

На правах рукописи



Рожина Сахаяна Михайловна

**ПЕРВИЧНЫЕ И ВТОРИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ КАК ИНДИКАТОРЫ  
АДАПТАЦИИ РОСТА ЛИСТВЕННОЙ В ЗОНЕ МНОГОЛЕТНЕЙ  
МЕРЗЛОТЫ**

1.5.15 – Экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Красноярск – 2024 г.

Работа выполнена в ФГБУН ФИЦ «Якутский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»

**Научный руководитель**

**Слепцов Игорь Витальевич,**  
кандидат биологических наук

**Официальные оппоненты:**

**Гродницкая Ирина Дмитриевна,**  
доктор биологических наук, заведующий  
лабораторией микробиологии  
и экологической биотехнологии  
Института леса им. В.Н. Сукачева СО  
РАН – обособленного подразделения  
ФГБНУ ФИЦ «Красноярский научный  
центр СО РАН»

**Пузанский Роман Константинович**  
кандидат биологических наук, научный  
сотрудник лаборатории аналитической  
фитохимии ФГБУН «Ботанический  
институт им. В.Л. Комарова» РАН

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное бюджетное  
учреждение науки Центр по проблемам  
экологии и продуктивности лесов  
Российской академии наук

Защита состоится 14 мая 2024 года в 10.00 часов на заседании объединенного совета по защите диссертаций 99.0.036.02 на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук на базе ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет», ФГБНУ «ФИЦ «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»», по адресу: 660041, г. Красноярск, пр. Свободный 79, ауд. Р8-06.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» и на сайте организации <http://www.sfu-kras.ru>.

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2024 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета

Глушченко Лариса Александровна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность.** В настоящее время наблюдается истощение природных ресурсов и ухудшение экологии в связи с нарастающей техногенной деятельностью и изменениями климата. Особенно чувствительными являются северные экосистемы криолитозоны, в том числе лесные экосистемы. Изменение климата может привести к необратимой деградации таежных ландшафтов в криолитозоне. Известно, что на территории Якутии, и в целом в Восточной Сибири, наблюдается постепенная деградация лесов (Селочник, 2008; Белых, Русецкая, 2019). Территория Республики Саха (Якутия) расположена в пределах четырех географических зон: таёжных лесов (около 80% из 3.1 млн км<sup>2</sup> территории), лесотундры, тундры и арктической пустыни. Главной древесной породой криолитозоны является лиственница, которая занимает около 85% всей лесной площади Республики Саха (Якутия) (Николаев и др. 2011).

Устойчивость и продуктивность лесных экосистем зависит, в первую очередь, от адаптивного потенциала деревьев основной лесобразующей породы, который, в свою очередь, зависит от уровня метаболизма и его способности перестраиваться при изменении условий среды. Содержание первичных и вторичных метаболитов в тканях растений зависят от следующих факторов: абиотических, прежде всего от климатических и погодных условий места произрастания (температура, количество осадков, освещенность); биотических и антропогенных (химической, механической и физической природы) (Егоров, 1954; Гозин, 1972; Крылова и др., 1979; Алексеев, 1994; Кершенгольц, 1996; Черняева, Перышкина, 1997; Петров и др., 2011; Граскова и др., 2011; Журавская, 2012; Ветчинникова и др. 2013; Неверова и др., 2014; Филиппов и др., 2014; Шеин и др., 2014; Петров, 2016; Kazlauskas et al., 2003; Çırak et al., 2007).

Важным фактором, влияющим на физиологические и биохимические характеристики растений Якутии, особенно многолетних, включая древесные, является резко-континентальный климат, обусловленный продолжительной зимой, коротким и засушливым летним периодом, ранними заморозками весной и осенью, высоким уровнем солнечной инсоляции и продолжительным световым днем в весенне-летний период (Швер, Изюменко, 1982). Существенное влияние оказывают также многолетнемерзлые породы, занимающие почти всю территорию Якутии (при средней толщине мерзлотного слоя до 300-400 м), что замедляет прогревание почвы в начале вегетации растений, но также позволяет экономно расходовать почвенную влагу (Ефимов, 1954).

Известно, что на территории криолитозоны, в том числе в Якутии, у растений формируются физиологические и биохимические адаптивные реакции к вышеотмеченным экстремальным условиям произрастания (Кершенгольц, 1996; Журавская, 2011). Вместе с тем, касаясь древесных растений эти процессы остаются малоизученными.

Виды лиственниц, произрастающих на территории Якутии, достаточно хорошо изучены с биологической точки зрения (Лыткина и др., 2005; Николаев и др. 2011; Синельникова, Пахомов, 2011). Однако исследования накопления первичных и вторичных метаболитов в тканях лиственницы, произрастающей на территории Якутии, при воздействии различных абиотических, биотических и антропогенных факторов ранее не проводились. Таким образом, комплексное, эколого-биохимическое

исследование рода *Larix*, включающее изучение влияния биотических, абиотических и антропогенных факторов на территории Якутии является актуальной задачей.

**Цель исследования** – изучить влияние абиотических, биотических и техногенных факторов на эколого-биохимические особенности накопления первичных и вторичных метаболитов, определяющих адаптивный потенциал, в тканях рода *Larix* произрастающей на территории Якутии.

**Задачи исследования:**

1. Изучить влияние абиотических факторов на состав первичных и вторичных метаболитов в тканях рода *Larix*, произрастающей на территории Якутии.
2. Исследовать воздействие биотических факторов на состав первичных и вторичных метаболитов в тканях *Larix cajanderi* в Центральной Якутии.
3. Изучить воздействие техногенных факторов на состав первичных и вторичных метаболитов в тканях рода *Larix* на территории Центральной и Северной Якутии.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Экологические особенности флористических районов Якутии оказывали более выраженное влияние на метаболические профили *Larix gmelinii* и *Larix cajanderi*, чем их видовые особенности. В результате адаптации *Larix cajanderi* к экстремальным условиям произрастания на территории Якутии сформировались специфические механизмы накопления первичных и вторичных метаболитов в тканях организма.

2. Рост эпифитного лишайника *Evernia esorediosa* на поверхности коры *Larix cajanderi* приводит к проникновению усниновой кислоты в ткани дерева, вызывающей неспецифические ответные реакции организма, в том числе ингибирование биоэнергетических процессов в хвое, приводящее к достоверному замедлению радиального и верхушечного роста.

**Научная новизна работы.**

Впервые проведены комплексные эколого-биохимические исследования рода *Larix*, произрастающей на территории Якутии. Изучены механизмы биохимических адаптаций к биотическим, абиотическим и техногенным факторам на территории Якутии.

Изучено влияние эпифитного лишайника *Evernia esorediosa* на ростовые и метаболические процессы *Larix cajanderi* на территории Центральной Якутии. Проведены исследования эколого-географических особенностей и динамики накопления метаболитов в тканях лиственниц в различных районах Якутии для выявления механизмов адаптации к экстремальным климатическим условиям произрастания. Исследовано воздействие техногенных факторов, таких как выбросы цементного завода и деятельность алмазодобывающей промышленности, на биохимические характеристики рода *Larix*, произрастающей на территории Якутии.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Полученные результаты позволяют расширить имеющиеся знания в области экологической биохимии древесных растений на территории криолитозоны. Проведенные исследования способствуют дополнению имеющихся сведений по влиянию абиотических, биотических и техногенных факторов на первичные и вторичные метаболиты рода *Larix* на территории Якутии. Результаты диссертационной работы могут быть использованы для выявления времени, места и условий сбора тканей рода *Larix* с максимальным содержанием

биологически активных веществ в целях биотехнологического получения на их основе ряда биопрепаратов.

**Личный вклад автора** состоял в проведении экспериментов, отборе проб, подборе условий пробоподготовки, обработке и обсуждении экспериментальных данных, анализе литературы, написании публикаций и тезисов конференций.

**Достоверность** результатов исследования подтверждается большим количеством материалов, использованием современных методов исследования и точных измерительных приборов. Обработка полученных результатов выполнялась с использованием программ статистической обработки.

**Апробация результатов.** Основные положения работы были доложены и обсуждены на конференциях: «XXIV Лаврентьевские чтения» (Якутск, 25-28 апреля 2022 г.), «IV-я молодежная конференция ФИЦ ЯНЦ СО РАН» (Якутск, 9 декабря 2022 г.), «Конкурс молодых ученых ИБПК СО РАН» (Якутск, 20 декабря 2022 г.), «Yakutsk International Research School» (Чапаево, 17-27 июля 2019 г.), «III Международная научная конференция молодых ученых – Современные проблемы экспериментальной ботаники» (Минск-Нарочь, 25-29 сентября 2023 г.), «III Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием – Роль ботанических садов и дендропарков в сохранении биоразнообразия природной и культурной флоры России» (Чебоксары, 28-30 сентября 2023 г.).

Работа выполнена в рамках госзадания Минобрнауки России по проекту «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» (№ гос. регистрации АААА-А21-121012190035-9) и с применением оборудования ЦКП ФИЦ «ЯНЦ СО РАН» (грант № 13.ЦКП.21.0016).

**Публикации:** по теме диссертационной работы опубликовано 4 печатные работы, в том числе 2 статьи в научных журналах, включенных в Перечень ВАК при Минобрнауки России, и 2 статьи в журналах, входящие в международные базы WoS и Scopus.

**Структура и объем диссертации.** Работа состоит из введения, литературного обзора, описания материалов и методов исследования, результатов и их обсуждения, выводов и списка используемой литературы. Общий объем составляет 119 страниц, включает 12 рисунков, 17 таблиц. Список литературы включает 320 наименований, в том числе 154 отечественных и 166 зарубежных источников.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

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

### Глава 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы проведен анализ результатов ранее проведенных исследований физиолого-биохимических адаптаций растений к произрастанию в условиях Якутии и хемотаксономических исследований рода *Larix* на территории Сибири. Проведен анализ литературы по проблеме воздействия различных типов

абиотических (эколого-географические особенности, динамика накопления метаболитов), биотических (влияние лишайников семейства *Parmeliaceae*) и техногенных (цементная пыль, деятельность алмазодобывающего предприятия) факторов на метаболизм организмов.

## Глава 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования являлись ткани растений рода *Larix*, относящегося к семейству *Pinaceae* Lindl. Определение активности супероксиддисмутазы (СОД, КФ 1.15.1.1) в растительном материале проводили по измерению величины молярного коэффициента экстинкции бисформазановых комплексов (Giannopolitis, Ries, 1977). Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) определяли по методике, основанной на реакции между малоновым диальдегидом (МДА) и тиобарбитуровой кислотой (Владимиров, Арчаков, 1972). Концентрацию флавоноидов в растениях определяли в метанольных экстрактах на ВЭЖХ Миликром А-02 фирмы «ЭкоНова» (Россия) (Слепцов, Журавская, 2016).

Метаболомный анализ проводили методом газовой хромато-масс-спектрометрии (ГХ-МС) на хроматографе “Маэстро” (Россия) с квадрупольным масс-спектрометром Agilent 5975C (США) с программным обеспечением Agilent ChemStation. Количественную интерпретацию хроматограмм проводили методом внутренней стандартизации по углеводороду C23 (Петрова и др., 2018). Обработка и интерпретация масс-спектрометрической информации проводилась с использованием стандартной библиотеки NIST 2020.

