

УДК 577.112:344+581.1

ОСОБЕННОСТИ ПРОЦЕССОВ УСТОЙЧИВОСТИ ОДНО- И ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ КСЕНОБИОТИКОВ

© О. И. Косык, И. М. Хоменко, Н. Ю. Таран, С. С. Айдосова, К. Н. Сарсенбаев

Представлены анатомо-морфологические и физиолого-биохимические приспособительные реакции растений ковыля и салата, произрастающих при хроническом действии различных ксенобиотиков - продуктов ядерного распада и длительном воздействии токсических доз ионов кадмия. Обнаружены сходные изменения анатомического строения исследуемых растений, направленные на усиления механических элементов и усовершенствования барьерных функций. Показан неспецифический характер адаптационных изменений активности пероксидаз при действии радиации и кадмия

Ключевые слова: радиация, *Stipa capillata L.*, *Lactuca sativa L.*, кадмий, анатомическое строение, морфометрия, пероксидаза

Parameters of anatomical, morphological, physiological and biochemical levels of feather grass plants with chronic nuclear decay products effect and lettuce with long-term exposure to toxic cadmium ions have been studied. Similar changes in test plants anatomical structure, aimed to strengthening the mechanical elements and improving the barrier function were observed. Nonspecific adaptive changes in peroxidase activity by the action of radiation and cadmium influence was showed

Keywords: radiation, *Stipa capillata L.*, *Lactuca sativa L.*, cadmium, anatomical structure, morphometry, peroxidase

1. Введение

Сегодня проблема экологической безопасности выходит на первый план актуальности среди научного общества, и ее решение осознается мировым сообществом как важный фактор выживания человечества. Действие различных факторов среды приводит к физиологическим, биохимическим, генетическим и, в конечном итоге, анатомо-морфологическим изменениям у растений. Направленность и специфика этих изменений в каждом случае неодинаковая. В естественных условиях, где комплексно действуют различные факторы среды, очень трудно выявить основной повреждающий стрессор. Вследствие острого разрушительного воздействия человека, среди многочисленных загрязнителей окружающей среды особое место занимают такие антропогенные стресс-факторы как ионизирующая радиация и тяжелые металлы.

Многолетние ядерные испытания, а также эксперименты с использованием радиоактивных материалов, на сегодня объясняют существенный уровень радиационного загрязнения значительной части территории Семипалатинского испытательного ядерного полигона (СИЯП) [1, 2]. Испытания ядерного оружия, проводившиеся в течение 40 лет, нанесли невосполнимый ущерб природным популяциям животных и растений, которые испытывают воздействие хронической радиации. Среди представителей современных обитателей данной территории наблюдается генетическая нестабильность, которая проявляется в виде изменений показателей на всех уровнях структурной организации живого организма [1, 2].

2. Литературный обзор

Современные исследования влияния фактора повышенного радиоактивного фона на популяции растений и животных, в том числе на территории СИЯП, актуальны и важны для определения точных

механизмов действия радиации на клеточном и молекулярном уровнях организации организма. Повышенный уровень радиоактивности на определенных участках Семипалатинского полигона обуславливает специфические изменения у растений, поэтому наличие на территории СИЯП растений с измененными или нехарактерными показателями роста и развития позволяют предположить у них генетические последствия ядерных испытаний [3, 4].

Так же, наряду с этим, активность научного общества в области загрязнения окружающей среды указывает на возрастающий интерес к агрессивным токсикантам – тяжелым металлам. Токсичность тяжелых металлов для растений обусловлена их физическими и химическими особенностями, способностью проникать через клеточную оболочку, создавая прочные соединения на поверхности и внутри клетки [5]. Среди тяжелых металлов выделяют приоритетную по токсичности группу, куда относят кадмий (Cd^{2+}) – чрезвычайно опасный элемент вследствие химической близости к жизненно-необходимым макроэлементам растения, замещение которых приводит к нарушениям энзиматической активности, следовательно, и физиолого-биохимических функций. Одним из главных источников почвенного загрязнения данным металлом считается применение в агропромышленном комплексе фосфатных удобрений, куда кадмий входит в качестве микродобавок. Металл очень кумулятивен – до 70 % кадмия соединяется с почвенными комплексами, которые легко усваиваются растительными организмами [6].

Главным визуальным признаком негативного воздействия тяжелых металлов на растительный организм выступают ростовые показатели, ингибирование которых, прежде всего, связано с их непосредственным влиянием на деление и растяжение клеток. Кроме того, степень ингибирования металлами ростовых процессов зависит от токсичности конкретно-

го металла для растений, продолжительности его действия и чувствительности вида. Например, за некоторыми данными [7], – виды класса однодольных среднеустойчивы и радиочувствительны, в то время как двудольные виды позиционируются как более устойчивы к влиянию радиации и тяжелых металлов.

Высокая степень сродства ионов металлов с SH-группами белков, а также опосредованное влияние на другие физиологические процессы оказывает негативное действие на развитие растений, приводя к отставанию сроков наступления очередных фаз [8, 9].

Так же, из литературных источников известно, что при действии радиации значительно увеличивается количество свободных радикалов кислорода и H_2O_2 [10, 11]. Они характеризуются высокой химической активностью, благодаря чему легко вступают в реакции с основными биологическими макромолекулами, нарушая их структуру и функции [12]. Поскольку кадмий, также как и другие тяжелые металлы, выступает в роли мощного индуктора окислительного стресса в растительных клетках, то продолжительное влияние высоких концентраций данного металла неизбежно приводит к возрастанию уровня свободных радикалов и активации антиоксидантного ответа. Активация окислительных ферментов – пула пероксидаз – выступает одним из основных процессов формирования и развития защитных реакций растения в ответ на влияние стрессоров [9, 12].

Современные исследования влияния повышенного радиоактивного фона и тяжелых металлов на популяции растений актуальны и важны для определения точных механизмов действия данных стрессоров на клеточном и молекулярном уровнях организации организма.

3. Цель и задачи исследования

Целью данного исследования было проанализировать изменения анатомо-морфометрических и физиолого-биохимических параметров адапционного ответа одно- и двудольных растений в условиях продолжительного влияния абиотических стрессоров – хронического облучения и тяжелых металлов.

Для достижения поставленной цели были решены следующие задачи:

1. Изучить особенности анатомического строения надземных органов растений *Stipa capillata* L. вследствие хронических низких доз облучения территории СИЯП.

