

Криворізький ботанічний сад НАН України
Національна академія наук України
Київський національний університет імені Тараса Шевченка
Міністерство освіти і науки України

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ЗУБРОВСЬКА ОЛЬГА МИКОЛАЇВНА

УДК: 581.1:581.52:502.521

ДИСЕРТАЦІЯ

**ЛІПІДИ ТА ВТОРИННІ МЕТАБОЛІТИ КУТИКУЛИ ЛИСТКІВ У
АДАПТАЦІЙНИХ РЕАКЦІЯХ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН ЗА ДІЇ ВАЖКИХ
МЕТАЛІВ**

03.00.12 – фізіологія рослин

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей,
результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

_____ О.М. Зубровська

Науковий керівник Гришко Віталій Миколайович, кандидат біологічних наук,
старший науковий співробітник

Київ – 2017

АНОТАЦІЯ

Зубровська О.М. Ліпіди та вторинні метаболіти кутикули листків у адаптаційних реакціях деревних рослин за дії важких металів. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.12 – фізіологія рослин. – Криворізький ботанічний сад НАН України, Національна академія наук України; Київський національний університет імені Тараса Шевченка, МОН України. – Київ, 2017.

У дисертаційній роботі досліджено особливості фізіологічної адаптації різних за стійкістю деревних рослин до впливу промислового забруднення з вмістом надлишку цинку, нікелю, плюмбуму і кадмію, яка обумовлюється за рахунок видоспецифічності перебігу процесів пероксидного окиснення ліпідів, активності функціонування ліпаз та змін компонентного складу серед ліпідів та вторинних метаболітів поверхневого шару кутикули листків.

Встановлено особливості накопичення важких металів в асиміляційних органах деревних видів на різних стадіях морфогенезу листків. За рівнем акумуляції у листках цинку, нікелю, плюмбуму та кадмію досліджувані види було поділено на три групи: I – з високим акумуляційним потенціалом більшості важких металів (перевищення фонового рівня більше ніж у 5 разів) включає *Populus bolleana*, *Populus italica* і *Sorbus aucuparia*; II – з середнім акумуляційним потенціалом (перевищує фоновий рівень у 3-5 разів) включає *Populus deltoides*, *Tilia cordata* і *Acer negundo*; III – з низьким акумуляційним потенціалом (перевищує фоновий рівень до 2,5 разів) включає *Aesculus hippocastanum*, *Ulmus laevis* і *Betula pendula*.

З'ясовано, що сумісна дія важких металів у листках деревних рослин індукувала розвиток вільнорадикальних процесів, які проявлялися у збільшенні рівня первинних продуктів пероксидного окиснення ліпідів (дієнових і триєнових кон'югатів) і ТБК-активних сполук.

Вперше виявлено мінливість кількісного і якісного складу, а також новоутворення/деградацію певних компонентів поверхневого шару кутикули листків, що суттєво впливають на гідрофобність та проникність кутикули і забезпечують стійкість деревних рослин в умовах забруднення.

Вперше в умовах контролю у складі поверхневого шару кутикули листків *Tilia cordata* показано присутність фітанових дитерпеноїдів, а у *Sorbus aucuparia* – сорбінової та парасорбінової кислот, які раніше знаходили у плодах виду. Крім того, на поверхні кутикули у *Acer negundo*, *Tilia cordata* і *Aesculus hippocastanum* в значних кількостях виявлено стероли, стигмастанові та ергостанові стероїди, які разом з терпеноїдами забезпечують агрегатний стан поверхневого шару кутикули листків.

За дії промислових поллютантів у видів з високим та середнім акумуляційним потенціалом (*Populus italica*, *Acer negundo*, *Sorbus aucuparia* і *Tilia cordata*) у складі поверхневого шару кутикули протягом морфогенезу листків було встановлено зростання вмісту фосфоліпідів, етерів стеролів і вільних жирних кислот, тоді як частка дигліцеридів і тригліцеридів зменшувалася.

Формування реакції-відповіді рослин на вплив іонів металів супроводжувалося активацією/інактивацією ліпази. Доведено, що у видів з низьким акумуляційним потенціалом посилення вільнорадикальних процесів призводило до інгібування в 2,3-2,6 рази активності кислих форм ліпаз, а у більш стійких видів – їх активність навпаки збільшувалася у 1,7-2 рази.

Доведено, що надлишок токсикантів у видів з високим рівнем акумуляції важких металів призводив до збільшення на поверхні листків кількості сполук з високою антиоксидантною активністю: простих ароматичних сполук, фенолів та флавоноїдів (універсальних фізіологічних адаптогенів до будь-яких стресорів). У видів з середнім акумуляційним потенціалом за дії важких металів зменшувалася до 1,5 разів кількість стеролів, тоді як рівень флавоноїдів збільшувався до 3 разів, а терпеноїдів – до 8 разів. Виявлено, що різноманітність функціональних груп терпеноїдів та трансформації їх складу за

дії полютантів у згаданих видів сприяють адаптивній регуляції обміну речовин й енергії між деревними рослинами і довкіллям. У видів з низьким акумуляційним потенціалом вміст терпеноїдів і флаваноїдів в промислових умовах знижувався в 1,5-2,0 рази. Отримані дані свідчать про задіяність трансформацій поверхневих ліпідів кутикули та процесів пероксидного окиснення ліпідів у адаптивних механізмах деревних рослин в умовах промислового забруднення територій важкими металами.

У роботі вперше показана роль різноманітних класів терпеноїдів, серед яких перегруповані евдесманові і кадинаннові сесквітерпеноїди та фітанові дитерпеноїди – так звані «захисні фактори», у формуванні фізіологічної адаптації деревних рослин за дії металовмісних промислових викидів. Встановлено, що якісне та кількісне співвідношення терпеноїдів зумовлює гетерогенність їх складу, яка забезпечує молекулярно-динамічний стан поверхневого шару кутикули листків.

Встановлено, що механізми фізіологічної адаптації деревних видів в умовах забруднення довкілля важкими металами реалізовувались і на рівні морфофізіологічних реакцій рослин. Оцінивши ступінь ураження листків, гілок і стовбуру деревні рослини в промислових умовах було розділено на дві групи: I – види з сумарним балом ураження асиміляційних органів, гілок і стовбуру, що не перевищує 1,5 (*Populus bolleana*, *Populus italica*, *Acer negundo* та *Tilia cordata*); II – види із сумарним балом ушкоджень 2,0-2,2 (*Populus deltoides*, *Sorbus aucuparia*, *Ulmus leavis*, *Aesculus hippocastanum* і *Betula pendula*). В умовах надлишкового забруднення навколишнього середовища важкими металами в озелененні промислових територій рекомендовано використовувати види першої групи.

Ключові слова: деревні рослини, важкі метали, фізіологічна адаптація, пероксидне окиснення ліпідів, склад поверхневого шару кутикули, ліпаза, терпеноїди, стійкість.

ANNOTATION

Zubrovskaya O.M. Lipids and cuticles secondary metabolites of trees foliage in the adaptation reactions under the actions of heavy metals. – Manuscript.

Thesis for the degree of Candidate of Biological Sciences: speciality 03.00.12 – plant physiology. – Kryvyi Rih Botanical Garden of the NAS of Ukraine, National Academy of Sciences of Ukraine; Taras Shevchenko National University of Kyiv, Ministry of Education and Science of Ukraine. – Kyiv, 2017.

It was investigated in the thesis features of physiological adaptation of different trees under the influence of industrial pollution containing excess zinc, nickel, plumbum and cadmium which is implemented via the intensity of lipid peroxidation, activity of lipase and change the components composition of the surface layer of the cuticle of foliage.

It was established species-specific accumulation of heavy metals in the trees foliage on various morphogenesis stages. Experimental species were divided into three groups according to level of zinc, nickel, lead and cadmium accumulation: I – with high accumulation potential of most heavy metals (exceeding the background level by more than 5 times) includes *Populus bolleana*, *Populus italica* and *Sorbus aucuparia*; II - with an average accumulation potential (exceeding the background level of 3-5 times) includes *Populus deltoides*, *Tilia cordata* and *Acer negundo*; III - with low accumulation potential (exceeding the background level up to 2.5 times) includes *Aesculus hippocastanum*, *Ulmus laevis* and *Betula pendula*.

It was found that the joint action of heavy metals in foliage induced the development of free radical processes which manifested itself in increasing the level of primary products of peroxide oxidation of lipids (diene and triene conjugates) and TBK-active compounds.

Formation reaction response of plants to the impact of metal ions was accompanied by the activation/inactivation of lipase. It has been proved that in species with a low accumulation potential the increase of free radical processes

resulted in inhibition of 2.3-2.6 times the activity of acidic lipase forms, while in more resistant species their activity on the contrary, increased by 1.7-2 times.

It was revealed for the first time the variability of quantitative and qualitative composition and neoplasm's/degradation of certain components of the surface layer of the cuticle which significantly affect the hydrophobicity and permeability of the cuticle and provide stability trees to pollution.

For the first time in control conditions in the composition of the surface layer of the cuticle of *Tilia cordata* leaves, the presence of phytanic diterpenoids was shown, and for *Sorbus aucuparia* – sorbic and para-sorbic acids, which were previously found in the fruits of the species. In addition, on the surface of the cuticle *Acer negundo*, *Tilia cordata* and *Aesculus hippocastanum* were found in significant quantities sterols, stigmastane and ergostane steroids, which together with the terpenoids provide the aggregate state of leaves surface layer of the cuticles.

By the action of industrial pollutants in species with high and medium-accumulative potential (*Populus italica*, *Acer negundo*, *Sorbus aucuparia* and *Tilia cordata*) in the composition of the cuticle surface layer during leaves morphogenesis was found growing content of phospholipids, esters of sterols and free fatty acids while the proportion of diglycerides and triglycerides decreased.

It was proved that the excess of toxicants in species with high level of heavy metals accumulation led to an increase in the number of compounds with high antioxidant activity: simple aromatic compounds, phenols and flavonoids (universal physiological adaptogens to any stressors) on the surface of the leaves. In species with an average accumulation potential for the action of heavy metals, the number of sterols decreased by 1.5 times, while the level of flavonoids increased up to 3 times, and terpenoids increased up to 8 times. It was found that the diversity of functional groups of terpenoids and the transformation of their composition due to the activity of the pollutants in these species contribute to the adaptive regulation of energy and substances exchange between trees and environment. In species with low accumulation potential, the content of terpenoids and flavonoids in industrial conditions declined by 1.5-2.0 times. These data suggest involvement transformation

of components cuticle surface and lipid peroxidation processes in the adaptive mechanisms of trees in industrial areas of pollution with heavy metals.

It was shown the first time the role of different classes of terpenoids including regrouped eudesmanic and kadinanic sesquiterpenoids and phytanic diterpenoids – the so-called «protective factors» in the formation of physiological adaptation of trees under the influence of metal industrial emissions. It is established that the qualitative and quantitative ratio of terpenoids determines the heterogeneity of their composition, which provides the molecular dynamical state of the surface layer of cuticle leaves.

It was established that mechanisms of physiological adaptation of trees under conditions of environmental pollution by heavy metals were implemented at the level of morphophysiological reactions of plants. Assessing the degree of damage the foliage, branches and trunk, trees in industrial conditions were divided into two groups: I – species with a total score of foliage defeat, branches and trunk, not exceeding 1.5 (*Populus bolleana*, *Populus italica*, *Acer negundo* та *Tilia cordata*); II – species with a total damage score of 2.0-2.2 (*Populus deltoides*, *Sorbus aucuparia*, *Ulmus leavis*, *Aesculus hippocastanum* i *Betula pendula*). In conditions of excessive pollution of the environment by heavy metals in landscaping industrial areas recommended to use the species of the first group.

Key words: trees, heavy metals, physiological adaptations, lipid peroxidation, the composition of the surface cuticle leaves, lipases, terpenoids, stability.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Особливості акумуляції важких металів та інтенсивність пероксидного окиснення ліпідів у листках деревних рослин під впливом промислових викидів / О.М. Піскова (О.М. Зубровська), В.М. Гришко // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія: Біологія. – 2010. – Вип. 3 (21). – С. 54-62. (Здобувачем проведено експериментальну роботу, аналіз та обговорення результатів досліджень).
2. Гришко В.М. Процеси пероксидного окиснення ліпідів та зміни кількісного і якісного складу поверхневих ліпідів у *Populus italica* (Du Roi) Moench, *Populus deltoides* Marsh. та *Aesculus hippocastanum* L. за різного рівня забруднення важкими металами / В.М. Гришко, О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Доповіді НАН України. – 2012. – № 8. – С. 123-130. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи та обговоренні результатів досліджень).
3. Гришко В.М. Особливості акумуляції важких металів у листках деревних рослин при аерогенному забрудненні екотопів / В.М. Гришко, О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Інтродукція рослин. – 2014. – № 1 (61). – С. 93-101. (Здобувачем проведено експериментальну роботу, аналіз і обговорення даних).
4. Зубровська О.М. Видоспецифічні зміни кутикулярних ліпідів та процеси пероксидного окиснення ліпідів у листках деревних рослин у промислових умовах / О.М. Зубровська, В.М. Гришко // Біологічні студії. – 2016. – Т.10, № 3-4. – С. 47-60. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
5. Гришко В.М. Накопичення важких металів та перебіг вільнорадикальних реакцій в асиміляційних органах деревних рослин в умовах забруднення / В.М. Гришко, О.М. Зубровська // Физиология растений и генетика. – 2015. – Т. 47, № 1(273). – С. 47-57. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
6. Зубровська О.М. Зміни складу поверхневих ліпідів кутикули *Populus italica* та *Betula pendula* в умовах забруднення / О.М. Зубровська, В.М. Гришко //

Білогічний вісник МГПУ імені Богдана Хмельницького. – 2014. – № 4 (2). – С. 142-158. (*Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень*).

7. Piskova O. (Zubrovs'ka O.) Intensity of free radical processes in the leaves of arboreal plants under act of industrial dust borne extracts / O. Piskova (O. Zubrovs'ka), V. Gryshko // University of Debrecen Journal of Agricultural Sciences. – 2010. – V. 38. – P. 83-87. (*Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи та аналізувала результати досліджень*).

8. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Оцінка впливу промислового забруднення на процеси пероксидації в листках деревних рослин / О.М. Піскова (О.М. Зубровська), В.М. Гришко // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку. – К.: Логос, 2009. – Т.2. – С. 299-305. (*Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи та аналізувала результати досліджень*).

9. Важкі метали: надходження в ґрунти, транслокація у рослинах та екологічна небезпека / В.М. Гришко, Д.В. Сищиков, О.М. Піскова (О.М. Зубровська), О.В. Данильчук, Н.В. Машталер. – Донецьк: “Донбас”, 2012. – 306 с. (*Здобувачем проведено експериментальну роботу, аналіз й інтерпретацію даних по вмісту важких металів і рівню оксидативних процесів у листках деревних рослин*).

10. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Особливості акумуляції важких металів в листках *Sorbus aucuparia* L. та *Aesculus hippocastanum* L. у фазі повного відособлення листка / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Відновлення порушених природних екосистем: III міжнародна наукова конференція, 7-9 жовтня 2008 р.: матер. – Донецьк, 2008. – С. 450-452.

11. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Оцінка чутливості *Sorbus aucuparia* L. та *Aesculus hippocastanum* L. до комплексного забруднення середовища важкими металами в промислових умовах / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Біологія: від молекули до біосфери: III Міжнародна конференція молодих науковців, 18-22 листопада 2008 р.: матер. – Харків, 2008. – С. 291-292.

12. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Акумуляція важких металів та розвиток процесів пероксидації в асиміляційному апараті *Sorbus aucuparia* L. та *Tilia*

cordata Mill. в промислових умовах / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Молодь і поступ в біології: V Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів, 12-15 травня 2009 р.: тези. – Т. 1. – Львів, 2009. – С. 217-218.

13. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Вплив промислового забруднення на асиміляційний апарат *Populus bolleana* Lauche та *Betula pendula* Roth. / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Актуальні проблеми ботаніки та екології: міжнародна конференція молодих учених, 11-15 серпня 2009 р.: матер. – Тернопіль: Підручники і посібники, 2009. – С. 202-203.

14. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Вплив забруднення промисловими аерополітантами на розвиток оксидативного стресу в асиміляційному апараті *Populus bolleana* Lauche та *Picea pungens* Engelm / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Перспективи розвитку лісового та садово-паркового господарства: наукова конференція присвячена 75-річчю від дня народження проф. Мороза П.І, 27-28 квітня 2010 р.: тези доп. – Умань, 2010. – С. 110-111.

15. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Інтенсивність процесів пероксидації в листках деревних рослин за комплексного забруднення пиловими викидами з підвищеним вмістом важких металів / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів: XI конференція молодих вчених, 22-24 червня, 2010 р.: матер. – Київ, 2010. – С. 144-145.

16. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Динаміка акумуляції важких металів в листках деревних рослин в умовах забруднення промисловими викидами / О.М. Піскова (О.М. Зубровська), В.М. Гришко // Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах і дендропарках: міжнародна наукова конференція присвячена 75-річчю заснування Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України, 15-17 вересня 2010 р.: матер. – Київ: Фітосоціоцентр, 2010. – С. 533-536.

17. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Темпи акумуляції важких металів та інтенсивність процесів пероксидації в асиміляційних органах деревних рослин в умовах промислового забруднення / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) //

Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку: VI міжнародна наукова конференція, 4-7 жовтня 2010 р.: матер. – Донецьк, 2010. – С. 363-365.

18. Писковая О.Н. (Зубровская О.Н.) Особенности аккумуляции тяжелых металлов и продуктов ПОЛ в листьях древесных растений при стрессовом воздействии / О.Н. Писковая (О.Н. Зубровская), В.Н. Гришко // Растение и стресс (Plant under Environmental Stress): Всероссийский симпозиум, 9-12 ноября 2010 г.: тез. докл. – Москва, 2010. – С. 283-284.

19. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Визначення інтенсивності процесу пероксидного окиснення ліпідів у деревних рослин за дії сполук важких металів / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // XIII з'їзд Українського ботанічного товариства, 19-23 вересня 2011 р.: матер. – Львів, 2011. – С. 452.

20. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Вплив забруднення важкими металами на деякі фізіолого-біохімічні процеси в листках деревних рослин / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Регуляція росту і розвитку рослин: фізіолого-біохімічні та генетичні аспекти: 2-га міжнародна конференція, 11-13 жовтня 2011 р.: матер. – Харків, 2011. – С. 113-114.

21. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Зміни поверхневих ліпідів кутикули листків деревних рослин в промислових умовах / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів: XII конференція молодих вчених, 15-16 листопада, 2012 р.: матер. – К.: ІФРГ НАНУ, 2012. – С. 122-123.

22. Писковая О.Н. (Зубровская О.Н.) Воздействие промышленного загрязнения на изменение липидных компонентов кутикулы листьев *Populus deltoides* Marsh. и *Tilia cordata* Mill. / О.Н. Писковая (О.Н. Зубровская), В.Н. Гришко // Инновационные направления современной физиологии растений: Всероссийская научная конференция с международным участием, 2-6 июня 2013 г.: тез. докл. – М. – 2013 г. – С. 318.

23. Зубровська О.М. Оцінка впливу промислових викидів з вмістом важких металів на асиміляційні органи деревних рослин / О.М. Зубровська // Регуляція росту і розвитку рослин: фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти:

III Міжнародна наукова конференція, 11-12 листопада, 2014 р.: тези доп. – Х.: ХНУ ім. В.Н. Каразіна, 2014. – С. 112-113.

24. Зубровська О.М. Акумуляція важких металів у листках деревних рослин при аерогенному забрудненні екотопів / О.М. Зубровська // Сучасні технології розробки рудних родовищ. Еколого-економічні наслідки діяльності підприємств ГМК: III Міжнародна науково-технічна конференція, 19 червня 2015 р.: збір. наук. праць. – Кривий Ріг: Вид. Р.А. Козлов, 2015. – С. 219-220.

25. Зубровська О.М. Особливості ліпідного обміну в асиміляційних органах деревних рослин при забрудненні довкілля важкими металами / О.М. Зубровська, В.М. Гришко // Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах та дендропарках: Міжнародна наукова конференція присвячена 80-річчю від дня заснування Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка, 15-17 вересня 2015 р.: матер. – К.: Фітосоціоцентр, 2015. – С. 87-88.

26. Зубровська О.М. Біоіндикація рівня забруднення довкілля за акумуляцією важких металів деякими деревними рослинами / О.М. Зубровська // Відновлення біотичного потенціалу агроecosystem: друга Міжнародна науково-практична конференція, 9 жовтня, 2015 р.: матер. – Дніпропетровськ, 2015. – С. 113-116.

27. Зубровская О.Н. Кутикулярные липиды и процессы перекисного окисления липидов в листьях древесных растений в условиях загрязнения тяжелыми металлами / О.Н. Зубровская, В.Н. Гришко, В.П. Грахов // Фундаментальные и прикладные проблемы современной экспериментальной биологии растений: научная конференция для молодых ученых, 23-27 ноября 2015 г.: матер. – Москва: ИФР РАН, 2015. – С. 775-780.

28. Зубровська О.М. Оцінка стійкості деревних рослин за дії комплексного забруднення важкими металами / О.М. Зубровська // Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів: XIII конференція молодих вчених, 19-20 травня 2016 р.: матер. – К., 2016. – С. 21-23.

