

Гетерогенность популяции *Lonicera caerulea* L. в тектонически активной зоне (Горный Алтай, Курайский хр.)

Heterogeneity of the population of *Lonicera caerulea* L. in the tectonically active zone (Altai Mountains, Kurai ridge)

Боярских И. Г.

Boyarskikh I. G.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: irina_2302@mail.ru
Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Russia

Реферат. В микропопуляциях жимолости синей (*Lonicera caerulea* L.) в долине р. Курайка (Горный Алтай) в зависимости от комплексов геоэкологических факторов установлено как достоверное увеличение, так и уменьшение размеров плодов и семенной продуктивности. Увеличение более чем в 3 раза уровня накопления биологически активных фенольных соединений в плодах растений, одновременное уменьшение их концентрации в листьях и снижение соотношений между содержанием отдельных классов полифенолов в листьях и плодах рассматриваются как результирующий отклик на стрессовое воздействие факторов, связанных с активными тектоническими процессами в рассматриваемой части Алтая.

Ключевые слова. Биологические эффекты, зоны активных разломов, жимолость синяя, полифенолы.

Summary. Depending on specific combinations of geoenvironmental factors, the micropopulations of the blue honeysuckle in the valley of the Kuraika River (Gorny Altai) produced fruits of increased or decreased size and seed number. The observed 3-fold higher accumulation of biologically active phenols in fruits, accompanied by the respective decreased accumulation in leaves, and narrower ratios of certain polyphenol classes in leaves and fruits are considered to be the plant response to the stressing impact of environmental factors, resulting from the active tectonic processes in the studied area of the Russian Altai.

Key words. Active tectonic fault zones, blue honeysuckle, biological response, polyphenoler.

Активные глубинные разломы литосферы представляют собой системы, проводящие к поверхности потоки вещества и энергии. Локальные геофизические и геохимические аномалии, возникающие в зонах таких разломов, вызывают широкий спектр ответных реакций у биоты (Trifonov, Karakhanian, 2004). Состояние растений отражает загрязнение конкретного локального местообитания, поскольку они ведут прикрепленный образ жизни. Для изучения изменений, происходящих в растительном организме под воздействием неблагоприятных факторов среды, используются многочисленные морфологические характеристики, чаще всего проводится оценка изменчивости репродуктивных структур (Биологический контроль ..., 2010), а также показатели эндогенного уровня содержания флавоноидов и гидроксикоричных кислот (ГКК).

Целью исследований было выявление признаков изменений, произошедших в растениях под влиянием длительного воздействия геофизических и геохимических аномалий, получение новых сведений о закономерностях возникновения адаптивных реакций растений.

Исследования проводились в одной из сейсмоактивных зон Горного Алтая (Республика Алтай, Кош-Агачский р-н), в долине р. Курайка. Для выявления реакции растений на контрастные изменения геохимических и геофизических характеристик мест произрастания в качестве модельного объекта выбран вид *Lonicera caerulea* L. – жимолость синяя. По результатам геолого-геоморфологических исследований, а также магнитометрической, радиометрической съемок и оценки изменения радионуклидного, макро- и микроэлементного состава почв в долине р. Курайка была выделена средняя часть

профиля (Т11–Т15) – зона сочленения разломов и повышенной трещиноватости с аномальными значениями геомагнитного поля, радиоактивности, объемной активности радона, содержания ртути, а также контрастными изменениями содержания петрогенных окислов, радиоактивных и химических элементов в почве. В ее пределах были выделены три микропопуляции *L. caerulea*: Т11–Т13 – верхний участок зоны дробления; Т14 – средний участок зоны дробления; Т15 – нижний участок зоны дробления. В нижней части профиля в точке условного контроля, где были зафиксированы относительно низкие перепады значений геофизических и геохимических полей, вне ртутной аномалии была выделена условно контрольная микропопуляция Т17 (Boyarskikh et al., 2020)

Полученные морфометрические данные и семенную продуктивность плодов сравнивали между собой с помощью двух статистических методов: t-критерия Стьюдента и дисперсионного анализа ANOVA. С помощью t-критерия каждая из тестовых микропопуляций сравнивалась с микропопуляцией Т17. Анализ данных на внутригрупповую гомогенность методом χ^2 показал отсутствие статистически значимых отличий по анализируемым признакам между растениями из одной микропопуляции на 0,01 % уровне значимости. Это позволило определить статистическую достоверность различий морфометрических характеристик и семенной продуктивности плодов растений тестовых микропопуляций по сравнению с контрольной.

