На правах рукописи

СЛЕПЦОВ ИГОРЬ ВИТАЛЬЕВИЧ

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ДЕЙСТВИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ И ЮЖНОЙ ЯКУТИИ

03.02.08. – экология
(биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Якутск – 2018

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждение науки Институте биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук

Научный руководитель:	доктор биологических наук, профессор **Журавская Алла Николаевна**
Официальные оппоненты:	**Суворова Галина Георгиевна,** доктор биологических наук, ФГБУН Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, ведущий научный сотрудник, лаборатории биоиндикации экосистем
	Олесова Любовь Дыгыновна, кандидат биологических наук, ФГБУН «Якутский научный центр комплексных медицинских проблем», ведущий научный сотрудник, лаборатории биохимических исследований
Ведущая организация:	ФГБУН Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН

Защита диссертации состоится «30» мая 2018 г. в 10:00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.306.03 при ФГАОУ ВО «Северо-восточный федеральный университет имени М.К. Аммосова» по адресу: 677000, г. Якутск, ул. Белинского, 58; e-mail: dsovet_nefu@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке и на сайте ФГАОУ ВО «Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова»: www.s-vfu.ru

Автореферат разослан «____» _____ 2018 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета, к.б.н. Я.Б. Легостаева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. С развитием промышленности и технологий увеличивается антропогенное загрязнение окружающей среды, которое оказывает токсическое действие на биоту, нарушая стабильность экосистем, ингибируя рост и развитие растений, вызывая нарушение биохимических процессов в клетках [Кузин, 1983; Гродзинский, 1989; Серегин, Иванов, 2001; Зубарева и др., 2003; Шашурин, Журавская, 2007; Шадрина, Степанова, 2008; Титов и др., 2011]. Мало изученным остается влияние низкоинтенсивных воздействий абиотических факторов на живые организмы. Известно, что низкоинтенсивные химические и физические факторы способны оказывать как стимулирующие, так и ингибирующие эффекты на организм [Бурлакова и др., 2003]. В полной мере не исследованы механизмы их действия на физиологические, морфологические и биохимические характеристики растений.

Изучение динамики накопления первичных и вторичных метаболитов позволяет выявить их роль в онтогенезе растений, а также механизмы адаптации к условиям произрастания. Известно, что содержание метаболитов в тканях растений и переходы фенологических фаз зависят от абиотических факторов, прежде всего от климатических условий места произрастания (температура, количество осадков, освещенность), но также и от антропогенных факторов (химической, механической и физической природы) [Егоров, 1954; Гозин, 1972; Крылова и др., 1979; Кершенгольц, 1996; Черняева, Перышкина, 1997; Петров и др., 2011; Граскова и др., 2011; Журавская, 2012; Ветчинникова и др. 2013; Филиппов и др., 2014; Шеин и др., 2014; Петров, 2016; Kazlauskas et al., 2003; Çırak et al., 2007]. Таким образом, изучение влияния абиотических факторов, в том числе в диапазоне низких интенсивностей, на биохимический состав травянистых растений, формирование ответных физиолого-биохимических реакций, их рост и развитие в условиях Якутии является актуальной задачей исследований.

Цель исследования – изучить ответные биохимические, физиологические и морфологические реакции травянистых растений на действие абиотических факторов различной природы (механической, физической и химической) и интенсивности, в условиях Центральной и Южной Якутии.

Для достижения указанной цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить влияние температурных условий Центральной Якутии на содержание флавоноидов, жирных кислот в листьях *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* и на переходы фенологических фаз.
2. Исследовать влияние химических и механических воздействий (Cd^{+2}, пылевое загрязнение) на биохимические, физиологические и морфологические характеристики *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense*.
3. Изучить влияние низкоинтенсивного антропогенного физического воздействия, на примере постоянного магнитного поля, на биохимические, физиологические и морфологические характеристики *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense*.

4. Исследовать влияние низкоинтенсивного природного физического воздействия, на примере разных мощностей экспозиционных доз повышенного естественного радиационного фона в Южной Якутии, на биохимические и физиологические характеристики проростков семенного потомства *Poa angustifolia, Chamerion angustifolium* и *Potentilla norvegica*

Научная новизна работы. Показано, что ответная реакция на изменение температурных условий проявляется специфически на биохимическом уровне (содержание флавоноидов и жирных кислот) и на сроки прохождения фенологических фаз у *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* в условиях Центральной Якутии. Установлено, что в ответ на действие абиотических стресс-факторов различной природы на травянистые растения, произрастающие в условиях Центральной и Южной Якутии, формируются как специфические (жирные кислоты, флавоноиды) так и неспецифические (прооксидантно-антиоксидантные равновесия) адаптивные реакции, зависящие как от видоспецифичности растительного организма, так и от природы и интенсивности стресс-фактора.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В ответ на действие низкоинтенсивных абиотических факторов (механической, физической и химической природы) в растительном организме первоначально формируется неспецифическая адаптивная реакция на биохимическом уровне. Если она достаточна для формирования нового стационарного равновесия организма со средой, то адаптивные перестройки не распространяются на физиологический и морфологический уровни. При увеличении интенсивности абиотических факторов, наблюдается переход в зону субоптимума и пессимума, вызывающего ответные реакции на физиологическом, вторично на биохимическом, и далее на морфологическом уровнях.

2. Абиотические факторы среды (механической, физической и химической природы) влияют на биохимические, физиологические и морфологические характеристики растений, как по неспецифическим, так и по специфическим механизмам, которые обусловлены их интенсивностью и природой воздействия.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные результаты позволяют расширить имеющиеся знания в области экологической биохимии травянистых растений. Проведенные исследования способствуют дополнению имеющихся сведений по динамике накопления первичных и вторичных метаболитов в травянистых растениях на территории Центральной Якутии при влиянии абиотических факторов и их взаимосвязи с фенологической фазой. Проделанная работа расширяет знания об адаптации растений, произрастающих в условиях Центральной и Южной Якутии, к антропогенным стресс-факторам различной природы. Результаты диссертационной работы могут быть использованы в области биотехнологии для выявления времени, места и условий сбора растений с максимальным содержанием биологически активных веществ.

Степень достоверности и апробация работы. Достоверность результатов исследования подтверждается большим количеством материалов, использованием

современных методов исследования и точных измерительных приборов. Обработка полученных результатов выполнялась с использованием программ статистической обработки.

Основные положения работы были доложены и обсуждены на всероссийских и международных конференциях и симпозиумах: «XX Лаврентьевские чтения» (г. Якутск, 18-22 апреля 2016 г.), «Растения в холодном регионе» (г. Якутск, 20-21 октября 2016 г.), XII Международной конференции «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования» (г. Ялта, 6-10 июня 2016 г.), XII Международный симпозиум «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования» (г. Пущино, 19-23 июня 2017 г.).

Структура и содержание диссертации. Работа состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов исследования, результатов и их обсуждения, заключения, выводов и списка используемой литературы. Общий объем составляет 131 страницу, включает 32 рисунка, 8 таблиц. Список литературы включает 206 наименований, в том числе 154 отечественных и 52 зарубежных источников.