ЗМІСТ

	Стор.
ВСТУП.....	15
РОЗДІЛ 1. ВПЛИВ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ НА ФІЗІОЛОГІЧНІ ПРОЦЕСИ В АСИМІЛЯЦІЙНИХ ОРГАНАХ РОСЛИН ТА ЇХ АДАПТАЦІЙНІ РЕАКЦІЇ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ).....	25
1.1. Шляхи надходження і фізіологічні механізми поглинання і транспорту важких металів та доступність мікроелементів для рослинних організмів.....	25
1.2. Особливості акумуляції нікелю, цинку, свинцю і кадмію, їх фітотоксичність та фізіологічна роль в рослинах при поліелементному забрудненні довкілля.....	33
1.3. Активація процесів пероксидного окиснення ліпідів як неспецифічна фізіолого-біохімічна реакція рослинного організму на дію стресових чинників.....	41
1.4. Функції рослинних ліпідів як компонентів системи регуляції гомеостазу та фізіологічної стійкості рослин.....	44
1.5. Оцінка структури поверхневих ліпідів кутикули листків в умовах промислового забруднення.....	51
1.6. Роль ліпаз в ліпідному обміні рослин за стресових умов.....	56
Список використаних джерел.....	59
РОЗДІЛ 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	90
2.1. Характеристика району досліджень та моніторингових ділянок	90
2.2. Матеріали досліджень.....	96
2.3. Методи досліджень.....	97
Список використаних джерел.....	102
РОЗДІЛ 3. ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ АКУМУЛЯЦІЇ ДЕЯКИХ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ ЛИСТКАМИ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН ЗА РІЗНОГО РІВНЯ ЗАБРУДНЕННЯ.....	105

Список використаних джерел.....	122
РОЗДІЛ 4. ОЦІНКА ВПЛИВУ ПРОМИСЛОВИХ ПОЛЮТАНТІВ НА ПЕРЕБІГ ВІЛЬНОРАДИКАЛЬНИХ ПРОЦЕСІВ У ДЕРЕВНИХ РОСЛИН.....	124
4.1. Характер початкових етапів стресового відгуку рослин за дії аерогенних викидів з вмістом важких металів.....	125
4.2. Інтенсивність пероксидного окиснення ліпідів у клітинах рослин за дії важких металів.....	131
Список використаних джерел.....	142
РОЗДІЛ 5. ОЦІНКА ВПЛИВУ ПОЛЮТАНТІВ ПРОМИСЛОВИХ ПІДПРИЄМСТВ НА СКЛАД ПОВЕРХНЕВОГО ШАРУ КУТИКУЛИ ЛИСТКІВ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН.....	146
5.1. Зміни вмісту основних ліпідних компонентів у складі кутикули листків за умов оксидативного стресу індукованого важкими металами.....	147
5.2. Активність ліпаз в асиміляційних органах деревних рослин за різного рівня забруднення.....	154
5.3. Аналіз полярних складових поверхневого шару кутикули листків деревних рослин за впливу промислових викидів з вмістом важких металів.....	160
Список використаних джерел.....	180
РОЗДІЛ 6. ОЦІНКА СТІЙКОСТІ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН ЗА ДІЇ КОМПЛЕКСНОГО ЗАБРУДНЕННЯ ВАЖКИМИ МЕТАЛАМИ	186
Список використаних джерел.....	205
ВИСНОВКИ.....	208
ДОДАТКИ.....	210
Додаток А.....	210
Додаток Б.....	211
Додаток В.....	212
Додаток Г.....	213
Додаток Д.....	214

ВСТУП

Актуальність теми. В умовах техногенного забруднення довкілля крупних промислових регіонів міська рослинність акумулює фітотоксичні елементи, насамперед важкі метали, в надлишкових концентраціях [1]. Внаслідок такого стресового впливу відбуваються пригнічення фізіолого-біохімічних процесів та пошкодження анатомо-морфологічної будови органів рослин, що може призводити до зниження їх фізіологічної стійкості та декоративних якостей [2, 3, 4].

З'ясування особливостей фізіології рослин в умовах забруднення довкілля важкими металами, з огляду на темпи розвитку гірничорудної, металургійної, хімічної промисловості та теплової енергетики, лишаються актуальними і є підґрунтям для створення теоретичної бази раціонального використання і захисту рослинного світу. За даними останніх досліджень встановлено, що у ґрунтах центральної частини м. Кривий Ріг вміст плумбуму вище фонового рівня по Дніпропетровщині до 40 разів, хрому – у 6-8 разів; цинку – до 15 разів; нікелю – до 8 разів [1, 5, 6]. Зазначене обумовлюється перевищенням техногенного навантаження в межах міста, порівняно з середнім для Дніпропетровської області, у 38 разів [5, 7, 8]. Окрім найбільших в Україні металургійних і гірничо-видобувних підприємств значний внесок у забруднення територій привносить і ПАТ «Криворізький суриковий завод», пріоритетні викиди якого містять сполуки цинку, хрому, плумбуму, кадмію та нікелю, що відносяться до I та II класів небезпеки [9, 10].

Особливість фізіологічного поглинання важких металів рослинами вивчалась у різні роки і роботи стосувалися, зокрема, дослідження специфіки транслокації мікроелементів у системі «ґрунт-рослина» в зоні дії металургійних підприємств та гірничо-збагачувальних фабрик [11, 12, 13]. В останні десятиліття з'ясування фітотоксичної дії промислових викидів з вмістом важких металів на рослинність обмежувалось переважно експериментами з сільськогосподарськими культурами [14, 15, 16], газонними травами [17] та

квітничково-декоративними рослинами [13, 18] і в зовсім незначній мірі деякими деревними та деревно-чагарниковими видами [19, 20]. Саме тому вивчення характеру накопичення та перерозподілу токсичних для живих організмів елементів у деревних рослинах є актуальним як у теоретичному, так і практичному значенні.

Головним завданням фізіології рослин на сьогодні, як підкреслює Моргун В.В. [3], є вивчення молекулярних і фізіолого-біохімічних процесів у рослині та з'ясування принципів їх інтеграції в організмі. Важливою складовою вирішення окреслених вище завдань є з'ясування механізмів, що обумовлюють як надходження мікроелементів та подальший їх транспорт у рослинах, так і фізіологічну стійкість останніх за стресового стану. Насамперед, детальнішого вивчення потребує питання акумуляції рослинами важких металів за їх комбінованої дії, що має місце в промисловому середовищі, в ході якої можуть проявлятися як антагонізм, так і синергізм [1, 21, 22]. Питання впливу комбінованої дії важких металів на деревні рослини, а також особливості видоспецифічної акумуляції мікроелементів в зоні дії промислових підприємств і на теперішній час досліджені не в повному обсязі, хоча є досить актуальними у практичному сенсі як для розробки асортименту стійких видів для озеленення міських територій, так і використанні їх в якості біоіндикаторних тестів.

Оцінюючи стійкість рослин до техногенного забруднення зауважимо, що для них характерні як специфічні, так і неспецифічні фізіологічні реакції адаптації [23, 24], що реалізуються зокрема через процеси пероксидного окиснення ліпідів. Оксидний стрес, як комплекс фізіолого-біохімічних реакцій рослин на дію стресового чинника, а саме важких металів, представляє собою універсальну відповідь на перебування організму у стресовому стані і може об'єктивно характеризувати його фізіологічну адаптацію [25, 26]. З'ясування механізмів перебігу вільнорадикальних процесів важливе для прогнозування характеру дії різноманітних абіотичних і біотичних стресорів на рослину і оцінки ефективності запропонованих заходів послаблення їх негативного впливу [27, 28].

На сьогодні в достатній мірі висвітлені особливості активації та розвитку процесів ПОЛ під впливом ультрафіолетових променів [29], гіпер- та гіпотермії [30, 31], посухи та перезволоження [32, 33], важких металів, таких як купрум [34, 35], кадмій [36, 37], плумбум [36], хром [38] і цинк [16], кліностакування [39], забруднення повітря HF [14], а також патогенів [40]. Проте, дані щодо сумісної дії цинку, нікелю, плумбуму та кадмію на формування адаптивних реакцій деревних рослин майже відсутні. Саме тому з'ясування специфіки перебігу процесів пероксидного окиснення ліпідів та динаміки накопичення/деградації їх субстратів має важливе значення для оцінки негативного впливу забруднення довкілля важкими металами на деревні рослини на клітинному рівні їх організації.

В системі комплексної оцінки фізіологічного стану вищих рослин в стресових умовах останнім часом особливу увагу приділяють механізмам їх адаптації до дії чинників довкілля, а саме первинним реакціям рослинних клітин за участю ліпідних компонентів. Адже деградацію ліпідів відносять до однієї з багатьох неспецифічних фізіологічних реакцій на вплив екзогенних факторів, оскільки кількісний та якісний склад ліпідів і жирних кислот обумовлює специфіку розвитку найважливіших фізіологічних процесів у рослин [41, 42].

Ліпідні сполуки характеризуються високою функціональною активністю, задіяні в процесах первинного та вторинного метаболізму, підвищують стійкість рослин і забезпечують їх фізіологічну адаптацію [43, 44, 45]. Вони також розглядаються як можливі компоненти сигнальних систем, які є однією з ланок загальної регуляції та інтеграції процесів у рослинному організмі [46, 47, 48]. В той час, як дія стресорів, серед яких і важкі метали, на ліпідний обмін добре вивчена у тварин та бактерій [49, 50], інформація про сумісний вплив іонів важких металів на ліпіди рослин (особливо на поверхневі ліпіди кутикули листків) обмежена і потребує детального дослідження.

В літературних джерелах є відомості про порушення ліпідного обміну, викликаного високими і низькими температурами [51], надлишком світла,

ультрафіолетовою радіацією [52], засоленням [53], патогенами [54]. Деградацію рослинних ліпідів також вивчали за поодинокі та сумісної дії деяких важких металів [36, 55]. Проте, сучасні дослідження як українських, так і закордонних вчених зосереджуються в основному на мембранних ліпідах [53, 56] та ліпідах насіння і плодів рослин [57, 58]. Слід відмітити малочисельність робіт, присвячених вивченню поверхневого шару кутикули листків, як показника адаптивності з фізіологічної точки зору. Вважаємо важливим дослідити зміни складу кутикулярних ліпідів рослин як фізіологічного і механічного бар'єру для токсикантів. Добре розвинутий шар поверхневих ліпідів кутикули здатен не пропускати навіть ліпофільні молекули органічних речовин, адсорбуючи їх на своїй поверхні [58, 59, 60].

У вітчизняних наукових виданнях сьогодні широко представлені роботи зі з'ясування зміни кількісного та якісного складу поверхневих ліпідів кутикули і, як наслідок, фізіологічних адаптаційних перебудов у листках водних [61], квітничково-декоративних [62, 63] та хвойних рослин [64], тоді як у листках деревних рослин, особливо листяних, ці сполуки майже не вивчалися. У дослідженнях Штеменко Н.І. [58], Глибокої В.М. [65], Шепеленко В.М. [59], Осінної І.О. [66], Хромих Н.О. [67] також була показана дія засолення і гербіцидів на склад поверхневих ліпідів кутикули листків сільськогосподарських, водних і хвойних рослин, а також бур'янів. Проте, роботи по встановленню адаптаційних змін поверхневого шару кутикули листків деревних рослин за впливу металовмісних забруднювачів на сьогодні малочисельні і стосуються здебільшого дії викидів автотранспорту [68, 69].

Іноземні ж фахівці переважно займаються питанням з'ясування змін епікутикулярних ліпідів у листках квітничково-декоративних і сільськогосподарських рослин при фізіологічній адаптації до пошкодження шкідниками, мікроскопічними грибами [70], за дії гербіцидів [71], важких металів [72] та інших факторів зовнішнього середовища [73, 74]. Зовсім небагато робіт присвячених вивченню ультраструктури та хімічного складу основних ліпідних компонентів кутикулярного шару листків за дії

аеротехногенного забруднення [75, 76, 77] та надлишкових концентрацій SO_2 [78, 79] у хвойних та листяних деревних рослин. Серед вчених, які займалися оцінкою стану поверхневого шару кутикули листків деревних рослин за дії промислового забруднення з вмістом важких металів слід відмітити роботи Ветчиннікової Л.В. [80], Кузнецової Т.Ю. [81] та Вернигори Є.Г. [82].

Крім власне ліпідів у фізіологічній адаптації рослин до змінених умов довкілля активну участь приймають і речовини вторинного метаболізму рослин, а саме терпени та феноли. Терпени є попередниками багатьох важливих біологічних молекул і приймають участь у формуванні листової поверхні [79, 83]. На сьогодні дослідження науковців в основному зосереджені на вивченні захисної функції терпенів поверхневого шару кутикули при взаємодії рослин з комахами-шкідниками [84], мікроскопічними грибами [85, 86], а також їх ролі у підвищенні термотолерантності рослин [87, 88]. Різноманітні групи фенольних сполук у деревних рослин, як встановлено багатьма дослідниками, відіграють важливу роль у фізіологічній адаптації до біотичних [89] та абіотичних [90, 91, 92] факторів довкілля, а протекторна роль таких фенольних сполук, як флавоноїди, дає підставу розглядати їх в якості універсальних фізіологічних адаптогенів [93, 94, 95]. Проте, питання участі певних класів терпенів та фенольних сполук у пристосувальних реакціях листків деревних рослин до дії важких металів ще не достатньо вивчені.

Вивчення фізіологічних особливостей процесів пероксидного окиснення ліпідів і відповідних специфічних змін ліпідного обміну, зокрема, складу поверхневих ліпідів та вторинних метаболітів кутикули листків деревних рослин внаслідок забруднення довкілля нікелем, плумбумом, кадмієм та цинком на даний час в Україні ще не проводилися, хоча за кордоном вже існують деякі розробки в цьому аспекті [73, 96]. Значну актуальність представляє отримання інформації про фізіолого-біохімічні зміни в структурі поверхневого шару кутикули листків, які вважають адаптивними маркерними ознаками функціонування рослин у змінених умовах довкілля [82].

Зрозуміло, що за дії поллютантів змінюється і функціонування ферментів ліпідного обміну [97, 98]. Так, іони цинку та кадмію призводять до збільшення

активності фосфоліпази А [27, 79, 99] і фосфоліпази D [100]. Зміни ліпазної активності за дії важких металів останнім часом вивчаються переважно на квітничково-декоративних та сільськогосподарських рослинах [36, 56, 100], а в листках деревних рослин практично не з'ясовані. Саме тому дослідження кількісних та якісних змін компонентів поверхневого шару кутикули листків деревних видів, а також рівня ліпаз за промислового забруднення важкими металами дозволять з'ясувати глибину стресового впливу сумісної дії важких металів на асиміляційні органи деревних рослин.

Виходячи з вищенаведеного зауважимо, що оцінка стресового стану деревних рослин за комплексної дії важких металів та встановлення видоспецифічних змін основних компонентів поверхневих ліпідів кутикули листків протягом морфогенезу в Україні до сьогодні практично не опрацьовувались, проте є актуальними питаннями фізіологічної адаптації і потребують детального вивчення. Адже деревні рослини, що тривалий час можуть зростати за дії стресору на обмеженій території, виконують не тільки функцію біологічних фільтрів, а й відіграють естетичну роль у культурфітоценозах індустріальних центрів України.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Роботу виконано у відділі фізіології рослин і біології ґрунтів Криворізького ботанічного саду НАН України впродовж навчання в аспірантурі у 2007-2010 рр. і подальшій роботі у відділі в межах планових досліджень за темами: «Зниження біодоступності токсичних сполук в ґрунтах шляхом використання рослин з високим фітостабілізаційним потенціалом» (№ ДР 0107U003903) (2007-2009 рр.) і «Транслокація важких металів і фтору в системі «ґрунт – рослина» та підвищення стійкості рослин за дії абіотичних факторів» (№ ДР 0110U004493) (2010-2014 рр.) Цільових програм НАН України, а також фундаментальних НДР «Роль антиоксидантних ферментних систем у формуванні адаптаційного синдрому рослин за сумісної дії ксенобіотиків та біологічні процеси трансформації сполук азоту в техногенних едафотобах» (№ ДР 0111U005106) (2011-2015 рр.) і «Фізіолого-біохімічні і цитогенетичні особливості адаптації рослин до стресової дії важких металів та процеси

біологічної мобілізації сполук карбону і нітрогену в технозомах» (№ ДР 0116U003465) (2016-2020 рр.) та грантом Президента України для обдарованої молоді «Вдосконалення ефективності зелених насаджень як біологічних фільтрів при забрудненні довкілля важкими металами задля мінімізації екологічних ризиків для населення» (Розпорядження Президента України № 72/2012-рп).

Мета і завдання дослідження. Мета роботи – встановлення видоспецифічності акумуляції важких металів, перебігу процесів пероксидного окиснення ліпідів та адаптаційних реакцій на рівні ліпідних компонентів і вторинних метаболітів кутикули листків деревних рослин.

Для досягнення мети були поставлені наступні завдання:

- вивчити динаміку акумуляції нікелю, плумбуму, кадмію та цинку асиміляційними органами деревних рослин за дії стаціонарних джерел забруднення;
- визначити інтенсивність перебігу процесів пероксидного окиснення ліпідів як неспецифічних реакцій фізіологічної адаптації рослин до стресової дії важких металів на різних стадіях морфогенезу листків;
- встановити особливість функціонування ліпаз в асиміляційних органах деревних рослин за різного рівня забруднення;
- з'ясувати зміни певних складових поверхневого шару кутикули листків різних за стійкістю рослин та особливості їх адаптації за дії важких металів;
- оцінити ступінь стійкості деревних рослин до промислового забруднення та запропонувати асортимент видів для озеленення територій промислових підприємств.

Об'єкт дослідження: процеси фізіологічної адаптації деревних рослин до стресового впливу забруднення довкілля сполуками цинку, плумбуму, кадмію та нікелю.

Предмет дослідження: фізіолого-біохімічні особливості пероксидного окиснення ліпідів та функціональні (приспосувальні) перебудови (трансформації) поверхневого шару кутикули листків за участю різноманітних

ліпідних компонентів та вторинних метаболітів у деревних рослин за певного рівня акумуляції важких металів.

Методи дослідження: фізіолого-біохімічні (атомно-абсорбційного аналізу, спектрофотометричні, методи тонкошарової і обернено-фазової високоефективної рідинної хроматографії), морфометричні методи оцінки стану насаджень, статистичного аналізу та математичної обробки даних.

Наукова новизна отриманих результатів. Вперше встановлена видоспецифічність акумуляції цинку, кадмію, плюмбуму та нікелю в листках деревних рослин на різних стадіях їх морфогенезу. Визначено сумісний вплив промислових викидів на вміст поверхневих ліпідів кутикули листків. Вперше за впливу надлишку іонів важких металів показано трансформаційні зміни різноманітних функціональних груп речовин кутикулярного шару листків, що характеризуються новоутворенням/деградацією певних класів сполук та зміною їх кількісного і якісного складу, а також інтенсивність ферментативних реакцій внаслідок активації/інактивації ліпаз. Вперше показана роль різних класів терпеноїдів, серед яких перегруповані евдесманові й кадинанові сесквітерпеноїди та фітанові дитерпеноїди – так звані «захисні фактори», у формуванні фізіологічної адаптації листків деревних рослин за дії металовмісних промислових викидів. Вперше у складі поверхневого шару кутикули листків *T. cordata* виявлено присутність фітанових дитерпеноїдів, а у листках *S. aucuparia* ідентифіковані сорбінова та парасорбінова кислоти, які раніше знаходили в плодах. У листках *A. negundo*, *T. cordata* і *A. hippocastanum* виявлено значну кількість стеролів, стигмастанових та ергостанових стероїдів, які разом з терпеноїдами регулюють агрегатний стан поверхневого шару кутикули та його проникність. Отримані дані розширюють уявлення про адаптивні можливості деревних рослин в промислових умовах та вказують на видоспецифічність проявів фізіологічної стійкості, обумовленої якісними і кількісними змінами компонентів поверхневого шару кутикули листків за стресових умов.

Практичне значення отриманих результатів. Виявлені фізіолого-біохімічні зміни компонентів поверхневого шару кутикули листків можуть

використовуватись для оцінки фізіологічного стану деревних рослин в умовах забруднення середовища важкими металами. На підставі визначення акумуляційної здатності та рівня ураження асиміляційних органів, гілок і стовбуру було розроблено і впроваджено асортимент рослин для озеленення зон сильного рівня забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод».

Результати досліджень впроваджено на ПАТ «Криворізький суриковий завод» (м. Кривий Ріг), а також використовуються на кафедрі ботаніки та екології Криворізького педагогічного інституту КНУ при викладанні окремих лекцій курсу «Фізіологія рослин» та спецкурсів: «Фізіологія та захист рослин», «Рослинність техногенних екотопів» і «Промислова екологія»; на кафедрі садово-паркового господарства та генетики рослин Запорізького національного університету при викладанні окремих лекцій курсу «Фізіологія та біохімія рослин», «Фізіологія рослин», «Біоекологія» і «Анатомія та морфологія рослин»; на кафедрі фізіології та інтродукції рослин Дніпропетровського національного університету ім. Олеся Гончара при викладанні окремих лекцій курсу «Фізіологія та біохімія рослин».

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійною роботою автора. Розробку програми досліджень, планування головних напрямків роботи виконано за наукового керівництва к.б.н., ст.н.с. В.М. Гришка. Здобувач особисто опрацював численну літературу; самостійно оволодів методиками досліджень; планував та проводив експериментальну роботу; у співавторстві з к.б.н. Гришко В.М. та к.б.н. Граховим В.П. підготував наукові матеріали до друку. Дослідження з використанням вискоефективної рідинної хроматографії проводились у Центрі колективного користування Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України за участю к.б.н. Грахова В.П. Експериментальні дані, висновки та узагальнення, викладені у дисертації, отримані здобувачем самостійно.

Апробація результатів дисертації. Основні наукові результати оприлюднені та обговорені на засіданнях Вченої ради Криворізького ботанічного саду НАН України (2007-2017 рр.) та були представлені автором на міжнародних та всеукраїнських конференціях: «Відновлення порушених

природних екосистем» (Донецьк, 2008), «Біологія: від молекули до біосфери» (Харків, 2008), «Проблеми збереження біорізноманіття в природних та техногенно порушених екосистемах» (Кривий Ріг, 2008), «Молодь і поступ в біології» (Львів, 2009), «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Кременець, 2009), «Перспективи розвитку лісового та садово-паркового господарства» (Умань, 2010), «Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів» (Київ, 2010), «Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах і дендропарках» (Київ, 2010), «Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку» (Донецьк, 2010), «Растение и стресс» (Москва, 2010), «Регуляція росту і розвитку рослин: фізіолого-біохімічні та генетичні аспекти» (Харків, 2011), «Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів» (Київ, 2012), «Инновационные направления современной физиологии растений» (Москва, 2013), «Регуляція росту і розвитку рослин: фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти» (Харків, 2014), «Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах та дендропарках» (Київ, 2015), «Фундаментальные и прикладные проблемы современной экспериментальной биологии растений» (Москва, 2015), «Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів» (Київ, 2016), а також на IV з'їзді Українського товариства фізіологів рослин (Київ, 2009) та XIII з'їзді Українського ботанічного товариства (Львів, 2011).