По результатам дисперсионного анализа установлено, что место произрастания растений, в изученных микропопуляциях *L. caerulea* долины р. Курайка достоверно влияет на ширину ($F(3, 1000) = 80,595, p = 0,0000$), длину ($F(3, 1000) = 22,224, p = 0,0000$), вес ($F(3, 1000) = 150,69, p = 0,0000$) плодов и число семян в них ($F(3, 1000) = 13,517, p = 0,0000$).

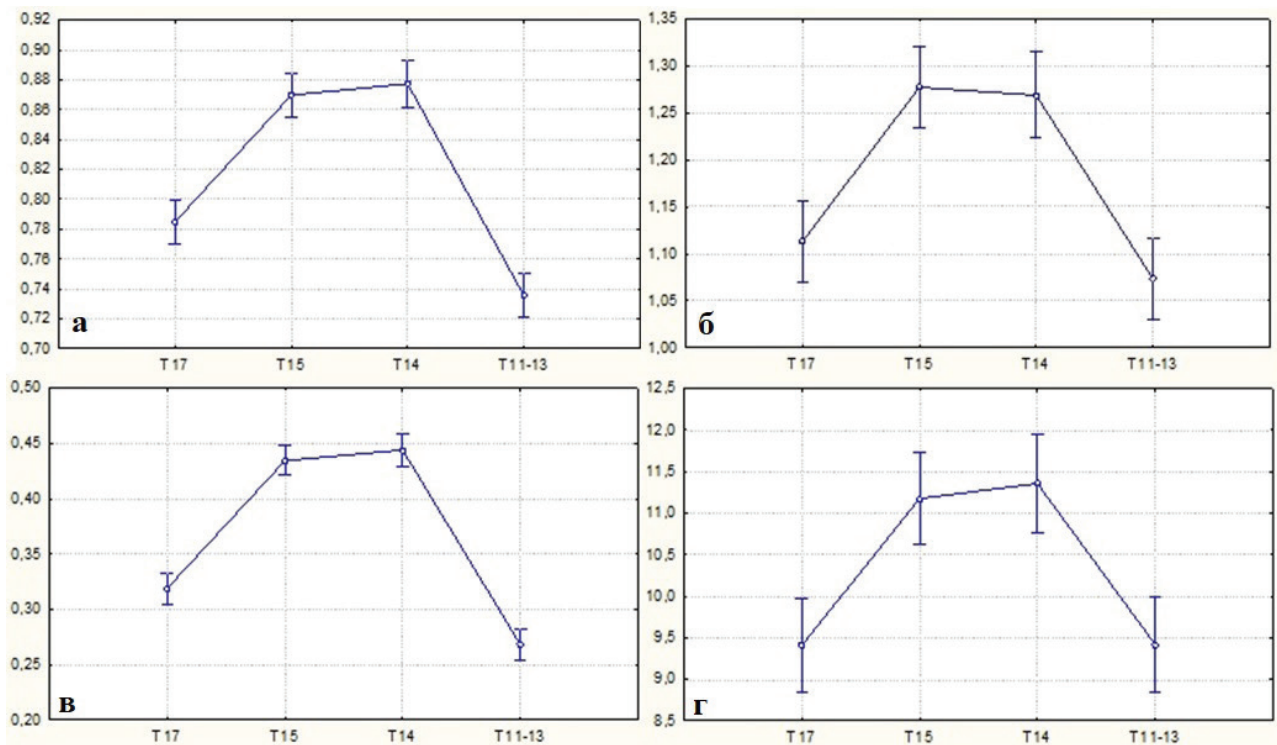


Рис. 1. Влияние места произрастания растений в микропопуляциях *Lonicera caerulea* долины р. Курайка на ширину (а), длину (б), вес (в) плодов и число семян (г). Вертикальные столбцы показывают 95 %-е доверительные интервалы.

