

Оригинальная статья

Прооксидантно-антиоксидантное соотношение в клетках проростков растений из разных эколого-географических мест произрастания

М. М. Шашурин[✉], А. Н. Журавская

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Российская Федерация
[✉]inwertaza@mail.ru

Аннотация

Изучено про-антиоксидантное равновесие в клетках проростков пижмы обыкновенной (*Tanacetum vulgare*) и полыни чернотыльника (*Artemisia vulgaris*), выросших в восьми разных климатогеографических регионах России и г. Харьков (Украина). В качестве прооксидантной реакции регистрировали интенсивность процессов перекисного окисления липидов, а антиоксидантной – суммарное содержание низкомолекулярных антиоксидантов и активность супероксиддисмутазы. Оценку про-антиоксидантного равновесия в клетках проростков, выросших из семян растений, сформированных в разных климатогеографических условиях произрастания, выживаемость проростков, интенсивность перекисного окисления липидов, активность антиоксидантных систем анализировали методом коэффициентов. Исследования показали, что территории сбора семян растений можно разделить на три зоны в зависимости от значения коэффициента экстремальности. Установлена положительная корреляция между активностью супероксиддисмутазы в клетках проростков исследованных растений и количеством солнечной инсоляции в местах сбора семян. Адаптация дикорастущих растений к температурно-влажностному и световому режиму приводит к активации антиоксидантных систем. В проростках растений, семена которых сформированы в условиях с высокой инсоляцией и малым количеством осадков (Якутск, Улан-Удэ и Среднеколымск), содержится небольшое количество антиоксидантов с компенсаторным повышением активности супероксиддисмутазы. Показано, что выживаемость проростков пижмы обыкновенной и полыни чернотыльника зависит от про-антиоксидантного равновесия, сформированного в эколого-климатических условиях произрастания растений, несет видоспецифичный нелинейный характер и зависит, в первую очередь, от количества осадков, выпавших в период активной вегетации материнских растений.

Ключевые слова: растения, эколого-географические регионы, прооксиданты, антиоксиданты, про-антиоксидантное равновесие, выживаемость проростков

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания ИБПК СО РАН «Физиолого-биохимические механизмы адаптации растений, животных, человека к условиям Арктики/Субарктики и разработка биопрепаратов на основе природного северного сырья, повышающих эффективность адаптационного процесса и уровень здоровья человека в экстремальных условиях среды» (тема № FWRS-2021-0025).

Для цитирования: Шашурин М.М., Журавская А.Н. Прооксидантно-антиоксидантное соотношение в клетках проростков растений из разных эколого-географических мест произрастания. *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2024;29(3):431–440. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-3-431-440>

Original article

The pro-oxidant-antioxidant ratio in the cells of plant seedlings from various ecological and geographical growth locations

Mikhail M. Shashurin[✉], Alla N. Zhuravskaya

Institute for Biological Problems of Cryolithozone,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russian Federation
[✉]inwertaza@mail.ru

Abstract

The balance of pro-antioxidants within the cells of common fir (*Abies alba*) and mugwort (*Artemisia vulgaris*) seedlings cultivated across eight distinct climatogeographical regions of Russia and Kharkov (Ukraine) was investigated. The intensity of lipid peroxidation processes was recorded as a pro-oxidant response, and the antioxidant response was

measured by assessing the total content of low-molecular-weight antioxidants and the activity of superoxide dismutase. An assessment of the pro-antioxidant balance within the cellular structures of seedlings, originating from seeds of plants grown in diverse climatogeographical environments, was performed. This evaluation included the analysis of seedling survival rates, the degree of lipid peroxidation, and the activity of the antioxidant system, utilizing the coefficient method for measurement. The results suggest that the regions from which plant seeds were collected can be classified into three distinct zones according to the values of the extremity coefficient. A significant positive correlation was identified between the activity of superoxide dismutase in the cells of the examined seedlings and the levels of solar insolation in the regions where the seeds were collected. Adaptation changes in wild plants to temperature, humidity, and light conditions lead to the activation of antioxidant systems. The seedlings of plants whose seeds were formed in environments characterized by high insolation and low precipitation (such as Yakutsk, Ulan-Ude, and Srednekolymsk) exhibited a low total antioxidant content, accompanied by a compensatory increase in superoxide dismutase activity. Our research indicates that the survival rates of seedlings of common fir and mugwort are contingent upon the pro-antioxidant balance that has developed in response to the climatic conditions experienced by the plants. This relationship is characterized by species specificity, nonlinear dynamics, and is predominantly affected by the volume of precipitation received during the active growing season of the maternal plants.

Keywords: plants, ecological-geographical regions, pro-oxidants, antioxidants, pro-antioxidant equilibrium, seedling survival rate

Funding. This study was conducted within the framework of the state assignment “Physiological and biochemical mechanisms of adaptation of plants, animals, humans to the conditions of the Arctic/Subarctic and the development of biopreparations based on natural northern raw materials increasing the efficiency of the adaptation process and the level of human health in extreme environmental conditions” (theme No. FWRS-2021-0025).

For citation: Shashurin M.M., Zhuravskaya A.N. The pro-oxidant-antioxidant ratio in the cells of plant seedlings from various ecological and geographical growth locations. *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 2024;29(3):431–440. (In Russ.); <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-3-431-440>

Введение

В растениях, длительное время произрастающих в определенных климатогеографических условиях, эволюционно сформированы биохимические, физиологические и морфологические адаптации, позволяющие им выживать в этой среде. В процессе нормального функционирования в растениях в результате действия комплекса факторов окружающей среды может увеличиваться содержание активных форм кислорода (АФК), вплоть до оксидативного стресса, приводящего к окислительному повреждению важнейших биомолекул – белков, ДНК, липидов, торможению ростовых процессов и к снижению продуктивности растений [1, 2]. В растениях существует сложная и многоуровневая система антиоксидантной защиты (АОЗ), поддерживающая прооксидантно-антиоксидантное равновесие, своего рода гомеостатическое равновесие внутри клетки, противодействующее избыточному уровню АФК и обеспечивающее до определенных концентраций АФК устойчивость растений к окислительным повреждениям [3, 4].