Публікації. Основний зміст роботи відображено у 28 наукових публікаціях, з них – одна монографія і 8 статей, у тому числі 1 зарубіжна, 4 у фахових виданнях, 2 статті у журналах, що в ходять до наукометричних баз та 19 тез доповідей у матеріалах наукових конференцій і з'їздів.

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота викладена на 219 сторінках друкованого тексту і складається із вступу, 6 розділів, висновків, списку використаних джерел, що включає 432 найменування, серед яких 179 іноземних джерел (латиницею). Робота містить 19 таблиць, 21 рисунок та 5 додатків.

РОЗДІЛ 1

ВПЛИВ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ НА ФІЗІОЛОГІЧНІ ПРОЦЕСИ В АСМІЛЯЦІЙНИХ ОРГАНАХ РОСЛИН ТА ЇХ АДАПТАЦІЙНІ РЕАКЦІЇ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)

1.1. Шляхи надходження і фізіологічні механізми поглинання і транспорту важких металів та доступність мікроелементів для рослинних організмів

Останнім часом проблема забруднення довкілля у промислових регіонах України займає особливе місце через надзвичайно високі масштаби та швидкість техногенних процесів, зношеність основних фондів промислових об'єктів, а також ріст кількості автотранспорту. Загальне забруднення середовища в результаті антропогенного впливу зробило питання адаптації та стійкості рослин одними з головних у фізіології рослин. Техногенне навантаження в зоні дії промислових підприємств обумовлюється здебільшого за рахунок пилових та газових викидів. Важкі метали, які містяться в пилових викидах, а саме плюмбум, кадмій, арсен, гідраргіум, хром, нікель, цинк та ін. мікроелементи, вважаються найбільш токсичними серед хімічних елементів [10, 101, 102]. Потрапляючи в оточуюче середовище вони залучаються до природних біогеохімічних циклів: з атмосфери осідають на ґрунт, де їх міграційні процеси уповільнюються, а концентрація суттєво зростає. На таких ґрунтах зростають нормальні за виглядом рослини, проте вони небезпечні для людей та тварин [103, 104].

За даними Гармаш Н.Ю. [105], більшість сполук важких металів від різних джерел забруднення потрапляє у ґрунт переважно в розчинних формах і відразу включається в біологічний кругообіг, або ж адсорбується на поверхні мінералів та гумусу, що знижує їх біодоступність. Іншим способом ізолювання важких металів є преципітація. Реальна біодоступність деяких сполук важких

металів суттєво лімітована внаслідок їх низької розчинності у воді та зв'язування з мінералами ґрунту. Вважається, що підкислення ризосфери разом з виділенням карбоксилатів збільшує акумуляцію металів коренями [106]. Проте, зв'язування іонів з органічними кислотами, полісахаридами та іншими речовинами кореневих виділень обмежує їх надходження до кореня і є важливим компонентом бар'єрної функції кореневої системи [107].

Нікель, являючись розсіяним елементом, широко розповсюджений в біосфері. У ґрунтах він присутній в основному у складі сульфідів та арсенідів, часто асоціюється з карбонатами, фосфатами та силікатами, а також може заміщувати ферум у залізомагнієвих сполуках [108]. Найхарактернішими його іонними формами у ґрунті є Ni^{2+} , $NiOH^+$, $HNiO_2^-$ та $Ni(OH)_3^-$. Нікель легко вивітрюється з гірських порід, а його двовалентна форма надзвичайно стабільна у водних розчинах і може мігрувати на великі відстані. Органічні речовини добре акумулюють даний елемент [10].

Серед джерел забруднення біосфери нікелем важливу роль відіграють викиди промислових підприємств. В результаті атмосферного поширення він суттєво нагромаджується у верхніх горизонтах ґрунту, де присутній головним чином в органічно-зв'язаних формах або у формі легкорозчинних хелатів. Підвищення концентрації нікелю в результаті біогеохімічних та техногенних процесів робить його потенційно небезпечним [109].

До відносно рухливих елементів у ґрунтах також відносять цинк, який досить розповсюджений в техніці та побуті, тому надходження його в ґрунт доволі значне. Антропогенні джерела цинку – підприємства кольорової металургії, агротехнічна діяльність та підприємства побутового призначення [4]. В останні десятиліття встановлено, що атмосферне надходження металу у довкілля, а особливо в поверхневі шари ґрунтів різних екосистем, перевищує його винесення [10, 110]. При поліелементному забрудненні цинк, взаємодіючи з кадмієм, виступає антагоністом [111]. Крім того, іони Pb^{2+} можуть витіснити іони Zn^{2+} , зв'язаного з SH-групами [112, 113]. Розчинні форми цинку доступні для рослин, а швидкість його поглинання значно варіює в залежності від виду

рослин та умов середовища зростання і контролюється метаболізмом рослин. Проте, він може споживатися і не метаболічним шляхом [114, 115, 116].

Серед більшості важких металів найменш рухомий елемент – плумбум. Ґрунти мають високу поглинальну здатність щодо його катіонів, тому забруднення ґрунтів плумбумом, головним чином, незворотне. Здебільшого цей метал асоціюється з глинистими мінералами, оксидами марганцю, гідроксидами феруму та алюмінію, а також з органічними речовинами, котрі відіграють головну роль у фіксації плумбуму переважно у верхніх горизонтах ґрунту [117]. Забруднення поверхневого шару ґрунту металом відбувається внаслідок коксохімічного та металургійного виробництва, переробки кольорових металів, спалювання вугілля, від згоряння палива [10, 110]. Рослини здатні поглинати плумбум із двох джерел – ґрунту і повітря [4, 113].

В антропогенно трансформованому середовищі вміст кадмію у поверхневому шарі ґрунтів збільшується в основному поблизу свинцево-цинкових копалин та підприємств кольорової металургії [118]. Фонові рівні його у ґрунтах не перевищують 0,5 мг/кг [119, 120], а у рослин становлять $10^{-4}\%$ (на суху речовину) [108, 121]. Слід відмітити високу міграційну здатність даного елемента, про що свідчить його рівномірне розподілення по ґрунтовому профілю. Проведене Тютюнником Ю.Г. і Горлицьким Б.О. [8] обстеження ґрунтів 39 міст України показало, що у Кривому Розі спостерігається найскладніший за будовою ореол розсіювання кадмію.

Поряд з ґрунтами одними з перших стресового впливу зазнають рослини, які ростуть не тільки безпосередньо в зоні дії промислових емісій [106, 122]. Накопичення токсичних речовин призводить до істотних порушень фізіологічних процесів у клітинах рослин і прискорює процеси деградації фітоценозів у регіональних масштабах [2, 123, 124]. Зазначене спонукає залучати до озеленення міських територій і санітарно-захисних зон промислових виробництв рослини з високою акумуляційною здатністю, стійкістю та адаптаційним потенціалом.

В рослини важкі метали можуть потрапляти через кореневу систему або

через асиміляційні органи. Поглинання важких металів кореневою системою з ґрунту, як і інших мінеральних речовин, відбувається вибірково і залежить від їх функції в організмі, від кислотності, вологості та гранулометричного складу ґрунту, від вмісту в ньому органічних речовин, вапна, а також інших макро- і мікроелементів [4, 113].

Не менш важливе значення для нормального функціонування рослинного організму в промислових умовах, поряд з дефіцитом чи токсичністю певних хімічних елементів, відіграє і їх взаємодія між собою. Характер взаємного впливу обумовлений обома компонентами системи «ґрунт-рослина». При транслокації іонів мікроелементів із поліелементно забрудненого ґрунту у рослини їх взаємодія може бути як антагоністичною, так і синергічною. Антагонізм та синергізм найчастіше проявляються у конкуренції іонів важких металів під час поглинання коренями рослини. Наприклад, надходження плумбуму в *Avena sativa* L., як було виявлено Гладковим Е.А. [2], пов'язане з вмістом Ni^{2+} у рослинах та ґрунті. При цьому, вважається, що Ni^{2+} не збільшує рухомість плумбуму, а сприяє його надходженню у корені. Натомість Єрофєєва О.А. [125] встановила, що збільшення кількості плумбуму у листках *Betula pendula* супроводжувалося зменшенням у 4 рази вмісту мангану, оскільки перший здатний пригнічувати акумуляцію другого рослинами із ґрунту і подальшу його транслокацію у надземну частину. За дії цинку, навіть у відносно невисоких концентраціях, зменшується кількість мангану і купрум у вегетативних органах *Arabidopsis thaliana* [113, 126]. Макро- і деякі мікроелементи, в свою чергу, також можуть знижувати концентрацію важких металів в рослині. Так, збільшення кількості калію і фосфору є причиною зменшення поглинання кадмію [107], адже, на думку Колеснікова С.І. [127], кальцій, фосфор, манган, калій і сульфур є головними антагоністичними елементами по відношенню до важких металів.

Першочергово важкі метали надходять до ризодерми, де можуть зв'язуватися або пересуватися далі по тканинам кореня. Так, Кошкіним Е.І. [107] та Скопецькою О.В. [117] встановлено, що при поглинанні кадмію і

плюмбуму коренями переважна їх частина локалізується у ризодермі та корі. Багатошарова кора «зв'язує» їх частину в клітинних стінках, виконуючи таким чином бар'єрну роль [128]. При подальшій транслокації токсикантів від ризодерми до ендодерми їх пересування апопластом гальмується, насамперед, поясками Каспарі [129]. До того ж захист клітин перициклу обумовлений особливостями структури і складу стінок клітин центрального циліндру, завдяки яким іони металів практично не пересуваються апопластом через клітини стели [107, 128]. Проте, певна кількість іонів важких металів все ж проникає до перициклу і далі потрапляє до інших органів рослин.

Всі елементи, в тому числі і важкі метали, перед тим як включитися в обмін речовин у клітині проходять наступні етапи: долають пектоцелюлозну мембрану клітинної стінки, де можуть зв'язуватись полігалактуроновими кислотами, потім плазматичну мембрану і потрапляють у цитоплазму. Іони важких металів надходять до рослинних клітин шляхом пасивного (проста дифузія через пори по градієнту концентрації, проходження через пори з потоком розчинника, ліпоїдна дифузія) та активного (дифузія з участю переносників, обмінна адсорбція, активний метаболічний перенос елементів і піноцитоз) транспорту [9, 113].

Активному надходженню важких металів у клітину сприяють також різноманітні транспортери. Широко розповсюджені АТФ-ази Р-типу, які «перекачують» токсичні елементи крізь клітинні мембрани, і потенційно можуть взаємодіяти з металошаперонами [130]. Механізм їх дії полягає в утворенні фосфорильованого інтермедіата в реакційному циклі [131]. АВС-транспортери – АТФ-залежні насоси, що транспортують широкий ряд субстратів, в тому числі й іони металів. Наприклад, вони переносять іони кадмію у вакуолу у формі хелатів [113, 132]. CDF-транспортери – білки-прискорювачі дифузії катіонів – виконують функцію переносників переважно іонів цинку, кадмію і кобальту [132, 133]. ZIP-транспортери приймають участь у транспорті феруму, мангану, цинку, кадмію. NRAMPs-транспортери переносять крізь мембрану цинк, манган і кадмій, а COPT-транспортери –

купрум [107, 128].

Потрапляючи у клітину іони важких металів частково залучаються до метаболічних процесів і знаходяться як у цитоплазмі, так і в клітинних органелах. Невелика їх кількість надходить у ядро, хлоропласти та мітохондрії, токсично на них не впливаючи [107, 134]. Hall J.L. [133] показав, що присутність нікелю у структурах апарату Гольджі та ендоплазматичного ретикулуму пов'язана із секрецією іонів металів і подальшим їх виділенням на поверхню клітини чи у вакуолю. Надходячи до вакуолі важкі метали можуть зв'язуватись з низькомолекулярними білками чи пептидами. На початку 90-х років ХХ століття було відкрито клас сполук – фітохелатини, які утворюють комплекс з металом і беруть участь в захисті ферментів від його токсичної дії [132]. Окрім фітохелатинів важливу роль у детоксикації важких металів відіграють металотіонеїни – цитоплазматичні металозв'язуючі білки, а також білки теплового шоку, синтез яких індукується токсикантами [107, 113]. В той час як фітохелатини в рослинах в основному приймають участь у детоксикації кадмію, металотіонеїни здатні відображати спорідненість з більшим діапазоном металів, таких як купрум, цинк, кадмій і арсен [135, 136].

Вміст важких металів в різних органах рослин залежить від наявності двох шляхів переміщення іонів: апоплазматичного і симплазматичного. Першим шляхом вони надходять переважно у вегетативні органи, а другим – в репродуктивні, захищаючи рослини від надмірного накопичення токсичних речовин [9]. Значна акумуляція іонів металів коренями, порівняно з іншими органами рослин, пояснюється тим, що при проникненні елементів з ґрунту в тканинах кореня відбувається депонування значної кількості важких металів за рахунок утворення малорухомих сполук з органічними речовинами [107, 134].

Токсичний ефект важких металів на рослини може проявлятися не лише за рахунок їх надходження через корені, а й через надземні частини, адже поверхня рослин виконує головну фільтраційну функцію, забезпечуючи взаємодію з атмосферою та відіграючи важливу роль в кругообігу елементів у біосфері [136, 137, 138]. Лісосмуги та санітарно-захисні зони підприємств з їх

розвиненою контактуючою поверхнею особливо інтенсивно затримують важкі метали. При цьому, в першу чергу, дерева утримують найменші частки [139]. Осідання часточок з вмістом важких металів на поверхню листків супроводжується пригніченням фотосинтезу, посиленням дихання, гальмуванням відтоку метаболітів тощо. Надземні частини рослин акумулюють більшість атмосферних поллютантів, тому їх хімічний склад може бути ефективним індикатором рівня забрудненості територій [121, 140]. Так, Сміт У. [141] показав, що у дорослих дерев *Platanus acerifolia* поблизу промислових підприємств у Нью-Хейвені (США) протягом вегетаційного періоду частинки пилу з вмістом нікелю та цинку залишались переважно на адаксіальній (верхній) поверхні і більшість їх знаходилася біля серединної жилки центральної частини листка.

Накопичення часток з вмістом важких металів на поверхні рослин відбувається в результаті осідання під дією сили тяжіння, надходження з атмосферними опадами чи імпакції. Бухаріна І.Л. [137] встановила, що деревні рослини, які мають меншу площу листової поверхні, в більшій мірі утримують нерозчинні частки пилу, а види з великими листовими пластинками акумулюють переважно розчинні фракції пилу. Потрапивши на поверхню рослин, частки або утримуються на ній, або видаляються одразу, чи через деякий час. Гідрофільність самих часток або рослинних покривів, особливо у деревних видів, сприяє утриманню перших на поверхні рослини [142, 143].

Також принципову роль при уловлюванні пилових часток з вмістом важких металів відіграє текстура поверхні листка. Трихоми, багаточисленні в центральній частині верхньої та нижньої поверхні листка, також затримують частки. Так, Emamverdian A. [113] встановлено, що шорсткі й волосисті листки *Urtica dioica* є ефективнішими уловлювачами, ніж надто опушені листки *Populus L.* чи гладкі листки *Fagus sylvatica*. До того ж, на адгезію часток пилу та сорбцію ліпофільних сполук впливає шорсткість та цілісність кутикули на поверхні листків, в чому важливу роль відіграють поверхневі ліпіди [143, 144]. Яскравим прикладом вищесказаного є види роду *Populus L.*

Певні морфологічні структури (щільна кутикула та трихоми) виконують

двоєю ролі: з одного боку вони сприяють налипанню часток пилу з вмістом важких металів на поверхні листків, з іншого – виступають в якості первинного бар'єру для цих елементів. Так, наприклад, трихоми виділяючи різноманітні вторинні метаболіти зменшують небезпечні наслідки дії важких металів [113].

Біодоступність важких металів, які поглинаються фоліарно, значно впливає на концентрацію токсиканта в рослині. Це, наприклад, стосується купруму та цинку [10, 145]. Вважається, що фоліарне поглинання складається з двох фаз: неметаболічного проникнення через кутикулу, яке в цілому розглядається як головний шлях надходження, та метаболічних процесів, якими обґрунтовується поглинання елементів за протидією градієнтів концентрації. Інша група процесів відповідає за перенесення іонів через плазматичні мембрани в протоплазму клітин [121, 133, 146]. Особливості залучення важких металів до метаболічних процесів клітин мезофілу листка та шляхи їх детоксикації схожі з такими в клітинах коренів. Це включає в себе індукцію багатьох низькомолекулярних металошаперонів та ентеросорбентів (путресцину, органічних кислот, глутатіону, фітохелатинів, металотіонеїнів), клітинних ексудатів (флавоноїдів, фенольних сполук, білків теплового шоку), амінокислот (проліну, гістидину) і гормонів (саліцилової та жасмонової кислот, етилену), які нейтралізують вільні радикали індуковані дією важких металів [45, 60, 113]. Характер розподілу та накопичення мікроелементів суттєво варіює щодо різних елементів, видів рослин та етапів онтогенезу. До певної межі хімічний склад рослин може змінюватись без появи суттєво помітних ушкоджень [4].

Підсумовуючи зазначимо, що на сьогодні доступність різноманітних мікроелементів та шляхи їх надходження у рослини, особливо у деревні, потребують більш детального вивчення, адже останні виступають біоіндикаторами забруднення довкілля, а здатність поглинати важкі метали двома шляхами (через корені і фоліарно) і накопичувати поллютанти у своїх надземних органах робить їх потенційно небезпечним для інших живих організмів.

1.2. Особливості акумуляції нікелю, цинку, плумбуму і кадмію, їх фітотоксичність та фізіологічна роль в рослинах при поліелементному забрудненні довкілля

Вміст макро- і мікроелементів, серед них і важких металів, у рослинних тканинах змінюється протягом вегетаційного періоду. Тому накопичення компонентів металовмісних викидів рослинами є інформативним показником стану довкілля за умов промислового забруднення [147, 148]. Крім того, акумулюючи мікроелементи, особливо важкі метали, в тканинах або на своїй поверхні внаслідок великих можливостей адаптації до змін довкілля рослини можуть виступати в ролі проміжної ланки надходження токсикантів до організму людини та тварин [149].

Серед численних важких металів, які найчастіше акумулюють рослини, вагому роль відіграють плумбум, кадмій, цинк та нікель. Останні три мають високу спорідненість до SH-груп, тому здатні пригнічувати активність багатьох ферментів [113, 150].

Середній вміст нікелю у рослинах в нормі становить 0,3-3,7 мг/кг. На Дніпропетровщині його фоновий рівень у листках рослин становить 4 мг/кг сухої речовини, а в ґрунті – 10 мг/кг. Нікель характеризується високою мобільністю в рослинах і концентрується як у вегетативних, так і в генеративних органах, що становить загрозу при їх споживанні тваринами і людиною [151].

Остаточно роль іонів нікелю в організмі рослин на сьогодні не з'ясована, хоча за низьких концентрацій ($0,05 \text{ мМ/м}^3$) він позитивно впливає на розвиток рослин [151, 152]. Так, у дослідженнях Гришко В.М. [14] та Артюшенко Т.А. [153] з використанням у середовищі вирощування солей нікелю у концентрації $10^{-5} \text{ М Ni}^{2+}$ було встановлено стимулювання ростових показників як кореневої системи, так і надземних органів у проростків *Pisum sativum* та *Zea mays*. Експериментально було продемонстровано, що низькі концентрації нікелю проявляють стимулюючий ефект – гормезис – по відношенню до процесів

нітрифікації та мінералізації сполук азоту [154, 155], а також є незамінним компонентом уреазі і активно надходять до бульбочок бобових рослин [10, 156, 157]. За дії низьких концентрацій іонів нікелю у рослин *Zea mays* спостерігається збільшення рівня синтезу РНК [158], а у *Pisum sativum* – активація синтезу хлорофілу [159].

Типовими реакціями вищих рослин на високий рівень нікелю у ґрунті є уповільнення росту та розвиток хлорозу листків, який, ймовірно, індукується дефіцитом феруму, оскільки низький рівень останнього в рослинах, за даними Вассоуч S. та Хан M.R. [160, 161], корелює з високим вмістом нікелю. Крім цього, у *Oryza sativa* знижується адсорбція нітрогену і калію з ґрунту та порушується загальний метаболізм рослин [162]. Духовський П. зі співавторами [163] та Топчій Н.Н. [128] до появи візуальних симптомів токсичної дії нікелю відносять пригнічення процесів фотосинтезу і транспірації. Іншим результатом фітотоксичності нікелю вважається зниження темпів фіксації молекулярного азоту [164]. Некаторн S.A. зі співавторами [165] встановив, що при вирощуванні рослин *Zea mays* у середовищі з вмістом солей Ni^{2+} у концентрації 0,5-2 мМ протягом кількох діб різко знижується загальний вміст хлорофілів. Присутність у середовищі вирощування високих концентрацій іонів нікелю (10^{-4} М Ni^{2+}) інгібувало ростові процеси у *Pisum sativum* та *Glycine max* [14], а також в пагонах *Betula czerepanovii* [166], проте призводило до збільшення розмірів клітин мезофілу і товщини листка у останнього виду. Високі концентрації іонів даного металу в організмі рослин інгібують процес транскрипції [167], пошкоджують мітотичний апарат клітини та порушують цитокінез [168], зменшуючи мітотичну активність клітини [169] і проявляють прямий мембранотропний ефект [170, 171]. При поліелементному забрудненні довкілля надлишок нікелю знижує поглинання та транслокацію феруму, цинку, купруму, мангану та кальцію у рослинах [172, 173]. Також відомо, що асиміляція токсичних концентрацій нікелю викликає окислювальне ураження рослинних клітин, яке ідентифікується за підвищенням концентрації продуктів пероксидного окиснення ліпідів [153]. Так, наприклад, індукція

активних форм кисню внаслідок токсичності нікелю спостерігається у *Triticum aestivum* [174] та в листках *Jatropha curcas* L. [175], що призводить до широкого діапазону фізіологічних пошкоджень, включаючи пошкодження клітинної мембрани і ферментативного дисбалансу.