2. Определить влияние ионов кадмия на морфометрические параметры и анатомическое строение наземных органов растений *Lactuca sativa* L..

3. Установить изменения активности окислительных ферментов – пероксидаз – растений *Stipa capillata* L. и *Lactuca sativa* L. под действием низких доз радиации и кадмия.

4. Материалы и методы исследования

Объектом исследования влияния хронических низких доз облучения был ковыль волосистый – *Stipa capillata* L. семейства *Poaceae* L., произраставший на территории опытно-экспериментальных площадок СИЯП. Для анатомических исследований наземные и

подземные вегетативные органы *Stipa capillata* L. были собраны возле Атомного озера в 12 точках из 36 популяций с уровнем радиации: 1. Контроль, 0,2 – 0,25 мкЗв/час; 2. Опыт, 14 – 16 мкЗв/час (низкий уровень радиации); 3. Опыт, 25 – 30 мкЗв/час (высокий уровень радиации). Фиксацию проводили в 70 % спирте, консервацию по методике Страсбургер-Флемминга (спирт, глицерин, вода, 1:1:1). Анатомические препараты готовили вручную и с помощью микротомы.

Анализ активности пула пероксидаз проводили методом изоэлектрофокусирования в полиакриламидном геле (ПААГ) в присутствии додецилсульфата натрия по Лемли (Laemmli [13]) и окрашивали Ку-масси синим R-250; растворимые белки разделяли электрофоретически в полиакриламидном геле по Девис (Davis [14]). Пул пероксидаз разделяли методом изоэлектрофокусирования в горизонтальном ПААГе по Вригли (Wrigley [15]). Для создания градиента pH использовали Ampholine с пределами pH 3,5–9 (с толщиной геля 0,7 мм). После изоэлектрофокусирования гели проявляли в растворе: 0,05 М Na-ацетат (pH 5,0): бензидин: перекись водорода. (Winterspoon [16]). В работе были использованы реактивы фирмы “Sigma”.

В качестве объекта исследования для изучения влияния ионов кадмия были выбраны растения салата сорта Лоло. Салат или латук посевной (*Lactuca sativa* L.) – вид однолетних травянистых растений, поливитаминная культура, может использоваться как удобная тест-система для определения присутствия ионов тяжелых металлов в среде обитания [17]. Для морфометрических измерений десятидневные проростки салата обрабатывали раствором ионов кадмия в концентрации 0,1 мМ и отбирали пробы на 1-й, 3-й, 5-й и 7-й день экспозиции. Анатомические препараты наземных вегетативных органов готовили вручную из растений салата, выращенных на протяжении месяца методом гидропоники. Активность пероксидазных ферментов определяли по методике Александровой [18]. Опытные образцы отбирали на 1-й, 7-й и 14-й день после внесения в среду ионов кадмия в концентрации 0,1 мМ. Полученные экспериментальные данные обработаны статистически с погрешностью не более 5 %.

5. Результаты исследования и их обсуждения

Воздействие хронической радиации на анатомические параметры растений ковыля (*Stipa capillata* L.)

Stipa capillata L. – ковыль – широкораспространенное плотнoderновинное многолетнее кормовое растение, относится к числу доминирующих представителей высшей растительности на исследованных участках ОЭП “Балапан” [19].

Строение стебля *Stipa capillata* L. типично характерное для однодольных травянистых растений (рис. 1). Снаружи стебель покрыт первичной покрывной тканью – эпидермисом, под которым располагается склеренхима с участками фотосинтезирующей паренхимы – хлоренхимой.

Однако следует отметить некоторые особенности анатомического строения стебля у растений за-

грязненной территории. В частности, мы наблюдали утолщение стеблевого эпидермиса и склеренхимного кольца, уменьшение количества проводящих пучков с одновременным увеличением диаметра сосудов ксилемы по сравнению с контролем (рис. 1).

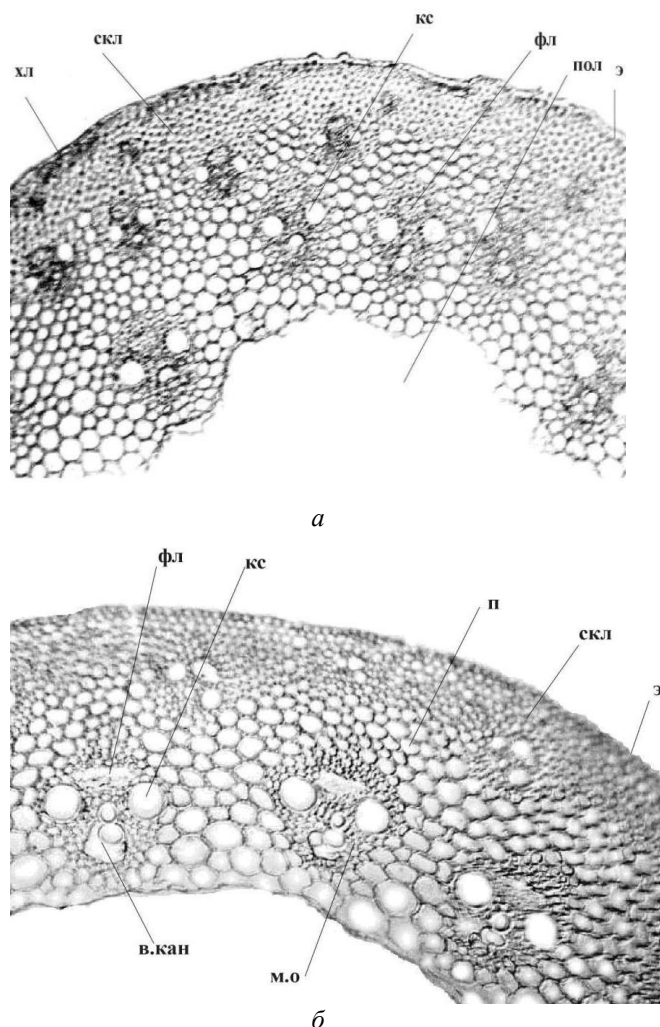


Рис. 1. Анатомическое строение стебля *Stipa capillata* L.: а – контроль; б – северо-восток

Атомного озера) (увеличение: х 63); э – эпидерма, п – паренхима, скл – склеренхима, хл – хлоренхима, фл – флоэма, кс – ксилема, в.кан – водоносный канал, м.о – механическая обкладка пучка, пол – полость

Листовая пластинка у *Stipa capillata* L. покрыта эпидермой с тонким слоем кутикулы. Мезофилл состоит из однородных клеток, фестукоидного типа. Проводящие пучки листьев ковыля коллатеральные, окружены склеренхимной обкладкой (рис. 2).