Антиоксиданты – это вещества, защищающие клетки от повреждения активными формами кислорода. Антиоксидантная активность заключается в инактивации свободных радикалов и перекисей, образующихся при оксидативном стрессе. Антиоксидантные системы делятся на

специфичные ферментативные (супероксиддисмутаза – катализирует инактивацию супероксидрадикалов – первичных свободных радикалов, образующихся при оксидативном стрессе; каталаза – катализирует разложение перекиси водорода; пероксидазы – катализируют перекисное окисление восстановленных форм органических субстратов и др.). А также неспецифические, низкомолекулярные, неферментативные (аскорбиновая кислота, токоферол, дигидрокверцетин, каротиноиды, танины, антоцианы и др.) [5, 6] антиоксиданты, обладающие большой системой сопряженных двойных связей, которая способна инактивировать свободные радикалы, делокализуя неспаренный электрон в этой системе.

Известно, что оксидативный стресс, включая активацию процесса перекисного окисления липидов (ПОЛ), может формироваться также при физиологических напряжениях и патологических процессах. ПОЛ — цепная свободно-радикальная реакция окисления ненасыщенных жирных кислот, входящих в липиды, перекисью водорода (образующейся при инактивации супероксидрадикалов с участием супероксиддисмутазы (СОД)), продуктом которой являются гидроперекиси липидов. Наиболее важно влияние ПОЛ на вязкость липидного слоя клеточных мембран, соответственно на их проницаемость, транспорт веществ через мембраны в нормально метаболизирующих клетках [7, 8].

Включение резервных адаптивных механизмов антиоксидантной защиты призвано его купировать. В колебательном режиме формируется своего рода диапазон гомеостаза в отношении про-антиоксидантного равновесия. Подвижное равновесие между ПОЛ и АОЗ присуще клеткам всех живых организмов. Сдвиг равновесия в прооксидантную сторону является, по мнению ряда авторов, наиболее информативным показателем для оценки степени влияния различных факторов (засуха, излишнее обводнение, химические и физические воздействия и др.) на организм [1, 5]. Активация антиокислительных систем, по мнению ряда авторов, является элементом, придающим растительному организму повышенную устойчивость [6, 9]. Имеющиеся в литературе данные позволяют заключить, что ПОЛ и АОЗ в растительных тканях являются одним из факторов формирования первичной ответной реакции клетки на стрессовые воздействия различной природы. Несмотря на множество исследований, функционирование про-/антиоксидантного метаболизма растений в природных условиях изучено слабо.

При произрастании в определенных климато-географических условиях, создающих прооксидантный фон, в клетках растений формируется видоспецифичное про-антиоксидантное равновесие (гомеостаз), позволяющее им успешно развиваться в условиях данного климата [10, 11]. Выявление корреляций в системе ферментные антиоксиданты–неферментные антиоксиданты – прооксидантный фон среды произрастания позволяет выявить значимость каждого из компонентов антиоксидантной системы в адаптации конкретных видов растений к определенным условиям произрастания и определить вероятные направления ее динамики при изменении оксидативных стресс-факторов среды (изменения климата, химические или физические воздействия).

Цель данной работы – изучить параметры сформированного в естественных условиях про-антиоксидантного равновесия в клетках проростков пижмы обыкновенной и полыни черной (чернобыльника), адаптированных к разным эколого-географическим регионам.

Материалы и методы

В качестве тест-объектов использовали семена пижмы обыкновенной (*Tanacetum vulgare*) и полыни черной (чернобыльника) (*Artemisia vulgaris*), широко распространенных на территории России и произ-

растающих в окрестностях городов, различающихся климатическими условиями: Калининград, Харьков (Украина), Белгород, Екатеринбург, Улан-Удэ, Якутск, Магадан и Среднеколымск. Сбор семян проводили в 2021 г. (август–сентябрь) на участках с минимальным антропогенным загрязнением.

Семена проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге ($d = 110$ мм) в климатической камере Binder KMF (Германия) при температуре 25°C , с длиной светового дня 16 ч, при относительной влажности 60 %. Опыт закладывали в четырех повторностях по 50 семян в каждой чашке. Выживаемость определяли по образованию настоящего листа у проростков на 30 день наблюдения (%). Появление настоящего листа у проростков говорит о начале активного функционирования апикальной и корневой меристемы, критических тканей растений, позволяющих зафиксировать биохимические изменения метаболизма проростков.

В качестве прооксидантной реакции регистрировали интенсивность процессов перекисного окисления липидов, которую определяли по методике, основанной на реакции между образующимся в этом процессе малоновым диальдегидом (МДА, $\text{мкмоль}/\text{г}_{\text{пр}}$) с тиобарбитуровой кислотой [12]. Суммарное содержание низкомолекулярных антиоксидантов ($\Sigma\text{НМАО}$, $\text{мкг-экв.}_{\text{кверц}}/\text{г}_{\text{пр}}$), в качестве неферментативной антиоксидантной системы, определяли по методике, основанной на окрашивании о-фенантролином восстановленного хлорида железа [13]. Определение активности фермента антиоксидантного действия – супероксиддисмутазы (СОД, КФ 1.15.1.1) в проростках проводили по измерению величины молярного коэффициента экстинкции бисформазановых комплексов при $\lambda = 560$ нм [14].