Форма надходження цинку в корені рослин достовірно не встановлена. Найімовірніше, що переважає поглинання іону Zn^{2+} та його гідратованих форм [176]. Також можуть адсорбуватися і деякі інші комплексні іони та Zn-органічні хелати [126, 149, 177]. Коренева система рослин часто містить набагато більше цинку, ніж надземна, особливо якщо рослина виросла на ґрунті багатому даним токсикантом. За оптимального рівня вмісту металу в ґрунті він може переміщуватися із коренів і накопичуватися у надземних частинах рослин. Скоріш за все, в клітині він депонується в хлоропластах, у вакуолях та клітинних мембранах [133]. Проте, існують свідчення, що у листках деяких деревних рослин цинк акумулюється суттєвіше, ніж у коренях. Встановлене характерне переважно за його фоліарного надходження [80, 178]. Нормальна концентрація цинку у листках рослин коливається в межах 20-100 мкг/г сухої речовини [10, 177].

Про високу рухомість цинку у рослинах свідчить його зв'язування низькомолекулярними органічними сполуками в ксилемі й інших рослинних тканинах. За результатами досліджень Tinker P.V. [179], частка зв'язаного цинку складає близько половини його загальної кількості в рослинах. При оптимальному рівні надходження даного металу такі види як *Betula*, *Salix*, *Populus* транслокують значні кількості металу зі старого листа в генеративні органи [180, 181]. Проте, за дефіциту цинку вони здатні мобілізувати лише невелику його частину з листа, яке повністю завершило ріст. Однак, таке твердження є досить суперечливим, адже, наприклад, Sheffer K. [182] відмічає, що максимальні концентрації цинку в листках, листових піхвах та міжвузлях *Pisum sativum* спостерігалися завжди у фазу інтенсивного росту. З іншого боку, є дані про те, що у *Triticum durum* протягом всього періоду росту концентрація цинку зростає [183].

Найсуттєвішими функціями цинку в рослинах є знаходження його у складі різноманітних ферментів (дегідрогеназ, протеїназ, пептидаз, фосфогідролаз), участь у метаболізмі вуглеводів, протеїнів і фосфатів, вплив на проникність мембран, участь у стабілізації клітинних компонентів [126, 128]. Цинк – кофактор супероксиддисмутази і карбоангідрази, бере участь у регулюванні азотного метаболізму, біосинтезі гормонів. Тому його дефіцит призводить до ряду негативних проявів, найбільш типовими з яких є розеточність-дрібнолистість, крапчастість, побронзовіння і деформація листків, порушення апікального домінування, поява хлорозів та некрозів, збільшення шару епікутикулярних ліпідів [113, 184, 185, 186]. Дослідженнями Wenzel A.A. [187] показано, що при дефіциті цинку у *Phaseolus vulgaris* L. підвищувалась чутливість до озону і знижувався рівень Cu/Zn-СОД активності.

Слід відмітити, що при поліметалічному забрудненні довкілля взаємодія у процесах акумуляції та транслокації між парами елементів цинк-кадмій та цинк-кобальт може бути як антагоністичною, так і синергічною [111, 172]. Наприклад, у рослин *Ceratophyllum demersum* високі концентрації цинку в середовищі вирощування викликали суттєве зниження накопичення кадмію, і навпаки [111]. Антагонізм цинк-ферум широковідомий. Встановлено два можливі механізми цієї взаємодії: конкуренція між цинком і ферумом у процесі поглинання чи порушення процесів хелатоутворення при поглинанні й транспортуванні феруму від коренів до надземної частини рослин [10]. Так, за повідомленням Гащишина В.Р. [188], надлишок цинку призводить до зниження вмісту феруму до 30% як у коренях, так і в пагонах *Brassica napus*. До того ж, автором було встановлено, що цинк призводить до зниження вмісту мангану та зростання концентрації купруму у рослинах *Helianthus annuus*.

Фітотоксичність цинку відмічається доволі часто, особливо на кислих та інтенсивно зрошуваних стічними водами ґрунтах. Проте, межа його токсичності залежить як від вмісту у середовищі зростання, так і від виду рослин і стадії його онтогенезу [189]. Прояв ознак фітотоксичності цинку у рослин відмічається при його вмісті 300-500 мг/кг сухої речовини [132, 139]. В тканинах коренів, де цинк іммобілізований в клітинних стінках або зв'язаний у

комплекси з протеїнами, його критичні концентрації набагато вищі. Загальними симптомами цинкового токсикозу є хлороз внаслідок дефіциту заліза і мангану (особливо у молодих листків), поява пурпурно-червоного кольору на листках внаслідок дефіциту фосфору [132] та послаблення росту рослин [10, 149]. Todeschini V. зі співавторами [186] показав, що надлишок цинку у *Populus alba* різко змінює морфологію і ультраструктуру листка і викликає утворення кристалів оксалату кальцію.

На відміну від нікелю і цинку, плумбум вважається металом з низькою біологічною доступністю. Найбільше він накопичується у тканинах коренів. Pb^{2+} поглинається кореневою системою метаболічним та не метаболічним шляхом у вигляді вільного іона або у хелатній формі [117]. Переміщення його з коренів до надземної частини рослин досить обмежене і складає близько 3% від його загального вмісту у рослині [4]. Характер розподілу іонів плумбуму в пагонах рослин визначається апопластним транспортом – вони нагромаджуються у надземній частині рослин у клітинних стінках епідерми та частково в елементах провідної системи, зокрема ксилемі [117].

Плюмбум при аерогенному типі забруднення досить легко поглинається листками рослин [10]. Дослідженнями Isermann K. [190] встановлено, що пил з вмістом плумбуму ефективно поглинається клітинами листків. Хоча й вважається, що більша частина забруднення плумбумом може бути видалена з листової пластини змивом, скоріш за все, відбувається значне переміщення цього металу в самих клітинах листків [4].

Широкі варіації вмісту плумбуму в рослинах виникають, в першу чергу, від їх здатності акумулювати елемент, а також дії різних факторів середовища, забруднення чи сезонних коливань. Тим не менш, природні рівні вмісту цього мікроелементу в інтактних рослинах знаходяться у межах 0,1-10,0 мг/кг сухої маси [113, 191].

Дані про взаємодію плумбуму з іншими мікроелементами наявні в основному лише для цинку, кадмію та мангану. Синергічна дія плумбуму на поглинання кадмію коренями рослин може бути вторинним ефектом,

пов'язаним з порушенням переносу іонів через мембрани [192]. Єрофеевою О.А. встановлено, що у *Betula pendula* плюмбум пригнічує акумуляцію мангану з ґрунту і його транслокацію у пагони [125]. Антагонізм цинку і плюмбуму обумовлений взаємо несприятливим впливом на перенесення із коренів у надземні частини і в конкуренції з SH-групами ферментів, в результаті відбуваються їх конформаційні зміни [113, 192].

Хоча і немає свідчень про те, що плюмбум життєво необхідний для росту рослин, є багато повідомлень про стимулюючу дію низьких концентрацій деяких його солей на їх ріст [154]. Так, рівномірна обробка низькими концентраціями Pb^{2+} стимулювала проростання та ріст *Medicago sativa* [193].

Симптоми токсикозу у рослин за дії плюмбуму не дуже специфічні. Такі види як *Antoxanthum odoratum* L. та *Raphanus sativus* L. проявляють толерантність до металу, що, напевно, пов'язано з властивостями мембран [117]. Lane S.D. зі співавторами [194] встановили, що плюмбум міцно зв'язується в клітинних стінках пектиновою кислотою і, таким чином, суттєво впливає на їх пластичність. В ряді робіт описано його негативну дію на такі процеси, як фотосинтез [128, 195], мітоз, цитокінез, поглинання води [133, 196] і транспірацію [197]. Високий вміст плюмбуму призводить до зміни ліпідного складу мембран тилакоїдів [196, 198] та зниження активності гваяколпероксидази [192]. Також іони Pb^{2+} в надмірних концентраціях проявляють мембранотропний ефект у *Arabidopsis* L. [170, 199].

Як і плюмбум, кадмій відноситься до I класу небезпеки і є дуже фітотоксичним [10, 120, 200]. Кадмій ефективно поглинається як кореневою системою, так і листками. Проте, більша його частина акумулюється в тканинах кореневої системи, навіть якщо токсикант надходить у рослину через листки [111, 199, 201]. Характер поглинання кадмію коренями рослин двохфазний і узгоджується з кінетикою Міхаелеса-Ментен, що в свою чергу вказує на регуляцію цього процесу мембранним транспортом [1, 153]. Процес поглинання кадмію коренями регулюється механізмами, які зменшують його концентрацію на зовнішній поверхні мембрани клітин коренів [114, 202]. Наприклад,

зв'язування іонів Cd^{2+} слизом, який виділяється кінчиками коренів томатів, зменшувало його концентрацію в плазмалемі [203]. Важливу роль у процесах акумуляції кадмію коренями рослин відіграють хелатуючі агенти, які здійснюють двояку дію: або знижують доступність кадмію для рослин, або підвищують його розчинність і поглинання [132, 204]. На процеси поглинання металу може впливати також присутність деяких катіонів. Так, кальцій знижує надходження кадмію за рахунок зменшення адсорбції коренями, а високі концентрації цинку і феруму інгібують поглинання і транспорт кадмію у надземні частини рослин [205, 206]. Стосовно ж взаємодії кадмію та цинку існують дані як про антагонізм, так і про синергізм у процесах поглинання і транспорту [188, 192].

Хоча, за твердженням Розенцвіт О.А. [207], кадмій і не належить до числа суттєво необхідних для рослин елементів, проте встановлено, що його присутність в низьких концентраціях (10^{-6} М Cd^{2+}) збільшує вміст білку, загальних ліпідів і фотосинтетичних пігментів у *Potamogeton perfoliatus* L.

Оскільки кадмій переважно поглинається коренями, то, в першу чергу, його токсична дія позначається на розвитку і функціонуванні кореневої системи. Численними дослідженнями показано, що навіть незначні концентрації (10^{-12} М) призводять до ефективного інгібування росту і розвитку коренів, які проявляються зокрема в потовщенні клітинних стінок і помітному стисненні субепідермального шару [208, 209]. Крім того, при внесенні 1мкМ кадмію доведено зниження рівня включення ^3H -уридинтрифосфату в яРНК, що пояснює активацію до 10% синтезу останньої [210]. У роботі Конотоп Є.О. [211, 212] показано індуковане кадмієм окиснення різноманітних фенолів у коренях *Glycine max*, що візуально виявлялося у почорнінні апексів коренів. Проте, при одночасному внесенні у середовище вирощування окрім кадмію нітрогену у концентрації 1,2 мМ останній знижував рівень накопичення ТБК-активних сполук. Надлишкова ж кількість іонів кадмію призводить до уповільнення ростових процесів, пригнічення фотосинтезу, в основному за рахунок зменшення вмісту хлорофілу [213, 214], до прямого мембранотропного

ефекту [132, 170] і порушення мітозу [196]. Так, зокрема у *Populus x canescens* за наявності у середовищі зростання 50 мМ кадмію швидше уповільнювався ріст стебел, ніж коренів [181].

Вважається, що основна причина фітотоксичності кадмію пов'язана з порушенням ензиматичної активності, наприклад, інгібуванням активності нітратредуктази чи гваяколпероксидази [192, 203]. Деякими вченими було встановлено, що кадмій здатний індукувати прояв окиснювального стресу і впливати не тільки на утворення кисень-реактивних метаболітів, а й на активність антиоксидантних ферментів [181, 211]. Також іони Cd^{2+} , впливаючи на метаболізм абсцизової кислоти у листках квасолі і огірків [114], стимулюють експресію в епідермі *ltp*-гена, що відповідає за синтез неспецифічних ліпідпереносників. Це, в свою чергу, підвищує кількість мономерів, що надходять до місця синтезу кутикули і призводять до збільшення товщини кутикули та зменшення транспірації [107, 114]. Hernandez L. і Cooke D. [215] встановили фітотоксичний вплив кадмію як на ліпідний склад плазматичних мембран, так і на функціонування АТФ-ази та деяких іонних каналів.

Виходячи з вищесказаного зауважимо, що більшість наукових робіт присвячена дослідженню фізіологічних механізмів поглинання і подальшої транслокації у рослини конкретних мікро- і макроелементів за їх поодинокі дії і зовсім небагато робіт стосуються вивчення поліелементного забруднення на фізіолого-біохімічні показники асиміляційних органів деревних рослин, що в межах міст з розвиненою промисловістю є доволі актуальним на сьогодні. До того ж динаміка акумуляції таких важких металів як нікель, плюмбум, кадмій та цинк у листках деревних рослин є досить актуальною у практичному сенсі як для розробки асортименту стійких видів для озеленення міських територій, так і для використання їх в якості біоіндикаторів. Оскільки поглинання важких металів видо- та елементоспецифічне, необхідно створювати різновидові насадження поряд з об'єктами, що представляють небезпеку техногенних викидів важких металів. Цим необхідно керуватися при озелененні промислових територій і санітарно-захисних зон промислових підприємств.

1.3. Активація процесів пероксидного окиснення ліпідів як неспецифічна фізіолого-біохімічна реакція рослинного організму на дію стресових чинників

Вплив на рослини несприятливих чинників, серед яких і важкі метали, призводить до активації в їх клітинах окиснювального стресу – порушення балансу між утворенням та елімінацією активних форм кисню. Існує припущення, що саме активація процесів пероксидного окиснення ліпідів – одна з ключових ланок між стресовою дією і реалізацією адаптаційних реакцій організму [30, 107]. Зміщення рівноваги прооксидантної системи в бік активації пероксидного окиснення ліпідів є сигналом, що запускає включення відповідних механізмів багатокомпонентної системи захисту, як на клітинному, так і на організменому рівнях [163, 216].

Процеси пероксидного окиснення ліпідів – важлива складова системи регуляції та інтеграції різноманітних процесів у рослинному організмі. Вони постійно відбуваються в організмах будь-якого рівня організації і є необхідною умовою їх росту та розвитку [132, 217]. У фізіологічно нормальних умовах концентрація вільних радикалів та ініційовані ними процеси пероксидації знаходяться на деякому низькому стаціонарному рівні, безпечному для клітин і всього організму. Тобто, помірне посилення генерації активних форм кисню може виконувати сигнальні функції і призводити до реалізації певних стратегій адаптації рослин, які дозволяють вийти або, принаймні, зменшити наслідки стресового стану для організму в цілому [113, 217]. Наприклад, Ястреб Т.О. було встановлено зв'язок між здатністю органічних кислот (янтарної та саліцилової кислот) спричиняти транзиторне посилення генерації активних форм кисню та індукувати стійкість рослин до дії гіпертермії, зневоднення та засолення [218]. Проте, найрізноманітніші зовнішні впливи, навіть протилежні за своїм характером, викликають посилене утворення активних форм кисню та активацію ними пероксидного окиснення ліпідів. Як наслідок, надмірне зрушення рівноваги в прооксидантний бік призводить до глибоких пошкоджень

біомакромолекул, мембран, клітин і тканин [211, 219]. Крім участі в реакціях пероксидації, активні форми кисню можуть викликати денатурацію білків, інактивацію ферментів, фрагментацію і мутації ДНК, окиснювати молекули ліпідів і вуглеводів, тобто пошкоджувати важливі макромолекули клітини і, таким чином, порушувати функціонування рослинної клітини і організму в цілому [24, 40, 220].

Такі стресові чинники як посуха та перезволоження [32, 221], гіпо- та гіпертермія [31, 33, 222], ультрафіолетове опромінення [29, 223], засолення [224, 225], обробка розчинами важких металів [14, 36, 211] та гербіцидами [36, 222], обробка абсцизовою [2, 227], саліциловою [30, 228] та янтарною кислотами [229], кліноостатування [39], забруднення повітря (O_3 ; HF) [29, 226] викликають активацію вільнорадикальних процесів. Таким чином, посилення утворення активних форм кисню і активація ними процесів пероксидації – універсальна неспецифічна реакція рослинних організмів у відповідь на найрізноманітніші біотичні та абіотичні фактори впливу, що служить сигналом до запуску відповідних фізіологічних механізмів багатокомпонентної системи захисту [37, 217].

Активація вільнорадикальних процесів супроводжується також змінами іонної проникності мембран. Так, збільшення вмісту малонового діальдегіду – вторинного продукту пероксидного окиснення ліпідів – з одночасним посиленням виходу електролітів і підвищенням індексу пошкодження мембран відмічено при вирощуванні *Oryza sativa* L. на поживних розчинах, які містять важкі метали [162, 230].

Наслідком фітотоксичної дії більшості важких металів є розвиток оксидативного стресу, який супроводжується різноманітними перебудовами метаболізму рослин, обумовленими як безпосереднім окисненням ліпідів мембран, так і накопиченням продуктів пероксидації (особливо вторинних) і їх взаємодією з клітинними макромолекулами [40, 231]. Найбільш вивченими є кінцеві продукти пероксидного окиснення ліпідів, зокрема ТБК-активні метаболіти, в тому числі і малоновий діальдегід, який при взаємодії з

аміногрупами білків, амінокислот, нуклеїнових кислот, ліпідів може утворювати ліпофусцинові сполуки, так звані «пігменти старіння» [134, 232]. Кількість саме ТБК-активних сполук вважається важливим показником ступеню впливу різних факторів на організм, і його визначення дозволяє певною мірою оцінити функціональний стресовий стан рослин та потенціал видів щодо фізіологічної адаптації [201, 216, 233].

Досить широко вищевказані сполуки вивчені як індикатори стресового впливу поодинокі дії купруму, нікелю, цинку, плумбуму і кадмію [14, 35, 234]. Наприклад, окиснювальний розлад в коренях *Zea mays* за дії надлишкових концентрацій нікелю є першочерговою реакцією-відповіддю рослинного організму на стресовий чинник. Пероксидне окиснення ліпідів підвищується вже через 6 годин після обробки металом, ще до того, як коріння проявляє візуальне зниження росту [201, 235]. Бессоною В.П. встановлено, що такі метали, як ферум, манган, хром та інші викликали деградацію хлорофілу, що, ймовірно, пов'язано з вільнорадикальними процесами, оскільки мало місце утворення продуктів пероксидації [101].

На думку Emamverdian A. [113], біологічно активні метали діляться на дві групи: редокс-активні, такі як хром, купрум, манган, ферум, і окиснювально-відновлювально не активні, куди належать кадмій, нікель, гідраргіум, цинк і алюміній. Елементи першої групи можуть напряму генерувати окиснювальне пошкодження за допомогою реакцій Хабер-Вайса і Фентона, що призводить до утворення активних форм кисню чи безкисневих радикалів у рослинах. На противагу цьому, елементи другої групи неопосередковано спричиняють окиснювальний стрес за допомогою кількох механізмів, включаючи виснаження глутатіонзв'язування з сульфгідрильними групами білків, що перешкоджає роботі антиоксидантних ферментів, чи спонукання активними формами кисню синтезу таких ферментів як NADPH-оксидази.

Набагато менше робіт у науковій літературі присвячено сумісній дії токсикантів на рослинні організми [111, 211, 235]. Так, Артюшенко Т.А. [237]

була показана сумісна дія сполук нікелю і кадмію на проростки *Pisum sativum* L. та *Zea mays* L., які у високих концентраціях індукували активацію процесів оксидації як у коренях, так і надземних органах. При цьому, важливе значення у формуванні фізіологічної адаптації проростків до дії важких металів відіграла аскорбінова кислота і ферменти її метаболізму. До того ж регулятори росту «агrostимулін» і «зеастимулін» відігравали протекторну роль щодо дії нікелю і кадмію. Натомість. Сищиковим Д.В. [238] описано ключове значення глутатіонзалежної ланки антиоксидантної системи у формуванні фізіологічної адаптації рослин *Zea mays* L. і *Pisum sativum* L. за сумісного впливу кадмію та нікелю. Чипиляк Т.Ф. [13] встановлено, що внаслідок дії техногенного забруднення з вмістом важких металів (плюмбуму, кадмію, нікелю, цинку, купрум і феруму) у рослин *Hemerocallis middendorffii* і *H. lilioasphodelus* підвищувався рівень ТБК-активних сполук більш ніж у 3 рази порівняно з контрольними видами.

Отже, узагальнення наявних на сьогодні даних щодо сумісної дії кількох важких металів, а особливо цинку, нікелю, плюмбуму і кадмію, на формування неспецифічних адаптивних реакцій у листках деревних рослин висвітлені не достатньо. Саме тому з'ясування особливостей перебігу процесів пероксидного окиснення ліпідів на різних стадіях морфогенезу листків вважаємо важливим для оцінки стресового впливу комплексного забруднення важкими металами на деревні рослини на клітинному рівні їх адаптації.

1.4. Функції рослинних ліпідів як компонентів системи регуляції гомеостазу та фізіологічної стійкості рослин

Реагуючи на зміни оточуючого середовища, рослинна клітина модифікує активність більшості фізіологічних процесів, яка проявляється і в морфологічних змінах певних органів, пристосовуючи їх до нових умов існування [13, 138, 239]. За сучасними уявленнями, відповідь рослинного організму на зміну умов довкілля здійснюється за рахунок гомеостатичних

механізмів, в яких важливу роль виконують ліпідні компоненти.