Особенностью анатомического строения листьев растений *Stipa capillata* L. загрязненных участков является двукратное увеличение толщины клеток верхнего и нижнего эпидермиса в сравнении с контрольными образцами. Также отмечено увеличение толщины мезофилла листа и более крупные проводящие пучки по сравнению с таковыми у растений из контрольного участка (рис. 2).

Таким образом, отмеченное нами увеличение толщины эпидермы, склеренхимного слоя, количе-

ства проводящих пучков в стебле, а также увеличение толщины мезофилла и эпидермальных клеток листьев растений *Stipa capillata* L. загрязненных территорий свидетельствует об усовершенствовании барьерных функций.

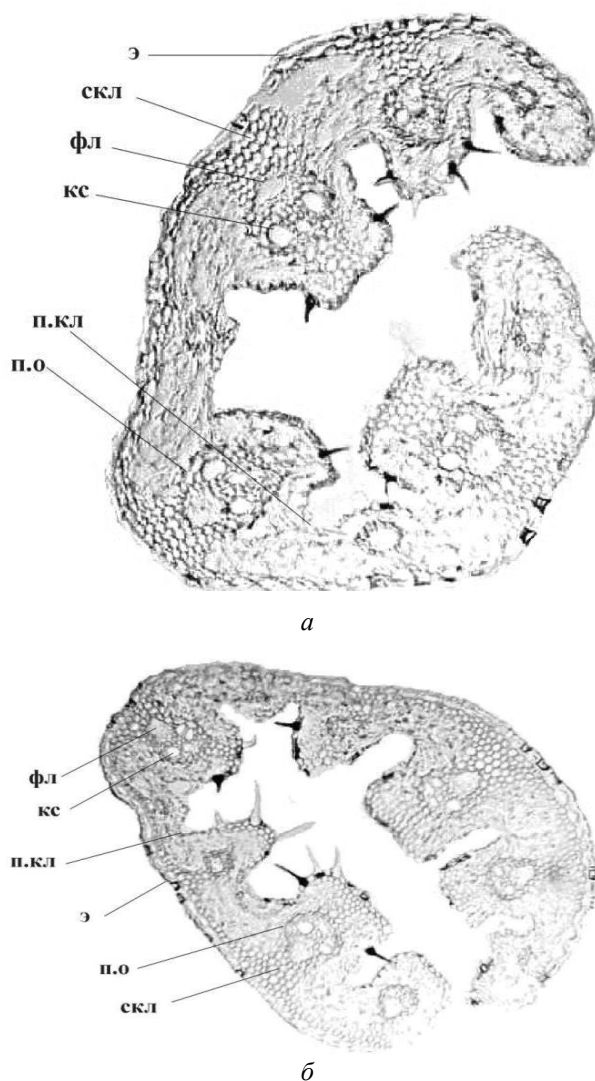


Рис. 2. Анатомическое строение листа *Stipa capillata* L.: а – контроль; б – северо-восток Атомного озера)

(увеличение: х 63); э – эпидерма, фл – флоэма, скл – склеренхима, кс – ксилема, п.о – паренхимная обкладка пучка, п.кл – пузыревидные клетки

Воздействие кадмия на анатомические и морфометрические параметры растений салата (*Lactuca sativa* L.)

Характер воздействия тяжелых металлов на рост растений определяется, в первую очередь, их содержанием в среде обитания. Относительно низкие концентрации вполне способны стимулировать ростовые процессы, тогда как высокие – их ингибируют [9].

В результате суточного влияния 0,1 мМ Cd^{2+} на десятидневные проростки салата мы наблюдали незначительное уменьшение длины корней и появление бурой окраски на апексах большинства боковых корней опытных растений (рис. 3). Также следует отметить интенсивное выделение слизи корнями.



Рис. 3. Влияние ионов кадмия на окраску корневых апексов растений салата: *а* – контроль; *б* – воздействие кадмия в концентрации 0,1 мМ

На седьмые сутки экспозиции опытных растений зафиксировано максимальное ингибирование роста корня и существенное уменьшение количества

боковых корней (табл. 1). Поскольку корневые клетки выступают первичным барьером на пути поступления кадмия в растительный организм – связывание ионов данного металла с полисахаридами клеточных стенок приводит к постепенной атрофии боковых корней [5, 20]. Кроме того, у исследуемых растений салата наблюдалась коричневая окраска корней, гипокотилей и кончиков листьев. Это может свидетельствовать о постепенном поступлении ионов кадмия с ксилемным соком в наземные органы, что привело к накоплению данного токсиканта, тем самым вызвав некроз тканей молодого растения.

В течение эксперимента зафиксировано существенное уменьшение длины листьев у растений, обработанных ионами кадмия (табл. 1), что может негативно отобразиться на фотосинтезирующей площади растений, а, следовательно, и на ростовых параметрах.

Результаты эксперимента свидетельствуют об увеличении интегрального показателя абсолютного роста – массы сухого вещества в опытных образцах при воздействии кадмия (табл. 2).

Таблица 1

Морфометрические изменения длины корня и листьев растений *Lactuca sativa* L при воздействии ионов кадмия

Вариант исследования	Время экспозиции, дни			
	1-й	3-й	5-й	7-й
	Длина корня растения, см			
Контроль	9,26±0,17	9,36±0,31	9,63±0,26	7,54±0,28
Опыт	8,99±0,27	8,4±0,19	8,08±0,28	4,31±0,12
	Длина листа растения, см			
Контроль	1,76±0,08	1,87±0,09	1,89±0,14	1,83±0,05
Опыт	1,66±0,04	1,68±0,11	1,85±0,11	1,46±0,07

Таблица 2

Показатели массы сухого вещества растений *Lactuca sativa* L. при воздействии ионов кадмия

Вариант исследования	Время экспозиции, дни		
	1-й	7-й	14-й
	Масса сухого вещества, г		
Контроль	0,0623±0,0030	0,0576±0,0028	0,0737±0,0030
Опыт	0,0744±0,0044	0,0600±0,0040	0,1123±0,0084

Известно [20–22], что поступаая с питательной средой, кадмий способен аккумулироваться в клеточных стенках растений, блокируя рост растяжением. Поэтому в нашем эксперименте наблюдалось постепенное ингибирование роста как подземной, так и наземной части растения. При длительном влиянии металла отмечалось значительное ингибирование развития надземной части с проявлением ксероморфных признаков [21] (рис. 4, 5).