Публикации: по теме диссертационной работы опубликовано 7 печатных работ, в том числе 4 в научных журналах, включенных в Перечень ВАК РФ.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введение обоснована актуальность темы исследования, сформулированы цель и задачи работы.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы рассматривается вопросы физиолого-биохимических адаптаций растений к условиям Якутии. Проведен анализ литературы по проблеме воздействия различных типов природных (повышенный естественный радиационный фон) и техногенных (пылевое загрязнение, тяжелые металлы, постоянное магнитное поле) загрязнений на физиологические, морфологические и биохимические характеристики растительных организмов.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследований служили семена, проростки, листья дикорастущих растений: щирицы запрокинутой (*Amaranthus retroflexus* L.), лофанта тибетского (*Agastache rugosa* (Fisch. & C.A.Mey.) Kuntze), ярутки полевой (*Thlaspi arvense* L.), иван-чая узколистного (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub), лапчатки норвежской (*Potentilla norvegica* L.), мятлика узколистного (*Poa angustifolia* L.).

Физиологические характеристики проростков оценивали по энергии прорастания, всхожести, выживаемости, образованию второго, третьего, четвертого и пятого листа. Морфологические характеристики проростков оценивали по длине побега и корешка.

Для создания постоянного магнитного поля высокой однородности использовали катушки Гельмгольца – систему из двух одинаковых катушек, расположенных на одной оси и на расстоянии, равном их среднему радиусу. Магнитную индукцию в центре системы рассчитывали по формуле представленную в работе Матвеева [2005]. Замоченные

на сутки в дистиллированной воде семена подвергали воздействию постоянного магнитного поля с индукцией 50, 80, 100 и 120 мкТл в течение 6 часов.

Для определения уровня пылевого загрязнения на территории города Якутка на ящиках, в которых производился посев растений, устанавливался пористый материал из пенополиуретана с размером 9×6×2 (пылесборник) в шести повторностях на одну точку. Количество пыли, накопившейся в пылесборниках за период эксперимента, рассчитывали вычитанием из массы в конце исследования начальную массу, которая была установлена перед экспериментом. Уровень пылевого запыления рассчитывали в г/($м^2$·сут).

Определение активности супероксиддисмутазы (СОД, КФ 1.15.1.1) в растительном материале проводили по измерению величины молярного коэффициента экстинкции бисформазановых комплексов [Giannopolitis, Ries, 1977], активность пероксидазы (ПОК, КФ 1.11.1.7) – по стандартной методике окисления о-дианизидина H_2O_2 [Лебедева и др., 1977]. Определение суммарного содержания низкомолекулярных антиоксидантов (НМАО) проводили по методике, основанной на окрашивании о-фенантролином восстановленного хлорида железа [Ермаков, 1987]. Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) определяли по методике, основанной на реакции между малоновым диальдегидом (МДА) и тиобарбитуровой кислотой [Владимиров, Арчаков, 1972]. Содержание жирных кислот (ЖК) в растительной ткани проводили методом кислотного гидролиза на газовом хроматографе «МАЭСТРО» 7820/5975 (Россия), на базе газового хроматографа Agilent 7820 (США) и масс-спектрометрического детектора Agilent 5975 (США) [Miquel, Browse, 1992]. Концентрацию флавоноидов в растениях определяли в метанольных экстрактах на ВЭЖХ Милихром А-02 фирмы «ЭкоНова» (Россия) [Слепцов, Журавская, 2016].

Определение мощности экспозиционной дозы повышенного естественного радиационного фона проводили на урановом месторождении в Алданском районе радиометром-дозиметром МКС-14ЭЦ, имеющим детекторы для определение γ- и β-компонентов ионизирующего излучения. Значения природного γ-фона колебались от 20 до 3000 мкР/ч.

Проведено более 330 анализов на содержание флавоноидов, более 390 на жирные кислоты, более 250 на сумму низкомолекулярных антиоксидантов и концентрацию малонового диальдегида, более 190 на активность пероксидазы и супероксиддисмутазы.

Эксперименты выполняли в четырех биологических и аналитических повторностях. Результаты представлены в виде средней арифметической величины и доверительного интервала [Лакин, 1980].

Сравнение средних значений выборок проводили методом однократного дисперсионного анализа (ANOVA). Значимость отличий между средними значениями определяли, используя критерий Ньюмена-Кейлса для множественных сравнений при уровне $p \leq 0.05$. Расчет проводили с помощью пакета AnalystSoft, StatPlus – программа статистического анализа, v.2007.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

3.1. Динамика накопления флавоноидов и жирных кислот в листьях *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* в Центральной Якутии

В этом разделе представлены результаты исследований по влиянию температурных условий на фенологическую фазу, динамику накопления флавоноидов и жирных кислот в листьях *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* в условиях Центральной Якутии.

3.1.1. Динамика накопления флавоноидов в листьях *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* в Центральной Якутии

В табл. 1 представлена связь, между суммой эффективных температур начиная с посева семян (в течение трех вегетационных сезонов 2014-2016гг.) и скоростью прохождения фенологических фаз *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* в условиях Центральной Якутии.

Таблица 1

Фенологические фазы *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* в зависимости от суммы эффективных температур в течение трех вегетационных сезонов

Фенологическая фаза	Сумма эффективных температур, °С		
	2014 г.	2015 г.	2016 г.
Amaranthus retroflexus ($\rho_{2014\text{-}2016}$= 0,95 при $p \leq 0,05$)			
Вегетация	644,1	449,8	1041,0
Бутонизация	1083,1	905,3	1231,7
Цветение	1437,7	1397,7	1351,6
Плодоношение	1641,5	1627,2	1456,5
Agastache rugosa ($\rho_{2014\text{-}2016}$= 0,93 при $p \leq 0,05$)			
Вегетация	799,7	577,0	1041,0
Бутонизация	951,1	905,3	1126,9
Цветение	1404,2	1382,5	1274,6
Плодоношение	1641,5	1627,2	1456,5
Thlaspi arvense ($\rho_{2014\text{-}2016}$= 0,76 при $p \leq 0,05$)			
Вегетация	644,1	438,3	1041,0
Бутонизация	799,7	577,0	1126,9
Цветение	951,1	739,3	1274,6
Плодоношение	1340,2	1318,5	1456,5

Показана корреляционная зависимость суммы эффективных осадков и переходов фенологических фаз в течение трех вегетационных сезонов (2014-2016гг.) *Amaranthus retroflexus* ($\rho_{2014\text{-}2016}$ = 0,95), *Agastache rugosa* ($\rho_{2014\text{-}2016}$ = 0,94) и *Thlaspi arvense* ($\rho_{2014\text{-}2016}$ = 0,76).

Подтверждено, что определенные погодные условия способствуют синтезу сигнальных веществ и транспортировке их в апикальные ткани, которые инициируют образование бутонов, цветов и плодов [Минаева, Горбалева, 1967].

Основными флавоноидами в *Amaranthus retroflexus* являются рутин и кверцетин [Kalinova, Dadakov, 2009]. В листьях *Amaranthus retroflexus*, произрастающего в условиях Центральной Якутии, был обнаружен только рутин. Установлено, что начиная с фазы вегетации до фазы плодоношения в течение трех вегетационных сезонов, происходило

увеличение концентрации рутина в листьях, а их максимальное содержание зафиксировано в фазах цветения и плодоношения (табл.2).

Таблица 2

Динамика накопления рутина в листьях *Amaranthus retroflexus* в течение трех вегетационных периодов (2014-2016 гг.)