Для выявления различий изучаемых параметров вычисляли медианные значения каждого из признаков (0), которые принимали за контрольные значения и нормировали к ним полученные данные (t).

Оценку про-антиоксидантного равновесия в клетках проростков, выросших из семян растений, сформированных в разных климатогеографических условиях произрастания (табл. 1), выживаемость проростков, интенсивность ПОЛ, активность антиоксидантных систем (как среднеарифметическое значение нормированных к медианным значениям, содержания НМАО и активности СОД) анализировали с использованием метода коэффициентов.

**Характеристика мест сбора семян
пижмы обыкновенной и полыни черныбыльника (июль 2021 г.) [16]**

Table 1

Characterization of the seed collection site for common fir and mugwort (July 2021) [16]

Город	с.ш.	в.д.	Число ясных дней	Длина светового дня, ч	Сумма часов инсоляции	Средняя температура июля, °С	Кол-во осадков в июле, мм	$k_{t^{\circ}/MM(экстрем)}$
Калининград	54°43'	20°30'	12	16,5	198	18,5	85,8	0,22
Харьков	49°58'	36°15'	17	16	272	22,4	57,8	0,39
Белгород	50°36'	36°34'	13	16	208	25,0	125,0	0,20
Екатеринбург	56°50'	60°35'	11	16	176	20,6	97,8	0,21
Улан-Удэ	51°49'	107°36'	27	16	432	28,0	20,0	1,40
Якутск	62°02'	129°43'	17	17	289	25,0	50,0	0,50
Магадан	59°33'	150°48'	10	17	170	15,2	82,0	0,18
Среднеколымск	67°27'	153°42'	11	22	242	15,0	27,6	0,54

Коэффициенты вычисляли по следующим формулам:

$k_{ПОЛ} = (MДА_t/MДА_0)$ – отражает в нормированных единицах активность процесса перекисного окисления липидов;

$k_{АОЗ} = (HMAO_t/HMAO_0 + COД_t/COД_0)/2$ – отражает в нормированных к контрольному значению совокупности изменений активности антиоксидантных систем.

Далее вычисляли коэффициент про-антиоксидантного равновесия, как степень адаптации организма к оксидативному стрессу – $k_{АОЗ/ПОЛ} = k_{АОЗ}/k_{ПОЛ}$ и температурно-влажностный коэффициент ($k_{t^{\circ}/MM(экстрим)}$) как отношение среднего значения температуры июля к количеству осадков этого месяца [15].

Пункты сбора семян растений находились на относительно близкой друг к другу географической северной широте, изменяясь от 50°36' (г. Белгород) до 67°27' (г. Среднеколымск). Климат этих точек сбора изменялся в зависимости от долготы города: от 20°30' (Калининград) до 153°42' (Среднеколымск) в. д. Калининград находится в зоне переходного климата к умеренно континентальному, Харьков – влажного континентального, Белгород – умеренно континентального, Екатеринбург – на границе умеренно континентального с континентальным, Улан-Удэ – резко-континентального засушливого, Якутск – резко-континентального, Магадан – субарктического с чертами морского и Среднеколымск – субарктического. Наибольшее количество ясных солнечных дней в июле (когда проходит актив-

ная вегетация растений) зафиксировано в Улан-Удэ (27 дней), что при среднем 16-часовом дне дало сумму инсоляции 432 ч, при средней температуре +28 °С и наименьшем количестве выпавших осадков (20 мм), $k_{t^{\circ}/MM(экстрем)} = 1,40$. Наибольшее количество осадков (125 мм) выпало в июле 2021 г. в Белгороде при средней $t = 25$ °С, $k_{t^{\circ}/MM(экстрем)} = 0,20$. Можно условно выделить три группы городов с близкими значениями коэффициентов экстремальности (по данным июля):

1. $k_{t^{\circ}/MM}$ от 0,18 до 0,22: Калининград, Белгород, Екатеринбург, Магадан – оптимальное соотношение температуры и осадков.

2. $k_{t^{\circ}/MM}$ от 0,39 до 0,54: Якутск, Среднеколымск, Харьков – малое количество осадков при оптимальной температуре для данного региона.

3. $k_{t^{\circ}/MM}$ 1,40: Улан-Удэ – малое количество осадков на фоне высокой температуры воздуха при значительном количестве часов солнечной инсоляции.

Обсуждение результатов проводили исходя из рабочей гипотезы, что активность антиоксидантных систем растений, сформированная как ответная реакция на интенсивность оксидативного стресса, зависящего от определенных для каждого региона климатогеографических условий произрастания материнских растений и закрепленно на видоспецифичном эпигенетическом уровне, является одним из важнейших факторов обеспечения жизнедеятельности проростков растений, выросших из семян материнских растений.

Полученные результаты представлены в виде средней арифметической величины и ее стан-

дартного отклонения ($M \pm SD$) [16]. Сравнение средних значений выборок проводили методом ANOVA. Значимость отличий от контроля определяли, используя критерий Даннета для множественных сравнений при уровне $p < 0,05$. Расчет проводился с помощью пакета AnalystSoft, StatPlus – программа статистического анализа, Vol.2007.

Результаты и обсуждение

Ранее проведенные нами исследования 18 видов дикорастущих растений, собранных в регионах, различающихся климатическим условиями, показали, что существует прямая корреляционная зависимость ($r = 0,83$) Σ НМАО от средней многолетней температуры июля и обратная зависимость ($r = -0,83$) – от количества выпавших осадков. Таким образом, установлено, что наиболее важными факторами, способствующими накоплению НМАО, являются высокая темпера-

тура и малое количество осадков в период активной вегетации (июль) [17–19].