В микропопуляциях Т14 и Т15, находящихся в зоне повышенной трещиноватости, у растений формировались существенно более крупные плоды и в них завязывалось большее количество семян (рис. 1) по сравнению с контрольной микропопуляцией Т17 при $p < 0,01$. В микропопуляции Т11–Т13 отмечались плоды наименьшего размера с числом семян на уровне контроля. Эти данные согласуются с результатами комплексных геолого-геофизических и ботанических исследований зоны тектонического сочленения Катунского хребта и Уймонской впадины (Куликова, Боярских, 2015). Согласно про-

веденным исследованиям, увеличение репродуктивной способности растений *L. caerulea*, произрастающих в зоне повышенной трещиноватости, рассматривалось как компенсационный механизм в ответ на влияние комплекса факторов, связанных с тектонической активностью территории. В зоне Т11–Т13 наблюдались наибольшие концентрации в почве ртути в свободной форме (Boyarskikh et al., 2020). Повышенные концентрации Hg, как известно, оказывают ингибирующее воздействие на рост и развитие растений (Скугорева, Голово, 2007). Известно также, что амплитуда колебаний изменчивости морфометрических признаков под воздействием радиации в комплексе с другими экологическими факторами может смещаться как в сторону увеличения, и тогда мы будем наблюдать явление гормезиса, так и в сторону уменьшения (Позолотина, 2003).

Анализ частоты встречаемости растений с различной формой плодов в микропопуляциях долины р. Курайка показал увеличение полиморфизма по этому признаку в микропопуляции Т15 на границе зоны сочленения разломов. В Т15 только 6,7 % растений имели плоды правильной овальной формы. В контрольной микропопуляции для растения в большей степени были характерны плоды выровненной, симметричной формы в сравнении с микропопуляциями в зоне сочленения разломов. Известно, что в Горном Алтае чаще всего (до 60 %) встречаются растения с плодами овальной формы (Скворцов, Куклина, 2002). Однако исследования, проведенные в долине р. Ак-Туру, показали достоверное снижение частоты встречаемости (до 20–25 %) растений с правильной овальной формой в зонах активных тектонических разломов (Боярских и др., 2011). Результаты исследований в долине р. Курайка также показывают увеличение варьирования формы плодов в зоне повышенной трещиноватости в месте сочленения регионального Кубадринского и локального активных разломов.