Фенологическая фаза	Рутин, мг/г$_{сух.ткани}$		
	2014 г.	2015 г.	2016 г.
Вегетация	2,37±0,41^{a}	0,32±0,11^{a}	1,50±0,25^{a}
Бутонизация	9,98±0,32^{b}	4,42±0,17^{b}	4,02±0,33^{b}
Цветение	16,25±0,35^{c}	8,83±0,38^{c}	6,68±0,42^{c}
Плодоношение	-	9,60±0.45^{c}	7,70±0,46^{c}

Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \leq 0,05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, n=4

Известно, что *Agastache rugosa* содержит семь флавоноидов, четыре из которых содержат гликозидные остатки: лютеолин-7-О-, апигенин-7-О-, диосметин-7-О- и акацетин-7-О-гликозид и три агликона - лютеолин, апигенин и акацетин [Vogelmann, 1984]. В листьях *Agastache rugosa* были обнаружены четыре флавоноида: лютеолин-7-О-гликозид, апигенин-7-О-гликозид, лютеолин и апигенин. Показано, что в течение трех вегетационных сезонов наблюдалось повышение содержания лютеолин-7-О-гликозида, лютеолина (табл.3), апигенин-7-О-гликозида и апигенина (табл.4) с фазы вегетации до плодоношения. Максимальное содержание флавоноидов наблюдали в фазе цветения и плодоношения.

Таблица 3

Динамика накопления лютеолина и лютеолин-7-О-гликозида в листьях *Agastache rugosa* в течение трех вегетационных периодов (2014-2016 гг.)

Фенологическая фаза	Лютеолин, мг/г$_{сух.ткани}$			Лютеолин-7-О-гликозид, мг/г$_{сух.ткани}$		
	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.
Вегетация	0,54±0,08^{a}	0,07±0,01^{a}	0,22±0,05^{a}	0,11±0,01^{a}	0,13±0,01^{a}	0,36±0,05^{a}
Бутонизация	1,23±0,11^{b}	0,70±0,04^{b}	0,38±0,05^{b}	0,28±0,03^{b}	0,31±0,02^{b}	1,09±0,07^{b}
Цветение	1,30±0,09^{b}	1,01±0,07^{c}	0,59±0,05^{c}	0,27±0,02^{b}	0,92±0,11^{c}	1,17±0,04^{b}
Плодоношение	-	1,18±0,08^{c}	0,69±0,07^{c}	-	1,20±0,13^{c}	1,38±0,08^{c}

Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \leq 0,05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, n=4

Таблица 4

Динамика накопления апигенина и апигенин-7-О-гликозида в листьях *Agastache rugosa* в течение трех вегетационных периодов (2014-2016 гг.)

Фенологическая фаза	Апигенин, мг/г$_{сух.ткани}$			Апигенин-7-О-гликозид, мг/г$_{сух.ткани}$		
	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.
Вегетация	0,56±0,04^{a}	0,03±0,01^{a}	0,33±0,03^{a}	0,36±0,09^{a}	0,07±0,01^{a}	0,16±0,01^{a}
Бутонизация	0,70±0,03^{b}	0,42±0,04^{b}	0,38±0,03^{a}	0,64±0,04^{b}	0,30±0,03^{b}	0,19±0,01^{a}
Цветение	0,77±0,06^{b}	0,53±0,02^{c}	0,66±0,04^{b}	0,79±0,06^{b}	0,55±0,03^{c}	0,28±0,01^{b}
Плодоношение	-	0,55±0,04^{c}	0,84±0,02^{c}	-	0,61±0,05^{c}	0,35±0,01^{c}

Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \leq 0,05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, n=4

Известно, что в *Thlaspi arvense* содержится лютеолин-7-О-гликозид и апигенин-7-О-гликозид [Llugany et al., 2013]. В листьях был обнаружен только лютеолин-7-гликозид, что

может быть обусловлено условиями произрастания растения. Таким образом, установлено, что повышение содержания лютеолин-7-О-гликозида в листьях *Thlaspi arvense*, происходит, начиная с фазы вегетации до цветения, где и наблюдалась его максимальная концентрация (табл.5).

Таблица 5

Динамика накопления лютеоли-7-О-гликозида в листьях *Thlaspi arvense* в течение трех вегетационных периодов (2014-2016 гг.)

Фенологическая фаза	Лютеолин-7-О-гликозид, мг/$г_{сух.ткани}$		
	2014 г.	2015 г.	2016 г.
Вегетация	0,081±0,005	0,242±0,016	0,078±0,008
Бутонизация	0,107±0,002	0,903±0,014	0,099±0,006
Цветение	0,111±0,004	1,051±0,083	0,150±0,025
Плодоношение	0,095±0,006	0,587±0,025	0,079±0,006

Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \leq 0,05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, n=4

При наступлении фазы плодоношения содержание лютеолин-7-О-гликозида в листьях *Thlaspi arvense* уменьшалось, что возможно связано с его переходом в плоды.

По результатам исследования установлено, что в течение трех вегетационных сезонов наблюдалось повышение содержания флавоноидов в листьях *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense*, начиная с фазы вегетации до плодоношения. Исключением является *Thlaspi arvense* в фазе плодоношения, где снизилось содержание лютеолин-7-О-гликозида в сравнение с фазой цветения.

Максимальное содержание флавоноидов в фазе цветения и плодоношения может быть обусловлено тем, что флавоноиды необходимы для привлечения насекомых для опыления [Formica, Regelson, 1995] и образования пыльцевой трубки [Минаева, Горбалева, 1967]. Возможно, вследствие этого начинается повышенный синтез флавоноидов у растения. Также высокое содержание флавоноидов может быть связано с их защитными функциями, а именно, с необходимостью выживания на таких важных фазах развития как цветение и плодоношение, так как известно, что флавоноиды защищают растения от травоядных насекомых, патогенных бактерий и грибков [Dai et al., 1996; Harborne, Williams, 2000; Mierziak et al., 2014].

3.1.2. Динамика накопления жирных кислот в листьях *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* в Центральной Якутии

Показано, что в листьях *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* (с 2014 по 2016 гг.) с фазы вегетации до плодоношения происходило снижение содержания суммы ЖК, что может быть связано с образованием бутонов, цветков и плодов, для которых требуется дополнительная энергия и структурные компоненты, источником которых могут быть жирные кислоты (табл.6). Так как *Amaranthus retroflexus* и *Thlaspi arvense* является однолетними растениями, а *Agastache rugosa* зимует корневой системой, они не накапливают жирные кислоты в листьях на зимний и весенний период. Поэтому,

вероятно, все возможные энергетические ресурсы используются для образования бутонов, цветков и плодов в текущий вегетационный период.

Таблица 6

Динамика накопления суммы ЖК в листьях *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* в течение трех вегетационных периодов (2014-2016 гг.)

Фенологическая фаза	ΣЖК, мг/г$_{сух.ткани}$		
	2014 г.	2015 г.	2016 г.
Amaranthus retroflexus			
Вегетация	22,14±0,89^{a}	14,2±0,57^{a}	25,00±1,13^{a}
Бутонизация	12,02±0,72^{b}	10,81±0,65^{b}	19,13±1,15^{b}
Цветение	6,86±0,34^{c}	9,25±0,46^{c}	19,19±0,96^{b}
Плодоношение	-	6,91±0,28^{d}	13,31±0,53^{c}
Agastache rugosa			
Вегетация	23,67±0,95^{a}	14,71±0,59^{a}	27,70±1,25^{a}
Бутонизация	19,07±1,14^{b}	13,35±0,80^{b}	20,22±1,21^{b}
Цветение	16,88±0,84^{c}	13,12±0,66^{b}	22,43±1,12^{b}
Плодоношение	-	9,54±0,38^{c}	17,43±0,70^{c}
Thlaspi arvense			
Вегетация	23,47±0,94^{a}	12,67±0,51^{a}	25,91±1,17^{a}
Бутонизация	19,64±1,18^{b}	11,72±0,78^{a}	20,04±1,20^{b}
Цветение	23,17±1,16^{a}	11,91±0,64^{a}	12,60±0,63^{c}
Плодоношение	16,47±0,66^{c}	9,88±0,46^{b}	13,49±0,54^{c}

Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \leq 0,05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, n=4

3.2. Влияние хлорида кадмия (II) на физиологические, морфологические и биохимические характеристики проростков *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense*

Интоксикация хлоридом кадмия (II) проростков *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* способствовала повышению концентрации МДА и уменьшению содержания ΣНМАО (табл.7). Это, по-видимому, связано с тем, что ионы Cd^{+2} усиливали образование свободных радикалов, которые в свою очередь индуцировали процессы перекисного окисления липидов.