Для рослинних ліпідів характерний розподіл на нейтральні, полярні ліпіди та оксиліпіни, а їх лабільність в клітині залежить від хімічних властивостей та структури [79, 240, 241]. Нейтральні ацильні ліпіди легше розчиняються в неполярних розчинниках (петролейний етер, бензол), тоді як полярні ацильні ліпіди краще розчиняються в полярних розчинниках (метанол). Оксиліпіни – окисовані похідні окремих полієнових жирних кислот [242]. До групи нейтральних ліпідів відносяться триацилгліцероли, воски (етери жирних кислот та моногідроспиртів з довгим вуглецевим ланцюгом), етери стеролів, N-ацилетаноламід, цераміди, сфінголіпіди, стероли, глікозиди стеролів. Групу полярних ліпідів складають гліколіпіди (галактоліпіди, сульфоліпіди та гліколіпіди хлоропластів), фосфоліпіди, хлоросульфоліпіди, бетаїнові ліпіди.

За хімічним складом та фізико-хімічними властивостями ліпіди поділяють на три групи: прості, складні і похідні ліпідів [242, 243]. Прості ліпіди побудовані з залишків спиртів і вищих жирних кислот. Найпоширенішими з них є нейтральні жири (тригліцериди або гліцероли), стериди і воски.

Всі групи ліпідів містять у собі в основному насичені й ненасичені монокарбонові жирні кислоти з нерозгалуженим вуглецевим ланцюгом та кратною кількістю вуглецевих атомів. Насичені жирні кислоти, як правило, хімічно стійкі. Превалювання ненасичених жирних кислот, навпаки, знижує хімічну стабільність ліпідного шару [79, 136, 240]. Вміст ненасичених жирних кислот, які є найбільш лабільними і реакційно здатними в клітинах рослин, як правило, вище, ніж насичених [31, 244]. Вплив на рослини різноманітних стресорів, зокрема важких металів, призводить до зменшення вмісту ненасичених жирних кислот, що пов'язують з утворенням вільних радикалів внаслідок розвитку пероксидного окиснення ліпідів, які викликають деструкційні зміни в клітинах [134, 245], тому зрозумілий підвищений інтерес дослідників до вивчення цього класу сполук.

Воски (поверхневі ліпіди) – складна суміш жироподібних речовин, вміст і

кількість яких відрізняється у різних рослин. Головними їх компонентами є етери довголанцюгових спиртів з довголанцюговими жирними кислотами [79, 242]. Природні воски, крім складних етерів, містять певну кількість вільних вищих спиртів і вищих жирних кислот, а також невелику кількість вуглеводів, пігментів та ароматичних речовин, загальна кількість яких може досягати 50%. Окрім того, в суміші поверхневих ліпідів виявлені стероли, стериди, токофероли, вітаміни, вуглеводні та деякі інші органічні речовини. Рослинні поверхневі ліпіди відіграють важливу захисну роль, вкриваючи листя і плоди тонким шаром.

Стероли (фітостероли в рослинах) відносяться до групи нейтральних ліпідів і в мінорних кількостях входять до складу поверхневого шару кутикули листків [240, 246]. В рослинах знайдено вільні стероли (близько 90%) та їх похідні – етери стеролів, глікозиди стеролів та ацилглікозиди, вміст яких залежить від виду рослини та тканини. Серед вільних стеролів найбільш поширеними є β -сігостерол, стігмастерол та кампестерол у загальному співвідношенні: β -сігостерол – 70%, стігмастерол – 20%, кампестерол – 5% [79, 83]. Холестерол є мінорним компонентом рослинних стеролів, а в рослинах родини *Brassica* знайдено специфічний брассікастерол. Вважають, що рослинні стероли модулюють активність зв'язаних з мембранами ферментів, а сігостерол та 24-метилхолестерол здатні регулювати плинність та проникність рослинних мембран подібно до холестеролу у тварин [242, 247]. На сьогодні є свідчення, що синтез і перетворення стеролів та їх похідних відіграє певну роль в регулюванні проникності мембран під час фізіологічних змін, подібних до старіння і дії стресорів, зокрема озону [28, 248], засолення [249, 250], важких металів [251, 252], а також дії магнітного поля [253].

Деякі дослідники пов'язують роль стеролів з сигнальними реакціями рослин. Продемонстровано також, що сігостерол та стігмастерол, подібно брассікостероїдам, є активними регуляторами розвитку рослин (експансії та поділу клітин) та експресії генів. Стігмастерол задіяний у проліферації клітин, а кампестерол є попередником окиснених стероїдів, які регулюють ріст та

розвиток рослин [242]. Так, Антонюк Т.М. [62] показала, що наприкінці літа та на початку осені накопичення стеролів у клітинах видів роду *Rhododendron* L. сприяє стабілізації мембран, підтриманню активності мембранних ферментів, задіяних у реакціях компенсації процесів пероксидного окиснення ліпідів, та аклімації рослин до дії низьких температур.

В тканинах рослин також присутні етери стеролів (стериди). Певні уявлення про їх кількість та локалізацію в органах рослин можна отримати аналізуючи результати досліджень Grunwald С. [254] і Gül M.K. [83]. Етери стеролів присутні в різноманітних рослинних тканинах, проте в найбільшій мірі у поверхневих восках кутикули [96, 255]. Глікозиди стеролів та ацилглікозиди стеролів утворюються у хлоропластах за участю UDP-глюкози [48] і є субстратом для утворення вищих гомологів типу целобіози з β -1,4-зв'язаними глікозильними залишками. Глікозиди стеролів приймають участь в синтезі целюлози [207].

Група складних ліпідів характеризується наявністю в їхній молекулі крім спиртів і вищих жирних кислот залишків фосфорної або сірчаної кислоти, азотистих речовин, вуглеводів та деяких інших компонентів. Основними представниками групи є фосфоліпіди, гліколіпіди, а також цереброзиди [242]. Фосфоліпіди – розповсюджені складні ліпіди, полярна група яких містить залишок ортофосфорної кислоти і азотистої основи або багатоатомного спирту. Найбільш поширеними фосфоліпідами рослин є фосфатидна кислота (попередник багатьох ліпідів), фосфатидилгліцерол (основний фосфоліпід мембран тилакоїдів), фосфатидилхолін (ліпід мембран оболонки хлоропластів та екстрахлоропластних мембран), фосфатидилетаноламін, дифосфатидилгліцерол, фосфатидилсерин та фосфатидилінозитол. Всі вони є амфipатичними молекулами і у складі ліпідного шару перешкоджають дифузії іонів та розчинених у воді речовин [256]. Фосфоліпіди, нейтральні ліпіди та холестерол найчастіше зустрічаються в клітинних мембранах та кутикулі [51].

Галакто- і сульфоліпіди об'єднують в клас гліколіпідів, головна група яких утворена галактозою або сульфохіновою. До цього класу належать

галактоліпіди – моногалактозилдіацилгліцерол (МГДГ) та дигалактозилдіацилгліцерол (ДГДГ) і рослинний сульфоліпід сульфохіновозилдіацилгліцерол (СХДГ). Гліколіпіди, в основному галактоліпіди, є основними ліпідами фотосинтетичних мембран і вміщують високі концентрації ненасичених жирних кислот [53, 235]. До групи похідних ліпідів відносять каротини, окремі жиророзчинні вітаміни, жирні кислоти, вищі спирти та інші [243].

Процеси адаптації та розвиток загартування рослин до різних чинників супроводжуються змінами характеристик клітинних мембран та кутикулярного шару надземних органів рослини, що є результатом зміни якісного та кількісного складу ліпідних компонентів [257, 258], які пошкоджуються при стресах в першу чергу. Швидкість перебудови ліпідів мембран та кутикули, напевно, визначається наявністю подвійних зв'язків жирнокислотних ланцюгів. Співвідношення полярних і нейтральних ліпідів (фосфоліпіди, стероли), насичених і ненасичених жирнокислотних ланцюгів впливає на ступінь рідинності ліпідного шару та його проникність [241].

Загальновідомо, що реакції фізіологічної адаптації рослин в умовах забруднення носять двофазний характер. У першу фазу посилюється активність функціональних пристосувальних механізмів, а саме підвищується синтез нових компонентів. У другу – пригнічуються метаболічні процеси, наприклад, шляхом деградації певних сполук [252].

Аналіз існуючих уявлень про зміни ліпідних компонентів рослин в стресових умовах дозволяє звести їх до кількох наступних моментів:

- перебудова структури клітинних мембран та кутикулярного шару за рахунок зменшення кількості гідрофобних і збільшення полярних ліпідних компонентів, що зумовлює оптимальну плинність ліпідного шару в змінених умовах для забезпечення оптимальної конфігурації білкових і пігмент-білкових комплексів та нормального функціонування фізіолого-біохімічних процесів;
- забезпечення включення специфічних білків, які синтезуються в стресових умовах, в мембрани хлоропластів та інших органоїдів;

- регулювання активності ряду ферментів;
- утворення специфічних сигнальних речовин – оксиліпінів;
- зв'язування важких металів сульфоліпідами [231].

Трансформація ліпідних компонентів, задіяних у реалізації адаптивного потенціалу рослин, може розглядатись як важлива характеристика ендогенних індукторів стійкості [79].

Крім власне ліпідів у фізіологічній адаптації рослин до змінених умов довкілля активну участь приймають і речовини вторинного метаболізму рослин. Найбільш широко вивченими у цьому аспекті є терпени та феноли.

Терпени складаються з двох чи більше одиниць ізопрену і являються фактичним попередником ізопентіл-пірофосфату, який може отримуватися через мевалонат або мевалонат-незалежний шлях у пластидах чи в цитоплазмі [86]. Багато важливих біологічних молекул являються похідними терпенів, наприклад, каротиноїди і стероли. Серед терпенів виокремлюють моно-, ди-, три-, тетра- і сесквітерпени. Моно- і сесквітерпени переважно містяться у ефірних оліях і в поверхневому шарі кутикули листків рослин. Hellstrom A. [86] встановила наявність моно і сесквітерпенів у складі епікутикулярних ліпідів *Pinus radiata*, а Szafranek B. [259] – у поверхневому шарі кутикули листків *Solanum tuberosum*.

Терпени беруть участь у формуванні листової поверхні і, насамперед, виконують у захисну функцію при взаємодії рослин з комахами-шкідниками і мікроскопічними грибками. Так, при ураженні листків *A. hippocastanum* мінуючою мілью Schwab S. [84] ідентифікував такі терпеноїди як β -каріюфіллен, гернакрен D, δ -кадинен і (E, E)- α -фарнесен. Взагалі у згаданого виду 32% кутикулярних ліпідів займають різноманітні класи тритерпеноїди, які сприяють формуванню гладкої воскової поверхні без кристалоїдів [85]. Крім того, Розенцвєт О.А. [79] у своїх дослідженнях висловила припущення, що терпени впливають на поверхневий шар кутикули у хвойних рослин і підвищують накопичення гідрофобних сполук на її поверхні. А Singaas E.L. [87] та Sardans J. [88] було встановлено їх роль у рослині як стабілізаторів у

тилакоїдних мембранах, що сприяло підвищенню термотолерантності. Фізіологічно терпени у складі поверхневого шару кутикули листків в більшій мірі присутні влітку. Збільшення їх кількості може впливати на транспірацію, швидкість дифузії та біоконцентрацію різноманітних органічних забруднювачів [45, 86, 260].

До фенольних сполук відносять в основному лігніни (структурні компоненти клітинної стінки), лігнани (захисні сполуки чи антиоксиданти), флавоноїди (пігменти, які виступають у якості сигнальних молекул і протекторів біотичних та абіотичних стресорів) та похідні гідроксицинаматів, які пов'язані зі структурною та захисною функцією рослинного організму [91, 261]. Феноли та їх різноманітні похідні задіяні у процесах основного обміну і вторинного метаболізму, характеризуються високою фізіологічною активністю, підвищують стійкість рослин, забезпечують біохімічну адаптацію [90], а також розглядаються як можливі складові сигнальних систем рослин [62, 79].

У деревних рослин фенольні сполуки відіграють важливу роль у фізіологічній адаптації в змінених умовах довкілля. Так, дослідженнями Tsai Ch.-J. [92] та Chunlong Ch. [91] було показано, що у рослин роду *Populus* в умовах урбанізованого середовища серед фенольних сполук на поверхні кутикули листків накопичувалися саліцин, похідні гідроксицинаматів, дубильні речовини і складні етери гідроксицинамоїлквінатів. Oszmiański J. [89] встановив, що фенольні сполуки відігравали захисну роль у листках *Aesculus hippocastanum* від мінуючої молі завдяки посиленому синтезу сполук, які належать до гідроксикоричних кислот, флаван-3-олів, флавонолів, епікатехинів і проціанідинів.

Флавоноїди – великий клас фенольних сполук, який відповідає за пігментацію, реакції-відповіді на стресовий вплив, симбіотичну взаємодію та виконує захисну функцію завдяки здатності зв'язуватись з потенційно фітотоксичними сполуками, серед яких і важкі метали [91, 144, 261]. Будь-який біотичний чи абіотичний стрес призводить, як правило, до посилення біосинтезу флавоноїдів в різноманітних частинах рослини. Parr A.J. [262] і

Andersen O.M. [263] у своїх дослідженнях встановили, що флавоноїди здатні ефективно знешкоджувати H_2O_2 та інші активні форми кисню. Останнім також встановлено, що ультрафіолетове випромінювання індукує у листках біосинтез флавоноїдів зі значною кількістю ОН-груп, наприклад, кверцетин замість кемпферола [263]. Схожу тенденцію показали Solovchenko A. [264] і Torgalo I. [265]. Гіпертермія, як було встановлено Oren-Shamir M. [266] на прикладі *Cucumis sativus* L., також індукує синтез флавоноїдів.

Основні функції флавоноїдів заключаються в тому, що вони беруть участь у окиснювально-відновлювальних процесах, виступають у якості атрактантів, сигнальних молекул та антистресових агентів [93, 94, 95]. Протекторна роль флавоноїдів дає підставу розглядати їх в якості універсальних фізіологічних адаптогенів до несприятливих факторів середовища.

Підсумовуючи зазначимо, що ліпіди, речовини терпеноїдної природи і феноли як компоненти системи регуляції гомеостазу та фізіологічної стійкості рослин швидко реагують на стресовий стан рослин і можуть слугувати індикатором стану довкілля. Саме тому з'ясування кількісних і якісних змін зазначених сполук за дії важких металів у листках деревних рослин потребують більш широкого вивчення в аспекті фізіологічної адаптації рослин в умовах промислового забруднення.

1.5. Оцінка структури поверхневих ліпідів та кутикули листків в умовах промислового забруднення.

Крім того, що ліпіди є складовими клітинних мембран, вони входять і до складу кутикули, яка розміщується на поверхні епідермісу всіх надземних органів рослини у вигляді тонкої плівки і не однакою по своїй товщині. Адаксіальний епідерміс листка зазвичай має більш товсту кутикулу, порівняно з абаксіальним. Епідермальні клітини, розташовані над жилками, іноді вкриті тоншим шаром кутикули, на відміну від епідермісу, розташованого над

мезофілом листка [138].

Під електронним мікроскопом кутикула має вигляд гомогенного шару ліпідів, в якому нерідко виявляються електронно щільні прожилки. Вони, як правило, розгалужуються і пронизують кутикулу в радіальному напрямку, трохи не доходячи до поверхні, через що називаються дендритоподібними структурами. Їх розташування видоспецифічне. На думку деяких авторів, дендрити складаються із пектину чи, у всякому випадку, містять багато цієї речовини і являються шляхами транспорту води та водорозчинних речовин, що виділяються або поглинаються рослинами [267, 268]. Поверхневі ліпіди формують зовнішній шар розташований на поверхні кутикули. Він утворює аморфну воскову плівку, на яку накладаються кристалічні структури, аранжовані в пластини, трубочки, ниточки або дендрити [269, 270].

На розвиток кутикулярного покриву суттєво впливають зовнішні умови. Так, яскраве освітлення, підвищена температура та низька вологість повітря сприяють формуванню кутикули, тоді як при затіненні, високій вологості повітря і низькій температурі вона розвивається слабше [268]. Проникність кутикулярного шару змінюється залежно від температури довкілля та фаз онтогенезу листка. Найбільшу проникність має кутикула молодих листків [271]. Крім того, Verbruggen N. [199] встановив, що швидкість проникнення одно- та двовалентних іонів металів крізь кутикулу залежала від розміру часточок і була значно вищою в напрямку від зовнішньої поверхні до внутрішньої.

На поверхні кутикули практично завжди формується гідрофобний шар поверхневих восків [272]. Воски виділяються у рідкому вигляді шляхом дифузії через шар кутикули, яка ще не затверділа, або шляхом секреції повністю диференційованими клітинами через товщу кутикули, що вже затверділа, на початкових етапах розвитку органів рослини [239, 272]. На думку деяких дослідників [68, 250], суміш речовин, що створюють гідрофобний шар на поверхні кутикули листків, краще називати поверхневими ліпідами, бо вона складається не тільки з власне восків, але й з багатьох речовин іншої природи. Поверхневі ліпіди є складними сумішами жироподібних речовин, вміст яких

відрізняється у різних рослин та іноді є видоспецифічним [79, 273]. Головними компонентами поверхневих ліпідів є етери довголанцюгових спиртів з довголанцюговими жирними кислотами. Інші компоненти включають вуглеводні, етери стеролів, алифатичні альдегіди, спирти тощо. Крім того, довжина ланцюга, ступінь ненасиченості і розгалуженості алифатичних елементів варіюють залежно від виду рослин та умов їх існування [54, 271].

Детальні дослідження поверхневих ліпідів різних рослин показали, що ця група речовин, крім названих вище, включає n-алкани, етери алкілів, жирні кислоти, первинні жирні (довголанцюгові) спирти, вторинні жирні (довголанцюгові) спирти, альдегіди, β -дікетони, тритерпени, стероли, тритерпеноїдні кислоти, гідрокси- β -дікетони, оксо- β -дікетони, алкени, розгалужені алкени, кислоти, етери, ацетати та бензоати алифатичних спиртів, метилові, фенілетилові та тритерпеноїдні етери та інші [64, 96, 270, 274]. Терпеноїди та флавоноїди відносять до мінорних компонентів [275]. Кількість кожного класу речовин та його пропорції залежать від виду та органів рослини (листки, квітки, плоди). Наприклад, в поверхневих ліпідах кутикули *Aesculus hippocastanum* містяться воскові етери, альдегіди, первинні спирти, жирні кислоти і велика кількість терпеноїдів [60, 85].

Жирні кислоти в поверхневих ліпідах можуть міститися як у вільному стані, так і у вигляді етерів [276]. Фракція вільних жирних кислот є мінорною (до 5% від загальної кількості), а фракція етерів може варіювати залежно від виду рослин [242]. Незвичайні жирні кислоти, окрім алициклічної кислоти, входять до складу поверхневих ліпідів у невеликій кількості (0,12 – 2,75% до суми жирних кислот), завдяки чому деякі автори відносять їх також до мінорних компонентів [255, 277]. Велика кількість ненасичених жирних кислот сприяє підтриманню рідкокристалічного стану відповідних структур [240].

Поверхневі ліпіди вкривають листки і створюють тонкий шар воскоподібної речовини, що являє собою зовнішню межу кутикулярної мембрани. Основну їх функцію вбачають у захисті внутрішньоклітинного середовища рослин від абіотичних та біотичних чинників, також вони

обмежують вихід води, дозволяючи контрольовану емісію і інших летких речовин [89, 96, 269]. Діапазон класів речовин у восках рослин дуже широкий за природою та складом. Саме тому на сьогодні до актуальних аспектів вивчення поверхневих ліпідів відносяться питання родо- та видоспецифічних особливостей складу поверхневих ліпідів, існування закономірностей їх формування у процесі розвитку рослини, залежність стійкості рослин до різних стресорів від складу поверхневих ліпідів [61, 278].

Бар'єрна роль поверхневих ліпідів обумовлюється якісним та кількісним хімічним складом, який визначає і їх фізичний стан, як важливого фактору при вибірковогому транспорті речовин через кутикулу. Так, Reynhardt E.S. [279] пов'язує пластичність ліпідів епікутикулярного шару з наявністю фазових переходів, а бар'єрну функцію поверхневих ліпідів – з наявністю кристалічної структури, яку підтримують довголанцюгові вуглецеві фрагменти.

У науковій літературі наголошується, що неабияку роль у забезпеченні агрегатного стану поверхневих ліпідів кутикули відіграють стероли [246]. Якщо епікутикулярний шар занадто щільний, то стероли його розріджують і ланцюги стають більш рухливими, якщо ж занадто рідкий – ущільнюються. Так, за повідомленням Lopez-Perez L. зі співавт. [53], сольовий стрес у *Brassica oleracea* L. var. *italica* підвищував кількість стігмастеролу і знижував вміст сітостеролу, що спричиняло адаптивні перебудови ліпідного шару в бік розрідження і призводило до зменшення водопроникності клітин. У підтриманні фізіологічно стабільного стану поверхневих ліпідів кутикули значну роль відіграють терпени і феноли [79, 252].

Важливим є вивчення поверхневих ліпідів рослин як структурного і біохімічного бар'єру для токсикантів. Наявність специфічного добре розвинутого шару епікутикулярних ліпідів може не пропускати навіть ліпофільні молекули органічних речовин, адсорбуючи їх на своїй поверхні [59, 91, 250]. Однак, іони важких металів і кислотні дощі швидко порушують цілісність поверхневих ліпідів кутикули, викликаючи їх ерозію і перехід у аморфний стан. Останнє підтримує водоутримуючу здатність поверхні листків і

змінює їх водонепроникність в цілому. Тобто, токсикант може проникнути всередину листка не тільки через продихи, але й через кутикулу, яка зазнала змін [79, 252].

Останнім часом доведено, що поверхневі ліпіди не є інертним нерухомим шаром, якому притаманна тільки бар'єрна або захисна (від ультрафіолетового випромінювання) функція. Пристосовуючись до факторів зовнішнього середовища у складі епікутикулярного шару відбуваються певні перебудови, які обумовлюються біосинтезом нових компонентів та зміною гідрофобності шару кутикули [54, 79, 86]. Існують свідчення про вплив засолення [250], температури [280], магнітних коливань [281], атмосферних промислових забруднювачів, таких як SO_2 та металевий пил [75, 282], на структуру поверхневих ліпідів і кутикулу в цілому.