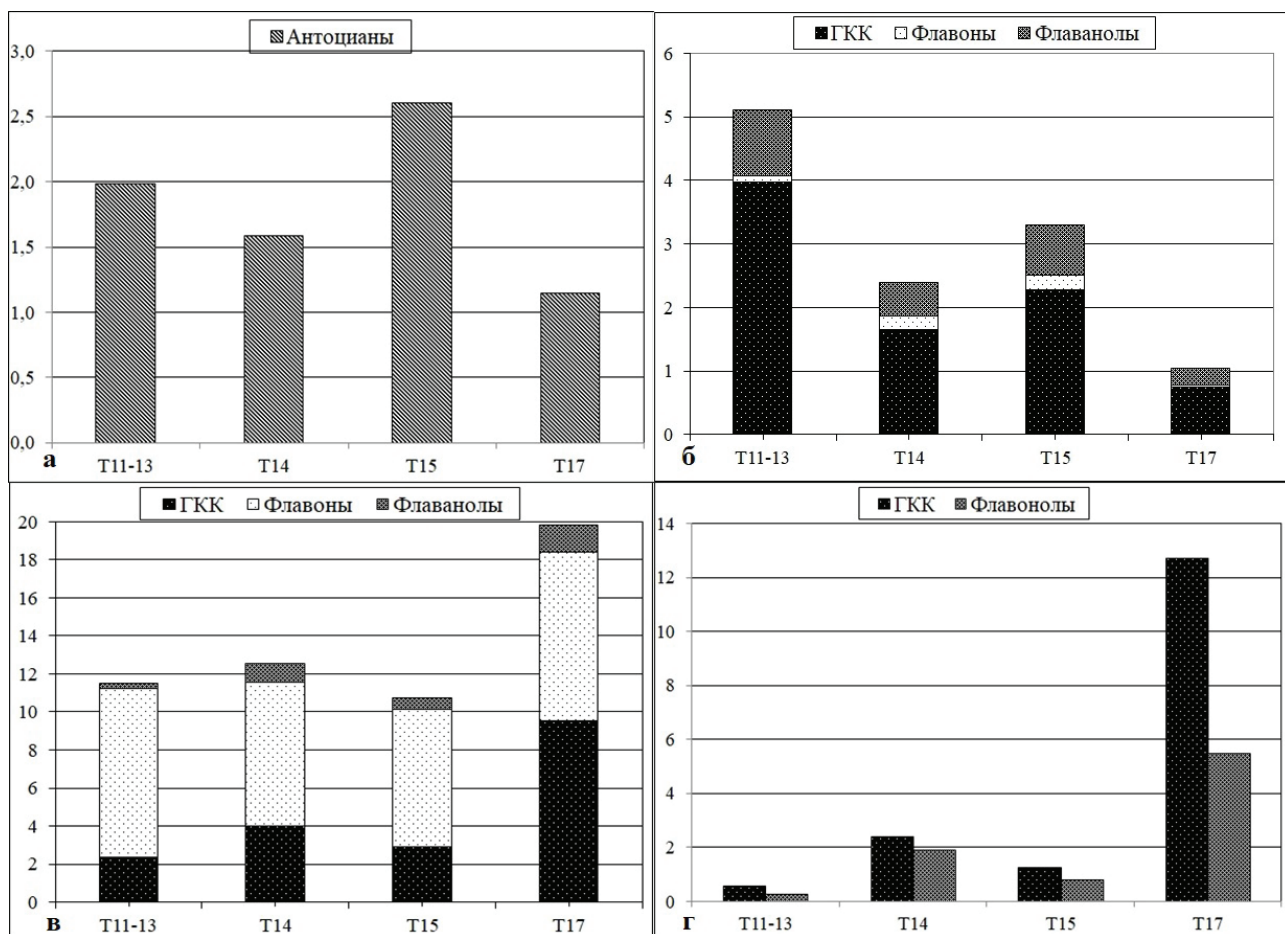


Рис. 2. Изменение уровня накопления отдельных классов полифенолов в плодах (а, б), в листьях (в) и их соотношений между органами (г) в микропопуляциях *Lonicera caerulea* в долине р. Курайка. По оси абсцисс – классы полифенолов в точках отбора проб; по оси ординат – площадь хроматографических пиков в %.

Согласно ранее проведенным исследованиям (Боярских и др., 2014), в различных районах Горного Алтая в микропопуляциях *L. caerulea*, находящихся в аномальных зонах активных разломов, происходило более интенсивное накопление большинства полифенольных индивидуальных компонентов. Наиболее значительным здесь было увеличение концентрации антоцианов и ГКК, а также гликозидов кверцетина – основных фенольных соединений, характерных для плодов *L. caerulea*. Экстракты плодов и листьев *L. caerulea* из микропопуляций в долине р. Курайка также были проанализированы на содержание флавоноидов и ГКК для выявления возможного влияния на вторичный метаболизм комплекса факторов, связанных с сейсмической активностью. Сравнительное изучение результатов ВЭЖХ анализа показало, что на границах среднего участка профиля (Т11–Т15) по сравнению с контролем в плодах *L. caerulea* происходило наиболее интенсивное – в 2, 5, 4 и 7 раз – накопление соответственно антоцианов (рис. 2а), ГКК, флавонолов (гликозиды кверцетина) и флавонов (гликозиды лютеолина и апигенина) (рис. 2б). Самая высокая концентрация антоцианов и флавонов отмечалась в плодах растений, произрастающих в Т15, а ГКК и флавонолов – в Т11–Т13 в зонах магнитной аномалии, где также наблюдалось значительное увеличение содержания ртути в почвенном и приземном воздухе, а в коре выветривания отмечалось изменение содержания макро- микроэлементов (Boyarskikh et al., 2020). В листьях, наоборот, наблюдалось значительное снижение в 4 и 5 раз содержания соответственно ГКК и флавонолов. Содержание флавонов в листьях практически не изменялось по сравнению с контролем (рис. 2в).