Известно, что НМАО участвуют в инактивации свободных радикалов и также некоторые из них способны образовывать с тяжелыми металлами нерастворимые соединения [Michalak et al., 2006]. Таким образом, за счет процессов указанных выше в тканях проростков *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* с увеличением концентрации $CdCl_2$ происходит снижение содержания ΣНМАО и $k_{аоз}$ (рис.1). В проростках *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* при действии $CdCl_2$ также активировались СОД и ПОК. Возможно, это связано с увеличением количества супероксид радикала и перекисей, вызванного кадмиевой интоксикацией, что, в свою очередь, и вызвало повышение активности СОД и ПОК [Филиппов и др., 2014; Chen et al., 2000]. Вместе с тем, активация СОД и ПОК не смогла полностью купировать рост интенсивности ПОЛ при повышении концентрации $CdCl_2$, так как, по-видимому, перекиси и супероксид радикалы не являются основными токсикантами при кадмиевой интоксикации.

Таблица 7

Биохимические характеристики проростков *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* при интоксикации хлоридом кадмия (II)

Концентрация $CdCl_2$, мкМ	НМАО, мг-экв кверцетана/$г_{сырой\ массы}$	ПОЛ нмоль/$г_{сырой\ массы}$	СОД мкмоль/$г_{сырой\ массы}$ /мин	АП, мкмоль/$г_{сырой\ массы}$ /мин
Amaranthus retroflexus				
0	0,56±0,02	52,8±6,6	0,79±0,11	9,87±0,12
5	0,46±0,01*	114,5±4,0*	1,57±0,06*	16,61±0,11*
10	0,39±0,03*	115,5±8,2*	3,14±0,12*	18,68±0,22*
20	0,41±0,04*	138,1±5,8*	4,83±0,24*	21,12±0,63*
40	0,26±0,01*	158,6±6,7*	6,82±0,18*	30,47±0,48*
80	0,27±0,02*	154,2±7,5*	9,23±0,29*	38,50±0,05*
Agastache rugosa				
0	3,19±0,02	162,2±7,1	1,48±0,18	4,89±0,53
5	2,51±0,04*	243,8±13,6*	2,48±0,06*	10,66±0,17*
10	2,48±0,04*	267,5±7,1*	2,77±0,06*	11,42±0,06*
20	1,95±0,08*	266,6±3,5*	3,10±0,14*	12,40±0,16*
40	2,01±0,10*	300,1±4,9*	4,26±0,02*	12,97±0,27*
80	1,99±0,02*	411,3±15,0*	6,08±0,12*	15,70±0,28*
Thlaspi arvense				
0	0,55±0,03	197,9±13,1	3,6±0,2	42,6±0,6
5	0,53±0,02	219,1±6,8	3,8±0,1	44,1±0,9
10	0,37±0,01*	234,8±17,6*	4,1±0,1*	58,1±2,5*
20	0,32±0,01*	243,4±3,5*	4,3±0,1*	75,5±0,7*
40	0,29±0,01*	244,6±6,7*	4,8±0,2*	77,8±0,2*
80	0,30±0,01*	364,4±22,1*	5,3±0,1*	86,4±4,2*

* Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$, n=4

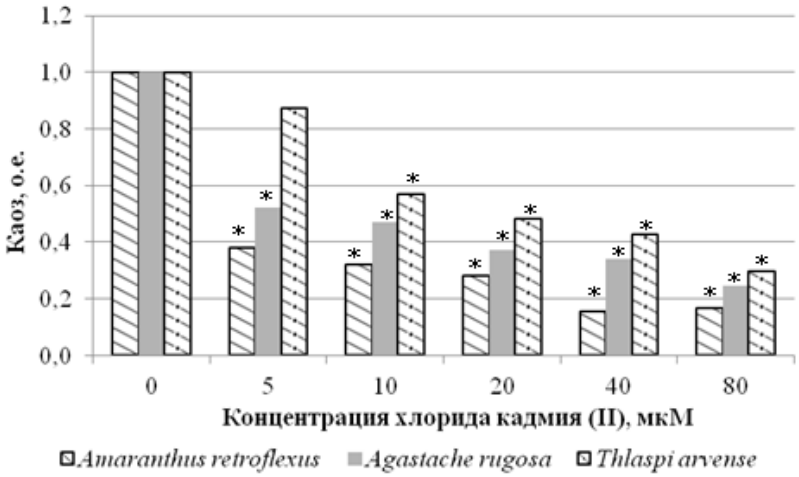

Рис. 1. Коэффициент антиоксидантной защиты проростков *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* при интоксикации хлоридом кадмия (II)

* Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$

Установлено, что ответная реакция проростков при интоксикации $CdCl_2$ была видоспецифичной, а именно, наиболее устойчивым при интоксикации $CdCl_2$ оказался *Thlaspi arvense*, менее устойчивым - *Agastache rugosa*, а самым чувствительным - *Amaranthus retroflexus*. (табл.8).

Таблица 8

Количество проростков на 30 день *Amaranthus retroflexus, и Agastache rugosa Thlaspi arvense* при интоксикации хлоридом кадмия (II)

Концентрация $CdCl_2$, мкМ	*Amaranthus retroflexus*	*Agastache rugosa*	*Thlaspi arvense*
	Количество проростков с двумя листами, %	Количество проростков с тремя листами, %	
0 (контроль)	39,0±2,5	27,0±1,2	70,0±1,2
5	15,3±1,2*	35,0±1,2*	74,0±1,2*
10	13,3±1,2*	25,3±1,2	77,0±3,7*
20	10,7±1,2*	22,0±1,2*	63,0±1,2*
40	6,0±2,0*	11,0±1,2*	60,0±1,2*
80	2,7±1,2*	9,0±1,2*	57,0±1,2*

* Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$, n=4.

Ингибирование физиологических и морфологических характеристик проростков *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* может быть связано с непосредственным действием $CdCl_2$ на процессы деления клеток апекса побега, заключающемся в торможении развития проростков - ростовых процессов побега и корешка (табл.9). [Титов и др., 2012; Astolfi et al, 2004]. Вероятно, это связано с повышенным сродством Cd^{+2} к сульфгидрильным группам белков, ответственных за прохождение митоза [Титов и др., 2011]. Следует отметить, что при интоксикации $CdCl_2$ длина побега и корешка у проростков *Thlaspi arvense* снижалась менее интенсивно, что также может свидетельствовать о его большей устойчивости в сравнении с *Amaranthus retroflexus* и *Agastache rugosa*.

Таблица 9

Морфологические характеристики проростков *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* при интоксикации хлоридом кадмия (II)

Концентрация $CdCl_2$ мкМ	*Amaranthus retroflexus*		*Agastache rugosa*		*Thlaspi arvense*	
	Длина побега, мм	Длина корешка, мм	Длина побега, мм	Длина корешка, мм	Длина побега, мм	Длина корешка, мм
0	22,70±2,61	60,95±7,31	5,52±0,66	74,86±8,98	17,76±1,23	18,35±1,47
5	6,59±0,40*	4,67±0,33*	2,76±0,17*	7,04±0,49*	15,12±0,67*	15,21±0,91*
10	4,60±0,37*	3,00±0,18*	2,44±0,20*	6,12±0,37*	14,80±0,96*	14,14±1,06*
20	4,00±0,28*	1,79±0,16*	2,13±0,15*	5,00±0,42*	12,27±0,91*	12,86±0,82*
40	3,27±0,16*	1,39±0,07*	1,41±0,07*	3,88±0,19*	11,12±0,64*	9,23±0,44*
80	2,46±0,25*	1,08±0,06*	1,16±0,12*	2,50±0,16*	8,61±0,75*	7,86±0,73*

* Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$.