Для определения элементного состава хвои использовался атомно-эмиссионный спектрометр с индуктивно связанной плазмой (АЭС ИСП) iCAP DUO 6500 фирмы Thermo Scientific (США) с программным обеспечением iTEVA (Giannopolitis, Ries, 1977). Выделение и определение количественного содержания моно- и олигосахаридов, водорастворимых полисахаридов в тканях *Larix cajanderi* проводили методом Ohemeng-Ntiamoah и Datta, (2018). Для определения лишайниковых веществ в тканях *Larix cajanderi* ВЭЖХ-ESI-MS анализ проводили на хроматографе Shimadzu NexeraX2 UPLC (Япония) (Prokoriev, 2022). Измерение радиального прироста проводили с помощью бинокулярного стереоскопического микроскопа BRESSER Advance ICD 10x-160x Zoom Stereo-Microscope (Германия) с камерой TourCam UCMOS08000KPB (Китай), подсчет проводился при помощи программного обеспечения камеры TourView. Густота древостоя (количество деревьев на гектар) определялась подсчетом количества деревьев на единицу площади по спутниковым снимкам высокого разрешения. Использовались снимки с общественных ресурсов, подсчет и оцифровка проводилась с использованием программы ГИС «MapInfo 9.5».

Проведено более 320 метаболомных анализов, более 230 анализов на содержание флавоноидов, более 350 анализов выделения и определения моносахаридов, олигосахаридов и водорастворимых полисахаридов, более 170 прочих анализов.

Эксперименты выполняли в 3-5 биологических и аналитических повторностях. Полученные результаты представлены в виде средней арифметической величины и ее стандартного отклонения ( $M \pm SD$ ). Сравнение средних значений выборок проводили методом ANOVA. Значимость отличий от контроля определяли, используя критерий

Ньюмена-Кейлса и Даннета для множественных сравнений при уровне  $p < 0,05$ . Расчет проводился с помощью пакета AnalystSoft, StatPlus – программа статистического анализа, Vol.2007. Статистическую обработку метаболомных профилей выполняли методом главных компонент (PCA) и дискриминантного анализа частичных наименьших квадратов (PLS-DA) в программе MetaboAnalyst ([www.metaboanalyst.ca](http://www.metaboanalyst.ca)).

### Глава 3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

#### 3.1 Влияние абиотических факторов на состав первичных и вторичных метаболитов рода *Larix* произрастающей на территории Якутии

##### 3.1.1 Хемотаксономические исследования рода *Larix* произрастающих на территории Центральной Якутии

Согласно систематике дальневосточных видов лиственниц (Абаимов и др., 1998), на территории Якутии произрастают *Larix gmelinii* и *Larix cajanderi*. Для проведения исследований по изучению эколого-биохимических механизмов адаптации лиственниц, произрастающих на территории Якутии, был проанализирован метаболомный профиль *L. gmelinii* и *L. cajanderi*. На территории Ботанического сада ИБПК СО РАН г. Якутск произрастают три вида лиственниц: *Larix sibirica*, *Larix gmelinii* и *Larix cajanderi*. Сбор образцов хвои, коры и шишек трех видов лиственниц проводили в июне 2021 года. Известно, что важными диагностическими признаками этих видов лиственницы являются угол отклонения чешуй от оси шишки, ширина зрелых шишек и их форма (Абаимов, Коропачинский, 1984; Орлова, 2012). Также молекулярно-генетическим анализом были подтверждены различия между *L. gmelinii* и *L. cajanderi* (Семериков, Полежаева, 2007; (Polezhaeva et al., 2010), но на уровне кариотипа различия между этими видами не были обнаружены (Goryachkina, 2013).

Для хемотаксономических исследований видов рода *Larix* произрастающих на территории Центральной Якутии проведен метаболомный анализ образцов хвои, коры и шишек *L. sibirica*, *L. gmelinii* и *L. cajanderi*. Для статистического анализа полученных метаболомных данных была создана матрица, на которой отражены метаболомные профили хвои, шишек и коры *L. sibirica*, *L. gmelinii* и *L. cajanderi* (рисунок 1). Построенный профиль включал 15 наблюдений по 96 метаболитам для хвои, 15 наблюдений по 100 метаболитам для коры и 15 наблюдений по 100 метаболитам для шишек. Полученный массив данных был обработан методом главных компонент (PCA). Метаболомные профили образцов хвои, коры и шишек *L. sibirica*, *L. gmelinii* и *L. cajanderi* сформировали 2 группы: 1 группа – *L. sibirica*; 2 - *L. gmelinii* и *L. cajanderi*. Видно, что метаболомы хвои, шишек и коры *L. gmelinii* и *L. cajanderi*, построенные методом главных компонент, в иерархической кластеризации перекрываются между собой, что указывает на незначительные отличия биохимического состава между данными видами.

В разделение метаболомных профилей методом главных компонент и иерархическую кластеризацию наибольший вклад внесли вторичные метаболиты: терпены и фенолы. Времена выхода ( $t_R$ ) и основные ионы веществ в хвое, коре и шишках *L. sibirica*, *L. gmelinii* и *L. cajanderi* приведены в таблице 1.

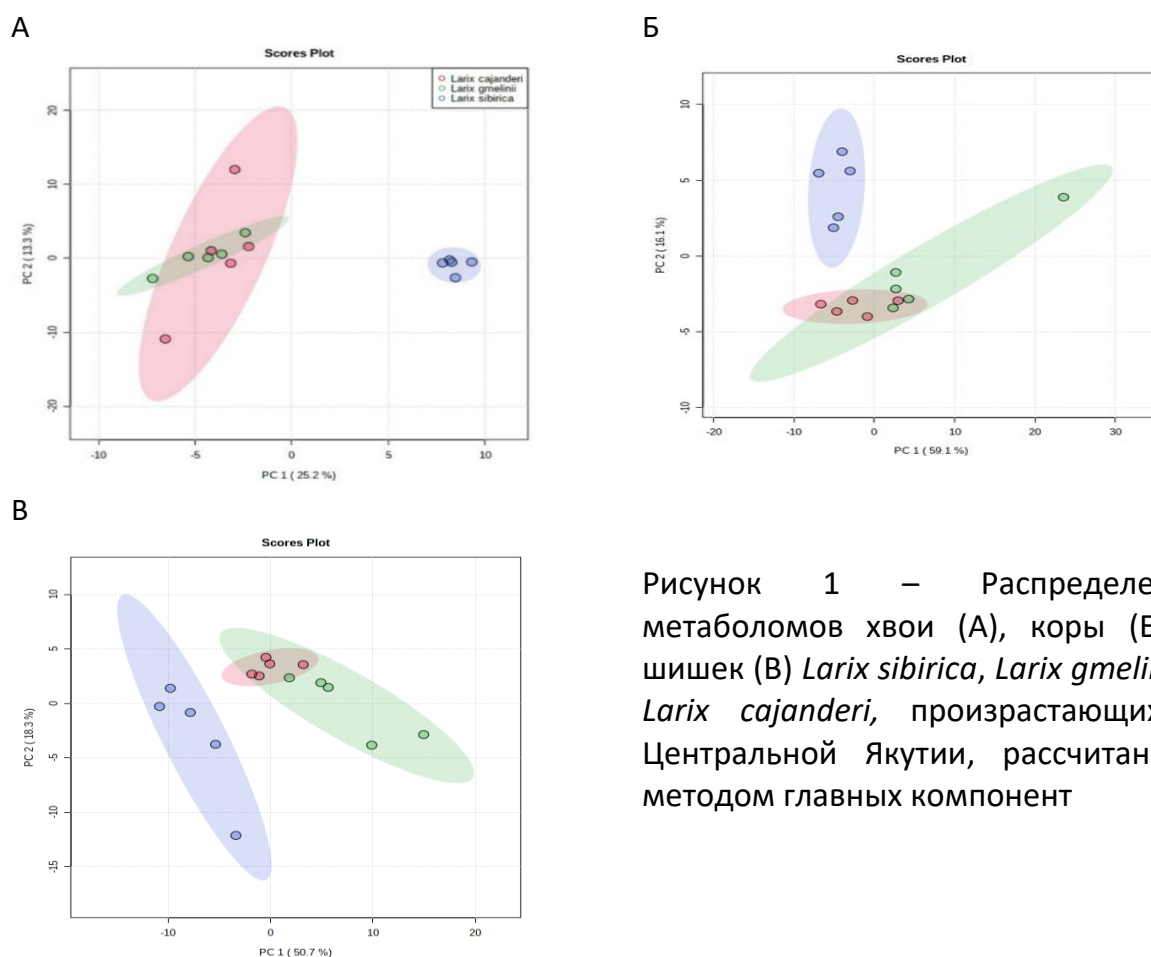


Рисунок 1 – Распределение метаболомов хвои (А), коры (Б) и шишек (В) *Larix sibirica*, *Larix gmelinii* и *Larix cajanderi*, произрастающих в Центральной Якутии, рассчитанные методом главных компонент

Таблица 1 – Основные видоспецифичные вторичные метаболиты в тканях рода *Larix*

Орган	Класс соединений*	t <sub>R</sub>	Основные ионы**	<i>L. sibirica</i>	<i>L. gmelinii</i>	<i>L. cajanderi</i>
Хвоя	Терпен	28.793	270; 360; 537	-	+	+
	Фенол	38.960	487; 559; 683	+	-	-
Кора	Терпены	19.322	171; 212; 315	-	+	+
		25.404	265; 355; 456	-	+	+
		26.746	255; 270; 349	-	+	+
		27.610	255; 275; 396	-	+	+
		29.867	257; 270; 446	+	-	-
Шишки	Терпены	28.978	255; 270; 469	-	+	+
		29.859	257; 360; 392	+	-	-
		38.809	270; 460; 548	-	+	+
	Фенолы	20.094	220; 275; 323	-	+	+
		24.506	307; 355; 458	-	+	+
		38.004	369; 561; 633	-	+	+
		39.069	354; 458; 548	-	+	+
	39.153	245; 380; 516	-	+	+	

Примечание - \* Для обнаруженных вещества удалось идентифицировать только класс соединений в соответствии NIST 2020; \*\* Основные ионы веществ получены методом электронной ионизации (EI) с использованием метода ГХ-МС

Полученные результаты позволяют предположить, что *L. gmelinii* и *L. cajanderi* хемотаксономически являются близкими видами в роду *Larix*.



### 3.1.2 Эколого-географические особенности накопления метаболитов хвое рода *Larix* на территории Якутии

Исследовано содержание флавоноидов: дигидрокверцетина (ДКВ) и рутина, в хвое видов рода *Larix*, собранной в конце июля в ряде районов Якутии, относящихся к разным климатическим зонам (таблица 2).