Вместе с тем, поскольку самым первичным свободным радикалом, обуславливающим оксидативный стресс, является супероксидрадикал, образование которого обусловлено в нативных условиях прежде всего ультрафиолетовым солнечным излучением, то одним из важнейших антиоксидантов является супероксиддисмутаза [20]. Соответственно, для более комплексной оценки экологических условий мест сбора семян, кроме средней температуры и количества осадков в июле, мы оценили сумму часов инсоляции в июле.

В табл. 2 представлены данные по выживаемости и уровню про- и антиоксидантного равновесия в клетках проростков.

Определение Σ НМАО в проростках растений из разных регионов России показало, что в проростках пижмы обыкновенной в четырех точках сбора (Белгород, Екатеринбург, Улан-Удэ,

Таблица 2

Физиологические и биохимические характеристики проростков пижмы обыкновенной и полыни черной из разных регионов России и г. Харьков (Украина) (* $p \leq 0,1$; ** $p \leq 0,01$)

Table 2

Physiological and biochemical characteristics of common fir and mugwort seedlings from various regions of Russia and Kharkov (Ukraine) (* $r \leq 0.1$; ** $r \leq 0.01$)

Место сбора семян	Настоящий лист, %	Σ НМАО, мкг-экв. _{кверц} /г пр	СОД, мкМ/г · мин.**	МДА, мкМ/г пр.**	k_{AO2}	$k_{AO2}/\text{ПОЛ}$
Пижма обыкновенная						
Калининград	34,5±3,5	20,0±0,2	25,0±0,3	0,2±0,002	0,8	0,8
Харьков	35,6±3,6	20,0±0,2	52,0±0,5	0,3±0,003	1,0	0,7
Белгород	44,2±4,4	23,0±0,2	24,0±0,2	0,2±0,002	0,8	0,8
Екатеринбург	43,5±4,4	22,0±0,2	26,0±0,3	0,2±0,002	0,8	0,8
Улан-Удэ	62,0±6,2	23,0±0,2	88,0±0,9	0,2±0,002	1,5	1,5
Якутск	47,0±4,7	22,0±0,2	56,0±0,6	0,2±0,002	1,1	1,1
Магадан	49,1±4,9	21,0±0,2	30,0±0,3	0,2±0,002	0,8	0,8
Среднеколымск	56,5±5,6	15,0±0,2	100,0±1,0	0,2±0,002	1,4	1,4
Медиана	46,6±4,7	20,8±0,2	50,1±0,5	0,2±0,002	1,0	1,0
Полынь черная						
Калининград	27,5±2,8	26,0±0,3	35,0±0,4	0,2±0,002	0,7	1,0
Харьков	8,5±0,8	44,0±0,4	55,0±0,6	0,3±0,003	1,1	1,1
Белгород	7,0±0,7	45,0±0,5	40,0±0,4	0,3±0,003	1,0	1,0
Екатеринбург	44,5±4,5	40,0±0,4	26,0±0,3	0,2±0,002	0,8	1,1
Улан-Удэ	53,0±5,3	42,0±0,4	80,0±0,8	0,3±0,003	1,3	1,3
Якутск	45,5±4,6	47,0±0,5	74,0±0,7	0,3±0,003	1,3	1,3
Магадан	76,0±7,6	21,0±0,2	34,0±0,3	0,2±0,002	0,6	0,9
Среднеколымск	50,0±5,0	25,0±0,3	98,0±1,0	0,3±0,003	1,3	1,3
Медиана	39,0±3,9	36,3±0,4	55,3±0,6	0,3±0,003	1,0	1,0

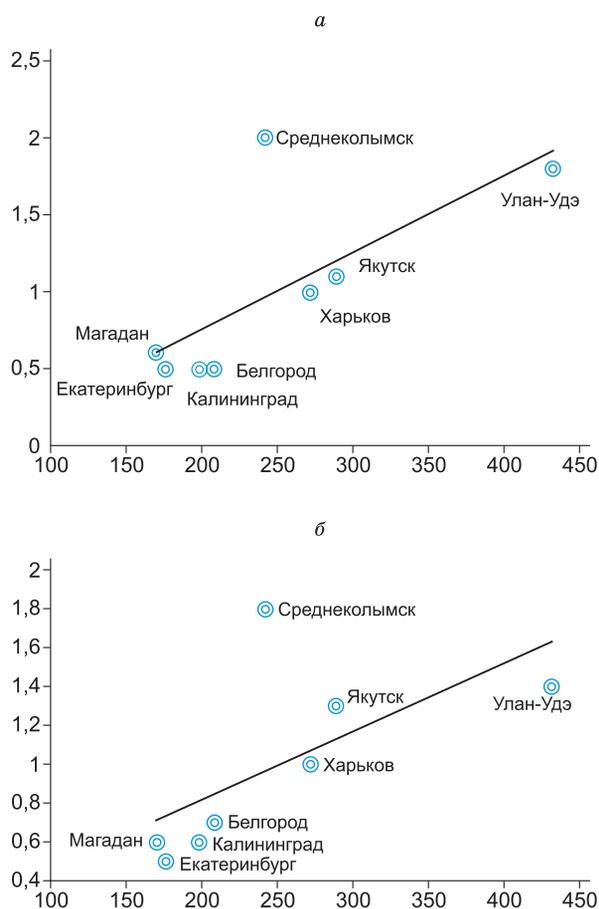


Рис. 1. Регионально сформированная активность СОД клеток проростков пижмы обыкновенной (а, $r = 0,71$) и полыни черныбыльника (б, $r = 0,64$) в зависимости от суммарного количества солнечных часов в июле 2021 года; По оси абсцисс – количество солнечных часов; по оси ординат – $k_{\text{СОД}}$

Fig. 1. The regionally formed activity of superoxide dismutase (SOD) in the cells of common fir (а, $r = 0.71$) and mugwort (б, $r = 0.64$) seedlings in relation to the total number of sunshine hours in July 2021.