Контрольные растения салата выращивались на собственных запасах питательных веществ, поэтому ингибирование роста их наземных и подземных органов происходило соответственно истощению питательных ресурсов накопительных тканей семян.

Влияние кадмия на анатомическое строение стебля и листа *Lactuca sativa* L. Стебель *Lactuca sativa* L. (рис. 4) имеет строение, характерное

для двудольных травянистых растений с пучковым типом. Стебель снаружи покрыт эпидермой. Под покровной тканью находится хлоренхима. Проводящие пучки коллатеральные, открытого типа, окружают сердцевинную паренхиму.

Эпидермальный слой стебля растений салата под влиянием ионов кадмия утолщен по сравнению с контролем. Также отмечено уплотнение молодых проводящих пучков и уменьшение диаметров сосудов.

Наряду с этим, на стеблях опытных образцов визуально наблюдалось появление точек светлорозовой окраски.

Листовая пластинка у *Lactuca sativa* L. также состоит из эпидермы, мезофилла и сосудисто-волокнистых пучков (рис. 5). Клетки нижней эпидермы более уплотненные. Мезофилл листа состоит из однотипных клеток ассимиляционной паренхимы.

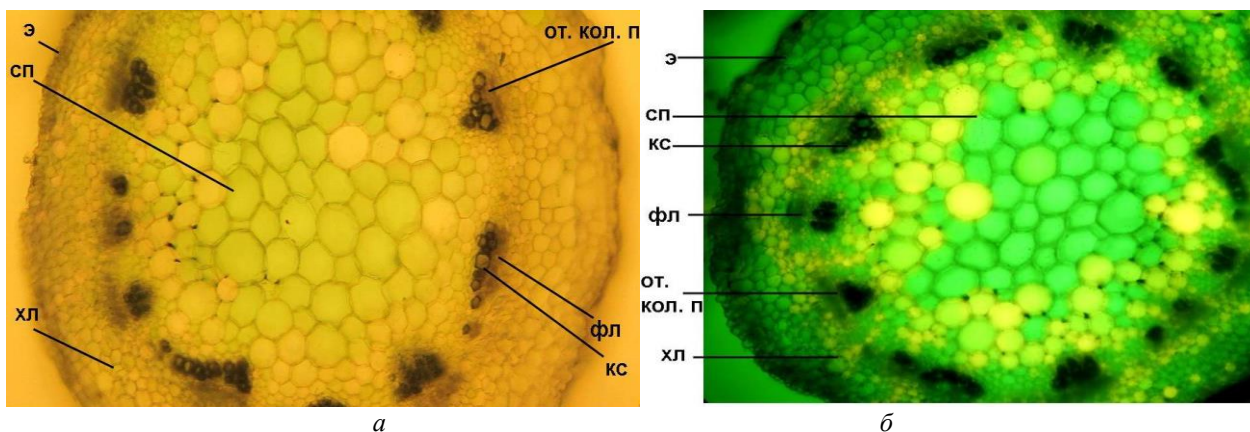


Рис. 4. Влияние кадмия на анатомическое строение стебля *Lactuca sativa* L.: а – контроль; б – воздействие ионов кадмия в концентрации 0,1 мМ (увеличение: ×200); э – эпидерма, сп – сердцевинная паренхима, хл – хлоренхима, фл – флоэма, кс – ксилема, от. кол. п – открытый коллатеральный пучок