Таблица 2 – Содержание ДКВ и рутина в хвое рода *Larix* на территории Якутии

Место сбора	Название района	Виды лиственницы	Средняя Т в весенне-летний период, °С	Длительность светового дня в весенне-летний период, ч	ДКВ, мг/г <sub>сух. хвон</sub>	Рутин, мг/г <sub>сух. хвон</sub>
Северная Якутия	Анабарский	<i>L. gmelinii</i>	4.9	16.5 – 24.0	1.92±0.16 <sup>a</sup>	4.51±0.54 <sup>a</sup>
	Верхоянский	<i>L. cajanderi</i>	12.0	15.5 – 24.0	2.14±0.20 <sup>a</sup>	4.88±0.34 <sup>a</sup>
	Кобяйский	<i>L. cajanderi</i>	14.8	14.5 – 21.0	1.73±0.33 <sup>a,b</sup>	2.64±0.21 <sup>b</sup>
Западная Якутия	Нюрбинский	<i>L. gmelinii</i>	14.7	13.4 – 20.5	1.46±0.19 <sup>b</sup>	1.72±0.15 <sup>c</sup>
	Вилуйский	<i>L. cajanderi</i>	15.4	13.6 – 20.8	1.49±0.29 <sup>b</sup>	1.93±0.24 <sup>c</sup>
Центральная Якутия	Мегино-Кангаласский	<i>L. cajanderi</i>	15.8	13.2 – 19.6	1.37±0.18 <sup>b</sup>	2.03±0.19 <sup>c</sup>

Примечание – Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при  $p \leq 0.05$  по критерию Ньюмена-Кейлса,  $n=4$

Показано, что максимальное содержание флавоноидов зафиксировано в хвое видов рода *Larix*, собранной на арктических территориях (Анабарский, Верхоянский и Кобяйский районы), в которой концентрации ДКВ и рутина варьировали в пределах 1.73–2.14 и 2.64–4.88 мг/г<sub>сух. хвон</sub>, соответственно. В центральной (Мегино-Кангаласский район) и западной (Нюрбинский и Вилуйский районы) частях Якутии наблюдались минимальные содержания ДКВ и рутина в хвое видов рода *Larix*, которые варьировали в интервалах 1.37–1.49 и 1.72–2.03 мг/г<sub>сух. хвон</sub>, соответственно. Показаны прямые зависимости между содержанием в хвое рода *Larix* ДКВ ( $r=0.93$ ;  $P=0.01$ ) и рутина ( $r=0.96$ ;  $P=0.01$ ) от длительности светового дня в весенне-летний период в исследованных районах Якутии. При этом, корреляции содержания ДКВ ( $r=-0.64$ ;  $P=0.17$ ) и рутина ( $r=-0.77$ ;  $P=0.07$ ) в хвое со средней температурой воздуха в весенне-летний период являются недостаточными. Эти результаты позволяют предположить, что высокое содержание флавоноидов (ДКВ и рутина) в хвое видов рода *Larix* в Северной части Якутии обеспечивает защиту от ультрафиолетового излучения (Caldwell et al., 1983) в период длинного светового дня в высоких широтах.

Метаболомные профили образцов хвои видов рода *Larix*, собранных на территориях Мегино-Кангаласского района (ареал произрастания *L. cajanderi*), Вилуйского района (ареал произрастания *L. cajanderi*), Нюрбинского района (ареал произрастания *L. gmelinii*), сформировали отдельную группу, входящую в Центрально-Якутский флористический район. Образцы хвои, собранные на территории Верхоянского и Кобяйского районов (ареал произрастания *L. cajanderi*), объединились в одну группу, соответствующую Яно-Индибирскому флористическому району. Отдельно от всех расположились метаболомные профили хвои из Анабарского района (ареал произрастания *L. gmelinii*) - Арктический флористический район (рисунок 2).

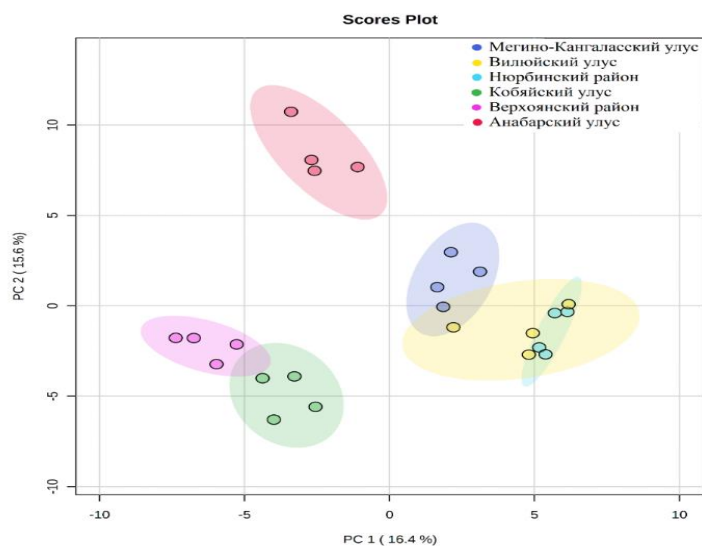


Рисунок 2 – Распределение метаболомов в хвое рода *Larix* в некоторых районах Республики Саха (Якутия), рассчитанное методом главных компонент

Установлено, что разделение метаболомных профилей хвои рода *Larix* соответствует флористическому районированию Якутии, что может быть связано с экологическими особенностями региона, на что, скорее всего, оказывают воздействие абиотические и биотические факторы среды произрастания. По широтному распределению метаболитов в большей степени прослеживается изменение дитерпеновых кислот, которые, как известно, являются одними из основных защитных веществ хвойных растений (Keeling, Bohlmann, 2006; Holmbom et al., 2008). Известно, что дитерпеновые кислоты могут защищать растения от ультрафиолетового излучения (Zavala, Ravetta, 2002). Показано, что содержание изопимаровой и дегидроабиетиновой кислот в хвое видов рода *Larix* снижается на 13–66 и 36–60% (таблица 3), соответственно по мере уменьшения широты, что может быть связано с высокой инсоляцией и более продолжительным световым днем в весенне-летний период в Северной части Якутии и свидетельствует о защитной функции дитерпеновых кислот от УФ-излучения.

Таблица 3. Содержание дитерпеновых кислот в хвое рода *Larix* на территории Якутии

Место сбора	Название района	Вид лиственницы	Изопимаровая кислота, мкг/г <sub>сух. хвои</sub>	Дегидроабиетиновая кислота, мкг/г <sub>сух. хвои</sub>
Северная Якутия	Анабарский	<i>L. gmelinii</i>	62.7±5.7 <sup>a</sup>	141.2±8.7 <sup>a</sup>
	Верхоянский	<i>L. cajanderi</i>	54.7±6.5 <sup>a</sup>	90.2±5.1 <sup>b</sup>
	Кобяйский	<i>L. cajanderi</i>	53.7±4.6 <sup>a</sup>	80.6±7.7 <sup>b,c</sup>
Западная Якутия	Вилюйский	<i>L. cajanderi</i>	36.8±4.2 <sup>b</sup>	66.4±5.6 <sup>c</sup>
	Нюрбинский	<i>L. gmelinii</i>	34.2±5.6 <sup>b</sup>	59.3±3.8 <sup>c,d</sup>
Центральная Якутия	Мегино-Кангаласский	<i>L. cajanderi</i>	21.4±2.9 <sup>c</sup>	57.1±4.4 <sup>d</sup>

Примечание – Значения представлены в виде среднего ± стандартное отклонение (M±σ). За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при p≤0.05 по критерию Ньюмена-Кейлса, n=4.

### 3.1.3 Сезонная динамика накопления углеводов и дигидрокверцетина в различных органах *Larix cajanderi* на территории Центральной Якутии

Показано, что основными запасными веществами растений *L. cajanderi* в летний период являются водорастворимые полисахариды (ВРПС), накопление которых

происходило в клетках паренхимы древесины. С опадом хвои и наступлением первых заморозков происходил ферментативный гидролиз накопленных ВРПС с образованием более низкомолекулярных форм углеводов, таких как моно- и олигосахаридов, которые являются запасными веществами *L. cajanderi* в зимний период (таблица 4).

Таблица 4 – Сезонная динамика накопления моно-, олиго- и полисахаридов в различных органах *Larix cajanderi* в условиях Центральной Якутии, мг/г сухой массы

Орган		Фракция углеводов	Июнь	Июль	Сентябрь	Декабрь
			09.06.2021	13.07.2021	17.09.2021	01.12.2021
Хвоя		Моно- и олигосахариды	94±6 <sup>a</sup>	91±7 <sup>a</sup>	109±8 <sup>a</sup>	-
		Водорастворимые полисахариды	57±8 <sup>a</sup>	34±5 <sup>b</sup>	51±9 <sup>a</sup>	-
Ветки		Моно- и олигосахариды	14±2 <sup>a</sup>	14±2 <sup>a</sup>	20±1 <sup>b</sup>	21±2 <sup>b</sup>
		Водорастворимые полисахариды	41±5 <sup>a</sup>	40±6 <sup>a</sup>	44±5 <sup>a</sup>	35±4 <sup>a</sup>
Верхняя часть ствола	Кора и камбий	Моно- и олигосахариды	11±1 <sup>a</sup>	9±1 <sup>a</sup>	10±1 <sup>a</sup>	13±2 <sup>a</sup>
		Водорастворимые полисахариды	101±10 <sup>a</sup>	93±9 <sup>a</sup>	79±8 <sup>a,b</sup>	67±4 <sup>b</sup>
	Древесина	Моно- и олигосахариды	9±2 <sup>a</sup>	8±2 <sup>a</sup>	27±2 <sup>b</sup>	72±6 <sup>c</sup>
		Водорастворимые полисахариды	33±6 <sup>a</sup>	44±6 <sup>a</sup>	85±15 <sup>b</sup>	38±4 <sup>a</sup>
Нижняя часть ствола	Кора и камбий	Моно- и олигосахариды	12±2 <sup>a</sup>	11±2 <sup>a</sup>	13±2 <sup>a</sup>	14±1 <sup>a</sup>
		Водорастворимые полисахариды	74±9 <sup>a</sup>	68±7 <sup>a</sup>	71±9 <sup>a</sup>	45±3 <sup>b</sup>
	Древесина	Моно- и олигосахариды	8±3 <sup>a</sup>	6±2 <sup>a</sup>	39±4 <sup>b</sup>	54±6 <sup>c</sup>
		Водорастворимые полисахариды	34±6 <sup>a</sup>	37±7 <sup>a</sup>	58±12 <sup>b</sup>	37±10 <sup>a</sup>
Комель	Кора и камбий	Моно- и олигосахариды	8±3 <sup>a</sup>	6±2 <sup>a</sup>	39±4 <sup>b</sup>	54±6 <sup>c</sup>
		Водорастворимые полисахариды	326±35 <sup>a</sup>	226±32 <sup>b</sup>	205±52 <sup>b,c</sup>	156±27 <sup>c</sup>
	Древесина	Моно- и олигосахариды	13±2 <sup>a</sup>	16±4 <sup>a,b</sup>	23±4 <sup>b</sup>	39±7 <sup>c</sup>
		Водорастворимые полисахариды	31±8 <sup>a</sup>	37±6 <sup>a,b</sup>	50±9 <sup>b</sup>	34±8 <sup>a,b</sup>
Придаточный корень		Моно- и олигосахариды	21±2 <sup>a</sup>	21±3 <sup>a</sup>	28±4 <sup>a</sup>	19±2 <sup>a</sup>
		Водорастворимые полисахариды	74±9 <sup>a</sup>	66±10 <sup>a</sup>	63±4 <sup>a</sup>	43±5 <sup>b</sup>

Примечание – Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при  $p \leq 0.05$  по критерию Ньюмена-Кейлса,  $n=5$

Накопление низкомолекулярных углеводов в древесине, происходит, вероятно, для исключения образования льдообразных структур воды в тканях дерева в зимний период, а также для улучшения транспортировки углеводов как источников энергии перед началом сокодвижения в весенний период, что обеспечивается осмо- и криопротекторными свойствами моно- и олигосахаридов (Krasensky, Jonak, 2012; Banu et al., 2010).