The abscissa represents the number of sunshine hours, while the ordinate indicates k_{SOD} levels

Якутск) их содержание, относительно медианного значения, увеличилось всего на 10 %. Пониженное на 30 % содержание $\Sigma\text{НМАО}$ зафиксировано в Среднеколымске как у пижмы, так и у полыни. В проростках полыни черныбыльника, выросших из семян, собранных в Харькове, Белгороде, Екатеринбурге и Якутске, $\Sigma\text{НМАО}$ было увеличено на 20–30 %, относительно медианы, эколого-географические условия произрастания этих двух видов растений в Харькове, Белгороде, Екатеринбурге, Улан-Удэ и Якутске благоприятствуют накоплению НМАО, а в Калининграде, Магадане и Среднеколымске нет.

Активность СОД была увеличена в клетках проростков из семян, собранных в Улан-Удэ (на 80 % – пижма; 40 % – полынь), Якутск (на 10 % – пижма и 30 % – полынь) и Среднеколымск (в 2 раза – пижма и на 80 % – полынь). В остальных точках сбора семян зафиксировано снижение активности СОД по сравнению с медианным значением (см. табл. 2).

В городах Калининград, Белгород, Екатеринбург и Магадан количество солнечных часов в июле изменялось от 170 до 208. Активность СОД в проростках пижмы обыкновенной варьировала в диапазоне от 24,0 мкМ/г·мин. (г. Белгород) до 30,0 мкМ/г·мин. (г. Магадан). В проростках полыни черныбыльника в тех же природно-климатических условиях активность СОД изменялась от 26,0 мкМ/г·мин. (г. Екатеринбург) до 40,0 мкМ/г·мин. (г. Белгород). Значительно увеличена солнечная инсоляция в Улан-Удэ (432 ч), Якутске (289 ч) и Среднеколымске (242 ч). Зафиксировано статистически значимое отличие активности СОД в этих точках сбора семян пижмы обыкновенной и полыни черныбыльника – от 100,0 до 56,0 мкМ/г·мин. относительно медианы.

На рис. 1 изображены восходящие тренды, показывающие положительную зависимость активности СОД клеток проростков пижмы обыкновенной и полыни черныбыльника (нормированных к медианному значению) от суммарного количества солнечных часов (июль 2021 г.) в местах сбора семян. Установлен средний (полынь черныбыльник) и высокий (пижма обыкновенная) положительный коэффициент корреляции между активностью СОД в клетках проростков исследованных растений и интенсивностью солнечной инсоляции в местах сбора семян.

Эти результаты свидетельствуют о том, что одним из важнейших условий, определяющих образование супероксидрадикала у растений, является ультрафиолетовый свет, а защитной реакцией в отношении данного вида оксидативного стресса – повышение активности СОД [21, 22]. То есть этот процесс можно рассматривать как неспецифическую реакцию, включенную в механизм адаптации растений к определенным условиям обитания [23–25].

Результаты нашего исследования показали видоспецифичность изменений активности ПОЛ (по МДА) от условий мест произрастания.

Активность ПОЛ в клетках пижмы обыкновенной статистически значимо не отличалась во

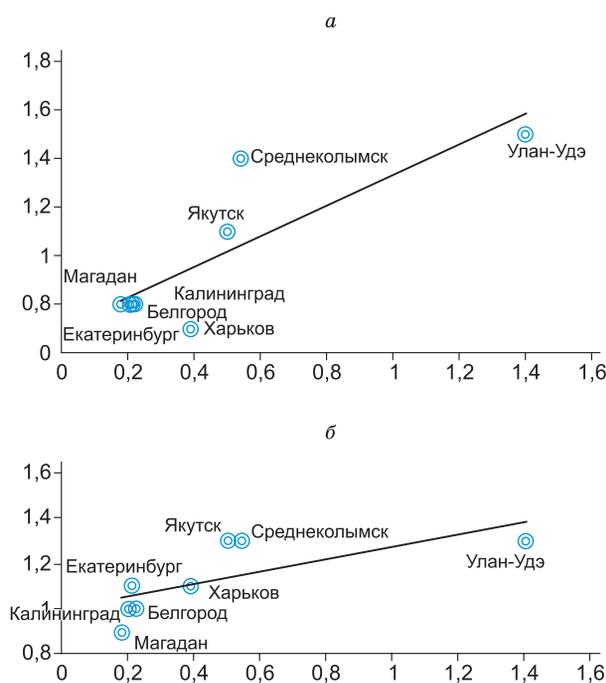


Рис. 2. Регионально сформированное про-/антиоксидантное равновесие клеток проростков пижмы обыкновенной (a , $r = 0,83$) и полыни черныбыльника (b , $r = 0,71$) в зависимости от среднего значения температуры и количества осадков в июле 2021 г.

По оси абсцисс – $k_{T^{\circ}/mm}$; по оси ординат – $k_{AOZ/POL}$

Fig. 2. The regionally formed pro- and antioxidant balance in the cells of common fir (a , $r = 0,83$) and mugwort (b , $r = 0,71$) seedlings in relation to mean temperature and precipitation in July 2021. On the abscissa axis: $k_{T^{\circ}/mm}$; on the ordinate axis: $k_{AOZ/POL}$

всех точек сбора семян, кроме собранных в окрестностях Харькова, где ПОЛ превышала значения медианы на 50 %. Перекисное окисление липидов в проростках полыни черныбыльника, выросших из семян, собранных в окрестностях Калининграда, Екатеринбурга и Магадана, снижено на 30 % относительно среднего значения по выборке (см. табл.2).

Суммарная антиоксидантная активность клеток проростков, состоящая из средней арифметической нормированных к медиане значений суммы содержания НМАО и активности СОД, также показала высокие значения для этих видов растений в Улан-Удэ, Якутске и Среднеколымске (см. табл. 2).

