; 33].

Третий блок вопросов связан с содержанием видов рясок в коллекции. На сегодняшний день в мире существует нескольких научных центров, поддерживающих коллекцию клонов из видов семейства рясковых. Landolf создал и поддерживал коллекцию рясок в культуре (Цюрих, Швейцария). Этой коллекции более 50 лет [24]. В институте физиологии растений университета Йены, Германия, коллекция клонов *L. minor* с 1946 г. [15]. Большая коллекция рясок находится в Ратгерском университете, Нью Джерси, США [23]. Сравнительно молодая, но уникальная коллекция из 220 клонов видов рясок собрана с острова Хайнан, Китай, отличительной чертой этой коллекции является то, что она содержит местные виды рясок острова, которые разнятся по чувствительности к поллютантам [31].

Заключение. В мире интерес к представителям самых маленьких цветковых растений постоянно увеличивается. Это объясняется многими причинами: ряска удивительно быстро размножается, она нетребовательна к условиям произрастания, встречается повсеместно. Накопившийся объем научной информации позволил использовать ряску как объект в биотестировании почвы и воды, а наличие специфических ответных реакций на определенные поллютанты сделали ее еще и уникальной биологической аналитической системой и модельным объектом в биотестировании. Использование видов рясковых в анализе почвенного загрязнения путем получения почвенных вытяжек в системе агроэкологического мониторинга становится актуальным вопросом сегодняшнего дня.

Возможность использовать эти маленькие растения в биоочистке загрязненных вод послужила причиной проведения ряда интересных исследований по их промышленному использованию как биофильтров. Ранее изучением рясковых занимались ученые-перво-

проходцы, работы которых были объединены на одной информационной платформе «Очарование рясковых». Из маленького, таинственного растения рясковые превратились в интенсивный объект исследования специалистов различных областей.

Виды семейства рясковых показали широкий спектр своего применения в качестве модельного объекта в установлении токсичности и разных видов загрязнения водной и почвенной среды. Несмотря на то, что стандартизированы методики с использованием *L. minor* и *L. gibba* в качестве тестируемых организмов и они эффективны, вопросы понимания механизмов, приводящих к токсичности различных компонентов водной среды, еще далеки от завершения. Внедрение методов геномного анализа, основанного на экспрессии генов генома рясковых, позволит получить объемную информацию о токсичности водной и почвенной среды.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Краснодарского края в рамках научного проекта № 17-13-23001-ОГН/18 "Северный Кавказ: традиции и современность".

Список литературы

1. Кислицина М.Н., Борисова Г.Г. Ответные реакции *Lemna minor* L. на действие экзогенных фенольных соединений // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2016. – №. 4 (157). – С. 54–58.
2. Морозова М.Е., Сторчак Т.В. Влияние солей тяжелых металлов на синтез пролина *Lemna minor* L. // Вестник Нижневартковского государственного университета. – 2017. – №. 4. – С. 119–123.
3. Сердюков С.Ю. Исследование комплексного влияния тяжелых металлов на ряску малую (*Lemna minor* L.) в рамках биотестирования загрязнения воды // Интеллектуальный потенциал XXI века: ступени познания. – 2011. – № 6. – С. 28–31.
4. Сторчак Т.В., Крюкова В.А. Изменение некоторых физиологических показателей ряски малой (*Lemna minor* L.) при действии солей никеля и цинка // Бюллетень науки и практики. – 2017. – №. 3. – С. 99–105.
5. Субботин М.А., Григорьев Ю.С. Оценка токсического действия ионов меди на ряску малую (*Lemna minor* L.) методом регистрации замедленной флуоресценции // Теоретическая и прикладная экология. – 2013. – № 2. – С. 35–38.
6. Тахтаджян А.Л. Жизнь растений. Т. 6. – М.: Просвещение, 1982. – С. 493–500.
7. Цаценко Л.В., Малюга Н.Г. Чувствительность различных тестов на загрязнение воды тяжелыми металлами и пестицидами с использованием ряски малой *Lemna minor* L. // Экология. – 1998. – №. 5. – С. 407–409.