Известно, что олигосахариды способны снижать температуры кристаллизации воды (Holbrook, Zwieniecki, 2011; Bryant et al., 2001), что может способствовать сохранению внутриклеточной структуры дерева при воздействии низких температур в криолитозоне, а также приводить к их более экспрессной транспортировке в весенний период, как биоэнергетического субстрата, для раскрытия почек и образования новых хвоинок. Известно, что углеводы в тканях деревьев семейства *Pinaceae* транспортируются по органам растения в виде сахарозы (Gordon, Larson, 1968; Ursino, Paul, 1973; Fischer, Höll, 1991). Она также является продуктом фотосинтеза и играет важную роль в биоэнергетическом обеспечении метаболических процессов в тканях дерева (Winter et al., 1997; Komina et al., 2002; Rees et al., 1984; Copeland, 1990; Quick, Schaffer, 1996).

Установлено, что после полного формирования хвои, наблюдается активация транспорта фотоассимилятов в органы дерева. В осенний период происходит замедление миграции сахарозы, вследствие торможения сокодвижения и накопления

сахарозы в сердцевинных лучах древесины. Показано, что одну из основных криопротекторных функций в растениях *L. cajanderi* выполняет раффиноза, содержание которой возрастает в осенний период перед переходом в состояние зимнего покоя (таблица 5).

Таблица 5 – Сезонная динамика накопления сахарозы и раффинозы в различных органах *Larix cajanderi* в условиях Центральной Якутии, мг/г сухой массы

Орган		Углевод	Июнь	Июль	Сентябрь	Декабрь
			09.06.2021	13.07.2021	17.09.2021	01.12.2021
Хвоя		Сахароза	0.2±0.1 <sup>a</sup>	13±3 <sup>b</sup>	7±2 <sup>c</sup>	-
		Раффиноза	н/о	н/о	н/о	н/о
Ветки		Сахароза	14±4 <sup>a</sup>	28±5 <sup>b</sup>	51±3 <sup>c</sup>	49±6 <sup>c</sup>
		Раффиноза	сл.	сл.	4±2 <sup>a</sup>	8±3 <sup>a</sup>
Верхняя часть ствола	Кора и камбий	Сахароза	79±7 <sup>a</sup>	85±7 <sup>a</sup>	73±11 <sup>a</sup>	76±8 <sup>a</sup>
		Раффиноза	7±2 <sup>a</sup>	13±5 <sup>a</sup>	26±6 <sup>b</sup>	62±5 <sup>c</sup>
	Древесина	Сахароза	4±1 <sup>a</sup>	0.4±0.2 <sup>b</sup>	4±1 <sup>a</sup>	22±4 <sup>c</sup>
		Раффиноза	сл.	сл.	сл.	0.8±0.2 <sup>a</sup>
Нижняя часть ствола	Кора и камбий	Сахароза	31±4 <sup>a</sup>	49±5 <sup>b</sup>	47±7 <sup>b</sup>	32±5 <sup>a</sup>
		Раффиноза	2±0 <sup>a</sup>	3±1 <sup>a</sup>	8±5 <sup>a,b</sup>	11±3 <sup>b</sup>
	Древесина	Сахароза	0.6±0.8 <sup>a</sup>	0.1±0.1 <sup>a</sup>	3±1 <sup>b</sup>	11±2 <sup>c</sup>
		Раффиноза	сл.	сл.	сл.	0.7±0.3 <sup>a</sup>
Комель	Кора и камбий	Сахароза	69±8 <sup>a</sup>	61±7 <sup>a</sup>	45±6 <sup>b</sup>	25±4 <sup>c</sup>
		Раффиноза	сл.	0.3±0.1 <sup>a</sup>	0.7±0.2 <sup>b</sup>	1±0.3 <sup>b</sup>
	Древесина	Сахароза	1±1 <sup>a</sup>	2±1 <sup>a</sup>	4±1 <sup>a,b</sup>	6±2 <sup>b</sup>
		Раффиноза	сл.	сл.	сл.	сл.
Придаточный корень		Сахароза	55±6 <sup>a</sup>	46±6 <sup>a</sup>	58±7 <sup>a</sup>	17±3 <sup>b</sup>
		Раффиноза	сл.	сл.	сл.	сл.

Примечание – Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при  $p \leq 0,05$  по критерию Ньюмена-Кейлса,  $n=5$

Показано, что содержание ДКВ в хвое уменьшается с июня по сентябрь на 64-68% (таблица 6). Наибольшее содержание антиоксиданта ДКВ в хвое наблюдалось в июне, что может быть обусловлено защитными функциями флавоноидов от УФ-излучения, насекомых и патогенов на ранних стадиях развития вегетативных органов.

Таблица 6 – Сезонная динамика накопления дигидрокверцетина в различных органах *Larix cajanderi* в условиях Центральной Якутии, мкг/г сухой массы

Орган		Июнь	Июль	Сентябрь	Декабрь
		09.06.2021	13.07.2021	17.09.2021	01.12.2021
Хвоя		118±19 <sup>a</sup>	38±6 <sup>b</sup>	43±4 <sup>b</sup>	-
Ветки		1219±161 <sup>a</sup>	923±185 <sup>b</sup>	556±83 <sup>c</sup>	606±36 <sup>c</sup>
Верхняя часть ствола	Кора и камбий	230±21 <sup>a</sup>	137±16 <sup>b</sup>	86±12 <sup>c</sup>	238±48 <sup>d</sup>
	Древесина	27±5 <sup>a</sup>	26±3 <sup>a</sup>	24±2 <sup>a</sup>	21±3 <sup>a</sup>
Нижняя часть ствола	Кора и камбий	254±25 <sup>a</sup>	113±9 <sup>b</sup>	93±17 <sup>b</sup>	183±31 <sup>a</sup>
	Древесина	137±26 <sup>a</sup>	138±25 <sup>a</sup>	139±15 <sup>a</sup>	110±16 <sup>a</sup>
Комель	Кора и камбий	21±4 <sup>a</sup>	24±3 <sup>a</sup>	27±5 <sup>a</sup>	23±2 <sup>a</sup>
	Древесина	1227±135 <sup>a</sup>	1124±225 <sup>a</sup>	1371±188 <sup>a</sup>	1468±251 <sup>a</sup>
Придаточные корни		сл.	сл.	сл.	сл.

Примечание – Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при  $p \leq 0,05$  по критерию Ньюмена-Кейлса,  $n=5$

Максимальное содержание ДКВ во все исследованные сезоны обнаружено в древесине комля, что, по-видимому, обусловлено защитными функциями флавоноидов, которые препятствуют проникновению в организм патогенных бактерий и грибов, содержащихся в почве. Наблюдалось небольшое повышение концентрации ДКВ в древесине комля в течение исследованного периода, что свидетельствует о его накоплении и хранении в тканях *L. cajanderi*.

### 3.2 Влияние биотического фактора, на примере эпифитного лишайника *Evernia esorediosa*, на состав первичных и вторичных метаболитов в тканях *Larix cajanderi*, и рост деревьев, произрастающих на территории Центральной Якутии

Проведен отбор образцов тканей *L. cajanderi*, имеющих разную степень нарастания эпифитного лишайника *Evernia esorediosa* (с различной высотой таллома: до 1 см - слабое поражение; больше 1 см - сильное поражение), а также не имеющих нарастаний лишайника (контрольные образцы). Пробы отбирались с деревьев *L. cajanderi* близкой высоты, которая составляла в среднем 173 см (таблица 7).

Таблица 7 – Высота, возраст, радиальный прирост в первые 10 лет и последние 5 лет *Larix cajanderi* при поражении эпифитным лишайником *Evernia esorediosa* на территории Центральной Якутии

Группа	Возраст, годы	Высота, см	Радиальный прирост, мм	
			Первые 10 лет	Последние 5 лет
Контроль	32 ± 9	184 ± 37	0.12 ± 0.02	0.37 ± 0.11
Слабое поражение	48 ± 9	166 ± 22	0.12 ± 0.02	0.22 ± 0.08
Сильное поражение	51 ± 8	171 ± 28	0.13 ± 0.03	0.14 ± 0.04

Примечание – n=15

При статистически неотличимой высоте в отобранных образцах *L. cajanderi*, в группах деревьев, пораженных *E. esorediosa*, средний возраст был больше на 16-19 лет в сравнении с контролем. Из анализа данных, приведенных в таблице 7, следует, что радиальный прирост в первые 10 лет жизни дерева статистически достоверно не отличался для всех трёх групп. Это указывает на однотипные условия произрастания деревьев на ранних стадиях развития. В последние пять лет жизни дерева наблюдается статистически достоверное снижение среднего годового радиального прироста в слабо и сильно пораженных группах на 40 и 62%, соответственно, по сравнению с контролем. Это позволяет предположить, что поражение дерева эпифитным лишайником *E. esorediosa* ингибирует ростовые процессы *L. cajanderi*, приводя к уменьшению высоты и радиального прироста в опытных группах. В талломах лишайников содержатся вторичные лишайниковые вещества, которые в случае попадания в ткани дерева способны оказывать негативное воздействие, в том числе и ингибирование ростовых процессов.

Изучено содержание усниновой кислоты в коре, камбии, древесине, корнях и хвое *L. cajanderi*. Показано, что в коре и камбии *L. cajanderi* на месте роста эпифитного лишайника *E. esorediosa* обнаружена усниновая кислота (УК), содержание которой составляло 3.2 и 9.2 мкг/г<sub>сух. ткани</sub> в слабо и сильно пораженных группах, соответственно.

Также следовые количества УК были обнаружены в древесине. Выше и ниже 10 см места роста *E. esorediosa* УК не была обнаружена в коре, камбии и древесине *L. cajanderi* во всех исследованных группах. В сильно и слабо пораженных группах в корнях *L. cajanderi* была обнаружена УК, что указывает на миграцию её молекул по флоэме в корневую систему, где наблюдается накопление УК. Установлены следовые количества УК в хвое *L. cajanderi* в слабо и сильно пораженных группах, что, вероятно, связано с её транспортом по ксилеме из корневой системы с током воды по структурам «средних пластинок». Таким образом показано, что лишайниковые вещества *E. esorediosa*, попадая в клетки *L. cajanderi* непосредственно в месте роста лишайника, далее могут накапливаться в корнях и мигрировать в хвою. Накопление УК в хвое *L. cajanderi*, возможно, способствовало нарушению метаболизма в фотосинтетических органах растения, что в свою очередь оказывало негативное воздействие на ростовые процессы дерева в целом.