Викликана дією несприятливих факторів модифікація ліпідного складу, як і рівень ненасиченості їх жирних кислот, зумовлюють зміни у фізичних властивостях поверхневих ліпідів кутикули. Зокрема, відбуваються переходи з рідинно-кристалічного стану до аморфного і навпаки, змінюється в'язкість та селективна проникність поверхневих ліпідів, виникають мікророзриви [240, 271]. Показано, що збільшення іонної проникності епікутикулярного шару залежить від довжини вуглецевих ланцюгів ліпідних фрагментів. Як відомо, шляхи елонгації довголанцюгових молекул супроводжуються процесами декарбоксілювання, відновлення і окиснення, що призводить до формування гетерогенної суміші речовин різних хімічних класів (вуглеводні, спирти, вільні жирні кислоти, етери) [58, 59].

Більшість токсикантів суттєво впливають на склад та структуру поверхневих ліпідів і, таким чином, змінюють проникність самої кутикули. Механізм збільшення проникності поверхневого шару для іонів може реалізуватися через зміну заряду на поверхні розподілу кутикула-зовнішнє середовище, зміну конформації ліпідних компонентів або через появу гідрофільних включень в суцільному гідрофобному шарі кутикули [279]. Le Provost G. [272] показав, що поява в гідрофобній області гідроксилів і

полярних продуктів пероксидного окиснення ненасичених жирних кислот може призвести до утворення «водяних» пор, різко порушити стабільність даного шару, аж до його повного розриву.

Наведений стислий літературний огляд свідчить, що з'ясування кількісних і якісних змін компонентів поверхневого шару кутикули листків у фізіологічній адаптації деревних рослин в умовах промислового забруднення з вмістом важких металів є досить актуальним і практично не досліджувалося.

1.6. Роль ліпаз в ліпідному обміні рослин за стресових умов

Одним з найважливіших шляхів регуляції рослинною клітиною метаболізму поверхневих ліпідів є керування роботою ферментів ліпідного обміну, так як жодна метаболічна реакція не відбувається без участі ферментів. В модельних експериментах показано, що на ферментативну активність впливають в'язкість ліпідів поверхневого шару кутикули і клітинних мембран, концентрація ліпід-специфічного ефектора конкретного ферменту, а також наявність окиснених продуктів, особливо їх гідропероксидів [136, 233].

До найбільш розповсюджених ферментів ліпідного метаболізму належать ліпази – «серинові» ферменти, оскільки у їх активний центр входить реакційно здатний залишок серину [283, 284]. Більшість досліджень в області ліпаз рослин відноситься до ліпаз насіння [98, 285, 286]. Ліпази – гідролази вищих тригліцеридів, які відіграють ключову роль в обміні ліпідів живих організмів, а також приймають участь у процесах відкладення та утилізації жирів – енергетичного резерву клітини. Вони не тільки гідролізують тригліцериди до ди-, моногліцеридів і вільних жирних кислот, але й каталізують ацилювання і деацилювання багатьох субстратів, відмінних від гліцеридів [287].

Оптимальне значення рН для прояву ферментативної дії ліпази лежить в межах 8-9. Для них характерним є також широкий температурний оптимум. Максимальну активність фермент проявляє при гідролізі нерозчинних субстратів на поверхні розділення фаз в системі жир-вода [288]. Швидкість

розщеплення водорозчинних субстратів залежить від ступеню гідрофобності жирнокислотних радикалів [283]. При повному ферментативному гідролізі тригліцеридів кінцевими продуктами реакції є гліцерин та вільні жирні кислоти. В ході реакції, що каталізується ліпазою, із тригліцеридів швидко утворюються дигліцериди, із яких, в свою чергу, набагато повільніше утворюються моногліцериди. Утворення гліцерину із моногліцеридів проходить ще повільніше. Проте природні тригліцериди в фізіологічних умовах повністю не розкладаються [98]. Дія ліпази активується фактором білкової природи – ко-ліпазою. Інактивація ліпази відбувається ферментативно під впливом специфічної фосфатази – фермента, що каталізує відщеплення фосфатних залишків від молекули ліпази [284, 289]. За ферментативного гідролізу тригліцеридів важливе значення для процесу каталізу має природа жирнокислотного компонента субстрату. Розгалуження вуглеводного ланцюга в молекулах субстрату інгібує ліполіз [98, 290].

Ліпази сприяють накопиченню вільних жирних кислот, вміст та склад яких змінюються під впливом стресових факторів [286, 291]. З падінням ферментативної активності, очевидно, пригнічуються обмінні процеси ліпідних компонентів, порушується загальний ліпідний метаболізм. А збереження високої активності гідролітичних ферментів за умов негативного реакційного середовища є одним із свідчень їх захисного значення при стресах. Так, дослідження змін ліпазної активності при дії іонів кадмію, нікелю та хрому свідчили про існування зв'язку між функціонуванням цих ферментів з металостійкістю рослин [36, 113, 284]. Крім того, Conforti F. зі співавторами [292] було показано інгібування активності ліпази у листках квітничково-декоративних рослин при їх ураженні мікроскопічними грибами. Riederer M. [293] було встановлено зростання ліпазної активності у листках *Acer pseudoplatanus* за перезволоження.

Фосфоліпаза руйнує гідропероксили ліпідів, перешкоджаючи розгалуженню ланцюгів окиснення ліпідів. При цьому дія фосфоліпази проявляється у відщепленні від фосфоліпідів окисненої жирної кислоти, котра

містить гідропероксидну групу (LOOH) [284]. У відповідь на стресори в клітинах відбувається збільшення активності фосфоліпази А [99, 139]. Як свідчать літературні дані, в загальному випадку при дії стресу спостерігається активація фосфоліпаз, вивільнення полієнових жирних кислот і утворення їх гідропероксидних форм [290, 294, 295].

Виконаний аналіз літературних джерел свідчить про досить обмежену кількість робіт зі з'ясування сумісної дії важких металів, зокрема цинку, кадмію, плумбуму та нікелю, на ліпідний метаболізм рослин. Зроблено висновок, що до сьогодні ще не досліджена специфіка акумуляції металовмісних поллютантів лакофарбової промисловості деревними рослинами, а також їх вплив на фізіолого-біохімічні процеси за участю ліпідних компонентів та вторинних метаболітів у складі поверхневого шару кутикули листків. Вважаємо, що такі дослідження є актуальними на сьогодні і допоможуть зрозуміти закономірності фізіологічної адаптації рослинного організму у несприятливих умовах довкілля.

Список використаних джерел

1. Важкі метали: надходження в ґрунти, транслокація у рослинах та екологічна небезпека / [Гришко В.М., Сишиков Д.В., Піскова О.М. та ін.]. – Донецьк: «Донбас», 2012. – 303 с.
2. Гладков Е.А. Влияние комплексного взаимодействия тяжелых металлов на растения мегаполисов / Е.А. Гладков // Экология. – 2007. – № 1. – С. 71-74.
3. Моргун В.В. Передмова / В.В. Моргун // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку. – К.: Логос, 2009. – Т.2. – С. 7-11.
4. Глухов О.З. Фітоіндикація металопресингу в антропогенно трансформованому середовищі / О.З. Глухов, А.І. Сафонов, Н.А. Хижняк. – Донецьк: Вид-во Норд-Прес, 2006. – 360 с.
5. Динаміка викидів забруднюючих речовин і діоксиду вуглецю в атмосферне повітря: [Електронний ресурс] / Головне управління статистики у Дніпропетровській області, 2011. – Режим доступу: <http://www.dnprstat.gov.ua/statinfo/ns/ns1.htm>.
6. Шанда В.І. Ґрунт як система факторів і ресурсів екологічних ніш біологічних видів / В.І. Шанда, Е.О. Євтушенко, Л.В. Шанда // Ґрунтознавство. – 2010. – Т. 11, № 3-4. – С. 42-45.
7. Екологічний паспорт Дніпропетровської області – 2013: [Електронний ресурс] / Державне управління охорони навколишнього природного середовища в Дніпропетровській області. – Режим доступу: http://www.menr.gov.ua/docs/protection1/dnipropetrovska/Dnipropetrovska_ekopasport_2013.pdf. – 138 с.
8. Тютюнник Ю.Г. Техногенне забруднення міських ґрунтів України (феноменологічний аналіз) / Ю.Г. Тютюнник, Б.О. Горлицький // Доповіді НАН України. – 2000. – № 6. – С. 208-211.
9. Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в агроландшафте / Ю.В. Алексеев. – М.: ПИЯФ РАН, 2008. – 217 с.
10. Kabata-Pendias A. Trace elements in soil and plants. [4th ed.] / A. Kabata-Pendias. – Boca Raton: CRS Press, 2011. – 520 p.

11. Гришко В.М. Вплив забруднення на формування генеративної сфери деяких видів *Penstemon* в умовах промислового майданчика гірничо-збагачувального підприємства / В.М. Гришко, Н.В. Машталер // Інтродукція рослин. – 2009. – № 1. – С. 73-79.
12. Долгова Т.І. Екологічна безпека ґрунтів у гірничодобувних районах / Т.І. Долгова. – Дніпропетровськ: НГУ, 2009. – 270 с.
13. Чипиляк Т.Ф. Особливості фізіологічної адаптації *Hemerocallis lilioasphodelus* і *H. middendorffii* (*Hemerocallidaceae*) до техногенного забруднення / Чипиляк Т.Ф., Гришко В.М. // Український ботанічний журнал. – 2014. – Т. 71, № 5. – С. 614-619.
14. Гришко В.Н. Функционирование глутатионзависимой антиоксидантной системы и устойчивость растений при действии тяжелых металлов и фтора / В.Н. Гришко, Д.В. Сыщиков. – К.: Наукова думка, 2012. – 238 с.
15. Косаківська І.В. Адаптація рослин: біосинтез та функції стресових білків / І.В. Косаківська, І.В. Головянко // Український фітоценологічний збірник. – 2006. – Серія С, Вип. 24. – С. 3-17.
16. Кошкин Е.И. Продуктивность и структура урожая ярового рапса при моноэлементном загрязнении почв тяжелыми металлами / Е.И. Кошкин // Известия ТСХА. – 2012. – Вып. 2. – С. 32-42.
17. Феттер В.В. Гигиеническая оценка состояния окружающей среды и здоровья населения (на примере Белгородской области): автореф. дисс. на соискание уч. степени канд. мед. наук / В.В. Феттер. – М., 1999. – 24 с.
18. Іванченко О.Є. Еколого-фізіологічні особливості азотного обміну декоративних однорічних рослин як індикатора забруднення промислових територій залізом та хромом: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.16 «Екологія» / О.Є. Іванченко. – Дніпропетровськ, 2006. – 20 с.
19. Гришко В.М. Акумуляція деяких важких металів тополями та особливості міграції елементів у системі «ґрунт-рослина» / В.М. Гришко, О.В. Данильчук // Інтродукція рослин. – 2007. – № 3. – С. 84-91.
20. Піскова О.М. Особливості акумуляції важких металів та інтенсивність пероксидного окиснення ліпідів у листках деревних рослин під впливом

- промислових викидів / О.М. Піскова, В.М. Гришко // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія: Біологія. – 2010. – Вип. 3 (21). – С. 54-62.
21. Гуральчук Ж.З. Фітотоксичність важких металів та стійкість рослин до їх дії / Ж.З. Гуральчук. – К.: Логос, 2006. – 208 с. – Бібліогр.: с. 150-206.
 22. Rudnik-Ivashchenko O.I. Specificities of changes in the concentrations of heavy metals in milk thistle (*Silybum marianum* (L.) Gaertn.) / O.I. Rudnik-Ivashchenko, L.M. Mykhalska, V.V. Schwartau // Agricultural Science and Practice. – 2015. – V. 2, N 3. – P. 55-60.
 23. Vigh L. Biochemical and cellular mechanisms of stress tolerance in plants / L. Vigh, Z. Tobrok, E. Kovacs [et al.] // Ed.: Cherry J.H. NATO ASI Series., Berlin-Verlag. – 1994. – V. 86. – P. 77-85.
 24. Gill S.S. Reactive oxygen species and antioxidant machinery abiotic stress tolerance in crop plants / S.S. Gill, N. Tuteja // Plant Physiol. Biochem. – 2010. – V. 48, N 12. – P. 909-930.
 25. Таран Н.Ю. Роль сульфохіноазилдіацилгліцеролу в адаптивних реакціях *Triticum aestivum* L. на оксидний стрес / Н.Ю. Таран, О.А. Оканенко, Л.М. Бацманова [та ін.] // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку. – К.: Логос, 2009. – Т.2. – С. 233-238.
 26. Гришко В.М. Накопичення важких металів та перебіг вільнорадикальних реакцій в асиміляційних органах деревних рослин в умовах забруднення / В.М. Гришко, О.М. Зубровська // Физиология растений и генетика. – 2015. – Т. 47, № 1(273). – С. 47-57.
 27. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений / И.А. Тарчевский. – М.: Наука, 2002. – 294 с.
 28. Joo J.H. Different signaling and cell death roles of heterotrimeric G protein *a* and *b* subunits in the *Arabidopsis* oxidative stress response to ozone / J.H. Joo, S. Wang, J.G. Chen [et al.] // Plant Cell. – 2005. – N 17. – P. 957-970.
 29. Baumbusch L.O. Interactive effects of ozone and low UV-B radiation on antioxidants in spruce (*Picea abies*) and pine (*Pinus sylvestris*) needles / L.O. Baumbusch, M. Eiblmeier, J.P. Schnitzel [et al.] // Phisiol. plant. – 1998. – V. 104, N 2. – P. 248-254.

30. Колупаев Ю.Е. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессов / Ю.Е. Колупаев, Ю.В. Карпец. – К.: Основа, 2010. – 352 с.
31. Курганова Л.Н. Продукты перекисного окисления липидов как возможные посредники между воздействием повышенной температуры и развитием стресс-реакции растений / Л.Н. Курганова, А.П. Веселов, Ю.В. Сеницина, Э.А. Еликова // Физиология растений. – 1999. – Т 46, № 2. – С. 218-222.
32. Калашников Ю.Е. Активность антиокислительной системы и интенсивность перекисного окисления липидов в растениях пшеницы в связи с сортовой устойчивостью к переувлажнению почвы / Ю.Е. Калашников, Т.И. Балахнина, Р.П. Бенничелли [и др.] // Физиология растений. – 1999. – Т 46, № 2. – С. 268-275.
33. Божков А.И. Влияние высокой температуры на чувствительные и резистентные к ионам меди клетки *Dunaliella viridis* Teod. (*Chlorophyta*) / А.И. Божков, Н.Г. Мензянова, К.В. Седова, А.В. Голтвянский // Альгология. – 2010. – Т. 20, № 4. – С. 413-431.
34. Ковалева М.К. Эффект гормезиса у *Dunaliella viridis* Teodor. (*Chlorophyta*) под действием серноокислой меди / М.К. Ковалева, Н.Г. Мензянова, А. Jain [и др.] // Альгология. – 2011. – Т. 21, № 3. – С. 277-294.
35. Garcia A. Oxidative stress induced by copper in sunflower plants / A. Garcia, F.J. Vaquedano, P. Navarro, F.J. Castillo // Free Rad. Res. – 1999. – V. 31. – P 51-57.
36. Глубока В.М. Зміни компонентів ліпідного обміну за умов дії на рослини кукурудзи іонів важких металів та гербіцидів: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.12 «Фізіологія рослин» / В.М. Глубока. – К., 2004. – 16 с.
37. Gallego S.M. Effects of cadmium ions on antioxidant defense system in sunflower cotyledons / S.M. Gallego, M.P. Benavides, M.L. Tomaro // Biol. Plant. – 1999. – V. 42, N 1. – P. 49-55.
38. Іванченко О.Є. Вплив надлишку хрому та заліза в середовищі вирощування на поглинальну активність коренів *Lathyrus odoratus* і *Lupinus × hybridus* / О.Є. Іванченко // Фізіологія рослин та екологія: Всеукраїнська науково-

- практична конференція (23-24 квітня 2003 р.): матер. – Д.: ДДАУ. – 2003. – С. 37-39.
39. Бараненко В.В. Пероксидне окиснення ліпідів та активність супероксиддисмутази в рослинах гороху за умов клінонстатування: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.11 «Цитологія, клітинна біологія, гістологія» / В.В. Бараненко. – Київ, 2003. – 16 с.
40. Sharma P. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions / P. Sharma, A.B. Jha, R.S. Dubey, M. Pessarakli // *Journal of Botany* (Hindawi Publishing Corporation). – 2012. – V. 1. – P. 1-26.
41. Алаудинова Е.В. Липиды меристем лесообразующих хвойных пород Центральной Сибири в условиях низкотемпературной адаптации. 1. Характеристика состава жирных кислот фосфолипидов зимующих меристем *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. / Е.В. Алаудинова, П.В. Миронов // *Химия растительного сырья*. – 2009. – № 2. – С. 65-70.
42. Тарчевский И.А. Катаболизм и стресс у растений: ЛП Тимирязевское чтение / И.А. Тарчевский. – М.: Наука. – 1993. – 80 с.
43. Гнатів П.С. Дендрофізіологічні проблеми інтродукції рослин в антропогенно трансформоване середовище / П.С. Гнатів // *Лісівнича академія наук України: Наукові праці*. – 2002. – Вип. 1. – С. 99-103.
44. Prakash D. Total phenol, antioxidant and free radical scavenging activities of some medicinal plants / D. Prakash, S. Suri [et al.] // *Int. J. Food Sci. and Nut.* – 2007. – V. 58. – P. 18-28.
45. Зубровська О.М. Видоспецифічні зміни кутикулярних ліпідів та процеси пероксидного окиснення ліпідів у листках деревних рослин у промислових умовах / О.М. Зубровська, В.М. Гришко // *Біологічні студії*. – 2016. – Т.10, № 3-4. – С. 47-60.
46. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин: Підручник / М.М. Мусієнко. – К.: Либідь, 2005. – 808 с.
47. Оканенко О.А. Гліколіпіди рослин / О.А. Оканенко, Н.Ю. Таран . – К.: Ленвіт, 2005. – 111 с.

48. Оканенко О.А. Сульфурвмісні ліпіди фототрофів. Локалізація, біосинтез, роль в адаптаційних процесах / О.А. Оканенко, Н.Ю. Таран, О.І. Косик. – К.: АВЕГА, 2012. – 106 с.
49. Сенік Ю.І. Ліпідний склад деяких тканин коропа за дії іонів кадмію / Ю.І. Сенік, В.О. Хоменчук, Б.З. Ляврін [та ін.] // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. – 2011. – № 2 (47). – С. 216-220.
50. Масловська О.Д. Зміни жирнокислотного складу клітин *Desulfuromonas acetoxidans* IMB В-7384 за впливу ферум цитрату / О.Д. Масловська, С.О. Гнатуш, А.А. Галушка // Біологічні Студії / *Studia Biologica*. – 2014. – Т. 8, № 3-4. – С. 87-98.
51. Антонов В.Ф. Липиды и ионная проницаемость мембран / В.Ф. Антонов. – М.: Наука, 1988. – 150 с.
52. Kinnunen H. Surface structure, wax and methanol extrable compounds in Scots pine and Norway spruce needles enhanced UV-B / H. Kinnunen // *Acta Univ. Oul.*: A 331. – 1999. – 50 p.
53. Lopez-Perez L. Changes in plasma membrane lipids, aquaporins and proton pump of broccoli roots, as an adaptation mechanism to salinity / L. Lopez-Perez, M. del C. Martinez-Ballesta, Ch. Maurel, M. Carvajal // *Phytochemistry*. – 2009. – V. 70. – P. 492-500.
54. Jetter R. Chemical composition of the *Prunus laurocerasus* leaf surface. Dynamic changes of the epicuticular wax film during leaf development / R. Jetter, S. Schaffer. // *Plant Physiology*. – 2001. – V. 126. – P. 1725-1737.
55. Заморуєва Л.Ф. Вплив важких металів та гербіцидів на склад ліпідів та ліпідний обмін у зерні та колеоптилях кукурудзи / Л.Ф. Заморуєва, І.О. Філонік, О.М. Вінниченко // Збірник Тернопільського пед. ун-ту. Наукові записки. Серія – біологія. – 2002. – № 3 (18) – С. 153-157.
56. Контурська О.О. Активність фосфоліпази D у коренях проростків за умов сольового стресу та передпосівного оброблення кукурудзи препаратами адаптогенної дії / О.О. Контурська, Т.О. Палладіна // Український біохімічний журнал. – 2008. – Т. 80, № 2. – С. 141-146.
57. Філонік І.О. Вивчення впливу нікелю та хрому на склад ліпідів та активність ліпаз у зерні кукурудзи при проростанні / І.О. Філонік,

- Л.Ф. Заморуєва // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2009. – Вип. 17, Т. 2. – С. 116-121.
58. Штеменко Н.И. Высшие жирные кислоты поверхностных тканей зерна кукурузы / Н.И. Штеменко, О.В. Дукачова, Л.Ф. Заморуева // Бюлетень інституту зернового господарства. – 1997. – № 5. – С. 56-58.
59. Шепеленко В.М. Вплив забруднювачів на формування кристалічної фази поверхневих ліпідів хвойних / В.М. Шепеленко, Н.І. Штеменко, О.О. Сорочан [та ін.] // Вісник ДНУ: Серія Біологія. – 2003. – Т. 2, № 39. – С. 205-209.
60. Зубровская О.Н. Кутикулярные липиды и процессы перекисного окисления липидов в листьях древесных растений в условиях загрязнения тяжелыми металлами / О.Н. Зубровская, В.Н. Гришко, В.П. Грахов // Фундаментальные и прикладные проблемы современной экспериментальной биологии растений: научная конференция для молодых уч., 23-27 ноября 2015 г.: матер. – Москва: ИФР РАН, 2015. – С. 775-780.
61. Алексеевська І.О. Особливості складу карбонільних компонентів поверхневих ліпідів водних рослин / І.О. Алексеевська, В.М. Шепеленко, Н.І. Штеменко // Вісник ДНУ. Серія: Біологія. – 2006. – Вип. 14, Т. 1. – С. 3-6.
62. Антонюк Т.М. Фенольні та ліпідні компоненти різних за акліматизаційною здатністю видів роду *Rhododendron* L.: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спеціальність 03.00.12 «Фізіологія рослин» / Т.М. Антонюк. – К., 2011. – 18 с.
63. Пащенко Л.С. Вплив ароматичних сполук на кількість і гетерогенний склад поверхневих ліпідів рослин каланхое / Л.С. Пащенко, Н.І. Штеменко // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2009. – Вип. 17, Т. 3. – С. 71-74.
64. Берзеніна О.В. Біохімічні особливості поверхневих ліпідів листя хвойних (*Coniferae*): автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.04 «Біохімія» / О.В. Берзеніна. – К., 2000. – 18 с.
65. Глубока В.М. Вплив важких металів та гербіцидів на склад ліпідів та ліпідний обмін у зерні та колеоптилях кукурудзи / В.М. Глубока,

- Л.Ф. Заморуєва, І.О. Філонік, О.М. Вінниченко // Збірник Тернопільського педагогічного університету. Наукові записки. Серія – біологія. – 2002. – № 3(18). – С. 153-157.
66. Осінна І.О. Вплив нонілфенолу на склад жирних кислот і вуглеводів поверхневих ліпідів водних рослин / І.О. Осінна, Н.І. Штеменко // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2009. – Вип. 17, Т. 3. – С. 62-65.
67. Хромих Н.О. Вплив гербіцидної обробки *Ambrosia artemisifolia* на склад поверхневих восків рослин наступної генерації / Н.О. Хромих, Л.Ф. Заморуєва, О.М. Вінниченко // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2009. – Вип. 17, Т. 3. – С. 101-105.
68. Шепеленко В.М. Мінорні компоненти та жирнокислотний склад поверхневих ліпідів деяких видів рослин: автореф. дис. на здобуття наукового ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.04 «Біохімія» / В.М. Шепеленко. – К., 2005. – 20 с.
69. Хромих Н.О. Стан глутатіон-залежної системи *Aesculus hippocastanum* за умов антропогенного забруднення / Н.О. Хромих // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2012. – Вип. 58. – С. 265-270.
70. Keeping M.G. Resistance mechanisms of south African sugarcane to the stalk borer *Eldana saccharina* (Lepidoptera: Pyralidae): a review / M.G. Keeping, R.S. Rutherford // Proc. S. Afr. Sug. Tech. Ass. – 2004. – V. 78. – P. 307-312.
71. Still G.G. Plant Epicuticular Lipids: alteration by herbicidal carbamates / G.G. Still, D.G. Davis, G.L. Zander // Plant Physiol. – 1970. – V. 46. – P. 307-314.
72. Кравкина И.М. Влияние атмосферного загрязнителей на структуру листа / И.М. Кравкина // Ботанический журнал. – 1991. – Т. 76, № 1. – С. 3-9.
73. Jetter R. Composition of plant cuticular waxes / R. Jetter, L. Kunst, A.L. Samuels // In Biology of the Plant Cuticle (eds M. Riederer, C. Müller). – Blackwell, Oxford, UK, 2007. – P. 145-181.
74. Sima Gh. Histological and ultrastructure changes in *Medicago sativa* in response to lead stress / Ghelich Sima, Zarinkamar Fatemeh // Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry. – 2013. – V. 2, N 2. – P. 20-29.