8. Цаценко Л.В., Перстенёва А.А., Гусев В.Г. Оценка фитотоксичности почвы на посевах подсолнечника с помощью биотеста ряски малой (*Lemna minor* L.) // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. – 2010. – №. 59. – С. 300–309.
9. Цаценко Л.В., Филичук О.Д. Фитотестирование загрязнения агроландшафта // Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук. – 1997. – № 3. – С. 39–41.
10. Appenroth K.J., Adamec L. Specific turion yields of different clones of *Spirodela polyrhiza* depend on external phosphate thresholds // Plant Biology. – 2015. – Vol. 17. – No s1. – P. 125–129.
11. Appenroth K.J., Crawford D.J., Les D.H. After the genome sequencing of duckweed – how to proceed with research on the fastest growing angiosperm? // Plant Biology. – 2015. – Vol. 17. – No s1. – P. 1–4.
12. Appenroth K.J., Nickel G. Turion formation in *Spirodela polyrhiza*: The environmental signals that induce the developmental process in nature // Physiologia plantarum. – 2010. – Vol. 138. – No 3. – P. 312–320.
13. Appenroth K.J., Sree K.S., Bohm V. [et al.]. Nutritional value of duckweeds (Lemnaceae) as human food // Food chemistry. – 2017. – Vol. 217. – P. 266–273.
14. Appenroth K.J., Sree K.S., Fakhoorian T. [et al.]. Resurgence of duckweed research and applications: report from the 3rd International Duckweed Conference // Plant Molecular Biology. – 2015. – Vol. 89. – No 6. – P. 647–654.
15. Appenroth K.J., Ziegler P., Sree K.S. Duckweed as a model organism for investigating plant–microbe interactions in an aquatic environment and its applications // Endocytobiosis Cell Res. – 2016. – Vol. 27. – P. 94–106.
16. Bog M., Baumbach H., Schween U. [et al.]. Genetic structure of the genus *Lemna* L. (Lemnaceae) as revealed by amplified fragment length polymorphism // Planta. – 2010. – Vol. 232. – No 3. – P. 609–619.
17. Bog M., Schneider P., Hellwig F. [et al.]. Genetic characterization and barcoding of taxa in the genus *Wolffia* Horkel ex Schleid. (Lemnaceae) as revealed by two plastidic markers and amplified fragment length polymorphism (AFLP) // Planta. – 2013. – Vol. 237. – No. 1. – P. 1–13.
18. Cao H.X., Vu G.T.H., Wang W. [et al.]. The map-based genome sequence of *Spirodela polyrhiza* aligned with its chromosomes, a reference for karyotype evolution // New Phytologist. – 2016. – Vol. 209. – No 1. – P. 354–363.
19. Cedergreen, N., M. Abbaspoor, H. Sorensen, and J.C. Streibig. Is Mixture Toxicity Measured on a Biomarker Indicative of What Happens on a Population Level? A Study with *Lemna minor* // Ecotoxicology and Environmental Safety. – 2007. – No 67. – P. 323–332.
20. Henke R., Eberius M., Appenroth K.J. Induction of frond abscission by metals and other toxic compounds in *Lemna minor* // Aquatic toxicology. – 2011. – Vol. 101. – No 1. – P. 261–265.
21. Jacobs, D.L. An ecological life history of *Spirodela polyrhiza* (Greater Duckweed) with Emphasis on the Turion Phase // Ecological Monographs. – 1947. – V. 17. – P. 437–469.
22. Kuehdorf K., Jetschke G., Ballani L. [et al.]. The clonal dependence of turion formation in the duckweed *Spirodela polyrhiza* – an ecogeographical approach // Physiologia plantarum. – 2014. – Vol. 150. – No 1. – P. 46–54.
23. Lam E., Appenroth K.J., Michael T. [et al.]. Duckweed in bloom: the 2nd International Conference on Duckweed Research and Applications heralds the return of a plant model for plant biology // Plant Molecular Biology. – 2014. – Vol. 84. – No 6. – P. 737–742.
24. Landolt E. The Family of Lemnaceae – a Monographic Study. (Vol. 1). Biosystematic Investigations in the Family of Duckweeds (Lemnaceae). (Vol. 2). – Zurich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts der Eidg. Techn. Hochschule, 1986. – 566 p.
25. Naumann, B., M. Eberius, and K.-J. Appenroth. “Growth Rate Based Dose Response Relationships and EC-Values of Ten Heavy Metals Using the Duckweed Growth Inhibition Test (ISO 20079) with *Lemna minor* L. Clone St.” // Journal of Plant Physiology. – 2007. – No 164. – P 1656–1664.
26. Sree K.S., Adelmann K., Garcia C. [et al.]. Natural variance in salt tolerance and induction of starch accumulation in duckweeds // Planta. – 2015. – Vol. 241. – No 6. – P. 1395–1404.
27. Sree K.S., Appenroth K.J. Increase of starch accumulation in the duckweed *Lemna minor* under abiotic stress // Albanian Journal of Agricultural Sciences. – 2014. – Vol. 13. – P. 11–14.
28. Sree K.S., Bog M., Appenroth K.J. Taxonomy of duckweeds (Lemnaceae), potential new crop plants // Emirates Journal of Food and Agriculture. – 2016. – Vol. 28. – No 5. – P. 291.
29. Topp C., Henke R., Keresztes Á. [et al.]. A novel mechanism of abscission in fronds of *Lemna minor* L. and the effect of silver ions // Plant biology. – 2011. – Vol. 13. – No 3. – P. 517–523.
30. Wang, W. Literature Review on Duckweed Toxicity Testing // Environmental Research. – 1990. – V. 52. – P. 7–22.
31. Xu Y., Ma S., Huang M. [et al.]. Species distribution, genetic diversity and barcoding in the duckweed family (Lemnaceae) // Hydrobiologia. – 2015. – Vol. 743. – No 1. – P. 75–87.
32. Ziegler P., Adelmann K., Zimmer S. [et al.]. Relative in vitro growth rates of duckweeds (Lemnaceae) – the most rapidly growing higher plants // Plant Biology. – 2015. – Vol. 17. – No s1. – P. 33–41.
33. Ziegler P., Sree K.S., Appenroth K.J. Duckweeds for water remediation and toxicity testing // Toxicological & Environmental Chemistry. – 2016. – Vol. 98. – No 10. – P. 1127–1154.