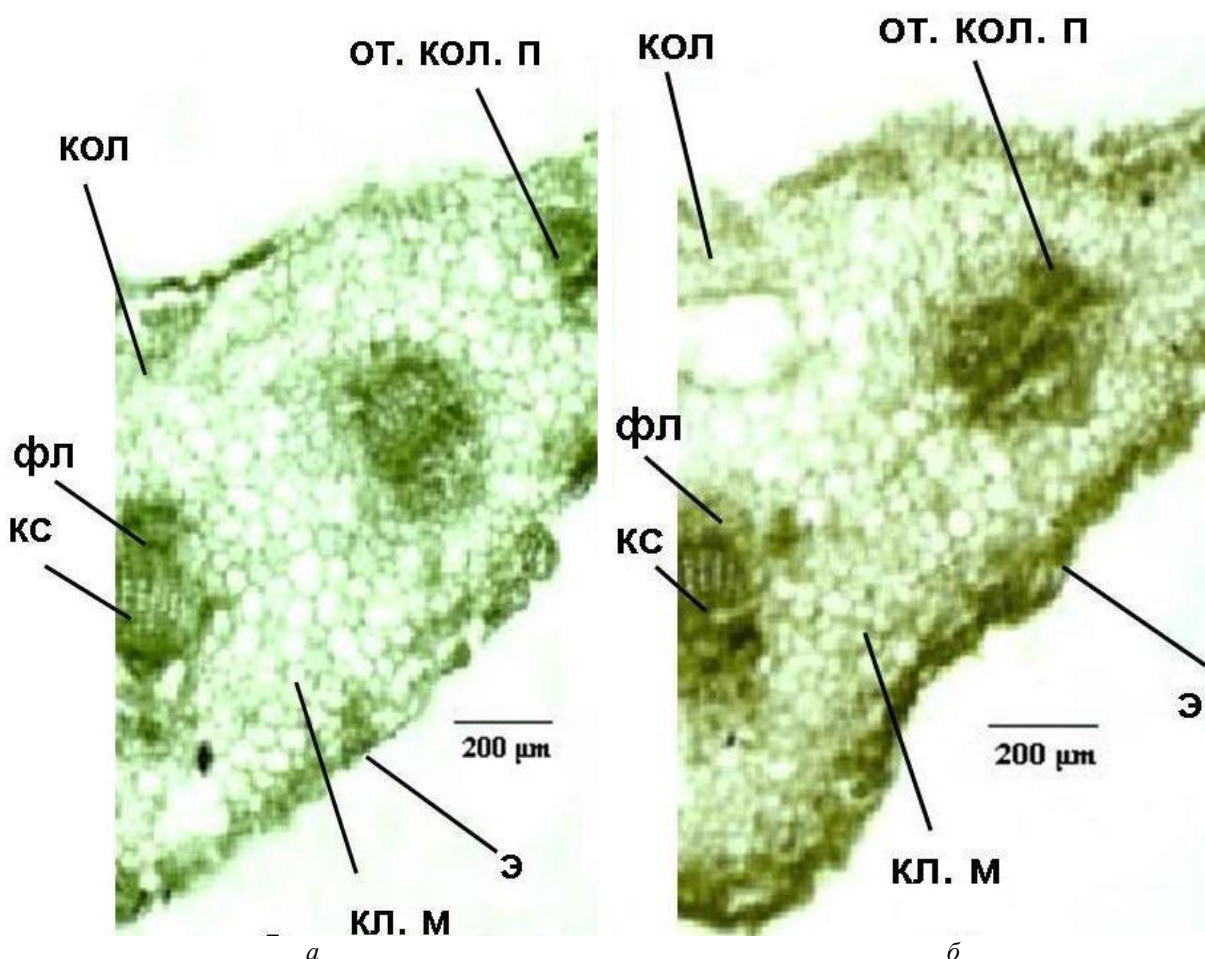


Рис. 5. Влияние кадмия на анатомическое строение листа *Lactuca sativa* L.: а – контроль; б – воздействие ионов кадмия в концентрации 0,1 мМ; э – эпидерма, фл – флоэма, кол – колленхима, кс – ксилема, кл. м – клетки мезофилла, от. кол. п – открытый коллатеральный пучок

Проводящие пучки листьев салата коллатеральные, открытого типа. Толщина верхнего и особенно нижнего эпидермиса листьев опытных растений значительно превышает контрольные растения (рис. 5). Также происходит увеличение клеток мезофилла листа; проводящие пучки опытного образца крупнее по сравнению с контролем, но при этом наблюдается их сравнительно меньшее количество.

Наряду с изменениями во внутреннем строении у растений, обработанных ионами кадмия, визу-

ально отмечено появление признаков ксероморфности – утоньшение и скручивание листьев, существенное возрастание количества устьиц. Так же отмечено ингибирование развития трихом на эпидермальном слое опытных образцов и появление пятен светлорозовой окраски.

Существуют данные [20], что катионы кадмия способны вызывать усиление процессов лигнификации. Таким образом, возможно, увеличение активности синтеза элементов вторичного фенольного метаболизма

(предшественников лигнина) вместе с утоньшением и ксероморфностью листовых пластинок, уплотнением проводящих пучков в условиях влияния повышенной концентрации кадмия носит адаптационный характер.

При этом воздействие повышенных концентраций кадмия в среде обитания приводит к активации вторичного синтеза и может влиять на активность элементов энзиматической антиоксидантной системы защиты клеток [20, 21].

Воздействие хронической радиации и кадмия на энзиматическую активность пула пероксидаз растений *Stipa capillata* L. и *Lactuca sativa* L.

Токсическое влияние ксенобиотиков на растительный организм вызывает нарушения клеточного метаболизма, что проявляется в накоплении активных форм кислорода (АФК). Благодаря высокой химической активности, эти соединения легко вступают в реакции с основными биологическими макромолекулами, нарушая их структуру и функции. Нормально функционирующие живые системы обладают эффективными средствами защиты от свободных радика-

лов, в качестве таковых могут выступать окислительные ферменты – пул пероксидаз [4, 11, 12].

В результате проведенного эксперимента показано, что у контрольных и облучённых растений (полученных из семян растений Атомного озера) активность пероксидаз различается незначительно (табл. 3). Однако ответные реакции на внешнее и внутреннее облучение различны: у опытных растений они направлены на быструю ликвидацию свободных радикалов, которые активно накапливаются при данном стрессе. Таким образом, мы можем предположить, что в течение более 30 поколений растений в генетической памяти закрепился ответ на воздействие радиации. В его основе лежат каталитические особенности изозимов, их локализация в клетке и специфика функционирования сигнальных систем. Вероятно, здесь уже может идти речь о генетическом наследовании регуляторных механизмов.

Адаптацию ферментных систем к действию радиации могут подтвердить похожие исследования на данном объекте, проведены Misset et al [23].

Таблица 3

Влияние искусственного облучения на ферментативную активность пероксидазы растений, выросших из семян постоянно облучаемых низкими и высокими дозами γ -радиации (вариант 1 – контроль, вариант 2,3 – Атомное озеро)

Вариант исследования	Пул пероксидаз, у.е./ г сырого вещества		
	Растения без облучения (НР)	Растения, получившие внешнее облучение (О)	Растения, получившие внешнее+внутреннее облучение (О+П)
Контроль: 0,11–0,24 мкЗв/час	433,3±19,93	333,6±26,67	401,0±22,05
Атомное озеро: 5,0–15 мкЗв/час (низкий уровень радиации),	563,6±29,31	560,6±39,24	501,0±37,08
Атомное озеро: 25–30 мкЗв/час (высокий уровень радиации)	605,2±30,78	766,1±45,97	534,2±30,01

В наших экспериментах было замечено, что контрольные растения *Stipa capillata* выдерживают обработку гамма- и бета-облучением (варианты: О и О+П) без значительного изменения активности ферментов. Однако та же обработка ведёт к увеличению активности определённых защитных ферментов у растений, выращенных из семян загрязнённых радиоактивностью местообитаний (табл. 3). С эволюционной точки зрения ответ очевиден. Уже давно было показано, что в природных популяциях выживают наиболее приспособленные к экологическим условиям экземпляры. В череде последующих поколений они занимают данную экологическую нишу. Нами были использованы растения, произраставшие в течение более 30 лет в условиях действия малых хронических доз радиации (основное – облучение в дозе от 4–15 до 25–30 мЗв/час). Можно предположить, что произрастание *Stipa* при малых хронических дозах радиации в течение 30 поколений ведёт к естественному отбору генотипов адаптированных к ионизирующему облучению. Эта селекция вела к отбору индивидуумов с высокой способностью к детоксикации с помощью ферментов или способных

индуцировать их синтез, как это наблюдается у растений в вариантах 2 и 3 (табл. 3).

Параллельно с этим, лабораторные эксперименты с моделированием влияния ионов кадмия на растение в естественной среде обитания проявили похожий ответ спада активности пула пероксидазных энзимов у растений салата (табл. 4).