Ранее нами уже отмечалась обратная зависимость между уровнем накопления антоцианов и производных ГКК в плодах и содержанием производных ГКК в листьях растений в микропопуляциях жимолости синей в зонах дизъюнктивных нарушений геологических структур (Боярских и др., 2014). В большинстве случаев на тех площадках, где происходило более интенсивное накопление производных ГКК в плодах *L. caerulea*, в листьях наблюдалось их значительное снижение. Это связывалось с тем, что плоды в период созревания, являясь аттрагирующим центром, под воздействием стрессовых факторов, связанных с активными тектоническими процессами, ориентировали на себя отток углеводов из листьев, синтезирующих полифенолы. В фоновых условиях произрастания содержание ГКК и флавонолов в листьях *L. caerulea* может быть более чем в 50 раз больше, чем в плодах. В аномальных зонах активных тектонических разломов уровень накопления соединений этого класса в листьях и плодах становится практически одинаковым. На изучаемом участке самое низкое соотношение между содержанием ГКК и флавонолов в листьях и плодах *L. caerulea* отмечено на границах средней зоны в Т11–Т13 и Т15 (рис. 2г).

Известно, что специфичной особенностью различных видов лекарственных растений, активно синтезирующих флавоноиды, является интенсивное накопление определенных групп макро- и микроэлементов. Существует взаимосвязь между накоплением в растениях определенных групп биологически активных полифенолов и микроэлементов. В данной работе оценка зависимости между содержанием в почве подвижной формы макро- и микроэлементов и уровнем накопления отдельных классов полифенолов показала следующее. Содержание калия связано достоверными отрицательными корреляциями при $p \leq 0,05$ с концентрацией ГКК и при $p \leq 0,01$ – с концентрацией флавонолов и суммой полифенолов в плодах, при этом с концентрацией флавонолов в листьях зависимость была положительной достоверной при $p \leq 0,01$. Флавоны в плодах были связаны линейными отрицательными зависимостями с содержанием в почве Na и Pb, между содержанием флавонов в листьях существовала положительная зависимость с Na и Pb, а также отрицательная с Ca. Отрицательно содержание Fe в почве было связано со всеми классами полифенолов в плодах. Достоверной зависимостью была с концентрацией флавонолов и суммой полифенолов. В листьях, наоборот, корреляции были положительными, достоверными с содержанием ГКК, флавонолов и суммой полифенолов. Содержание марганца связано положительными достоверными зависимостями с концентрацией ГКК и суммой полифенолов в листьях. Сходные корреляции установлены между содержанием ГКК, флавонолов и суммой полифенолов и физиологически важными для растений соотношениями микроэлементов с участием Fe. Также установлены некоторые корреляционные зависимости между содержанием макро- и микроэлементов в растениях и классами полифенолов. Уровень накопления антоцианов в плодах связан достоверными положительными корреляциями с Na, Cd, Li и Pb. ГКК отрицательными зависимостями связаны с Ca в плодах и Na и Cd в листьях, а также положительно коррелирует с содержанием Zn в листьях. Уровень накопления флавонолов отрицательными зависимостями связан с содержанием Mg в плодах и Cd и Li в листьях, положительно коррелирует с концентрацией Cd в плодах. Содержание флавонов достоверно связано отрицательной корреляцией с содержанием Ca в листьях. Ртуть оказывала влияние на увеличение уровня накопления полифенолов в плодах

и снижение их концентрации в листьях. Достоверные корреляции установлены между содержанием ртути в приземном воздухе и концентрацией ГКК и суммы полифенолов.