3.3. Влияние пылевого загрязнения на биохимические характеристики листьев *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* на территории города Якутска

Изучено изменение компонентов антиоксидантно-прооксиданной системы в листьях *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* в зависимости от уровня запыления, которые были определены на участках территории г. Якутска. Из данных, приведенных в табл. 10, наблюдается повышение интенсивности ПОЛ (уровня МДА) с увеличением степени запыления, что может быть связано с закупориванием устьиц и с

нарушением газообмена листьев и водного режима [Ильин, 1991], и проникновением ионов тяжелых металлов в клетки растений, которые индуцируют процессы ПОЛ [Владимиров, Арчаков, 1972].

Таблица 10

Сумма низкомолекулярных антиоксидантов, концентрация малонового диальдегида, активность пероксидазы и супероксиддисмутазы в листьях *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* в зависимости от уровня запыления

Уровень запыления, г/(м^2*сут)	ΣНМАО, мг-экв кверцетана/г$_{сух.ткани}$	МДА, мкмоль/г$_{сух.ткани}$	ПОК, мкмоль/г$_{сырой\ массы}$ мин	СОД мкмоль/г$_{сырой\ массы}$ мин
Amaranthus retroflexus				
0,64 (контроль)	1,36±0,09	0,43±0,03	0,16±0,01	0,36±0,05
2,49	2,18±0,09*	0,85±0,03*	0,25±0,01*	0,72±0,11*
5,78	2,64±0,28*	0,69±0,02*	0,24±0,02*	0,83±0,12*
7,34	1,68±0,12*	0,79±0,02*	0,26±0,01*	0,82±0,15*
8,34	1,98±0,14*	0,81±0,04*	0,30±0,02*	0,54±0,06*
Agastache rugosa				
0,64 (контроль)	3,41±0,14	0,24±0,01	0,32±0,04	0,35±0,03
2,49	4,20±0,24*	0,34±0,03*	0,50±0,07*	0,45±0,03*
5,78	4,02±0,23*	0,35±0,01*	0,49±0,04*	1,03±0,13*
7,34	4,05±0,21*	0,29±0,02*	0,70±0,11*	0,82±0,12*
8,34	4,09±0,26*	0,31±0,01*	0,49±0,06*	0,49±0,06*
Thlaspi arvense				
0,64 (контроль)	0,86±0,04	0,34±0,04	0,47±0,03	0,53±0,04
2,49	1,46±0,08*	0,52±0,03*	0,82±0,06*	0,66±0,05*
5,78	1,02±0,06*	0,58±0,03*	1,05±0,08*	0,81±0,10*
7,34	1,31±0,09*	0,57±0,06*	0,88±0,07*	1,04±0,14*
8,34	1,33±0,13*	0,48±0,02*	0,97±0,06*	0,99±0,12*

* Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \geq 0.05$, n=4.

Повышение суммы НМАО, в том числе флавоноидов, активности ПОК и СОД в клетках *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense,* являлось ответной реакцией на повышение концентрации МДА (табл. 10 и 11) и приводило к сдерживанию роста интенсивности ПОЛ при повышении уровня пылевого загрязнения. То есть, происходила компенсаторная биохимическая адаптация, заключающаяся в сбалансировании антиоксидантно–прооксидантной системы [Хочачка, Сомеро, 1988] (рис.2).

Таблица 11

Концентрация флавоноидов и сумма жирных кислот в листьях *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* в зависимости от уровня запыления

Запыление, г/(м^2*сут)	*Amaranthus retroflexus*		*Agastache rugosa*		*Thlaspi arvense*	
	Рутин, мг/г$_{сух.ткани}$	ΣЖК мг/г$_{сух.ткани}$	Апигенин, мг/г$_{сух.ткани}$	ΣFA, мг/г$_{сух.ткани}$	Лютеолин-7-О-гликозид, мг/г$_{сух.ткани}$	ΣЖК, мг/г$_{сух.ткани}$
0,64	0,17±0,02	11,21±0,45	0,73±0,04	10,83±0,32	0,08±0,01	13,11±0,52
2,49	0,24±0,02*	21,38±1,28*	0,88±0,04*	19,30±1,16*	0,12±0,01*	22,48±0,67*
5,78	0,37±0,02*	18,14±0,91*	1,25±0,05*	13,76±0,41*	0,15±0,01*	22,86±1,14*
7,34	0,34±0,03*	18,18±0,55*	1,28±0,04*	19,45±1,17*	0,13±0,02*	19,35±0,77*
8,34	0,44±0,04*	19,24±0,77*	0,97±0,04*	20,56±1,44*	0,10±0,01*	22,60±0,86*

* Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$, n=4.

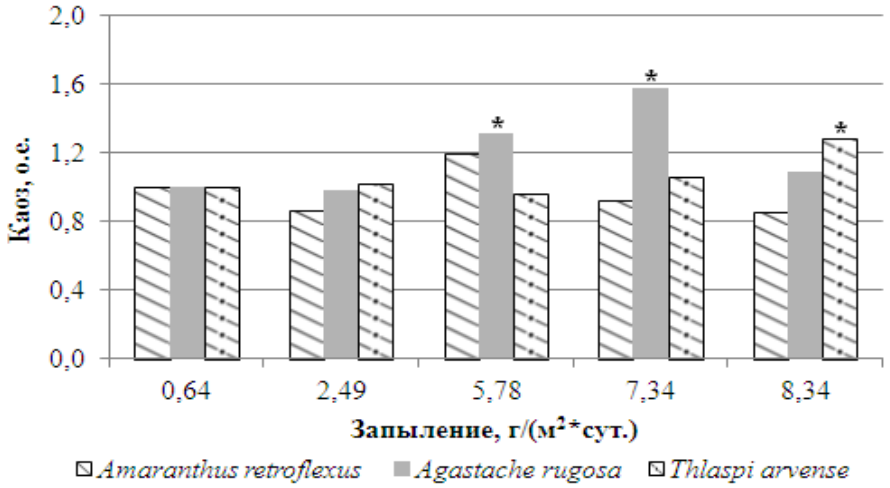

Рис. 2. Коэффициент антиоксидантной защиты листьев *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* в зависимости от уровня запыления

* Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$

Показано, что в листьях *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* в зонах с повышенным запылением (увеличением ПОЛ) растет содержание суммы общих, ненасыщенных и насыщенных ЖК, что также может быть вызвано адаптацией растений к условиям произрастания при воздействии хронического стресс-фактора - повышенного запыления.

3.4. Влияние постоянного магнитного поля на физиологические, морфологически и биохимические характеристики проростков *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense*

В проростках *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* при действии кратковременного постоянного магнитного поля с различной магнитной индукцией наблюдалось увеличение содержания МДА (табл.12). Это может быть вызвано влиянием магнитного поля на радикальные пары, что приводило к образованию активных форм кислорода и способствовало повышению перекисного окисления липидов, на фоне увеличения концентрации малонового диальдегида [Galland, Pazur, 2005].