В наших экспериментах было отмечено, что в пересчете активности пероксидаз на сухое вещество у опытных растений *Lactuca sativa* L. зафиксировано снижение уровня активности в течение экспозиции. Минимальное значение этого показателя отмечалось на 7-й день воздействия кадмия (табл. 4). Полученные данные могут свидетельствовать о развитой системе нейтрализации последствий оксидного стресса, вызванного присутствием кадмия в среде питания растений. Если ферменты, отвечающие за детоксикацию предшественников пероксида водорода (например, супероксиддисмутазы) или субстратные конкуренты пероксидаз (например, каталаза), участвовали в минимизации ущерба пероксидного окисления мембран, соответственно клетки генерировали более низкий уровень пероксида водорода – субстрата пе-

роксидазных ферментов. К тому же не стоит забывать о наличии развитой системы неспецифических низкомолекулярных антиоксидантов вторичного ме-

таболизма растения, которым принадлежит существенная роль в ликвидации негативных последствий влияния кадмия на организм.

Таблица 4

Влияние ионов кадмия на активность пула пероксидазных энзимов *Lactuca sativa* L. в пересчете на сухое вещество (у.е./г сухого вещества)

Вариант исследования	Время экспозиции, дни		
	1-й	7-й	14-й
	Активность пероксидазы, у. е./г сухого вещества		
Контроль	2,8±0,04	1,5±0,15	0,88±0,12
Опыт	2,1±0,02	0,75±0,08	0,6±0,06

Таким образом, согласно полученным нами экспериментальным данным, растения салата *Lactuca sativa* L. проявляли устойчивость к ионам кадмия в среде обитания на анатомическом и физиолого-биохимическом уровнях исследования.

6. Выводы

Следовательно, мы можем сделать выводы, что вследствие как длительного хронического действия радиации, так и наличия ионов кадмия в среде происходят похожие адаптационные изменения анатомического строения стебля и листьев *Stipa capillata* L. и *Lactuca sativa* L., которые направлены на усиление механических элементов и усовершенствование барьерных функций. Токсический эффект влияния ионов кадмия проявляется ингибированием роста главного и развития боковых корней, а также уменьшением длины листьев и появлением признаков ксероморфности *L. sativa*. У растений салата при действии повышенных уровней кадмия в среде активизируется пероксидазная система детоксикации последствий окислительного стресса, а произрастание растений ковыля в условиях хронического облучения в течение 30 лет после ядерного взрыва привело к появлению генотипов, имеющих эффективную энзиматическую антиоксидантную систему.

Литература

- Ляхова, О. Н. К вопросу о путях миграции трития за пределы бывшей испытательной площадки «Дегелен» [Текст] / О. Н. Ляхова, Н. В. Ларионова, С. Н. Лукашенко, А. О. Айдарханов, Е. В. Спирин // Радиация и риск. – 2014. – № 1 (23). – С. 97–105.
- Ларионова, Н. В. Оценка радиоактивного загрязнения растительного покрова условно «фоновых» территорий Семипалатинского испытательного полигона [Текст] / Н. В. Ларионова, С. Н. Лукашенко // Современные проблемы науки и образования. – 2016. – № 3. – Режим доступа: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=24761>
- Сарсенбаев, К. Н. Влияние низких хронических доз радиации Семипалатинского испытательного полигона на полиморфизм ДНК у ковыля волосовидного (*Stipa capillata*) [Текст] / К. Н. Сарсенбаев, Р. Зака, М. Т. Миссет, М. У. Сарсембаева // Ползуновский вестник – 2006. – № 2 – С. 315–319.
- Kim, D. Y. The effects of chronic radiation of gamma ray on protein expression and oxidative stress in *Brachypodium distachyon* [Text] / D. Y. Kim, M. J. Hong, C.-S. Park, Y. W. Seo // International Journal of Radiation Biology. – 2015. – Vol. 91, Issue 5. – P. 407–419. doi: 10.3109/09553002.2015.1012307

- Титов, А. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам [Текст] / А. Ф. Титов, В. В. Таланова, Н. М. Казнина, Г. Ф. Лайдинен. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. – 172 с.

- Chen, W. Cadmium Uptake by Lettuce in Fields Treated with Cadmium-Spiked Phosphorus Fertilizers [Text] / W. Chen, L. Li, A. C. Chang, L. Wu, S.-I. Kwon, R. Bottoms // Communications in Soil Science and Plant Analysis. – 2009. – Vol. 40. – P. 1124–1137. doi: 10.1080/00103620902753871

- Чудинова, Л. А. Физиология устойчивости растений: учеб. пособие к спецкурсу [Текст] / Л. А. Чудинова, Н. В. Орлова. – Пермь: Перм. ун-т., 2006. – 124 с.

- Загоскина, Н. В. Действие ионов кадмия на культуру in vitro чайного растения (*Camellia sinensis* L.) [Текст] / Н. В. Загоскина, М. Ю. Зубова, Т. Л. Нечаева, Е. А. Живухина // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія. – 2015. – № 3 (36). – С. 29–37.

- Казнина, Н. М. Физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы устойчивости растений семейства Роасеae к тяжелым металлам [Текст]: дис. ... д-р биол. наук / Н. М. Казнина. – Петрозаводск, 2016. – 358 с.

- Jajic, I. Senescence, Stress, and Reactive Oxygen Species [Text] / I. Jajic, T. Sarna, K. Strzalka // Plants. – 2015. – Vol. 4, Issue 5. – P. 393–411. doi: 10.3390/plants4030393

- Lushchak, V. I. Free radicals, reactive oxygen species, oxidative stresses and their classifications [Text] / V. I. Lushchak // The Ukrainian Biochemical Journal. – 2015. – Vol. 87, Issue 6. – P. 11–18. doi: 10.15407/ubj87.06.011

- Nakabayashi, R. Integrated metabolomics for abiotic stress responses in plants [Text] / R. Nakabayashi, K. Saito // Current Opinion in Plant Biology. – 2015. – Vol. 24. – P. 10–16. doi: 10.1016/j.pbi.2015.01.003

- Laemli, U. K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 [Text] / U. K. Laemli // Nature. – 1970. – Vol. 227, Issue 5259. – P. 680–685. doi: 10.1038/227680a0

- Davis, B. J. Disk electrophoresis – II Method and application to human serum proteins [Text] / B. J. Davis // Annals of the New York Academy of Sciences. – 2006. – Vol. 121, Issue 2. – P. 404–427. doi: 10.1111/j.1749-6632.1964.tb14213.x

- Wrigley, G. Gel electrophoresis. A technique analyzing multiple proteins samples by isoelectrofocusing [Text] / G. Wrigley // Science tools. – 1968. – Vol. 15. – P. 17–23.