На рис. 2 показана положительная зависимость сформированного прооксидантно-антиоксидант-

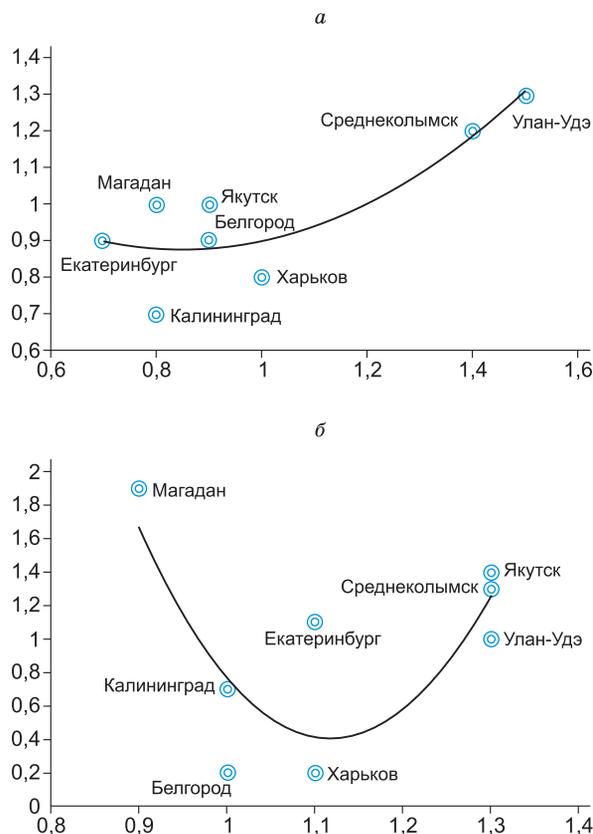


Рис. 3. Выживаемость проростков пижмы обыкновенной (a , $r = 0,86$) и полыни черныбыльника (b , $r = 0,78$) в зависимости от регионально сформированного про-антиоксидантного равновесия клеток проростков ($k_{AOZ/PLO}$); По оси абсцисс – $k_{AOZ/PLO}$; по оси ординат – k_{ONL}

Fig. 3. The survival rates of common fir (a , $r = 0.86$) and mugwort (b , $r = 0.78$) seedlings in relation to the regionally formed pro-antioxidant balance within the seedling cells ($k_{AOZ/PLO}$).

On the abscissa axis: $k_{AOZ/PLO}$; on the ordinate axis: k_{ONL}

ного равновесия в клетках проростков пижмы обыкновенной ($r = 0,83$) и полыни черныбыльника ($r = 0,71$) от среднего значения температуры и количества осадков (июль 2021 года).

Анализ рис. 3 показал, что зависимость между выживаемостью проростков исследованных растений и сформированным в них про-антиоксидантным равновесием имеет полиномиальный характер, образуя линию тренда с одной долиной. Точками перегиба кривых по выживаемости (k_{ONL}) являются значения про-антиоксидантного равновесия ($k_{AOZ/PLO}$): для пижмы обыкновенной – 0,9, для полыни черныбыльника – 1,1, т. е. при увеличении значения $k_{AOZ/PLO}$ меняется значение k_{ONL} . Физический смысл нелинейности заключается в том, что при некоем значении аргумента (ось абсцисс) меняется природа функции

(процесса), лимитирующего соответствующую зависимость (ось ординат).

Для пижмы это означает, что при значениях $k_{\text{АОЗ/ПОЛ}} \leq 1,0$ про-антиоксидантное равновесие вообще не влияет на выживаемость проростков. Она определяется чем-то другим. При значениях $k_{\text{АОЗ/ПОЛ}} > 1,0$ этот параметр начинает определять выживаемость проростков.

Для полыни обыкновенной при $k_{\text{АОЗ/ПОЛ}} \geq 1,1$ про-антиоксидантное равновесие определяет выживаемость проростков. При значении $k_{\text{АОЗ/ПОЛ}} \leq 1,1$, как показывают расчеты, выживаемость проростков полыни черныбыльник лимитируется не температурно-влажностным коэффициентом, а абсолютным количеством осадков, независимо от температуры июля в диапазоне 15–25 °С. Причем для этого вида, адаптированного к степным условиям произрастания, оптимальным для выживаемости дочерних растений является количество осадков в июле от 80 до 100 мм, 125 мм – это уже много (Белгород), а 58 мм – мало (Харьков).

Заключение

Проведенные исследования показали, что по коэффициентам экстремальности для произрастания изученных дикоросов (по температурно-влажностному коэффициенту в июле) изученные территории можно разделить на три климатогеографические зоны. Первая, в которой $k_{\text{т°/мм}}$ имели близкие значения от 0,18 до 0,22, с оптимальным соотношением температуры и осадков для произрастающих в этих местах пижмы обыкновенной и полыни черныбыльника: Калининград, Белгород, Екатеринбург, Магадан. Вторая зона, в которой $k_{\text{т°/мм}}$ изменялись от 0,39 до 0,54: Якутск, Среднеколымск, Харьков, с малым количеством осадков при оптимальной температуре для данных видов. Третья зона, в которой $k_{\text{т°/мм}}$ около 1,40 (Улан-Удэ), с малым количеством осадков на фоне высокой температуры воздуха при значительной солнечной инсоляции. Климатогеографические условия произрастания этих двух видов растений в районах сбора семян (Харьков, Белгород, Екатеринбург, Улан-Удэ и Якутск) благоприятствуют накоплению НМАО, тогда как в Калининграде, Магадане и Среднеколымске – нет.

Установлена положительная корреляция между активностью СОД в клетках проростков исследованных растений и количеством солнечной инсоляции в местах сбора семян. Результаты нашего исследования показали видоспецифичность активности ПОЛ (по МДА).