References

1. Kislitsina M.N., Borisova G.G. Otvetnyye reaktsii *Lemna minor* L. na deystviye ekzogennykh fenol'nykh soyedineniy // Uchenyye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. – 2016. – №. 4 (157). – С. 54–58.
2. Morozova M.E., Storchak T.V. Vliyaniye soley tyazhelykh metallov na sintez prolina *Lemna minor* L // Vestnik Nizhnevartovskogo gosudarstvennogo universiteta. – 2017. – №. 4. – S. 119–123.
3. Serdyukov S.YU. Issledovaniye kompleksnogo vliyaniya tyazhelykh metallov na ryasku maluyu (*Lemna minor* L.) v ramkakh biotestirovaniya zagryazneniya vody // Intellektual'nyy potentsial XXI veka: stupeni poznaniya. – 2011. – № 6. – S. 28–31.
4. Storchak T.V., Kryukova V.A. Izmeneniye nekotorykh fiziologicheskikh pokazateley ryaski maloy (*Lemna*

- minor L.) pri deystvii soley nikelya i tsinka // Byulleten' nauki i praktiki. – 2017. – № 3. – S. 99–105.
5. Subbotin M.A., Grigor'yev YU.S. Otsenka toksicheskogo deystviya ionov medi na ryasku maluyu (Lemna minor L.) metodom registratsii zamedlennoy flyuoresentsii // Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. – 2013. – № 2. – S. 35–38.
6. Takhtadzhyan A.L. ZHizn' rasteniy. T. 6. – M.: Prosveshcheniye, 1982. – S. 493–500.
7. TSatsenko L.V., Malyuga N.G. CHuvstvitel'nost' razlichnykh testov na zagryazneniye vody tyazhelymi metallami i pestitsidami s ispol'zovaniyem ryaski maloy Lemna minor L. // Ekologiya. – 1998. – № 5. – S. 407–409.
8. TSatsenko L.V., Persten'eva A.A., Gusev V.G. Otsenka fitotoksichnosti pochvy na posevakh podsolnechnika s pomoshch'yu biotesta ryaski maloy (Lemna minor L.) // Politematicheskii setevoj elektronnyy nauchnyy zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2010. – № 59. – S. 300–309.
9. TSatsenko L.V., Filipchuk O.D. Fitotestirovaniye zagryazneniya agrolandshafta // Vestnik Rossiyskoy akademii sel'skokhozyaystvennykh nauk. – 1997. – № 3. – S. 39–41.
10. Appenroth K.J., Adamec L. Specific turion yields of different clones of Spirodela polyrhiza depend on external phosphate thresholds // Plant Biology. – 2015. – Vol. 17. – No 1. – P. 125–129.
11. Appenroth K.J., Crawford D.J., Les D.H. After the genome sequencing of duckweed – how to proceed with research on the fastest growing angiosperm? // Plant Biology. – 2015. – Vol. 17. – No 1. – P. 1–4.
12. Appenroth K.J., Nickel G. Turion formation in Spirodela polyrhiza: The environmental signals that induce the developmental process in nature // Physiologia plantarum. – 2010. – Vol. 138. – No 3. – P. 312–320.
13. Appenroth K.J., Sree K.S., Bohm V. [et al.]. Nutritional value of duckweeds (Lemnaceae) as human food // Food chemistry. – 2017. – Vol. 217. – P. 266–273.
14. Appenroth K.J., Sree K.S., Fakhoorian T. [et al.]. Resurgence of duckweed research and applications: report from the 3rd International Duckweed Conference // Plant Molecular Biology. – 2015. – Vol. 89. – No 6. – P. 647–654.
15. Appenroth K.J., Ziegler P., Sree K.S. Duckweed as a model organism for investigating plant–microbe interactions in an aquatic environment and its applications // Endocytobiosis Cell Res. – 2016. – Vol. 27. – P. 94–106.
16. Bog M., Baumbach H., Schween U. [et al.]. Genetic structure of the genus Lemna L. (Lemnaceae) as revealed by amplified fragment length polymorphism // Planta. – 2010. – Vol. 232. – No 3. – P. 609–619.
17. Bog M., Schneider P., Hellwig F. [et al.]. Genetic characterization and barcoding of taxa in the genus Wolffia Horkel ex Schleid. (Lemnaceae) as revealed by two plastidic markers and amplified fragment length polymorphism (AFLP) // Planta. – 2013. – Vol. 237. – No. 1. – P. 1–13.