- Winterspoon, J. P. Radiation damage to forest rounding an unshielded fast reaktor [Text] / J. P. Winterspoon // Health Phys. – 1965. – Vol. 11, Issue 12. – P. 1637–1642. doi: 10.1097/00004032-196512000-00042

- Добруцкая, Е. Г. Химические элементы в овощных растениях [Текст] / Е. Г. Добруцкая, В. А. Ушаков, О. В. Ушакова // Научно-практический журнал «Овощи России». – 2008. – № 1. – С. 57–60.

- Александрова Е. Ю. Изучение пероксидазной активности в экстрактах из корневища и корней хрена и ее ста-

бильности к различным воздействиям [Текст] / Е. Ю. Александрова, М. А. Орлова, П. Л. Нейман // Вестник Московского университета серия 2. Химия. – 2006. – Т. 47, № 5. – С. 350–352.

19. Айдосова, С. С. Особенности анатомической структуры злаковых растений при комплексном воздействии ксенобиотиков [Электронный ресурс] / С. С. Айдосова, Н. З. Ахтаева // Вестник КазНУ. – 2012. – Режим доступа: <http://articlekz.com/article/8884>

20. Недуха, О. М. Клітинна оболонка рослин і фактори середовища [Текст] / О. М. Недуха. – К.: Альтерпрес, 2015. – 289 с.

21. Серегин, И. В. Распределение тяжелых металлов в растениях и их действие на рост [Текст]: автореф. дис. ... д-р биол. наук / И. В. Серегин. – Московский Государственный Университет им. М. В. Ломоносова. – М., 2009. – 53 с.

22. Akhter, F. Cadmium Accumulation and Distribution in Lettuce and Barley [Text] / F. Akhter. – Electronic Thesis and Dissertation Repository, 2012. – 756 p.

23. Лотова, Л. И. Сравнительная анатомия высших растений: методическое пособие [Текст] / Л. И. Лотова, А. К. Тимонин. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989. – 80 с.

References

1. Ljahova, O. N., Larionova, N. V., Lukashenko, S. N., Ajdarhanov, A. O., Spirin, E. V. (2014). K voprosu o putjah migracii tritija za predely byvshej ispytatel'noj ploshhadki «Degelen». Radiacija i risk, 23 (1), 97–105.

2. Larionova, N. V., Lukashenko, S. N. (2016). Ocenka radioaktivnogo zagriznenija rastitel'nogo pokrova uslovno «fonovyh» territorij Semipalatinskogo ispytatel'nogo poligona. Sovremennye problemy nauki i obrazovanija, 3. Available at: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=24761>

3. Sarsenbaev, K. N., Zaka, R., Misset, M. T., Sarsembaeva, M. U. (2006). Vlijanie nizkih hronicheskikh doz radiacii Semipalatinskogo ispytatel'nogo poligona na polimorfizm DNK u kovylja volosovidnogo (Stipa capillata). Polzunovskij vestnik, 2, 315–319.

4. Kim, D. Y., Hong, M. J., Park, C.-S., Seo, Y. W. (2015). The effects of chronic radiation of gamma ray on protein expression and oxidative stress in Brachypodium distachyon. International Journal of Radiation Biology, 91 (5), 407–419. doi: 10.3109/09553002.2015.1012307

5. Titov, A. F., Talanova, V. V., Kaznina, N. M., Lajdinen, G. F. (2007). Ustojchivost' rastenij k tjazhelym metallam. Petrozavodsk: Karel'skij nauchnyj centr RAN, 172.

6. Chen, W., Li, L., Chang, A. C., Wu, L., Kwon, S.-I., Bottoms, R. (2009). Cadmium Uptake by Lettuce in Fields Treated with Cadmium-Spiked Phosphorus Fertilizers. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 40 (7), 1124–1137. doi: 10.1080/00103620902753871

7. Chudinova, L. A., Orlova, N. V. (2006). Fiziologija ustojchivosti rastenij: ucheb. posobie k spekursu. Perm': Perm. un-t., 124.

8. Zagoskina, N. V., Zubova, M. Ju., Nechaeva, T. L., Zhivuhina, E. A. (2015). Dejstvie ionov kadmija na kul'turu in vitro čajnogo rastenija (Camellia sinensis L.). Visnik Harkiv'skogo nacional'nogo agrarnogo universitetu. Serija Biologija, 3 (36), 29–37.

9. Kaznina, N. M. (2016) Fiziologo-biohimicheskie i molekularno-geneticheskie mehanizmy ustojchivosti rastenij semejstva Poaceae k tjazhelym metallam. Petrozavodsk, 358.

10. Jajic, I., Sarna, T., Strzalka, K. (2015). Senescence, Stress, and Reactive Oxygen Species. Plants, 4 (3), 393–411. doi: 10.3390/plants4030393

11. Lushchak, V. I. (2015). Free radicals, reactive oxygen species, oxidative stresses and their classifications. The Ukrainian Biochemical Journal, 87 (6), 11–18. doi: 10.15407/ubj87.06.011

12. Nakabayashi, R., Saito, K. (2015). Integrated metabolomics for abiotic stress responses in plants. Current Opinion in Plant Biology, 24, 10–16. doi: 10.1016/j.cpb.2015.01.003

13. Laemmli, U. K. (1970). Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. Nature, 227 (5259), 680–685. doi: 10.1038/227680a0

14. Davis, B. J. (2006). Disc electrophoresis - ii method and application to human serum proteins*. Annals of the New York Academy of Sciences, 121 (2), 404–427. doi: 10.1111/j.1749-6632.1964.tb14213.x

15. Wrigley, G. (1968). Gel electrofocusing. A technique analyzing multiple proteins samples by isoelectrofocusing. Science tools, 15, 17–23.

16. Witherspoon, J. P. (1965). Radiation Damage to Forest Surrounding an Unshielded Fast Reactor. Health Physics, 11 (12), 1637–1642. doi: 10.1097/00004032-196512000-00042

17. Dobruckaja, E. G., Ushakov, V. A., Ushakova, O. V. (2008). Himicheskie jelementy v ovoshnyh rastenijah. Nauchno-prakticheskij zhurnal «Ovoshhi Rossii», 1, 57–60.