Проведен метаболомный анализ образцов хвои *L. cajanderi* с различной степенью пораженности эпифитным лишайником *E. esorediosa* (контроль - без лишайников; слабо (<1 см) и сильно (>1 см) пораженная группа). Для статистического анализа полученных метаболомных данных создана матрица, на которой отражены метаболомные профили хвои *L. cajanderi* (рисунок 4).

Полученный массив данных был обработан методом главных компонент (РСА). По результатам анализа установлено, что точки, являющиеся отражениями метаболомов образцов хвои *L. cajanderi*, распределились в соответствии со степенью поражения лишайником *E. esorediosa*. Такое распределение метаболомов хвои может свидетельствовать о влиянии лишайниковых веществ *E. esorediosa* на метаболизм *L. cajanderi*. Получена термокарта основных метаболитов, оказавших наибольшее влияние на разделение метаболомов хвои *L. cajanderi* при различной степени поражения эпифитным лишайником *E. esorediosa* (рисунок 5).

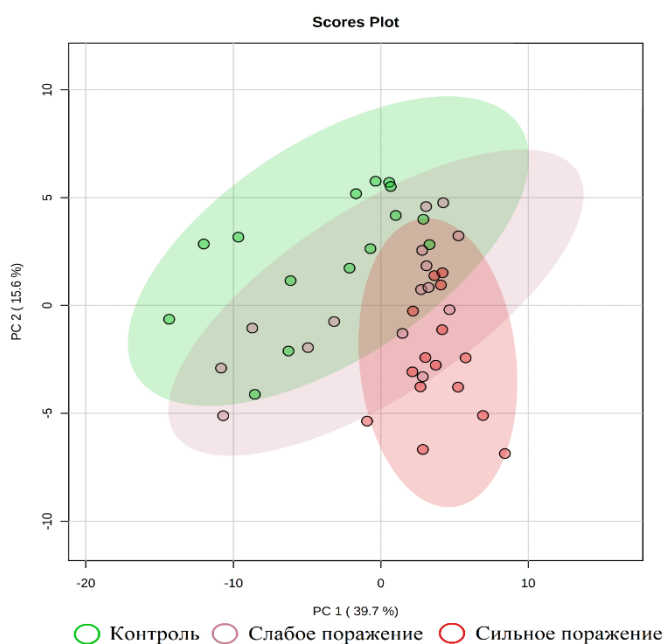


Рисунок 4 – Распределение метаболомов хвои *Larix cajanderi* при поражении эпифитным лишайником *Evernia esorediosa*, рассчитанное методом главных компонент

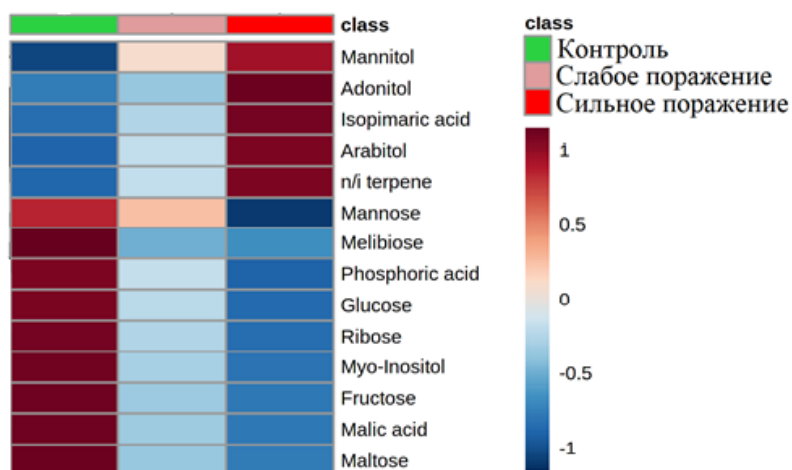


Рисунок 5 – Термокарта основных метаболитов хвои *Larix cajanderi* при поражении эпифитным лишайником *Evernia esorediosa*.

Установлено, что в хвое образцов *L. cajanderi*, пораженных эпифитным лишайником наблюдалось повышение маннитола, адонитола и арабитола - веществ, являющихся основными полиолами лишайников, что свидетельствует о миграции лишайниковых метаболитов в фотосинтетические органы растения.

Также следует отметить повышение содержания изопимаровой кислоты и не идентифицированного терпена в хвое *L. cajanderi* в группах, пораженных эпифитным лишайником, что может быть связано с их защитной функцией. Показано, что в результате поражения эпифитным лишайником в хвое *L. cajanderi* наблюдалось снижение содержания моносахаридов, дисахаридов, фосфорной и органических кислот. Такие эффекты свидетельствуют о нарушении метаболических процессов фотосинтеза, цикла трикарбоновых кислот и окислительного фосфорилирования в хвое *L. cajanderi*, что, по-видимому, вызвано проникновением усниновой кислоты в клетки растения, так как известно, что УК угнетает фотосинтез, инактивирует реакционные центры ФС II тилакоидов и дестабилизирует тилакоидные мембраны (Endo T. et al. 1998).

Таким образом, установлено, что эпифитный лишайник *E. esorediosa* проявляет по отношению к субстрату, которым является дерево *L. cajanderi*, аллелопатию, механизмом которой является миграция УК в органы и клетки дерева, что в свою очередь способствует нарушению основных метаболических процессов в хвое, приводит к торможению радиального и верхушечного роста древесного организма. Вместе с тем, показана неспецифическая защитная ответная реакция деревьев *L. cajanderi* при воздействии эпифитного лишайника *E. esorediosa*, заключающаяся в повышении синтеза терпенов и смоляных кислот в ответ на проникновение УК в ткани дерева, интенсивности которой не хватает для защиты дерева от токсического действия УК.

### 3.3 Воздействие техногенных факторов на состав первичных и вторичных метаболитов в тканях рода *Larix* произрастающей на территории Республики Саха (Якутия)

#### 3.3.1 Воздействие выбросов цементного завода на метаболиты в хвое *Larix cajanderi*

Сбор хвои *L. cajanderi* проводили с деревьев высотой 2–3 м в лиственничниках брусничных, в конце июля 2019 г. Точки отбора проб находились на расстоянии 1, 2, 3, 4 и 8 км (контроль) от Мохсоголлохского цементного завода в северо-восточном

направлении, в котором, согласно данным В.А. Соромотина (2008), регистрируется преимущественное пылевое загрязнение.

Проведенные исследования показали, что по мере удаления от источника загрязнения содержание Si, Ca, Fe, Al, Ti, Zn, Cr, Ni и V статистически достоверно уменьшалось в хвое *L. cajanderi* (таблица 8). Отмечено очень высокое содержание Ti в хвое *L. cajanderi* вблизи цементного завода, которое превышало условно фоновое содержание в 37 раз, что согласуется с ранее проведенными исследованиями (Соромотин, 2008; Шашурин, Журавская, 2007). Это связано с высокой концентрацией Ti в перерабатываемой породе.

Таблица 8 – Содержание элементов-поллютантов в хвое *Larix cajanderi* по мере приближения к цементному заводу

Элементы-поллютанты	Расстояние, км				
	8 (контроль)	4	3	2	1
Si, г/кг <sub>хвои</sub>	8±1 <sup>a</sup>	10±1 <sup>b</sup>	12±1 <sup>b</sup>	16±1 <sup>c</sup>	20±2 <sup>d</sup>
Ca, г/кг <sub>хвои</sub>	9±1 <sup>a</sup>	12±1 <sup>b</sup>	11±1 <sup>b</sup>	12±1 <sup>b</sup>	17±1 <sup>c</sup>
Fe, г/кг <sub>хвои</sub>	0.2±0.1 <sup>a</sup>	0.4±0.1 <sup>b</sup>	0.4±0.1 <sup>b</sup>	0.8±0.1 <sup>c</sup>	1.0±0.1 <sup>c</sup>
Al, г/кг <sub>хвои</sub>	0.15±0.03 <sup>a</sup>	0.23±0.03 <sup>a</sup>	0.40±0.05 <sup>b</sup>	0.56±0.05 <sup>c</sup>	0.91±0.06 <sup>d</sup>
Ti, мг/кг <sub>хвои</sub>	8±1 <sup>a</sup>	16±4 <sup>b</sup>	15±3 <sup>b</sup>	108±13 <sup>c</sup>	296±37 <sup>d</sup>
Zn, мг/кг <sub>хвои</sub>	26±2 <sup>a</sup>	23±3 <sup>a</sup>	26±2 <sup>a</sup>	41±3 <sup>b</sup>	44±4 <sup>b</sup>
Cr, мг/кг <sub>хвои</sub>	4.2±0.3 <sup>a</sup>	5.2±0.4 <sup>b</sup>	4.9±0.3 <sup>b</sup>	6.5±0.5 <sup>c</sup>	7.0±0.5 <sup>c</sup>
Ni, мг/кг <sub>хвои</sub>	1.4±0.1 <sup>a</sup>	1.6±0.1 <sup>a</sup>	1.6±0.1 <sup>a</sup>	3.2±0.2 <sup>b</sup>	3.6±0.2 <sup>b</sup>
V, мг/кг <sub>хвои</sub>	0.4±0.0 <sup>a</sup>	0.6±0.1 <sup>b</sup>	0.9±0.1 <sup>c</sup>	1.3±0.2 <sup>d</sup>	1.5±0.2 <sup>d</sup>
Σ, г/кг <sub>хвои</sub>	17±1 <sup>a</sup>	23±1 <sup>b</sup>	24±1 <sup>b</sup>	30±2 <sup>c</sup>	39±3 <sup>d</sup>

Примечание – Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при  $p \leq 0.05$  по критерию Ньюмена-Кейлса,  $n=3$

По результатам исследования установлено, что при действии цементного загрязнения в хвое *L. cajanderi* повышается генерация активных форм кислорода (АФК) и свободных радикалов, вызванная проникновением в клетки элементов-поллютантов. В результате этого повышается интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) и наблюдается ответная защитная реакция организма, заключающаяся в активации супероксиддисмутазы (СОД) и увеличении концентрации флавоноидов – низкомолекулярных антиоксидантов (НМАО) (таблица 9).

Таблица 9 – Активность супероксиддисмутазы, концентрация малонового диальдегида, рутина и дигидрокверцетина в хвое *Larix cajanderi* по мере приближения к цементному заводу

Расстояние, км	СОД, мкмоль/г <sub>хвои</sub> мин	МДА, мкмоль/г <sub>хвои</sub>	Рутин, мг/г <sub>хвои</sub>	ДКВ, мг/г <sub>хвои</sub>
8	0.3±0.1 <sup>a</sup>	0.14±0.01 <sup>a</sup>	0.58±0.02 <sup>a</sup>	0.29±0.02 <sup>a</sup>
4	1.7±0.2 <sup>b</sup>	0.18±0.01 <sup>b</sup>	0.62±0.03 <sup>a,b</sup>	0.37±0.02 <sup>b</sup>
3	2.6±0.2 <sup>c</sup>	0.19±0.01 <sup>b</sup>	0.71±0.05 <sup>b</sup>	0.46±0.05 <sup>b,c</sup>
2	2.9±0.3 <sup>c,d</sup>	0.26±0.02 <sup>c</sup>	1.02±0.12 <sup>c</sup>	0.51±0.03 <sup>c</sup>
1	3.4±0.3 <sup>d</sup>	0.26±0.02 <sup>c</sup>	0.91±0.07 <sup>c</sup>	0.86±0.10 <sup>d</sup>

Примечание – Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при  $p \leq 0.05$  по критерию Ньюмена-Кейлса,  $n=3$

Вместе с тем, полученные результаты указывают на то, что повышение активности антиоксидантных систем оказывается недостаточным для компенсации



повышения интенсивности ПОЛ в результате техногенного загрязнения цементной пылью.