Заключение. Между микропопуляциями алтайского подвида жимолости синей, произрастающей в зоне дробления и точке условного контроля, установлена достоверная разница по морфометрическим характеристикам плода и семенной продуктивности. В отдельных микропопуляциях в зоне повышенной трещиноватости, характеризующейся максимальной удельной эффективностью радионуклидов, наблюдалось достоверное значительное увеличение размеров плодов и числа семян в них. На верхней границе этой зоны в микропопуляции с максимальной концентрацией ртути в почве формировались мелкие плоды с достоверно наименьшим весом. В плодах растений *L. caerulea*, произрастающих в зоне повышенной трещиноватости, отмечалось значительное увеличение уровня накопления классов биологически активных фенольных соединений и снижение их концентрации в листьях. В условиях неоднородного содержания в почве подвижных форм макро- и микроэлементов, обусловленного карбонатизацией и ожелезнением раздробленных пород, происходило значительное изменение интенсивности поглощения биофильных элементов растениями, связанное с варьированием в пределах исследуемой популяции концентрации в плодах и листьях растений классов полифенолов, характеризующихся антиоксидантной активностью. Наибольшее число достоверных корреляционных зависимостей полифенолов установлено с содержанием Fe и Mn, участвующих в окислительно-восстановительных процессах, и их соотношениями, а также с K, Ca и Na, связанных с обменными процессами. Увеличение концентрации ртути в приземном воздухе также достоверно связано с изменением вторичного метаболизма *L. caerulea*. Предполагается, что под воздействием комплекс факторов, связанных с активными сейсмотектоническими процессами, происходит стимуляция адаптивных физиологических процессов, в том числе стимуляция развития генеративных органов и усиление биосинтеза биологически активных фенольных соединений. Повышенные концентрации ртути оказывают угнетающее воздействие на формирование репродуктивных органов растений.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А21-121011290027-6 ЦСБС СО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Биологический контроль окружающей среды: генетический мониторинг / Под ред. С. А. Гераськина, Е. С. Сарапульцевой. – М.: Изд-во Академия, 2010. – 208 с.
- Боярских И. Г., Васильев В. Г., Кукушкина Т. А.** Изменение метаболизма *Lonicera caerulea* L. в тектонически активной зоне Горного Алтая (Северо-Чуйский хр.) // Растительный мир Азиатской России, 2011. – № 2. – С. 114–119.
- Боярских И. Г., Васильев В. Г., Кукушкина Т. А.** Содержание флавоноидов и гидроксикоричных кислот в *Lonicera caerulea* (Caprifoliaceae) в популяциях Горного Алтая // Раст. ресурсы, 2014. – № 1. – С. 105–121.
- Скворцов А. К., Куклина А. Г.** Голубые жимолости: Ботаническое изучение и перспективы культуры в средней полосе России. – М.: Наука, 2002. – 160 с.
- Скугорева С. Г., Головкин Т. К.** Влияние нитрата ртути на рост и метаболизм салата и редиса // Агрохимия, 2007. – № 2. – С. 66–71.
- Позолотина **В. Н.** Отдаленные последствия действия радиации на растения. – Екатеринбург: Академкнига, 2003. – 244 с.
- Boyarskikh I. G., Agatova A. P., Syso A. I., Klyuchevskaya A. I.** Plant morphofunctional response to environmental changes within active fault zones of the Kurai Ridge (Gorny Altai) // Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics, 2020. – V. 56(8). – P. 773–798.
- Kulikova A. I., Boyarskikh I. G.** Reproductive Ability of *Lonicera caerulea* (Caprifoliaceae) in the Local area of geological and geophysical heterogeneity in the Altai Mountains // Contemporary Problems of Ecology, 2015. – Vol. 8. – № 4. – P. 484–492.
- Trifonov V. G., Karakhanian A. S.** Active faulting and human environment // Tectonophysics, 2004. – Vol. 380, № 3–4. – P. 287–294.