Адаптационные изменения дикорастущих растений к температурно-влажностному и световому режиму приводят к активации антиоксидантных систем. В проростках растений, семена которых сформированы в условиях с высокой инсоляцией и малым количеством осадков (Якутск, Улан-Удэ и Среднеколымск), содержится небольшое количество НМАО, но, как правило, в их клетках происходит компенсаторное повышение активности СОД.

Установлено, что выживаемость проростков пижмы обыкновенной и полыни черныбыльника зависит от про-антиоксидантного равновесия, эволюционно сформированного в эколого-климатических условиях произрастания материнских растений, имеет видоспецифичный нелинейный характер и зависит, в первую очередь, от количества осадков, выпавших в период активной вегетации.

Эти закономерности адаптационных изменений антиоксидантных систем необходимо учитывать при проведении интродукционных и акклиматизационных работ, а также при выращивании и заготовке лекарственного растительного сырья, так как биологическая ценность сырья в значительной степени зависит от содержания и активности антиоксидантов. Полученные данные указывают на высокую ценность растений, выросших в условиях экстремального климата.

Список литературы / References

1. Sharma P., Jha A.B., Dubey R.S., Pessarakli M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *Journal of Botany*. 2012:217037.
2. Чупахина Г.Н., Масленников П.В., Скрыпник Л.Н. и др. *Антиоксидантные свойства культурных растений Калининградской области*. Калининград: БФУ им. И. Канта; 2016. 145 с.
- Chupakhina G.N., Maslennikov P.V., Skrypnik L.N., et al. *Antioxidant properties of cultivated plants in the Kaliningrad region*. Kaliningrad: BFU Publishing House, 2016. 145 p. (In Russ.)
3. Шарова Е.И. *Антиоксиданты растений: учеб. пособие*. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та; 2016. 140 с.
- Sharova E.I. *Antioxidants of plants: textbook*. St. Petersburg: St. Petersburg State University Publishing House; 2016. 140 p. (In Russ.)
3. Силина Е., Табаленкова Г.Н., Головки Т.К. Уровень перекисного окисления липидов, содержание пероксида водорода и активность супероксиддисмутазы в листьях факультативного САМ-растения *Hylotelephium triphyllum* (HAW.) Holub и C_3 -растения *Plantago media* L. в природных условиях. *Физиология ра-*

стеней. 2021;68(4):430–438. <https://doi.org/10.31857/S0015330321040187>

Silina E.V., Tabalenkova G.N., Golovko T.K. Lipid peroxidation rates, hydrogen peroxide content, and superoxide dismutase activity in leaves of a facultative CAM plant *Hylotelephium triphyllum* (HAW.) Holub and a C3 plant *Plantago media* L. under natural environmental conditions. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2021;68(4):754–762. <https://doi.org/10.31857/S0015330321040187>

4. Полесская О.Г. *Растительная клетка и активные формы кислорода*. М.: КДУ; 2007. 139 с.

Polesskaya O.G. *Plant cell and reactive oxygen species*. Moscow: KDU; 2007. 139 p. (In Russ.)

6. Владимиров Ю.А., Арчаков А.И. *Перекисное окисление липидов в биологических мембранах*. М.: Наука; 1972. 252 с.

Vladimirov Y.A., Archakov A.I. *Lipid peroxidation in biological membranes*. Moscow: Nauka; 1972. 252 p. (In Russ.)

7. Карташов А.В., Радюкина Н.Л., Иванов Ю.В. и др. Роль систем антиоксидантной защиты при адаптации дикорастущих видов растений к солевому стрессу. *Физиология растений*. 2008;55(4):516–522.

Kartashov A.V., Radyukina N.L., Ivanov Yu.V., et al. Role of antioxidant defense systems in adaptation of wild plant species to salt stress. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2008;55(4):463–468.

8. Иванищев В.В. Окислительный стресс и низкомолекулярные антиоксиданты в побегах тритикале при хлоридном засолении. *Бутлеровские сообщения*. 2020;62(6):125–130. <https://doi.org/10.37952/ROI-jbc-01/20-62-6-125>

Ivanishchev V.V. Oxidative stress and low molecular weight antioxidants in triticale shoots under chloride salinization. *Butler's Communications*. 2020;62(6):125–130. (In Russ.) <https://doi.org/10.37952/ROI-jbc-01/20-62-6-125>

9. Лукаткин А.С. Вклад окислительного стресса в развитие холодового повреждения листьев чувствительных к холоду растений: 2 Активность антиоксидантных ферментов при охлаждении растений. *Физиология растений*. 2002;49(6):782–795.

Lukatkin A.S. Contribution of oxidative stress to the development of cold damage in leaves of cold-sensitive plants: 2 Activity of antioxidant enzymes during plant chilling. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2002;49(6):782–795. (In Russ.)

10. Салтыкова М.М. Адаптация к холоду как средство усиления антиоксидантной защиты. *Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова*. 2017;103(7):712–726.

Saltykova M.M. Adaptation to cold as a means to enhance antioxidant protection. *Russian Journal of Physiology*. 2017;103(7):712–726. (In Russ.)

11. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Кабашникова Л.Ф. Антиоксидантная система растений: клеточная компартиментация, защитные и сигнальные функции, ме-

ханизмы регуляции (обзор). *Прикладная биохимия и микробиология*. 2019;55(5):419–440. <https://doi.org/10.1134/S0555109919050088>

Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Kabashnikova L.F. Antioxidant system of plants: cellular compartmentation, protective and signaling functions, mechanisms of regulation (review). *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2019;55(5):441–459. <https://doi.org/10.1134/S0003683819050089>

12. Ермаков А.И. *Методы биохимического исследования растений*. Л.: Агропромиздат; 1987. 430 с.