Показано увеличение ΣНМАО в клетках проростков *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* на фоне увеличения интенсивности ПОЛ. Видно, что в клетках проростков *Amaranthus retroflexus* при 120 мкТл наблюдалось сохранение на одном уровне с контрольным значением суммарного содержания НМАО и концентрации МДА. Обратная тенденция зафиксирована у проростков *Thlaspi arvense*, где при 120 мкТл повышалось содержание МДА при уменьшении ΣНМАО. Активность СОД и ПОК при воздействии постоянного магнитного поля во всем диапазоне индукций у проростков *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* изменялась немонотонно, что может быть связано с особенностью регуляции и синтеза ферментов в ответ на кратковременное действие магнитного поля.

Таблица 12

Сумма низкомолекулярных антиоксидантов, концентрация малонового диальдегида, активность пероксидазы и супероксиддисмутазы в проростках *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* при действии постоянного магнитного поля

Индукция ПМП, мкТл	МДА, мкмоль/$г_{проростка}$	ΣНМАО, мг-экв кверцетана/$г_{проростка}$	ПОК, мкмоль/$г_{проростка}$	СОД мкмоль/$г_{проростка}$
Amaranthus retroflexus				
0	0,086±0,004	0,38±0,03	3,88±0,26	5,49±0,44
50	0,097±0,006	0,51±0,04*	4,08±0,29	6,52±0,72
80	0,106±0,002*	0,64±0,03*	5,18±0,47*	8,37±0,67*
100	0,112±0,007*	0,55±0,03*	6,61±0,39*	9,65±1,06*
120	0,079±0,008	0,42±0,03	3,31±0,47	4,57±0,63
Agastache rugosa				
0	0,055±0,006	1,08±0,05	6,01±0,48	6,66±0,60
50	0,065±0,004	1,23±0,04*	6,22±0,68	6,85±0,55
80	0,067±0,005*	1,32±0,05*	8,26±0,99*	8,41±0,93*
100	0,066±0,004*	1,27±0,07*	9,64±0,58*	12,57±1,76*
120	0,087±0,009*	1,36±0,06*	6,14±0,74	6,13±0,86
Thlaspi arvense				
0	0,084±0,008	0,11±0,01	7,09±0,49	3,12±0,37
50	0,092±0,009	0,16±0,02	7,11±0,15	4,73±0,43*
80	0,094±0,003*	0,24±0,04*	8,50±0,10*	8,03±0,88*
100	0,103±0,008*	0,20±0,04*	8,19±0,38*	5,37±0,75*
120	0,109±0,014*	0,13±0,02	8,18±0,68*	4,43±0,66*

* Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$, n=4.

Такие изменения активности СОД, ПОК, $k_{аоз}$ (рис.3), а также содержания исследуемых флавоноидов (табл.13) могут быть следствием кратковременности и малой интенсивности действия данного стресс-фактора [Бурлакова и др., 2003].

Показано, что у всех исследуемых растений наблюдается увеличение суммы насыщенных и ненасыщенных ЖК при действии постоянного магнитного поля во всем диапазоне индукций (табл.14). Это может быть связано с ответной реакцией организма и повышенной компенсацией ЖК вследствие увеличения перекисного окисления липидов в клетках проростков *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense*.

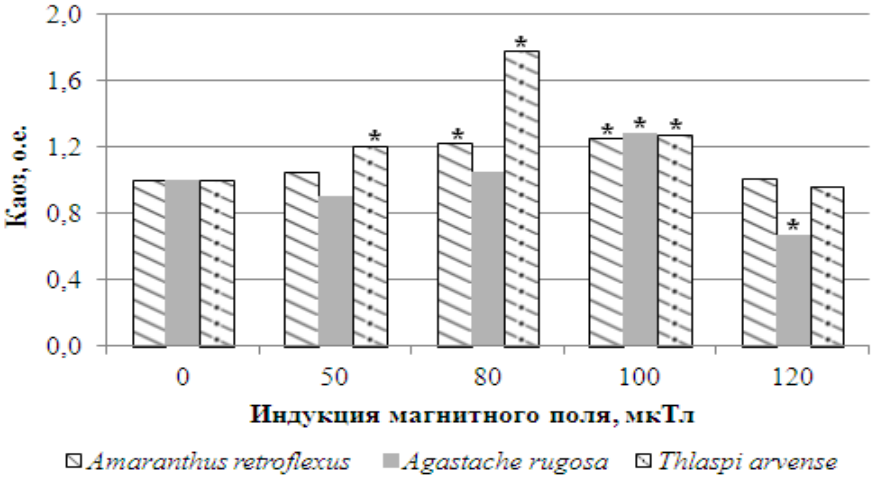

Рис. 3. Коэффициент антиоксидантной защиты ($k_{аоз}$) проростков *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* при действии постоянного магнитного поля

* Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$

Такие эффекты также могут быть вызваны магнитными свойствами веществ, содержащимися в семенах, которые реагируют специфично на определенные изменения индукции магнитного поля, что в свою очередь провоцирует каскад биохимических реакций, приводящий к немонотонному характеру исследуемых соединений [Wang et al., 2008; Shabrangi, Majd, 2009; Шашурин и др. 2014].

Таблица 13

Концентрация флавоноидов и сумма жирных кислот в клетках проростков *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* при действии постоянного магнитного поля

Индукция ПМП, мкТЛ	*Amaranthus retroflexus*		*Agastache rugosa*		*Thlaspi arvense*	
	Рутин, мг/г$_{проростка}$	ΣЖК, мг/г$_{проростка}$	Апигенин-7-О-гликозид, мг/г$_{проростка}$	ΣЖК, мг/г$_{проростка}$	Лютеолин-7-О-гликозид, мг/г$_{проростка}$	ΣЖК, мг/г$_{проростка}$
0	0,54±0,03	5,53±0,22	0,16±0,04	9,67±0,39	0,09±0,02	10,68±0,43
50	0,69±0,03*	9,12±0,55*	0,23±0,04	16,09±0,97*	0,22±0,01*	14,51±0,87*
80	0,68±0,02*	12,05±0,36*	0,29±0,02*	15,20±0,46*	0,31±0,03*	13,25±0,40*
100	0,76±0,03*	11,20±0,78*	0,26±0,02*	15,29±1,07*	0,16±0,02*	15,07±1,05*
120	0,48±0,04	12,70±0,76*	0,33±0,03*	18,93±1,14*	0,10±0,02	15,42±0,93*

* Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$, n=4.

Показано, что обработка семян *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense*, в течение 6 часов постоянным магнитным полем (ПМП) с индукцией 50, 80, 100 и 120 мкТл, не вызывала статистически достоверных изменений физиологических характеристик, таких как энергия прорастания и всхожесть семян, относительно контроля (табл.14).

Таблица 14

Физиологические и морфологические характеристики проростков *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* при действии постоянного магнитного поля

Индукция ПМП, мкТл	Энергия прорастания на 3 день, %	Всхожесть на 14 день, %	Длина побега, мм	Длина корешка, мм
Amaranthus retroflexus				
0	39,3±4,5	62,0±4,5	13,5±1,4	45,3±3,5
50	47,0±4,2	66,0±5,0	14,0±1,0	47,0±4,2
80	43,0±3,5	61,0±4,3	14,8±1,3	48,5±4,4
100	40,0±3,9	57,0±3,7	15,8±1,3	49,4±4,1
120	47,0±4,2	66,0±4,7	15,2±1,3	52,6±3,5
Agastache rugosa				
0	28,7±3,7	76,0±2,5	1,8±0,2	47,5±4,6
50	34,7±2,5	77,3±3,7	1,9±0,2	48,5±4,2
80	26,7±1,2	74,7±2,5	2,0±0,1	53,2±4,4
100	28,0±1,2	78,0±2,5	1,9±0,1	53,7±4,4
120	26,0±2,5	74,0±2,5	2,0±0,1	53,6±3,5
Thlaspi arvense				
0	38,7±3,6	88,0±4,1	9,1±0,8	31,7±2,9
50	39,3±3,1	90,0±5,1	8,7±0,6	29,8±3,8
80	32,7±4,2	85,3±1,2	7,9±0,6	35,2±3,9
100	36,7±2,3	83,3±3,1	8,0±0,7	35,8±3,9
120	32,0±4,1	80,7±4,1	9,8±0,5	36,7±3,1

* Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$, n=4.