18. Cao H.X., Vu G.T.H., Wang W. [et al.]. The map-based genome sequence of Spirodela polyrhiza aligned with its chromosomes, a reference for karyotype evolution // New Phytologist. – 2016. – Vol. 209. – No 1. – P. 354–363.
19. Cedergreen, N., M. Abbaspoor, H. Sorensen, and J.C. Streibig. Is Mixture Toxicity Measured on a Biomarker Indicative of What Happens on a Population Level? A Study with Lemna minor // Ecotoxicology and Environmental Safety. – 2007. – No 67. – P. 323–332.
20. Henke R., Eberius M., Appenroth K.J. Induction of frond abscission by metals and other toxic compounds in Lemna minor // Aquatic toxicology. – 2011. – Vol. 101. – No 1. – P. 261–265.
21. Jacobs, D.L. An ecological life history of Spirodela polyrhiza (Greater Duckweed) with Emphasis on the Turion Phase // Ecological Monographs. – 1947. – V. 17. – P. 437–469.
22. Kuehdorf K., Jetschke G., Ballani L. [et al.]. The clonal dependence of turion formation in the duckweed Spirodela polyrhiza – an ecogeographical approach // Physiologia plantarum. – 2014. – Vol. 150. – No 1. – P. 46–54.
23. Lam E., Appenroth K.J., Michael T. [et al.]. Duckweed in bloom: the 2nd International Conference on Duckweed Research and Applications heralds the return of a plant model for plant biology // Plant Molecular Biology. – 2014. – Vol. 84. – No 6. – P. 737–742.
24. Landolt E. The Family of Lemnaceae – a Monographic Study. (Vol. 1). Biosystematic Investigations in the Family of Duckweeds (Lemnaceae). (Vol. 2). – Zurich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts der Eidg. Techn. Hochschule, 1986. – 566 p.
25. Naumann, B., M. Eberius, and K.-J. Appenroth. “Growth Rate Based Dose Response Relationships and EC-Values of Ten Heavy Metals Using the Duckweed Growth Inhibition Test (ISO 20079) with Lemna minor L. Clone St.” // Journal of Plant Physiology. – 2007. – No 164. – P. 1656–1664.
26. Sree K.S., Adelmann K., Garcia C. [et al.]. Natural variance in salt tolerance and induction of starch accumulation in duckweeds // Planta. – 2015. – Vol. 241. – No 6. – P. 1395–1404.
27. Sree K.S., Appenroth K.J. Increase of starch accumulation in the duckweed Lemna minor under abiotic stress // Albanian Journal of Agricultural Sciences. – 2014. – Vol. 13. – P. 11–14.
28. Sree K.S., Bog M., Appenroth K.J. Taxonomy of duckweeds (Lemnaceae), potential new crop plants // Emirates Journal of Food and Agriculture. – 2016. – Vol. 28. – No 5. – P. 291.
29. Topp C., Henke R., Keresztes Á. [et al.]. A novel mechanism of abscission in fronds of Lemna minor L. and the effect of silver ions // Plant biology. – 2011. – Vol. 13. – No 3. – P. 517–523.
30. Wang, W. Literature Review on Duckweed Toxicity Testing // Environmental Research. – 1990. – V. 52. – P. 7–22.
31. Xu Y., Ma S., Huang M. [et al.]. Species distribution, genetic diversity and barcoding in the duckweed family (Lemnaceae) // Hydrobiologia. – 2015. – Vol. 743. – No 1. – P. 75–87.
32. Ziegler P., Adelmann K., Zimmer S. [et al.]. Relative in vitro growth rates of duckweeds (Lemnaceae) – the most rapidly growing higher plants // Plant Biology. – 2015. – Vol. 17. – No 1. – P. 33–41.
33. Ziegler P., Sree K.S., Appenroth K.J. Duckweeds for water remediation and toxicity testing // Toxicological & Environmental Chemistry. – 2016. – Vol. 98. – No 10. – P. 1127–1154.

Получено: 14.09.2018 Принято: 06.11.2018
Received: 14.09.2018 Accepted: 06.11.2018