По результатам метаболомного анализа установлено, что точки, являющиеся отражением метаболома хвои *Larix cajanderi*, объединились в 5 групп, зависящих от расстояния от цементного завода (рисунок 6).

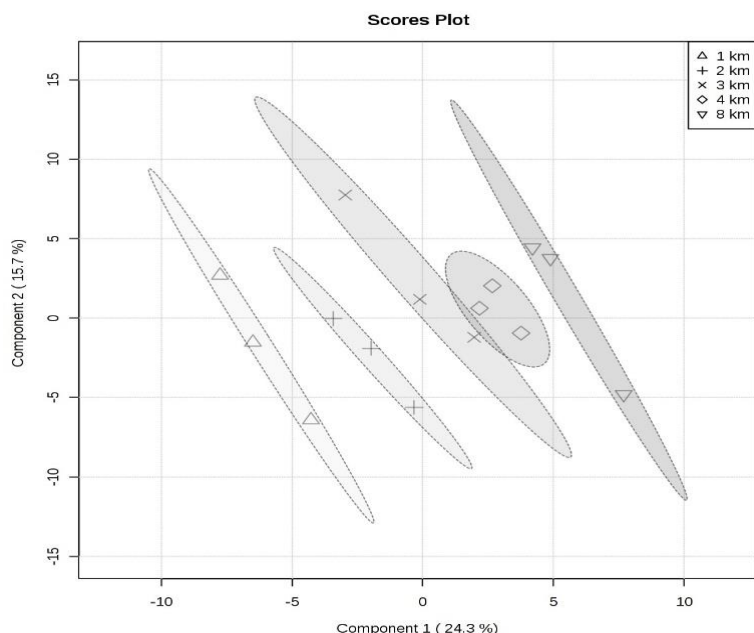


Рисунок 6 – Распределение метаболомов в хвое *Larix cajanderi* по мере приближения к цементному заводу рассчитанное методом дискриминантного анализа частных наименьших квадратов

Следует отметить, что полученные группы не перекрываются друг с другом. Это указывает на различную техногенную нагрузку на исследованных участках. Исключением является небольшое перекрытие двух групп метаболомов хвои, собранной на расстоянии 3 и 4 км от цементного завода. Основными метаболитами, которые оказывали наибольший вклад в разделение групп метаболомов, являлись моносахариды, дисахариды, полиолы, неорганические, органические, жирные и дитерпеновые кислоты.

По мере приближения к цементному заводу наблюдалось уменьшение содержания янтарной, фумаровой и яблочной кислот на 30÷58, 22÷44 и 21÷29%, соответственно (таблица 10), что указывает на снижение активности Цикла трикарбоновых кислот, а также на образование растворимых комплексов исследуемых кислот с металлами (Yang et al., 2000).

Таблица 10 – Органические, неорганические и свободные жирные кислоты в хвое *Larix cajanderi* по мере приближения к цементному заводу, мг/г сухой хвои

Расстояние, км	Фосфорная кислота	Янтарная кислота	Фумаровая кислота	Яблочная кислота	Аскорбиновая кислота	Олеиновая кислота	Линолевая кислота
8	8.8±0.4 <sup>a</sup>	0.53±0.02 <sup>a</sup>	0.41±0.02 <sup>a</sup>	1.05±0.09 <sup>a</sup>	4.0±0.4 <sup>a</sup>	0.17±0.02 <sup>a</sup>	0.09±0.02 <sup>a</sup>
4	7.2±0.4 <sup>b</sup>	0.37±0.05 <sup>b</sup>	0.36±0.02 <sup>a,b</sup>	1.01±0.09 <sup>a</sup>	3.5±0.2 <sup>a</sup>	0.28±0.02 <sup>b</sup>	0.09±0.01 <sup>a</sup>
3	6.8±0.5 <sup>b</sup>	0.38±0.02 <sup>b</sup>	0.35±0.03 <sup>a,b</sup>	0.98±0.04 <sup>a</sup>	3.4±0.1 <sup>a</sup>	0.34±0.01 <sup>c</sup>	0.10±0.01 <sup>a</sup>
2	6.6±0.4 <sup>b</sup>	0.37±0.02 <sup>b</sup>	0.32±0.03 <sup>b</sup>	0.83±0.06 <sup>b</sup>	2.2±0.1 <sup>b</sup>	0.36±0.01 <sup>c,d</sup>	0.11±0.01 <sup>a</sup>
1	6.0±0.1 <sup>c</sup>	0.22±0.02 <sup>c</sup>	0.23±0.03 <sup>c</sup>	0.75±0.04 <sup>b</sup>	2.3±0.1 <sup>b</sup>	0.39±0.01 <sup>d</sup>	0.35±0.01 <sup>b</sup>

Примечание – Значения представлены в виде среднего ± стандартное отклонение (M±σ). За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при p≤0.05 по критерию Ньюмена-Кейлса, n=3

Наблюдаемые эффекты свидетельствуют о снижении интенсивности клеточного дыхания при загрязнении цементной пылью, в результате закупоривания устьиц (Ильин,

2001). Вследствие этого нарушались энергетические процессы в растительном организме, которые отражались в уменьшении концентрации фосфорной кислоты в хвое *L. cajanderi* на 17—32%. ( $r = -0.88$ ;  $P = 0.04$ ) по мере приближения к цементному заводу. С приближением к источнику загрязнения наблюдалось достоверное уменьшение (на 12÷43%) содержания аскорбиновой кислоты в хвое *L. cajanderi*, что, вероятно, связано с повышением уровня ПОЛ. Так как известно, что аскорбиновая кислота способствует инактивации АФК и свободных радикалов (He, Hader, 2002). По мере приближения к цементному заводу концентрация в хвое свободных ненасыщенных жирных кислот, таких как олеиновая и линоленовая, увеличивалась в 1.6÷2.3 и 1.2÷3.9 раза, соответственно. Такие эффекты могут быть вызваны активацией десатураз жирных кислот, возникающих в результате компенсаторных биохимических адаптационных реакций в ответ на повышение интенсивности ПОЛ (Hochachka, Somero, 1984).

Известно, что клеточная стенка играет важную роль в защите организма при техногенном загрязнении (Macfie, Welbourn, 2000). При интоксикации тяжелыми металлами наблюдается утолщение клеточной стенки (Wierzbicka, 1998) в качестве адаптивной реакции, снижающей поступление тяжелых металлов в клетки растения (Тимов и др., 2012; Regvar, Vogel-Mikuš, 2008).

Наши исследования показали прямую корреляцию между суммарным содержанием элементов-поллютантов и концентрацией галактозы ( $r=0.82$ ;  $P=0.05$ ), фруктозы ( $r=0.92$ ;  $P=0.02$ ), глюкозы ( $r=0.90$ ;  $P=0.03$ ), маннозы ( $r=0.98$ ;  $P=0.01$ ), сахарозы ( $r=0.87$ ;  $P=0.05$ ), трегалозы ( $r=0.98$ ;  $P=0.01$ ) и пинитола ( $r=0.99$ ;  $P=0.00$ ) в хвое *L. cajanderi* (таблица 11). Повышение содержания моносахаридов, дисахаридов и пинитола в хвое *L. cajanderi* в результате пылевого загрязнения выбросами цементного завода может быть вызвано утолщением клеточной стенки.

Таблица 11 – Содержание моносахаридов, дисахаридов и полиолов в хвое *Larix cajanderi* на разном удалении от цементного завода, мг/г сухой хвои

Расстояние, км	Галактоза	Фруктоза	Глюкоза	Манноза	Сахароза	Трегалоза	Пинитол
8	8 ± 1 <sup>b</sup>	26 ± 1 <sup>c</sup>	34 ± 1 <sup>d</sup>	24 ± 1 <sup>b</sup>	33 ± 1 <sup>b</sup>	0.08 ± 0.01 <sup>c</sup>	47 ± 2 <sup>d</sup>
4	10 ± 1 <sup>a</sup>	28 ± 1 <sup>c</sup>	37 ± 1 <sup>c</sup>	27 ± 1 <sup>b</sup>	31 ± 1 <sup>b</sup>	0.14 ± 0.01 <sup>b</sup>	55 ± 2 <sup>c</sup>
3	11 ± 1 <sup>a</sup>	33 ± 1 <sup>b</sup>	45 ± 1 <sup>b</sup>	26 ± 1 <sup>b</sup>	29 ± 2 <sup>b</sup>	0.17 ± 0.01 <sup>b</sup>	55 ± 1 <sup>c</sup>
2	11 ± 1 <sup>a</sup>	39 ± 3 <sup>a</sup>	48 ± 3 <sup>a,b</sup>	31 ± 2 <sup>a</sup>	47 ± 2 <sup>a</sup>	0.22 ± 0.01 <sup>a</sup>	62 ± 3 <sup>b</sup>
1	11 ± 1 <sup>a</sup>	40 ± 2 <sup>a</sup>	50 ± 1 <sup>a</sup>	34 ± 2 <sup>a</sup>	53 ± 2 <sup>a</sup>	0.27 ± 0.01 <sup>a</sup>	73 ± 4 <sup>a</sup>

Примечание – За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. Средние значения с разными буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически различаются при  $p \leq 0.05$  по критерию Ньюмена-Кейлса,  $n = 3$ .

Одними из важнейших метаболитов, участвующих в защите хвойных растений при воздействии абиотических и биотических факторов среды, являются дитерпеновые смоляные кислоты (Langenheim, 1994; Keeling, Bohlmann, 2006). Наши исследования показали, что по мере приближения к цементному заводу в хвое *L. cajanderi* наблюдалось повышение содержания таких дитерпеновых смоляных кислот, как изопимаровая и дегидроабиетиновая в 2.5÷4.2 и 1.7÷2.7 раз, соответственно (таблица 12). Выявлена прямая корреляция между содержанием изопимаровой ( $r = 0.97$ ;  $P = 0.01$ ) и дегидроабиетиновой ( $r = 0.94$ ;  $P = 0.01$ ) кислот и суммарным содержанием элементов-поллютантов.