18. Aleksandrova, E. Ju., Orlova, M. A., Nejman, P. L. (2006). Izuchenie peroksidaznoj aktivnosti v jekstraktah iz kornevissha i kornej hrena i ee stabil'nosti k razlichnym vozdejstvijam. Vestnik Moskovskogo unversiteta, serija 2 Himija, 47 (5), 350–352.

19. Ajdosova, C. C., Ahtaeva, N. Z. (2012). Osobnosti anatomicheskoy struktury zlakovyh rastenij pri kompleksnom vozdejstvii ksenobiotikov. Vestnik KazNU. Available at: <http://articlekz.com/article/8884>

20. Neduha, O. M. (2015). Klitinna оболонка рослин і фактори середовища. Kyiv: AI'terpres, 289.

21. Seregin, I. V. (2009). Raspedelenie tjazhelyh metallov v rastenijah i ih dejstvie na rost. Institut fiziologii rastenij im. K. A. Timirjazeva RAN, 53.

22. Akhter, F. (2012). Cadmium Accumulation and Distribution in Lettuce and Barley. Electronic Thesis and Dissertation Repository, 756, 113.

23. Lotova, L. I., Timonin, A. K. (1989). Sravnitel'naja anatomija vysshih rastenij: metod. posobie, Izd-vo Mosk. un-ta, 80.

Дата надходження рукопису 12.10.2016

Косык Оксана Ивановна, кандидат биологических наук, доцент, кафедра физиологии и экологии растений, Учебно-образовательный центр «Институт биологии и медицины», Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, ул. Владимирская, 64/13, г. Киев, Украина, 01601
E-mail: o_kosyk@ukr.net

Хоменко Ирина Михайловна, аспирант, кафедра физиологии и экологии растений, Учебно-образовательный центр «Институт биологии и медицины», Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, ул. Владимирская, 64/13, г. Киев, Украина, 01601
E-mail: i.m.homenko@gmail.com

Таран Наталія Юрьевна, доктор біологічних наук, професор, кафедра фізіології та екології рослин, Учебно-образовательный центр «Институт биологии и медицины», Киевський національний університет імені Тараса Шевченка, ул. Владимирская, 64/13, г. Киев, Україна, 01601
E-mail: ny_taran@ukr.net

Айдосова Сауле Сагидуллаевна, доктор біологічних наук, професор, кафедра ботаніки та екології, Казахський національний університет ім. аль-Фарабі, пр. аль-Фарабі, 71, г. Алматы, Республіка Казахстан, 050040

Сарсенбаев Канат Нуруллаевич, доктор біологічних наук, професор, кафедра біотехнології та мікробіології, Евразійський національний університет імені Л.Н. Гумілева, ул. Кажымукана, 13, г. Астана, Республіка Казахстан, 010008
E-mail: kanat-50@mail.ru

УДК 633.854.78:575

УСПАДКУВАННЯ ФОРМИ КРАЙОВИХ КВІТОК ВІДНОСНО ЯКІСНИХ ТА КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК СОНЯШНИКУ (*HELIANTHUS ANNUUS L.*)

© Я. Ю. Шаріпіна, В. М. Попов, Т. А. Долгова, В. В. Кириченко

Досліджено успадкування довгої трубкоподібної (tu) та дзвіночкоподібної (hb₂) форми крайових квіток соняшнику. Встановлено рецесивний характер успадкування мутантних варіантів відносно нормальної форми, розщеплення в F₂ склало 3:1. Проведено аналіз сумісного успадкування форми (tu, hb₂), забарвлення (ap,l) крайових квіток, гіллястості (b), здатності до відновлення фертильності пилку (rf) та кількісних ознак соняшнику. Показано, що генетична асоціація між якісними генами та QTL певної агрономічної ознаки відсутня

Ключові слова: *Helianthus annuus L., успадкування, крайові квітки, форма, забарвлення, гіллястість, цитоплазматична чоловіча стерильність, кількісні ознаки*

It is investigated inheritance of ray flowers long tubular (tu) and bell (hb₂) forms in sunflower. It is determined recessive character of inheritance mutant variants on normal form with a segregation ratio of 3:1 in the F₂ generation. The linkage of ray flowers form (tu, hb₂), color (ap,l), branching (b), male fertility restoration (rf) and quantitative traits in sunflower is analyzed. It is shown that genetic association between qualitative genes and QTL of a particular agronomical trait is absent

Keywords: *Helianthus annuus L., inheritance, ray flower, form, color, branching, cytoplasmic male sterility, quantitative traits*

1. Вступ

Основним напрямом генетичних досліджень будь-якої культури є визначення сумісності успадкування генів певних ознак та конструювання об'єднаної генетичної карти. Генетичні та цитогенетичні карти дозволяють вивчати взаємодію генів та регуляцію їх експресії, а також цілеспрямовано застосовувати різні біотехнології. Залежно від методу, який було використано з метою побудови генетичної карти, на цей час для більшості культур існує декілька карт у вигляді груп зчеплення певних маркерів (морфологічних, біохімічних та молекулярних).

Соняшник – одна з провідних олійних культур. Світова колекція ВІР нараховує 2230 зразків культурного соняшника та 630 дикорослих видів [1]. З метою більш ефективного її використання в генетичних дослідженнях та практичній селекції були створені ознакові колекції, до яких входять лінії та сорти з максимальним спектром мінливості за певними ознаками [2]. За морфологічними ознаками соняшнику сформовано найбільшу колекцію (140 ліній з різноманітними мутаціями). Показано, що деякі з

мутацій можуть бути використані у якості ефективних маркерів в гетерозисній селекції при контролі за гібридизацією, а також з метою підтримки чистоти лінійного матеріалу [3–5]. І хоча на цей час зібрано значну інформаційну базу щодо варіантів мутацій за певними ознаками та успадкування більшості з них [6–9] наявні данні вимагають уточнення та доповнення, а для прогресу в певних напрямках дослідження вже отриманої на цей час інформації недостатньо. Одним з таких напрямків є побудова генетичних карт зчеплення соняшнику та поєднання їх у єдину карту культури.

2. Аналіз літературних джерел

Вивчення успадкування мутантних варіантів форми крайових квіток соняшнику розпочато роботою G. N. Fick [7], в якій описано та проаналізовано успадкування довгої та короткої трубкоподібної форми. Встановлено рецесивне успадкування відповідних ознак, однак гени не було позначено.

Kovacik, V. Skaloud [4] ідентифікували два рецесивні гени *fl*, *ft*, які контролюють відповідно довгу та коротку трубкоподібну форму квіток. В подаль-