75. Кудрявцева О.В. Характеристика хвои *Pinus silvestris* в условиях аэротехногенного загрязнения на Кольском Севере / О.В. Кудрявцева, Н.Ю. Шмакова, А.Т. Беляевский // Междунар. конф. по анатомии и морфологии: труды. – СПб., 1997. – С. 276.
76. Бухарина И.Л. Эколого-биологические особенности адаптации древесных растений в условиях урбосреды / И.Л. Бухарина // Проблемы прикладной экологии. Известия Самарского научного центра РАН. – 2008. – Т. 10, № 2. – С. 607-612.
77. Папина О.Н. Влияние урбанизированной среды на покровные ткани и содержание воды в хвое видов семейства *Pinaceae* Lindl. / О.Н. Папина, Р.О. Собчак, Т.П. Астафурова // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2013. – № 3 (23). – С. 152-161.
78. Данилова Н.Ф. Влияние SO₂ на ультраструктуру устьиц и листьев (*Salicaceae*) / Н.Ф. Данилова, И.М. Кравкина, Р.Е. Кренг, Д.О. Печак // Український ботанічний журнал. – 1987. – Т. 72, № 9. – С. 82-92.
79. Розенцвет О.А. Липидный состав растений как показатель их адаптивных возможностей к различным экологическим факторам: автореф. дис. на соискание уч. степ. докт. биол. наук: спец. 03.00.16, 03.00.12 «Физиология и биохимия растений» / О.А. Розенцвет. – Тольятти, 2006. – 36 с.
80. Ветчинникова Л.В. Особенности накопления тяжелых металлов в листьях древесных растений на урбанизированных территориях в условиях Севера / Л.В. Ветчинникова, Т.Ю. Кузнецова, А.Ф. Титов // Труды Карельского научного центра РАН. – 2013. – № 3. – С. 68-73.
81. Кузнецова Т.Ю. Влияние тяжелых металлов на некоторые физиолого-биохимические показатели растений рода *Betula* L.: дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.04, 03.00.12 «Биохимия» / Т.Ю. Кузнецова. – Петрозаводск, 2009. – 174 с.
82. Вернигора Е.Г. Эпидермальные структуры интродуцируемых растений в условиях климата южного Приморья: автореф. дисс. на соискаие уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.32 «Биологические ресурсы» / Е.Г. Вернигора. – Владивосток, 2009. – 18с.

83. Gül M.K. Sterols and the phytosterol content in oilseed rape (*Brassica napus* L.) / M.K. Gül, S. Amar // J. of Cell and Molecular Biology. – 2006. V. 5. – P. 71-79.
84. Schwab S. Baumbürtige stoffe der wirtspflanzen – eine chemisch-biologische alternative zur bekämpfung der Rosskastanien-Miniermotte? Host plant derived volatiles – a biochemical option controlling the horse chestnut leaf miner? / S. Schwab, H.-W. Scheloske // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. – 2006. – V. 58, N 1. – P. 262-263.
85. Gülz P.-G. Chemical composition and surface structures of epicuticular leaf waxes from *Castanea sativa* and *Aesculus hippocastanum* // P.-G. Gülz, E. Müller, T. Herrmann // Z. Naturforsch. – 1992. – N 47. – P. 661-666.
86. Hellstrom A. Uptake of airborne organic pollutants in pine needles geographical and seasonal variations: Doctoral thesis Swedish University of Agricultural Sciences Uppsala / A. Hellstrom. – Uppsala, 2003. – 168 p.
87. Singaas E.L. Terpenes and the thermotolerance of photosynthesis / E.L. Singaas // New Phytol. – 2000. – V. 46. – P.1-4.
88. Sardans J. Screening study of leaf terpene concentration of 75 Borneo rainforest plant species: Relationships with leaf elemental concentrations and morphology / J. Sardans, J. Lusia, S.M. Owen [et al.] // Rec. Nat. Prod. – 2015. – V. 9, N 1. – P. 19-40.
89. Oszmiański J. The content of phenolic compounds in leaf tissues of White (*Aesculus hippocastanum* L.) and Red Horse Chestnut (*Aesculus carea* H.) colonized by the Horse Chestnut Leaf Miner (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimić) / J. Oszmiański, S. Kalisz, W. Aneta // Molecules. – 2014. – V. 19. – P. 14625-14636.
90. Prakash D. Antioxidant and free radical scavenging activities of some promising wild edible fruits / D. Prakash, G. Upadhyay, C. Gupta [et al.] // International Food Research Journal. – 2012. – V. 19, N 3. – P. 1109-1116.
91. Chunlong Ch. Concentration of phenolic compounds of *Populus euphratica* and soil water contents in Ejina oasis, Inner Mongolia, China / Ch. Chunlong, L. Song, L. Rongsu [et al.] // Acta Ecologica Sinica. – 2008. – V. 28, N 1. – P. 69-75.

92. Tsai Ch.-J. Genome-wide analysis of the structural genes regulating defense phenylpropanoid metabolism in *Populus* / Ch.-J. Tsai, S.A. Harding, T.J. Tschaplinski [et al.] // *New Phytologist*. – 2006. – V. 172. – P. 47-62.
93. Макаренко О.А. Физиологические функции флавоноидов в растениях / Макаренко О.А., Левицкий А.П. // *Физиология и биохимия культурных растений*. – 2013. – Т. 45, № 2. – С. 100-112.
94. Макарова М.Н. Антирадикальная активность флавоноидов и их комбинации с другими антиоксидантами / М.Н. Макарова, В.Г. Макаров, И.Г. Зенкевич // *Фармация*. – 2004. – № 2. – С. 30-32.
95. Pozharitskaya O.N. Separation and evaluation of free radical-scavenging activity of phenol components of green, brown and black leaves of *Bergenia crassifolia* by using HPTLC-DPPH method / O.N. Pozharitskaya, S.A. Ivanova, A.N. Shikov [et al.] // *J. Sep. Sci.* – 2007. – V. 30, N 15. – P. 2447-2451.
96. Samuels L. Sealing plant surfaces: Cuticular wax formation by epidermal cells / L. Samuels, L. Kunst, R. Jetter // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2008. – V. 59. – P. 683-707.
97. Бабенко Л.М. Ліпоксигеназа рослин при адаптації до дії абіотичних стресових чинників / Л.М. Бабенко, І.В. Косаківська, Т.Д. Скатерна, О.В. Харченко // *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*. – 2013. – Вип. 2, № 29. – С. 6-19.
98. Moussavou Mounquengui R.W. Are plant lipases a promising alternative to catalyze transesterification for biodiesel production? / R.W. Moussavou Mounquengui, C. Brunschwig, B. Baréa [et al.] // *Prog. Energy Combust. Sci.* – 2013. – V. 39. – P. 441-456.
99. Ishiguro S. The *DEFECTIVE IN ANTHHER DEHISCENCE1* gene encodes a novel phospholipase *A1* catalyzing the initial step of jasmonic acid biosynthesis, which synchronizes pollen maturation, anther dehiscence, and flower opening in *Arabidopsis* / S. Ishiguro, A. Kawai-Oda, J. Ueda [et al.] // *Plant Cell*. – 2001. – V. 13. – P. 2191-2209.
100. Oblozinsky M. Fosfolipaza D v signalnome system rastlinnej bunku / M. Oblozinsky, L. Bezakova, M. Psenak // *Biol. Listy*. – 2002. – V. 67, N 4. – P. 225-244.

101. Бессонова В.П. Влияние тяжелых металлов на фотосинтез растений / В.П. Бессонова. – Д.: ДГАУ, 2006. – 208 с.
102. Досвід комплексної оцінки та картографування факторів техногенного впливу на природне середовище міст Кривого Рогу та Дніпродзержинська / [Багрій І.Д., Білоус А.М., Вилкул Ю.Г. та ін.]. – К.: Фенікс. – 2000. – 107 с.
103. Жирина Л.С. Роль растений в детоксикации вредных загрязнителей окружающей среды / Л.С. Жирина, Г.С. Шутенко, С.А. Жирин // Экологические проблемы промышленных городов Ч. 1.: сб. науч. тр. / под ред. проф. Т.Н. Губиной. – Саратов, 2009. – С. 27-30.
104. Anh Tran T. Functions and toxicity of cadmium in plants: recent advances and future prospects / T. Anh Tran, L. Petrova Popova // Turkish Journal of Botany. – 2013. – V. 37. – P. 1-13.
105. Гармаш Н.Ю. Гуматизированные удобрения и их эффективность / Н.Ю. Гармаш, Г.А. Гармаш // Агрехимический вестник. – 2013, № 2. – С. 11-13.
106. Взаємодія рослин з техногенно забрудненим середовищем / [І.І. Коршиков, В.С. Котов, І.П. Михеєнко та ін.]. – К.: Наукова думка. – 1997. – 175 с.
107. Кошкин Е.И. Оценка фиторемедиационного потенциала сортов ярового рапса в условиях загрязненной тяжелыми металлами дерново-подзолистой почвы / Е.И. Кошкин // Агрехимия. – 2014. – № 8. – С. 79-87.
108. Фадєєв А.І. Фоновий вміст мікроелементів у ґрунтах України / А.І. Фадєєв, Я.В. Пащенко. – Харків: ННЦ «Ін-т ґрунтознавства та агрохімії ім. О.Н. Соколовського», 2003. – 118 с.
109. Atabayeva S.D. Heavy metals effect on ATPase activity and membrane permeability of plant roots / S.D. Atabayeva, Sh.K. Kenjebayeva, V.A. Sarsenbayev // Проблемы физиологии растений Севера: Годичное собрание Общества физиологов растений России: Междунар. конфер., 15-18 июня 2004 г.: тезисы докл. – Петрозаводск, 2004. – С. 217.
110. Тимофеев М.И. Загрязнение тяжелыми металлами Донецкой области, их судьба в почве, растениях, животных, механизмы действия в биологических объектах / М.И. Тимофеев, С.Н. Александров, В.А. Черепов. – Донецк: Б. и., 1996. – 75 с.

111. Bunluesin S. Influences of cadmium and zinc interaction and humic acid on metal accumulation in *Ceratophyllum demersum* / S. Bunluesin, P. Pokethitiyook, G.R. Lanza [et al.] // *Water, Air and Soil Pollut.* – 2007. – V. 180, N 1-4. – P. 225-235.
112. Серегин И.В. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения / И.В. Серегин, В.Б. Иванов // *Физиология растений.* – 2001. – Т. 48, № 4. – С. 26-33.
113. Emamverdian A. Heavy metal stress and some mechanisms of plant defense response / A. Emamverdian, Y. Ding, F. Mokhberdorani, Y. Xie // *Hindawi Publishing Corporation The Scientific World Journal.* – 2015, Article ID 756120, 18 pages: режим доступа: <http://dx.doi.org/10.1155/2015/756120>.
114. Устойчивость растений к тяжелым металлам / А.Ф. Титов, В.В. Таланова, Н.М. Казнина, Г.Ф. Лайдинен [отв. ред. Н.Н. Немова]. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. – 172 с.
115. Loneragan J.F. The availability and adsorption of trace elements in soil-plant systems and their relation to movement and concentration of trace elements in plants / J.F. Loneragan // *Trace elements in soil-plant-animal systems.* – N.Y.: Academic Press, 1975. – P. 109-118.
116. Moore D.P. Mechanisms of micronutrient uptake by plants / D.P. Moore // *Micronutrients in agriculture.* – Madison: Soil Sci. Soc. of America, 1972. – P. 17-26.
117. Скопецька О.В. Комплексний еколого-фізіологічний аналіз міграції та нагромадження свинцю в агроєкосистемах / О.В. Скопецька, О.І. Косик, М.М. Мусієнко // *Физиология и биохимия культурных растений.* – 2004. – Т. 36, № 1. – С. 27-35.
118. Santillom-Medrano J. The chemistry of lead and cadmium in soil / J. Santillom-Medrano, J.J. Jurinak // *Sci. Soc. Amer. Proc.* – 1985. – N 39. – P. 851-856.
119. Алексеенко В.А. Цинк и кадмий в окружающей среде / В.А. Алексеенко, Л.В. Алещукин, Л.Е. Безпалко. – М.: Наука, 1992. – 200 с.
120. Кадмий: экологические аспекты // Гигиенические критерии состояния окружающей среды. – Женева: Изд-е программ ООН по охране окружающей среды, 1994. – № 135. – 161 с.

121. Кулагин А.А. Древесные растения и биологическая консервация промышленных загрязнителей / А.А. Кулагин, Ю.А. Шагиева; [отв. ред. Г.С. Розенберг]. – М.: Наука, 2005. – 190 с.
122. Экологические основы природопользования / [Н.П. Грицан, Н.В. Шпак, Г.Г. Шматков и др.]. – Д-ск: ИППЭ НАН Украины, 1998. – 409 с.
123. Глухов А.З. Тератогенез растений на юго-востоке Украины / А.З. Глухов, А.И. Хархота, А.С. Назаренко, А.Ф. Лиханов. – Донецк: Норд-пресс, 2005. – 179 с.
124. Зубровська О.М. Оцінка впливу промислових викидів з вмістом важких металів на асиміляційні органи деревних рослин / О.М. Зубровська // Регуляція росту і розвитку рослин: фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти: III Міжнародна наукова конференція, 11-12 листопада, 2014 р.: тези доп. – Х.: ХНУ ім. В.Н. Каразіна, 2014. – С. 112-113.
125. Ерофеева Е.А. Взаимосвязь физиолого-морфологических показателей листовой пластинки берёзы повислой с содержанием в ней тяжелых металлов / Е.А. Ерофеева, М.М. Наумова // Вестник Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Биология. – 2010. – № 1. – С. 140-143.
126. Broadley M.R. Zinc in plants / M.R. Broadley, P.J. White, J.P. Hammond [et al.] // *New Phytologist*. – 2007. – V. 173. – P. 677-702.
127. Экологические последствия загрязнения почв тяжелыми металлами / [С.И. Колесников, К.Ш. Казеев, В.Ф. Вальков и др.]. – Ростов-на-Дону: Изд-во СКНЦ ВШ, 2000. – 232 с.
128. Топчій Н.М. Вплив важких металів на фотосинтез / Н.М. Топчій // Физиология и биохимия культурных растений. – 2010. – Т. 42, № 2. – С. 95-105.
129. Ильин В.Б. Тяжелые металлы и неметаллы в системе почва-растение / В.Б. Ильин; отв. редактор А.И. Сысо. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – 220 с.
130. Arnesano F. Structural genomics on metalloproteins / F. Arnesano, I. Bertini // *Gene Funct. Dis.* – 2002. – V. 3, N 1-2. – P. 49-55.
131. Axelsen K.B. Inventory of the superfamily of P-type ion pumps in *Arabidopsis* / K.B. Axelsen, M.G. Palmgren // *Plant Phys.* – 2001. – V. 126(2). – P. 696-706.

132. Yadav S.K. Heavy metals toxicity in plants: an overview on the role of glutathione and phytochelatins in heavy metal stress tolerance of plants / S.K. Yadav // South African J. of Botany. – 2010. – V. 76, N 2. – P. 167-179.
133. Hall J.L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance / J.L. Hall // J. Exp. Bot. – 2002. – V. 53, N 366. – P. 1-11.
134. Hossain M.A. Molecular mechanism of heavy metal toxicity and tolerance in plants: central role of glutathione in detoxification of reactive oxygen species and methylglyoxal and in heavy metal chelation / M.A. Hossain, P. Piyatida, J.A.T. da Silva, M. Fujita // Journal of Botany. – 2012, 37 p.: режим доступа: Article ID 872875, 2012.
135. Chen L. Synergistic defensive mechanism of phytochelatins and antioxidative enzymes in *Brassica chinensis* L. against Cd stress / L. Chen, Y. Guo, L. Yang, Q. Wang // Chinese Science Bulletin. – 2008. – V. 53, N 10. – P. 1503-1511.
136. Yang Z. Towards in understanding plant response to heavy metal stress / Yang Z., Chu C. // Abiotic Stress in Plants – Mechanisms and Adaptations. In Tech, Shanghai, China. – 2011. – P. 59-78.
137. Бухарина И.Л. Городские насаждения: экологический аспект: монография / И.Л. Бухарина, А.Н. Журавлева, О.Г. Большова. – Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2012. – 206 с.
138. Okeke C.U. Comparative systematic leaf and petiole anatomical studies of the genus *Stachytarpheta* found in Awka Nigeria / C.U. Okeke, C.F. Iroka, A.I. Izundu [et al.] // Journal of Medicinal Plants Studies. – 2015. – V. 3, N 4. – P. 82-84.
139. Фелленберг Г. Загрязнение природной среды. Введение в экологическую химию. Пер. с нем / Г. Фелленберг. – М.: Мир, 1997. – 232 с.
140. Трахтенберг И.М. Тяжелые металлы как химические загрязнители производственной и окружающей среды / И.М. Трахтенберг // Довкілля та здоров'я. – 1997. – № 2. – С. 48-51.
141. Смит У.Х. Лес и атмосфера: Взаимодействие между лесными экосистемами и примесями атмосферного воздуха / У.Х. Смит. – М.: Прогресс, 1985. – 429 с.
142. Беяева Ю.В. Результаты исследования количества устьиц листовых

- пластинок *Betula pendula* Roth., произрастающей в условиях антропогенного воздействия (на примере г.о. Тольятти) / Ю.В. Беяева // Известия Самарского науч. центра РАН. – 2015. – Т. 17, № 4. – С. 113-116.
143. Petrova S. Possibilities of using deciduous tree species in trace element biomonitoring in an urban area (Plovdiv, Bulgaria) / S. Petrova, L. Yurukova, I. Velcheva // Atmospheric Pollution Research. – 2014. – V. 5. – P. 196-202.
144. Зубровська О.М. Зміни складу поверхневих ліпідів кутикули *Populus italica* та *Betula pendula* в умовах забруднення / О.М. Зубровська, В.М. Гришко // Біологічний вісник МГПУ імені Богдана Хмельницького. – 2014. – № 4 (2). – С. 142-158.
145. Копылова Л.В. Накопление тяжелых металлов в древесных растениях на урбанизированных территориях Восточного Забайкалья: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.02.08 «Экология» / Л.В. Копылова. – Улан-Уде, 2012. – 26 с.
146. Рудакова Э.В. Микроэлементы: поступление, транспорт и физиологические функции в растениях / Э.В. Рудакова, К.Д. Каракис, Т.Н. Сидоршина. – К.: Наукова думка, 1987. – 184 с.
147. Бессонова В.П. Зміна поглинальної здатності коренів інтродукованих декоративних квіткових рослин в умовах забруднення ґрунту сполуками заліза і хрому / В.П. Бессонова, О.Є. Іванченко // Інтродукція рослин. – 2002. – № 3-4. – С. 133-139.
148. Гришко В.М. Особливості акумуляції важких металів у листках деревних рослин при аерогенному забрудненні екотопів / В.М. Гришко, О.М. Піскова // Інтродукція рослин. – 2014. – № 1(61). – С. 93-101.
149. Sivasankar R. Phytoremediating capability and nutrient status of four plant species under zinc stress / R. Sivasankar, R. Kalaikandhan, P. Vijayarengan // International Journal of Research in Plant Sci. – 2012. – V. 2, N 1. – P. 8-15.
150. Екологічна біохімія: навч. посібник / [В.М. Ісаєнко, В.М. Войціцький, Ю.Д. Бабенюк та ін.]. – К.: Книжкове вид-во НАУ, 2005. – 440 с.
151. Poonkothai M. Nickel as an essential element and a toxicant / M. Poonkothai, B.S. Vijayavathi // International Journal of Environmental Sciences. – 2012. – V. 1, N 4. – P. 285-288.