Таблица 12 – Изопимаровая и дегидроабиетиновая кислоты в хвое *Larix cajanderi* по мере приближения к цементному заводу, мг/г сухой хвои

Расстояние, км	Изопимаровая кислота	Дегидроабиетиновая кислота
8	0.08±0.02 <sup>a</sup>	0.13±0.01 <sup>a</sup>
4	0.20±0.02 <sup>b</sup>	0.22±0.01 <sup>b</sup>
3	0.21±0.02 <sup>b</sup>	0.23±0.02 <sup>b</sup>
2	0.24±0.03 <sup>b</sup>	0.22±0.02 <sup>b</sup>
1	0.34±0.02 <sup>c</sup>	0.35±0.03 <sup>c</sup>

Примечание – Значения представлены в виде среднего ± стандартное отклонение (M±σ). За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при p≤0.05 по критерию Ньюмена-Кейлса, n=3

Повышение содержания смоляных кислот в хвое при воздействии выбросов цементного завода обусловлено тем, что они могут участвовать в связывании тяжелых металлов за счет наличия карбоксильных групп. Так, известно, что лимонная, винная, щавелевая, янтарная, аспарагиновая и глутаминовая кислоты образуют растворимые комплексы с металлами, которые способствуют увеличению их подвижности в организме (Yang et al., 2000).

### 3.3.2 Воздействие алмазодобывающего предприятия на метаболиты в хвое *Larix gmelinii*

Исследованные участки отбора проб, включая контрольный, были типологически близкими, по своей структуре и составу относились к ненарушенным листовенничным редколесьям. Это позволило предположить, что деятельность алмазодобывающего предприятия не оказывает значительного воздействия на характеристики древостоя на исследованных участках вблизи сортировочных комплексов. Изучено содержание элементов-поллютантов в образцах хвои *Larix gmelinii*, собранных вблизи сортировочных комплексов "Устье", "Средний", "Исток" и "Моргогор верхний", а также в контрольной зоне возле устья р. Ырас-Юрях Анабарского района (таблица 13).

Таблица 13 – Содержание элементов-поллютантов в хвое *Larix gmelinii* при воздействии алмазодобывающего предприятия

Элементы-поллютанты	р. Ырас-Юрях (Контроль)	СК "Средний"	СК "Исток"	СК "Устье"	СК "Моргогор верхний"
Si г/кг <sub>хвои</sub>	15.8±1.1	20.0±1.0*	22.8±0.7*	19.3±0.8*	25.2±0.3*
Ca г/кг <sub>хвои</sub>	8.6±0.2	10.4±1.1*	10.2±0.6*	15.6±1.5*	11.2±0.6*
Fe мг/кг <sub>хвои</sub>	134±18	526±52*	349±33*	605±27*	597±47*
Mn мг/кг <sub>хвои</sub>	100±14	379±49*	692±30*	452±52*	1265±20*
Al мг/кг <sub>хвои</sub>	63±10	369±48*	110±19*	346±16*	433±55*
Na мг/кг <sub>хвои</sub>	194±22	276±29*	539±72*	355±48*	278±34*
Sr мг/кг <sub>хвои</sub>	62±7	78±4*	86±4*	85±2*	91±4*
Ba мг/кг <sub>хвои</sub>	24±2	32±2*	40±1*	29±2*	58±4*
Zn мг/кг <sub>хвои</sub>	17±1	19±1*	21±2*	27±2*	24±1*
Pb мг/кг <sub>хвои</sub>	2.8±0.2	4.0±0.4*	3.5±0.4*	3.4±0.2*	5.2±0.1*
Ni мг/кг <sub>хвои</sub>	1.1±0.2	1.8±0.2*	2.5±0.3*	2.6±0.5*	2.6±0.4*
V мг/кг <sub>хвои</sub>	0.23±0.04	0.89±0.13*	0.37±0.05*	0.86±0.11*	0.83±0.04*
Σ, г/кг <sub>хвои</sub>	25±1	32±2*	35±2*	37±2*	39±1*

Примечание – \* Различия статистически значимы по сравнению с контролем при p ≤ 0.05, n=4

Полученные данные указывают на повышение содержания Si, Ca, Fe, Mn, Al, Na, Sr, Ba, Zn, Pb, Ni, V в хвое *L. gmelinii*, относительно контрольной зоны. Наибольшее увеличение содержания элементов-поллютантов в хвое *L. gmelinii* зафиксировано для Fe, Mn и Al, концентрации которых в 2.6÷4.5, 3.8÷12.6 и 1.7÷6.9 раз превышали соответствующие контрольные значения.

В результате работы сортировочных комплексов основным источником антропогенного воздействия на *L. gmelinii* является пылевое загрязнение, связанное с открытым способом добычи алмазов из россыпных месторождений. В результате такого загрязнения происходит проникновение поллютантов внутрь растительных клеток, приводящее к повышению генерации АФК и интенсификации ПОЛ мембранных ненасыщенных жирных кислот, регистрируемого по повышению содержания малонового диальдегида (Erdal, Demirtas, 2010; Prokoriev et al., 2014). Показано, что в образцах хвои *L. gmelinii*, отобранных в непосредственной близости от сортировочных комплексов, наблюдалось статистически достоверное увеличение концентрации МДА на 45÷87% относительно контрольной зоны (таблица 14).

Таблица 14 – Концентрация малонового диальдегида, флавоноидов,  $\alpha$ -токоферола и свободных ненасыщенных жирных кислот в хвое *Larix gmelinii* при воздействии алмазодобывающего предприятия

Место сбора	МДА, МКМОЛЬ/Г <sub>хвои</sub>	ДКВ, МКГ/Г <sub>хвои</sub>	Рутин, МКГ/Г <sub>хвои</sub>	$\alpha$ -токоферол, МКГ/Г <sub>хвои</sub> **	Линолевая кислота, МКГ/Г <sub>хвои</sub> **	Линоленовая кислота, МКГ/Г <sub>хвои</sub> **
Контроль	0.24±0.02	106±12	656±43	39±2	208±11	625±54
СК "Устье"	0.41±0.04*	70±8*	454±39*	25±2*	146±17*	338±52*
СК "Средний"	0.38±0.03*	78±8*	493±52*	21±2*	180±13*	474±26*
СК "Исток"	0.35±0.04*	66±4*	437±29*	24±4*	127±12*	475±22*
СК "Моргогор верхний"	0.45±0.06*	49±4*	347±27*	16±3*	87±6*	292±20*

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

\*\* За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений.

Выявлена прямая корреляция между концентрацией МДА в клетках и суммарным содержанием исследованных элементов-поллютантов ( $r=0.95$ ;  $P=0.01$ ), что свидетельствует об увеличении генерации АФК и свободных радикалов при воздействии алмазодобывающего предприятия. В образцах, собранных вблизи сортировочных комплексов, концентрация свободных ненасыщенных жирных кислот, таких как линолевая и линоленовая кислота, в хвое уменьшалась на 13÷58 и 24÷53%, соответственно. Выявлена обратная связь между содержанием линолевой ( $r=-0.91$ ;  $P=0.03$ ), линоленовой ( $r=-0.96$ ;  $P=0.01$ ) кислот и суммарным содержанием исследованных элементов-поллютантов. Такие эффекты могут быть вызваны повышением интенсивности ПОЛ (Владимиров, Арчаков, 1972). В качестве адаптивной реакции для инактивации АФК и свободных радикалов в тканях растений повысилась активность ряда защитных антиоксидантных систем (Blokchina et al., 2003). Известно, что НМАО, в том числе флавоноиды и  $\alpha$ -токоферол, участвуют в инактивации свободных радикалов, некоторые из них способны также образовывать с тяжелыми металлами нерастворимые соединения (Michalak, 2006; Liebler et al., 1896). Установлено, что в хвое *L. gmelinii* вблизи сортировочных комплексов уменьшались концентрации дигидрокверцетина (ДКВ), рутина и  $\alpha$ -токоферола на 26÷54, 25÷47 и 36÷59%

относительно контроля, соответственно. Снижение концентрации исследованных флавоноидов (ДКВ, рутина) и  $\alpha$ -токоферола, по-видимому, вызвано расходом их на инактивацию повышенных концентраций свободных радикалов и связывание элементов-поллютантов в клетках. Это подтверждается обратной корреляцией между содержанием ДКВ ( $r=-0.98$ ;  $P=0.01$ ), рутина ( $r=-0.97$ ;  $P=0.01$ ),  $\alpha$ -токоферола ( $r=-0.89$ ;  $P=0.04$ ) и суммарным содержанием элементов-поллютантов в хвое *L. gmelinii*. Таким образом, показано, что при техногенном воздействии алмазодобывающего предприятия в хвое *L. gmelinii* повышается генерация АФК и свободных радикалов, вызванная проникновением элементов-поллютантов в клетки. В результате этого происходит усиление интенсивности ПОЛ, что подтверждается уменьшением концентрации ненасыщенных жирных кислот, приводящее к снижению содержания НМАО, таких как ДКВ, рутин,  $\alpha$ -токоферол.

По результатам метаболомного анализа установлено, что точки, являющиеся отражением метаболома хвои *L. gmelinii*, объединились в 5 групп, соответствующих месту сбора образцов (рисунок 7). Причём группы образцов, собранных вблизи сортировочных комплексов, не перекрываются с контрольной зоной, что указывает на влияние техногенного загрязнения, возникшего в результате деятельности алмазодобывающего предприятия.

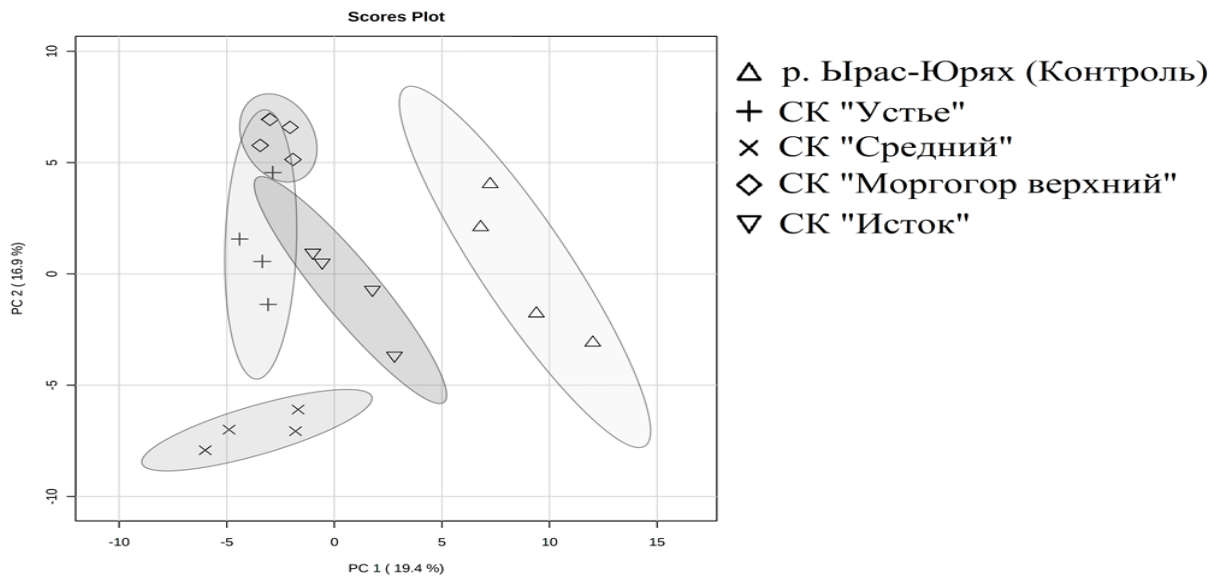


Рисунок 7 – Распределение метаболомов в хвое *Larix gmelinii* при воздействии алмазодобывающего предприятия, рассчитанное методом главных компонент

Вместе с тем, в отличие от влияния цементного завода, вблизи сортировочных комплексов наблюдалось *увеличение* содержания в хвое *L. gmelinii* янтарной, фумаровой и яблочной кислот в  $1.2\div 2.1$ ,  $1.4\div 1.7$ ,  $2.0\div 2.9$  раза, соответственно (таблица 15), что указывает на увеличение интенсивности клеточного дыхания при воздействии техногенного загрязнения на растения *L. gmelinii*, вызванное ответной реакцией организма на закупоривание устьиц (Ильин, 1991; Hochachka, Somero, 1984) в режиме адаптивной «гиперкомпенсации», заключающейся в активации процесса окислительного фосфорилирования. Это подтверждается ростом в  $1.5\div 1.8$  раза ( $r=0.89$ ;  $P=0.04$ ) концентрации фосфорной кислоты в хвое *L. gmelinii* относительно контрольной

зоны. Известно, что в качестве одного из механизмов адаптации растений к пылевому загрязнению наблюдается увеличение количества устьиц (Беляева, 2015), вызывающее повышение интенсивности клеточного дыхания в организме.