Ermakov A.I. *Methods of biochemical study of plants*. Leningrad: Agropromizdat Publ.; 1987. 430 p. (In Russ.)

13. Лебедева О.В., Угарова Н.Н., Березин И.В. Кинетическое изучение реакции окисления о-дианизидина перекисью водорода в присутствии пероксидазы из хрена. *Биохимия*. 1977;42(7):1372–1379.

Lebedeva O.V., Ugarova N.N., Berezin I.V. Kinetic study of the oxidation reaction of o-dianisidine by hydrogen peroxide in the presence of horseradish peroxidase. *Biochemistry (Moscow)*. 1977;42(7):1372–1379. (In Russ.)

14. Giannopolitis C.N., Ries S.K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiology*. 1977;59(2):309–314. <https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309>

15. <https://www.gismeteo.ru/diary/4368/>

16. Лакин Г.Ф. *Биометрия*. М.: Высшая школа; 1980. 293 с.

Lakin G.F. *Biometrics*. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1980. 293 p. (In Russ.)

17. Стогний В.В., Журавская А.А., Кершенгольд Б.М. Влияние условий произрастания на активность антиоксидантной системы различных видов дикорастущих растений. *Растительные ресурсы*. 2000;36(1):57–63.

Stogniy V.V., Zhuravskaya A.A., Kershenholz B.M. An influence of growth conditions on an activity of antioxidant system of seeds of different wild plant species. *Rastitelnye Resursy*. 2000;36(1):57–63. (In Russ.)

18. Чупахина Г.Н., Головина Е.Ю. Адаптационный механизм растений Куршской косы. *Вестник КГУ. Сер. Экология региона Балтийского моря*. 2003;1:71–75.

Chupakhina G.N., Golovina E.Y. Adaptation mechanism of plants of the Curonian Spit. *Vestnik of Immanuel Kant Baltic Federal University. Ecology of the Baltic Sea Region*. 2003;1:71–75. (In Russ.)

19. Казакова А.С., Гайдаш М.В. Система антиоксидантной защиты растений в условиях водного стресса. *Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Серия: Естественные науки*. 2005;S5:65068.

Kazakova A.S., Gaidash M.V. System of antioxidant protection of plants under water stress. *Bulletin of Higher Educational Institutions. North Caucasus Region. Natural Science*. 2005;S5:65–67. (In Russ.)

20. Shashurin M.M., Zhuravskaya A.N. Prooxidant-antioxidant system of plants grown from seeds treated with a constant magnetic field. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 2023;19(1):43–48.

21. Шашурин М.М., Журавская А.Н. Выживаемость и прооксидантно-антиоксидантная система проростков семян растений Якутии, прошедших предпосевную обработку сверхслабым постоянным магнитным полем разной индукции. *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2023;28(2):283–292. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2023-28-2-283-292>

Shashurin M.M., Zhuravskaya A.N. Survival rates and pro-oxidant-antioxidant systems of germinated Yakutian plant seeds pretreated with super-weak constant magnetic fields of different flux densities. *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 2023;28(2):283–292. (In Russ.) <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2023-28-2-283-292>. (In Russ.)

22. Слещов И.В., Шашурин М.М., Журавская А.Н. Кратковременное воздействие постоянного магнитного поля на физиологические, морфологические и биохимические характеристики проростков *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense*. *Физиология растений*. 2019;66(1):66–72. <https://doi.org/10.1134/S0015330318050159>

Sleptsov I.V., Shashurin M.M., Zhuravskaya A.N. Short-term impact of a permanent magnetic field on the

physiological, morphological, and biochemical characteristics of *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa*, and *Thlaspi arvense* seedlings *Russian Journal of Plant Physiology*. 2019;66(1):95–101. <https://doi.org/10.1134/S1021443718050151>

23. Apel K., Hirt H. Reactive Oxygen Species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction. *Annual Review of Plant Biology*. 2004;(55):373–379. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>

24. Gill S.S., Tuteja N. Reactive Oxygen Species and Antioxidant Machinery in Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2010;48(12):909–930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>

25. Салтыкова М.М. Адаптация к холоду как средство усиления антиоксидантной защиты. *Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова*. 2017;103(7):712–726.

Saltykova M.M. Adaptation to cold as a means of enhance antioxidant protection. *Russian Journal of Physiology*. 2017;7(103):712–726. (In Russ.)

Об авторах

ШАШУРИН Михаил Михайлович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0002-6785-1948>, ResearcherID: J-866-2018, Scopus Author ID: 16203892300, SPIN: 4911-5130, e-mail: inwertaza@mail.ru

ЖУРАВСКАЯ Алла Николаевна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0002-7570-2328>, AuthorID: 88427, e-mail: jan43@mail.ru

Вклад авторов

Шашурин М.М. – методология, проведение исследования, верификация данных, создание черновика рукописи; **Журавская А.Н.** – разработка концепции, руководство исследованием, проведение статистического анализа, редактирование рукописи

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

About the authors

SHASHURIN, Mikhail Mikhailovich, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, <https://orcid.org/0000-0002-6785-1948>, ResearcherID: J-7866-2018, Scopus Author ID:16203892300, SPIN: 4911-5130, e-mail: inwertaza@mail.ru

ZHURAVSKAYA, Alla Nikolaevna, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, <https://orcid.org/0000-0002-7570-2328>, AuthorID: 88427, e-mail: jan43@mail.ru

Authors' contribution

Shashurin M.M. – methodology, investigation, validation, writing – original draft; **Zhuravskaya A.N.** – conceptualization, supervision, formal analysis, writing – review & editing

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Submitted 29.05.2024

Поступила после рецензирования / Revised 18.07.2024

Принята к публикации / Accepted 07.08.2024