Также при действии постоянного магнитного поля не изменялись и морфологические характеристики проростков *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense*, такие как длина побега и корешка, относительно контрольных значений. Такой эффект также может быть связан с кратковременным и низкоинтенсивным воздействием постоянного магнитного поля на семена [Бурлакова и др., 2003].

Таким образом, при воздействии постоянного магнитного поля наблюдается немонотонное волнообразное изменение биохимических параметров, но физиологические и морфологические характеристики проростков *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* сохраняются на уровне контроля. Это может свидетельствовать о том, что растения не выходят из зоны оптимума в результате того, что вследствие низкой интенсивности и кратковременности действия ПМП не наблюдалось нарушений биохимических процессов, способствующих изменению физиологических и морфологических характеристик проростков.

3.5. Влияние повышенного естественного радиационного фона на физиолого-биохимические характеристики проростков семенного потомства *Chamerion angustifolium, Potentilla norvegica, Poa angustifolia*

При увеличении МЭД ПЕРФ наблюдается немонотонное повышение ΣНМАО и концентрации МДА у проростков семенного потомства *Poa angustifolia*, *Chamerion angustifolium* и *Potentilla norvegica*, родительские формы которых произрастали в условиях разных МЭД ПЕРФ (табл.15).

Таблица 15

Концентрация малонового диальдегида, НМАО и жирных кислот в проростках семенного потомства *Poa angustifolia*, *Chamerion angustifolium* и *Potentilla norvegica*, подвергнутых влиянию повышенного естественного радиационного фона

МЭД, мкР/час	ΣНМАО, мг-экв кверцетана/$г_{проростка}$	МДА, мкмоль/$г_{проростка}$	ΣЖК, мг/$г_{проростка}$
Poa angustifolia			
20	9,76±0,28	0,67±0,08	8,89±0,36
40	9,37±0,25	0,72±0,09	7,48±0,45*
50	10,15±0,21	0,78±0,08	7,99±0,24*
80	10,53±0,20*	1,07±0,07*	9,71±0,49
100	10,81±0,31*	0,95±0,10*	9,89±0,40*
2000	10,80±0,25*	0,95±0,09*	11,39±0,46*
3000	14,02±0,32*	1,08±0,07*	8,74±0,52
Chamerion angustifolium			
20	9,01±0,07	0,78±0,02	1,55±0,06
80	8,82±0,15	0,96±0,02*	1,55±0,09
200	9,55±0,06*	0,91±0,03*	1,65±0,05
350	9,76±0,09*	0,94±0,04*	1,85±0,09*
700	10,51±0,23*	1,28±0,11*	1,51±0,06
Potentilla norvegica			
20	7,11±0,19	0,69±0,05	3,05±0,12
80	8,04±0,11*	0,78±0,05	2,11±0,13*
150	8,01±0,13*	0,76±0,04	2,36±0,07*
400	8,37±0,40*	0,86±0,03*	2,17±0,11*
700	8,95±0,14*	0,95±0,03*	1,95±0,08*

* Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$, n=4.

Такие эффекты могут быть связаны с адаптацией родительских растений к разным МЭД ПЕРФ и как следствие - повышением ΣНМАО в ответ на увеличение концентрации МДА у семенного потомства.

Показано, что проростки семенного потомства *Poa angustifolia, Chamerion angustifolium* и *Potentilla norvegica,* родительских форм, длительное время произрастающих в условиях действия разных МЭД ПЕРФ, проявляют видоспецифичную ответную реакцию по содержанию ЖК, что может быть обусловлено различной стратегией адаптации исследуемых растений к радиации.

Показано, что ПЕРФ в исследованном нами диапазоне МЭД облучения оказывает стимулирующий эффект на образование настоящего листа у проростков семенного потомства *Poa angustifolia, Chamerion angustifolium* и *Potentilla norvegica*, что свидетельствует о нормальном функционировании меристематической ткани и является подтверждением их дальнейшей жизнеспособности (табл.16).

Возможно, это связано с эволюционно сформированной повышенной устойчивостью семян и выживаемостью проростков, родительские формы которых длительное время произрастали в условиях хронического действия разных МЭД ПЕРФ, что было подтверждено другими авторами [Журавская и др., 2006, 2009].

Таблица 16

Образование настоящего листа у проростков семенного потомства *Poa angustifolia, Chamerion angustifolium* и *Potentilla norvegica,* подвергнутых влиянию разных мощностей экспозиционных доз повышенного естественного радиационного фона

МЭД, мкР/час	Настоящий лист, %		
	Poa angustifolia	*Chamerion angustifolium*	*Potentilla norvegica*
20 (контроль)	3.0±0.3	9.0±0.9	56.0±5.6
40	11.5±1.1*	-	-
50	12.0±1.2*	-	-
80	33.0±3.3*	62.0±6.0*	82.0±8.2*
100	25.0±2.2*	-	-
150	-	-	88.0±8.8*
200	-	65.0±6.5*	-
350	-	56.3±5.6*	-
400	-	-	69.0±6.9*
700	-	42.3±4.2*	81.3±8.1*
2000	29.5±0.3*	-	-
3000	2.0±0.2	-	-

* Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$, n=4.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования показали, что температурные условия произрастания *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* специфически влияют на динамику накопления флавоноидов и жирных кислот в их листьях и на сроки прохождения растениями фенологических фаз. В течение онтогенеза исследуемых растений концентрация флавоноидов увеличивалась, а содержание жирных кислот уменьшалось.

Действие низкоинтенсивных абиотических факторов (механической, физической и химической природы) приводит к ответной реакции на биохимическом уровне с сохранением статуса растения в зоне оптимума, без изменений физиологических и морфологических параметров растений. Увеличение интенсивности абиотических факторов, способствует переходу в зону субоптимума и пессимума, вызывает изменения, как на биохимическом, так и на физиологическом и морфологическом уровнях.

Неспецифическая ответная реакция на биохимическом уровне при кадмиевой интоксикации у исследованных растений в диапазоне относительно высоких концентраций (от 5 до 80 мкМ) вызвала увеличение интенсивности ПОЛ, активности СОД и ПОК, на фоне снижения содержания НМАО. Это привело к уменьшению в 3-5 раз расчетного значения $k_{АОЗ}$, что приводило к ингибированию ростовых процессов, выживаемость проростков снизилась в 1,2-14,4 раза, длина побега и корешка уменьшилась в 2,1-9,2 и 2,3-56,4 раза, соответственно, на 30-й день наблюдения.

Пылевое загрязнение в диапазоне средних концентраций биологической активности (0,64÷8,34 г/($м^2$*сут)) способствовало увеличению содержания жирных кислот и интенсивности ПОЛ. Следует отметить, что рост концентрации НМАО, активности ПОК и СОД полностью компенсировал активацию ПОЛ, за счет этого коэффициент антиоксидантной защиты не уменьшался, а при уровнях запыления 5,78 и 7,34 г/($м^2$*сут.) - даже увеличивался.