Таблица 15 – Органические и неорганические кислоты в хвое *Larix gmelinii* при воздействии алмазодобывающего предприятия, мкг/г сухой хвои

Место сбора	Янтарная кислота	Фумаровая кислота	Яблочная кислота	Фосфорная кислота
Контроль	116±8	58±7	316±30	1313±125
СК "Устье"	205±33*	80±7*	643±35*	1968±160*
СК "Средний"	136±7*	81±7*	783±82*	1977±92*
СК "Исток"	168±10*	98±10*	654±56*	2376±112*
СК "Моргогор верхний"	241±23*	100±8*	929±100*	2419±283*

Примечание – За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений.

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

По результатам проведенных исследований установлена прямая корреляция между суммарным содержанием элементов-поллютантов и концентрацией пинитола ( $r=0.97$ ;  $P=0.01$ ), сахарозы ( $r=0.96$ ;  $P=0.01$ ), фруктозы ( $r=0.88$ ;  $P=0.05$ ), глюкозы ( $r=0.92$ ;  $P=0.02$ ), маннозы ( $r=0.90$ ;  $P=0.04$ ), и галактозы ( $r=0.98$ ;  $P=0.01$ ) в хвое *L. gmelinii* вблизи сортировочных комплексов (таблица 16). Это, по-видимому, является одним из молекулярных механизмов утолщения клеточной стенки.

Таблица 16 – Пинитол, сахароза и моносахариды в хвое *Larix gmelinii* при воздействии алмазодобывающего предприятия, мг/г сухой хвои

Место сбора	Пинитол	Сахароза	Фруктоза	Глюкоза	Манноза	Галактоза
Контроль	34±3	22±3	14±2	13±1	8±1	3.4±0.4
СК "Устье"	51±5*	46±5*	22±1*	22±1*	19±2*	5.3±0.3*
СК "Средний"	44±4*	35±1*	19±1*	18±1*	14±2*	4.3±0.3*
СК "Исток"	54±5*	43±2*	29±3*	32±5*	25±3*	5.2±0.3*
СК "Моргогор верхний"	58±6*	62±8*	47±4*	33±6*	28±3*	5.7±0.4*

Примечание – За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений.

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

Одними из важнейших метаболитов, участвующих в защите хвойных растений при воздействии абиотических и биотических факторов среды, являются дитерпеновые смоляные кислоты (Langenheim, 1994; Keeling, Bohlmann, 2006). Показано, что в результате деятельности алмазодобывающего предприятия в хвое *L. gmelinii* наблюдалось повышение содержания таких дитерпеновых смоляных кислот, как дегидроабиетиновая, абиетиновая, пимаровая, изопимаровая кислоты в  $2.1 \div 5.8$ ,  $1.2 \div 1.8$ ,  $1.3 \div 1.6$  и  $1.9 \div 4.6$  раз, соответственно (таблица 17).

Повышение содержания смоляных кислот в хвое при воздействии алмазодобывающего предприятия обусловлено тем, что они могут участвовать в связывании тяжелых металлов за счет наличия карбоксильных групп (Yang et al., 2000). Выявлена прямая корреляция между содержанием дегидроабиетиновой ( $r=0.91$ ;  $P=0.03$ ), абиетиновой ( $r=0.89$ ;  $P=0.05$ ), пимаровой ( $r=0.97$ ;  $P=0.01$ ), изопимаровой ( $r=0.89$ ;  $P=0.05$ ) кислот и суммарным содержанием элементов-поллютантов.

Таблица 17 – Смоляные кислоты в хвое *Larix gmelinii* при воздействии алмазодобывающего предприятия, мкг/г сухой хвои

Место сбора	Дегидроабиетиновая кислота	Абиетиновая кислота	Пимаровая кислота	Изопимаровая кислота
Контроль	120±11	228±10	407±36	41±4
СК "Устье"	490±52*	314±39*	554±39*	174±19*
СК "Средний"	252±19*	268±18*	519±48*	77±6*
СК "Исток"	309±28*	293±28*	571±60*	84±7*
СК "Моргогор верхний"	695±53*	408±51*	636±73*	189±12*

Примечание – За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений.

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

### Выводы

1. Эколого-географические особенности условий произрастания деревьев рода *Larix* оказывают влияние на распределение метаболомов хвои, полученных методом главных компонент, которые группируются в соответствии с флористическими районами Якутии. Установлено, что метаболомы хвои, коры и шишек *L. gmelinii* и *L. cajanderi*, произрастающих в однотипных условиях Центральной Якутии, не отличаются по своему химическому составу. Это позволяет предположить, что *L. gmelinii* и *L. cajanderi* являются хемотаксономически близкими видами в роду *Larix*.

2. В результате адаптации *L. cajanderi* к экстремальным климатическим условиям Якутии накопление запасных веществ в период вегетации происходит в форме водорастворимых полисахаридов в клетках паренхимы в древесине ствола. В осенний период при подготовке к переходу в состояние зимнего покоя накопленные запасные водорастворимые полисахариды подвергаются ферментативному гидролизу до олигосахаридов, которые, обладая криопротекторными свойствами, способствуют защите организма при воздействии абиотического фактора Якутии - экстремально низких зимних температур. Одной из основных криопротекторных функций в камбии ствола *L. cajanderi* выполняет раффиноза, содержание которой возрастает в осенний период в 3.3÷4.8 раза перед переходом в состояние зимнего покоя.

3. Интенсивное накопление дигидрокверцетина в хвое наблюдалось в начале июня, что вызвано его защитными функциями от абиотического фактора высоких широт - УФ-излучения в период длинного светового дня, а также от биотического фактора - патогенных бактерий (как активнейшего антиоксиданта) на ранних стадиях формирования фотосинтезирующего органа. Накопление и хранение ДКВ в *L. cajanderi* происходит в комле – органе дерева, который в первую очередь контактирует с фитопатогенной бактериальной микрофлорой. Показано, что по мере увеличения широты на территории Якутии в хвое рода *Larix* повышается содержание смоляных кислот и флавоноидов, что так же свидетельствует об их защитной функции от УФ-излучения.

4. При поражении *L. cajanderi* эпифитным лишайником *Evernia esorediosa* (биотический фактор) наблюдалась миграция усниновой кислоты в луб, корни и хвою дерева, в результате которой происходило угнетение фотосинтеза, клеточного дыхания и окислительного фосфорилирования, и формировалась неспецифическая ответная

реакция в хвое, заключающаяся в повышении синтеза терпенов, смоляных кислот. Установлено, что деревья *L. cajanderi*, пораженные эпифитным лишайником *E. esorediosa*, имеют более низкие параметры радиального и верхушечного роста, что вызвано угнетением биоэнергетических процессов, вследствие аллелопатического эффекта усниновой кислоты.

5. Техногенное загрязнение алмазодобывающего предприятия и цементного завода вызывает изменения биохимических процессов в хвое рода *Larix*, в результате которых изменяется адаптивный потенциал организма к данным загрязнениям. Показано, что проникновение элементов-поллютантов в хвою рода *Larix* в результате пылевого загрязнения от обоих изученных источников вызывает неспецифические ответные реакции, которые проявляются в повышении интенсивности ПОЛ, утолщении клеточной стенки и увеличении содержания смоляных кислот. В результате загрязнения цементной пылью максимальное повышение концентрации в хвое рода *Larix* отмечено по Ti - в 37 раз, а при деятельности алмазодобывающего предприятия по Mn - в 13 раз. Пылевое загрязнение цементного завода и алмазодобывающего предприятия приводило к различным ответным реакциям антиоксидантной системы в тканях рода *Larix*, которое зависит от количественного и качественного состава элементов-поллютантов. В результате воздействия алмазодобывающего предприятия ответная реакция формировалась в режиме гиперкомпенсации, которая приводила к повышению адаптивного потенциала, при этом не ингибировались биоэнергетические процессы. Воздействие цементного завода, приводило к недостаточной компенсации: происходило ингибирование биоэнергетических процессов и снижался адаптивный потенциал. Таким образом, показано, что ответная реакция деревьев рода *Larix* на техногенное воздействие алмазодобывающего предприятия и цементного завода зависит от природы пылевого загрязнения.

#### Список опубликованных работ по теме диссертации

##### В рецензируемых научных изданиях, рекомендуемых ВАК РФ:

1. Слепцов И.В., Рожина С.М. Эколого-географические особенности накопления метаболитов в хвое *Larix cajanderi* на территории Якутии // Химия растительного сырья. 2021. № 2. С. 275-280. DOI: 10.14258/jcprgm.2021028322.
2. Слепцов И.В., Рожина С.М., Михайлов В.В. Воздействие выбросов цементного завода на содержание метаболитов в хвое *Larix cajanderi* (*Pinaceae*) на территории Республики Саха (Якутия) // Растительные ресурсы. 2021. Т. 57. № 2. С. 158-167. DOI: 10.31857/S0033994621020084.

##### В рецензируемых научных изданиях, индексируемых в базах данных Web of Science и Scopus:

1. Sleptsov I.V., **Rozhina S.M.**, Mikhailov V.V., Chikidov I.I. Impact of a diamond mining industry on metabolites in *Larix gmelinii* // Biochemical Systematics and Ecology. 2021. V. 99. P. 104349. DOI: 10.1016/j.bse.2021.104349.
2. Sleptsov I.V., **Rozhina S.M.**, Prokopiev I.A., Mikhailov V.V., Alekseev K.V. Do epiphytic lichens negatively impact their hosts through allelopathy? The effect of *Evernia esorediosa* on growth and biochemical processes of *Larix gmelinii* // Tree Physiology. 2023. V. 43. P. 2076-2084. DOI: 10.1093/treephys/tpad106.