Действие постоянного магнитного поля низкой интенсивности (50÷120 мкТл) вызвало немонотонную видоспецифическую ответную реакцию. В диапазоне от 80 до 100 мкТл значение $k_{АОЗ}$ увеличивалось на 20-70% относительно контроля. При всех величинах индукции ПМП в 1,4-2,3 раза (в зависимости от вида растения) увеличивалось содержание ЖК и в 1,4-3.4 раза - флавоноидов. Предположено, что биохимические адаптации травянистых растений к действию ПМП в диапазоне низких величин индукции магнитного поля способствуют формированию нового стационарного равновесия растительного организма со средой. При этом еще не возникают видимые ответные изменения на физиологическом и морфологическом уровнях. Свидетельством этого является отсутствие статистически достоверных изменений энергии прорастания и всхожести семян, длины побега и корешка проростков в зависимости от величин индукции ПМП в вышеуказанном диапазоне.

Проростки семенного потомства *Poa angustifolia, Chamerion angustifolium* и *Potentilla norvegica,* длительное время произраставших в условиях разных мощностей экспозиционных доз повышенного естественного радиационного фона (40÷2000 мкР/ч), показали увеличение в 1,4-1,6 раза интенсивности ПОЛ, содержания НМАО - в 1,2-1,4 раза и небольшой рост содержания ЖК. Следует отметить, что сформировавшаяся и закрепившаяся в поколениях адаптация материнских растений этих видов к условиям разных МЭД ПЕРФ, привела к появлению стимуляционного эффекта, проявившегося в значительном увеличении проростков с настоящим листом у *Poa angustifolia* – в 3,8 и 11,0 раза, *Chamerion angustifolium* – 4,7-7,2 раза, *Potentilla norvegica* – в 1,2-1,6 раза, относительно контроля (20 мкР/ч).

Таким образом, изучение ответных реакций на биохимическом, физиологическом и морфологическом уровнях шести видов травянистых растений к действию кадмиевой интоксикации (диапазон высоких концентраций), пылевого загрязнения (средние уровни), постоянного магнитного поля (низкоинтенсивное воздействие) и повышенного естественного радиационного фона (хроническое облучение в малых дозах), полностью подтверждает первое защищаемое положение.

ВЫВОДЫ

1. Показана специфическая ответная реакция на изменение температурных условий в Центральной Якутии, которая проявлялась в увеличении концентрации характерных для каждого из изученных видов растений флавоноидов и в уменьшении содержания жирных кислот в процессе онтогенеза в листьях *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense*. Максимальное содержание жирных кислот зафиксировано в фазе вегетации, а концентрация специфичных флавоноидов - в фазе цветения и плодоношения.

2. Установлено, что интоксикация $CdCl_2$ в диапазоне концентраций 5-80 мкМ вызывала биохимические перестройки в проростках *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense*, что выражалось в смещении прооксидантно-антиоксидантного равновесия в прооксидантную область. Эти смещения способствовали формированию ответной реакции проростков на физиологическом и морфологическом уровне, выражающейся в ингибировании ростовых процессов.

3. Показано, что в результате хронического пылевого загрязнения повышался уровень ПОЛ в листьях *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense*, что способствовало инициированию процессов неспецифической биохимической компенсаторной ответной реакции растений, которые проявлялись в активации синтеза ЖК, НМАО и антиоксидантных ферментов, что способствовало сохранению прооксидантно-антиоксидантного равновесия.

4. Установлено, что ответная реакция проростков *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* на кратковременное действие постоянного магнитного поля в диапазоне 50÷120 мкТл на биохимическом уровне (НМАО, пероксидаза, СОД, жирные кислоты) способствует сохранению прооксидантно-антиоксидантного равновесия, позволяет сформироваться новому стационарному равновесию растительного организма со средой. Вследствие этого не формируются ответные реакции на физиологическом (энергия прорастания, всхожесть) и морфологическом (длина побега и корешка) уровнях.

5. Выявлена биохимическая неспецифическая (НМАО) и специфическая (ΣЖК) ответная реакция проростков семенного потомства *Poa angustifolia, Chamerion angustifolium* и *Potentilla norvegica,* сформировавшихся в условиях ПЕРФ, обеспечивающая полное сохранение прооксидантно-антиоксидантного равновесия. В результате этого наблюдалась стимуляция образования настоящего листа у проростков семенного потомства *Poa angustifolia, Chamerion angustifolium* и *Potentilla norvegica*, что свидетельствует о нормальном функционировании меристематической ткани и является подтверждением дальнейшей их жизнеспособности.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ АВТОРОМ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Слепцов, И.В. Динамика изменения жирнокислотного состава щирицы запрокинутой, ярутки полевой и лофанта тибетского / И.В. Слепцов, Е.С. Хлебный, А.Н. Журавская // Наука и образование. – 2015. – №4. – С. 100-105.

2. Слепцов, И.В. Влияние хлорида кадмия (II) на физиологические, морфологические и биохимические характеристики проростков щирицы запрокинутой и лофанта тибетского / И.В. Слепцов, А.Н. Журавская // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. – 2016. – № 3. – С. 42-48.

3. Слепцов, И.В. Динамика накопления флавоноидов в листьях *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* собранных в Центральной Якутии / И.В. Слепцов, А.Н. Журавская // Химия растительного сырья. – 2016. – № 3. – С. 67-72.

4. Слепцов, И.В. Липиды, жирные кислоты и флавоноиды в листьях *Amaranthus retroflexus*, произрастающего в условиях Центральной Якутии / И.В. Слепцов, Е.С. Хлебный, А.Н. Журавская // Химия растительного сырья. – 2017. – № 3. – С. 77-84.

5. Слепцов, И.В. Физиологические, морфологические и биохимические характеристики проростков *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* при интоксикации хлоридом кадмия (II) / И.В. Слепцов, А.Н. Журавская // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования. – 2016. – № 12. – С. 118-121.

6. Слепцов, И.В. Изменение флавоноидного и жирнокислотного состава в листьях *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* в Центральной Якутии / И.В. Слепцов, Е.С. Хлебный, А.Н. Журавская [Электронный ресурс] // Растения в холодных регионах: сб. материалов Всероссийской научно-практической конференции «Растения в холодных регионах», Якутск, 20-21 октября 2016 г. – Якутск: Издательский дом СВФУ, 2017. – С. 206-210.

7. Слепцов, И.В. Динамика накопления липидов, жирных кислот и флавоноидов в листьях *Amaranthus retroflexus* в условиях Центральной Якутии / И.В. Слепцов, Е.С. Хлебный, А.Н. Журавская // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования. – 2017. – №12. – С. 73-74.

Список используемых сокращений

СОД – супероксиддисмутаза
ПОК – пероксидаза
МДА – малоновый альдегид
НМАО – низкомолекулярные антиоксиданты
ПОЛ – перекисное окисление липидов
ЖК – жирные кислоты
ПМП – постоянное магнитное поле
$k_{аоз}$ – коэффициент антиоксидантной защиты
МЭД – мощность экспозиционной дозы
ПЕРФ – повышенный естественный радиационный фон

Слепцов Игорь Витальевич

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ДЕЙСТВИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ И ЮЖНОЙ ЯКУТИИ

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук

ИД 05324 от 09 июля 2001 г. Подписано в печать Формат 60 84 1/16. Печ. Л. 1,0.
Уч.-изд. Л. 1,25. Тираж 100 экз. Заказ №15

Издательство и типография ФГБУН Институт мерзлотоведения им. П.И. Мельникова СО РАН.
677010, г. Якутск, ул. Мерзлотная, д. 36, ИМЗ СО РАН.