152. Lushchak V.I. Dissection of the hormetic curve: analysis of components and mechanisms / V.I. Lushchak // *Dose-Response*. – 2014. – V.12 (3). – P. 466-479.
153. Артюшенко Т.А. Сумісний вплив кадмію та нікелю на функціонування аскорбатзалежної ланки антиоксидантного захисту гороху / Т.А. Артюшенко, В.М. Гришко // *Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького*. – 2014. – № 1. – С. 141-158.
154. Do toxic ions induce hormesis in plants? / C. Poschenrieder, C. Cabot, S. Martos [et al.] // *Plant Science*. – 2013. – V. 212. – P. 15-25.
155. Palacios G. Effect of nickel concentration on tomato plant nutrition and matter yield / G. Palacios, I. Gomes, A. Carbonell-Barrachina [et al.] // *J. Plant Nutr.* – 1998. – V. 21, N 10. – P. 2179-2191.
156. Абрамова Э.А. Влияние различных концентраций ионов никеля на проростание семян и формирование проростков вики: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.01.05 «Физиология и биохимия растений» / Э.А. Абрамова. – М., 2016. – 22 с.
157. Серегин И.В. Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения / И.В. Серегин, А.Д. Кожевникова // *Физиология растений*. – 2006. – Т. 53, № 2. – С. 285-308.
158. Язловицька Л.С. Вплив Cu^{2+} та Ni^{2+} на інтенсивність синтезу РНК у проростках кукурудзи / Л.С. Язловицька, М.С. Рогозинський, С.С. Костишин, Р.А. Волков // *Український біохімічний журнал*. – 1999. – Вип. 71, № 1. – С. 56-60.
159. Абрамова Э.А. Содержание фотосинтетических пигментов и аскорбиновой кислоты в проростках вики в присутствии хлорида никеля / Э.А. Абрамова, В.В. Иванищев // *Научные ведомости. Серия: Естественные науки*. – 2012. – № 9 (128), Вып. 19. – С. 152-155.
160. Vassouch S. Nickel toxicity: Effects on growth and metabolism of maize / S. Vassouch, A. Chaoui, E. El Ferjani // *J. Plant Nutr.* – 1998. – V. 21, N 3. – P. 577-588.
161. Khan M.R. Effect of varying concentration of Nickel and Cobalt on the plant growth and yield of Chickpea / M.R. Khan, M.M. Khan // *Australian Journal of*

- Basic and Applied Sciences. – 2010. – V. 4, N 6. – P. 1036-1046.
162. Gerendas J. Influence of N and Ni supply on nitrogen metabolism and urease activity in rice (*Oryza sativa* L.) / J. Gerendas, Z. Zhu, B. Sattelmacher // J. Exp. Bot. – 1998. – V. 49, N 326. – P. 1545-1554.
163. Духовский П. Реакция растений на комплексное воздействие природных и антропогенных стрессоров / П. Духовский, Р. Юкнис, И. Бразайтите, Л. Жукаускайте // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 2. – С. 165-173.
164. Gajewska E. Nickel-induced changes in nitrogen metabolism in wheat shoots / E. Gajewska, M. Skłodowska // Journal of Plant Physiology. – 2009. – V. 166. – P. 1034-1044.
165. Heckathorn S.A. Chloroplast small heat-shock proteins protect photosynthesis during heavy metal stress / S.A. Heckathorn, J.K. Mueller, S. LaGuidice [et al.] // Amer. J. Bot. – 2004. – V. 91, N 9. – P. 1312-1318.
166. Лукина Ю.М. Влияние техногенного загрязнения комбината «Североникель» на рост и развитие древесных растений (на примере *Betula czerepanovii* Orlova): автореф. дисс. на соиск. уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.02.08 «Экология» / Ю.М. Лукина. – Петрозаводск, 2011. – 21 с.
167. Рогозинский М.С. Влияние ионов тяжелых металлов на синтез РНК в изолированных клеточных ядрах растений / М.С. Рогозинский, С.С. Костышин, Р.А. Волков // Физиология и биохимия культурных растений. – 1998. – Т. 30, № 3. – С. 209-214.
168. Довгалюк А.І. Токсична дія іонів металів на ріст та мітотичну активність клітин коренів цибулі *Allium cepa* L. / А.І. Довгалюк, Т.Б. Калиняк, Я.Б. Блюм // Доповіді НАН України. – 1998. – № 6. – С. 173-178.
169. Goginashvili K. Cytogenetic effect of nickel and lead salts of *Allium cepa* L. / K. Goginashvili, G. Shevardnadze, M. Aslanishvili // Bull. Georg. Acad. Sci. – 2001. – V. 163, N 2. – P. 324-325.
170. Юрин В.М. О механизме мембранотропного действия ионов тяжелых металлов на растительные клетки / В.М. Юрин, Д.А. Ониани, А.П. Кудряшов [и др.] // Весці АН Беларусі. Сер. біял. нав. – 1997. – № 2. – С. 57-60.

171. Феник С.И. Механизмы формирования устойчивости растений к тяжелым металлам / С.И. Феник, Т.В. Трофимьяк, Я.Б. Блюм // Успехи современной биологии. – 1995. – Т. 115, № 3. – С. 261-275.
172. Pandey N. Effect of heavy metals Co^{2+} , Ni^{2+} and Cd^{2+} on growth and metabolism of cabbage / N. Pandey, C.P. Sharma // Plant Sci. – 2002. – V. 163, N 4. – P. 753-758.
173. Yang X. Plant tolerance to nickel toxicity: II nickel effects on influx and transport of mineral nutrients in four plant species / X. Yang, V.C. Baligar, D.C. Martens, R.B. Clark // J. Plant Nutr. – 1996. – V. 19, N 2. – P. 265-279.
174. Siddiqui M.H. Mitigation of nickel stress by the exogenous application of salicylic acid and nitric oxide in wheat / M.H. Siddiqui, M.H. Al-Whaibi, H.M. Ali [et al.] // Australian Journal of Crop Science. – 2013. – V. 7, N 11. – P. 1780-1788.
175. Yan R. Nickel toxicity induced antioxidant enzyme and phenylalanine ammonia-lyase activities in *Jatropha curcas* L. cotyledons / R. Yan, S. Gao, W. Yang [et al.] // Plant, Soil and Environ. – 2008. – V. 54, N 7. – P. 294-300.
176. Минкина Т.М. Формы соединений тяжелых металлов в почвах степной зоны / Т.М. Минкина, Г.В. Мотузова, О.Г. Назаренко [и др.] // Почвоведение. – 2008. – № 7. – С. 810-818.
177. Voegelin A. Zinc fractionation in contaminated soils by sequential and single extractions: Influence of soil properties and zinc content / A. Voegelin, G. Tokra, O. Jacquat [et al.] // J. Environ. Qual. – 2008, V. 37. – P. 1190-1200.
178. Гиниятуллин Р.Х. Биоконсервация металлов в надземных органах тополя бальзамического в условиях промышленного загрязнения / Р.Х. Гиниятуллин // Вестник Московского государственного ун-та леса. Лесной вестник. – 2007. – № 1. – С. 53-56.
179. Tinker P.B. Levels, distribution and chemical forms of trace elements in food plants / P.B. Tinker // Philos. Trans. R. Soc. Lond. – 1981. – V. 294. – P. 41-53.
180. Ведерников К.Е. Динамика содержания тяжелых металлов в ассимиляционном аппарате древесных растений в условиях техногенной среды / К.Е. Ведерников, И.Л. Бухарина, М.А. Шумилова // Химическая физика и мезоскопия. – 2010. – Вып. 11, №. 4. – С. 483-489.

181. Sebastiani L. Heavy metals stress on Poplar: Molecular and anatomical modifications / L. Sebastiani, A. Francini, S. Romeo [et al.] // In book: Approaches to plant stress and their management publisher: Editors: R.K. Gaur, P. Sharma. – Springer India, 2014. – P. 267-279. DOI: 10.1007/978-81-322-1620-9_15.
182. Scheffer K. Uber die verteilung der schwermetallen eisen. Mangan, Kupfer und Zink in sommergesternpflanzen / K. Scheffer, W. Stach, F. Vardakis // Landwirtsch. Forsch. – 1979. – V. 2. – P. 326-338.
183. Ylaranta T. Seasonal variation in micronutrient contents of wheat / T. Ylaranta, H. Jansson, J. Sippola // Ann. Agric. Fenn. – 1979. – V. 18. – P. 218-224.
184. Піскова О.М. Зміни поверхневих ліпідів кутикули листків деревних рослин в промислових умовах / О.М. Піскова // Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів: XII конференція молодих вчених, 15-16 листопада, 2012 р.: матер. – К.: ІФРГ НАНУ, 2012. – С. 122-123.
185. Зубровська О.М. Оцінка стійкості деревних рослин за дії комплексного забруднення важкими металами / О.М. Зубровська // Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів: XIII конференція молодих вчених, 19-20 травня 2016 р.: матер. – К., 2016. – С. 21-23.
186. Todeschini V. Effects of high zinc concentration on poplar leaves: a morphological and biochemical study // V. Todeschini, G. Lingua, G. D'Agostino [et al.] // Environmental and Experimental Botany. – 2011. – V. 71, N 1. – P. 50-56.
187. Wenzel A.A. Zinc deficiency enhances ozone toxicity in bush beans (*Phaseolus vulgaris* L. cv. Saxa) / A.A. Wenzel, H. Mehlhorn // J. Exp. Bot. – 1995. – V. 46, N 288. – P. 867-872.
188. Гащишин В.Р. Накопичення важких металів у рослинах *Brassica napus* L. і *Helianthus annuus* L. під впливом солей цинку та регулятора росту триптолену / В.Р. Гащишин, О.І. Пацула, О.І. Терек // Физиология растений и генетика. – 2014. – Т. 46, № 4. – С. 343-350.
189. Baran A. Assessment of *Zea mays* sensitivity to toxic content of zinc in soil /

- A. Baran // Polish Journal of Environmental Studies. – 2013. – V. 22, N 1. – P. 77-83.
190. Isermann K. Method to reduce contamination and uptake of lead by plants from car exhaust gases / K. Isermann // *Envir. Pollut.* – 1977. – V. 12. – P. 199-208.
191. Zimdahl R.L. Entry and movement in vegetation of lead derived from air and soil sources, paper presented at 68th Annu / R.L. Zimdahl // Meeting of the Air Pollution Control Association. – Boston, Mass., June 15, 1975. – P. 2.
192. Kandziora-Ciupa M. A comparative study of heavy metal accumulation and antioxidant responses in *Vaccinium myrtillus* L. leaves in polluted and non-polluted areas / M. Kandziora-Ciupa, R. Ciepał, A. Nadgorska-Socha, G. Barczyk // *Environ. Sci. Pollut. Res.* – 2013. – V. 20. – P. 4920-4932.
193. Yu Yanhua. Xinjiang nongue daxue xuebao / Yu Yanhua, Wang Wen-quan, Zheng Chun-xia, Cheng Lu-ming, Zhou Jiang-ming. // *J. Xinjiang Agr. Univ.* – 2006. – 29, N 2. – P. 58-61.
194. Lane S.D. Lead toxicity effects on indole-3-acetic acid-induced cell elongation / S.D. Lane, E.S. Martin, J.F. Garrod // *Planta.* – 1978. – V. 79. – P. 144.
195. Влияние промышленных выбросов на ассимиляционный аппарат и фотосинтез в сосновых насаждениях восточной Сибири/ Михайлова Т.А., Бережная Н.С., Игнатьева О.В. [и др.] // *Успехи современной биологии.* – 2006. – Т. 126, № 2. – С. 213-224.
196. Довгальок А.И. Специфические эффекты ионов токсических металлов на микротрубочки меристематических клеток корней лука (*Allium cepa* L.) / А.И. Довгальок, Т.Б. Калиняк, Я.Б. Блюм // *Доповіді НАН України.* – 2002. – № 1. – С. 162-168.
197. Кошкин Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е.И. Кошкин. – М.: Дрофа, 2010. – 638 [2] с.: ил.
198. Stefanov K.L. Effect of lead on the lipid metabolism in spinach leaves and thylakoid membranes / K.L. Stefanov, S.D. Pandev, K.A. Seizova [et al.] // *Biol. Plant.* – 1995. – N 37. – P. 251-256.
199. Verbruggen N. Molecular mechanisms of metal hyperaccumulation in plants / N. Verbruggen, C. Hermans, H. Schatz // *New Phytologist.* – 2009. – V. 181. – P. 759-776.

200. Колесников С.И. Ранжирование химических элементов по степени их экологической опасности / С.И. Колесников // Современные проблемы загрязнения почв. Мат-лы III Междунар. конф. – М. – 2010. – С. 362-365.
201. Гришко В.М. Інтенсивність акумуляції кадмію і нікелю та рівень їх фітотоксичності за сумісної дії на проростки кукурудзи / В.М. Гришко, Т.А. Демура // Доповіді НАН України. – 2008. – № 5. – С. 120-122.
202. Кожевникова Н.М. Динамика содержания кадмия в микроразонах прикорневого слоя почвы лапчатково-мелкозлакового сообщества в период вегетации / Н.М. Кожевникова // Агрехимия. – 2011. – № 7. – С. 80-83.
203. Moral R. Distribution and accumulation of heavy metals (Cd, Ni and Cr) in tomato plants / R. Moral, G. Palacios, I. Gomez [et al.] // Fresenius Environ. Bull. – 1994. – V. 3. – P. 395-399.
204. Мельничук Ю.П. Влияние ионов кадмия на клеточное деление и рост растений / Ю.П. Мельничук. – Киев: Наукова думка, 1990. – 147 с.
205. Rivetta A. Involvement of Ca^{2+} -calmodulin in Cd^{2+} toxicity during the early phases of radish (*Raphanus sativus* L.) seed germination / A. Rivetta, N. Negrini, M. Cocucci // Plant Cell Environ. – 1997. – V. 20. – P. 600-608.
206. Sanita L. Response to cadmium in higher plants / L. Sanita, L. di Toppi, R. Gabbrielli // Environ. Exp. Bot. – 1999. – V. 41. – P. 105-130.
207. Розенцвет О.А. Роль мембранных липидов в устойчивости *Potamogeton perfoliatus* L. к избытку кадмия в воде / О.А. Розенцвет, С.В. Мурзаева, И.А. Гущина // Известия РАН. Сер. биол. – 2005. – № 2. – С. 232-239.
208. Douchiche O. Cadmium-induced alterations of the structural features of pectin's in flax hypocotyls / O. Douchiche, C. Rihouey, A. Schaumann [et all.] // Planta. – 2007. – V. 225, N 5. – P. 1301-1312.
209. Liu D. Evaluation of metal ion toxicity on root tip cells by the *Allium* test / D. Liu, W. Jiang, W. Wang, L. Zhai // Isr. J. Plant Sci. – 1995. – V. 43. – P. 125-133.
210. Хочачка П. Биохимическая адаптация / П. Хочачка, Дж. Сомеро. – М.: Мир, 1988. – 586 с.
211. Конотоп Є.О. Формування адаптивної відповіді на вплив іонів кадмію

- Glycine max* (L.) Merr. залежно від умов азотного живлення / Є.О. Конотоп, І. Матушикова, Л.М. Бацманова, Н.Ю. Таран // Український ботанічний журнал. – 2012. – Т. 69, № 3. – С. 438-446.
212. Konotop Ye.O. Phytotoxicity of colloidal solutions of metal containing nanoparticles / Ye.O. Konotop, M.S. Kovalenko, V.Z. Ulynets [et al.] // Cytology and Genetics. – 2014. – V. 48, N 2. – P. 99-102.
213. Розенцвет О.А. Влияние ионов кадмия на качественный и количественный состав липидов и пигментов в формирующихся листьях *Matteuccia struthiopteris* / О.А. Розенцвет, Е.С. Богданова, О.Н. Макурина // Вестник СамГУ – Естественнонаучная серия. – 2010. – № 6 (80). – С. 232-239.
214. Радченко В.Г. Функціональний стан гіркокаштану звичайного (*Aesculus hippocastanum* L.) в умовах техногенного забруднення довкілля київського мегаполісу / В.Г. Радченко, О.Г. Луцишин, Н.В. Палапа [та ін.] // Екологія та ноосферологія. – 2010. – Т. 21, № 1-2. – С. 4-18.
215. Hernandez L.E. Modification of the root plasma membrane lipid composition of cadmium treated *Pisum sativum* / L.E. Hernandez, D.T. Cooke // Journal of Experimental Botany. – 1997. – V. 48, N 312. – P. 1375-1381.
216. Batsmanova L. Oxidation stress is adaptative reaction inductor of winter wheat varieties / L. Batsmanova, N. Taran, A. Okanenko, A. Kosyan // Agriculture (Polnohospodarstvo). – 2014. – V. 60, N 2. – P. 70-76.
217. Foyer C.H. Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis / C.H. Foyer, S. Shigeoka // Plant Physiol. – 2011. – V. 155. – P. 93-100.
218. Ястреб Т.О. Фізіолого-біохімічні механізми індукування стійкості рослин до абіотичних стресорів дією ароматичних і дикарбонових алифатичних кислот : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.12 «Фізіологія рослин» / Т.О. Ястреб. – К., 2013. – 22 с.
219. Владимиров Ю.А. Свободные радикалы в биологических системах / Ю.А. Владимиров // Сорос. образов. журн. – 2000. – Т. 6, № 12. – С. 13-20.
220. Креславский В.Д. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений / В.Д. Креславский, Д.А. Лось, С.И. Аллахвердиев, Вл.В. Кузнецов // Физиология растений. – 2012. – Т. 59, № 2. – С. 163-178.

221. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений / Т.В. Чиркова. – СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2002. – 244 с.
222. Веселов А.П. Возможное регуляторное влияние перекисного окисления липидов на активность H^+ -АТФазы плазмалеммы в условиях стресса / А.П. Веселов, Л.Н. Курганова, А.В. Лихачева, У.А. Сушкова // Физиология растений. – 2002. – Т. 49, № 3. – С. 385-389.
223. Рогожин В.В. Влияние ультрафиолетового облучения семян на процессы перекисного окисления липидов в проростках пшеницы / В.В. Рогожин, Т.Т. Курилюк // Биохимия. – 1996. – Т. 61, Вып. 8. – С. 1432-1439.
224. Gomez J.M. Differential response of antioxidative enzymes of chloroplasts and mitochondria to long-term NaCl stress of pea plants / J.M. Gomez, J.A. Hernandez, A. Jimenez [et al.] // Free Rad. Res. – 1999. – V. 31. – P. 11-18.
225. Roxas V. Stress tolerance in transgenic tobacco seed-lings that overexpress glutathione-S-transferase/glutathione peroxidase / V. Roxas, S.A. Lodhi, D.K. Garerett [et al.] // Plant Cell Physiol. – 2000. – V. 41, N 11. – P. 1229-1234.
226. Гришко В.Н. Процессы перекисного окисления липидов и функционирование некоторых антиоксидантных ферментных систем у кукурузы при действии HF / В.Н. Гришко, Д.В. Сыщиков // Доповіді НАН України. – 2000. – № 2. – С. 191-195.
227. Jiang M. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings / M. Jiang, J. Zhang // Plant Cell Physiol. – 2001. – V. 42, N 11. – P. 1265-1273.
228. Луговая А.А. Эффект антагонизма при влиянии жасмоновой и салициловой кислот на теплоустойчивость coleoptилей пшеницы и компоненты их про-/антиоксидантной системы / А.А. Луговая, Ю.Е. Колупаев, А.И. Обозный, Ю.В. Карпец // Вісник харківського національного аграрного університету. Серія Біологія. – 2013. – Вип. 2 (29). – С. 39-46.
229. Бурлакова Е.Б. Перекисное окисление липидов мембран и природные антиоксиданты / Е.Б. Бурлакова // Успехи хим. – 2006. – № 9. – С. 105-110.
230. Mishra A. Effects of salicylic acid on heavy metal-induced membrane deterioration mediated by lipoxygenase in rice / A. Mishra, M.A. Choudhuri //

- Biol. Plant. – 1999. – V. 42, N 3. – P. 409-415.
231. Okanencko A. Responses of plant to air pollution and global change / A. Okanencko, N. Taran. // The Netherlands / Ed.: De Kok L.J., Stulen I. Leiden. Backhuys Publishers, 1998. – P. 391-394.
232. Мерзляк М.Н. «Пигменты старения» в растительных клетках: накопление в отдельных от растения листьях гороха / М.Н. Мерзляк, В.Б. Румянцева, С.И. Погосян, М.В. Гусев // Докл. АН СССР. – 1981. – Т. 256, № 5. – С. 1264-1266.
233. Sytar O. Heavy metal-induced oxidative damage, defense reactions, and detoxification mechanisms in plants / O. Sytar, A. Kumar, D. Latowski [et al.] // Acta Physiologiae Plantarum. – 2013. – V. 35, N 4. – P. 985-999.
234. Платонова А.А. Вміст малонового діальдегіду та активність антиоксидантних ферментів у проростках гороху за дії йонів кадмію / А.А. Платонова, С.С. Костишин // Фізіологія і біохімія культурних рослин. – 2000. – Т. 32, № 2. – С. 146-149.
235. Joyard J. The biochemical machinery of plastid envelope membranes / J. Joyard, E. Teyssier, C. Mège [et all.] // Plant Physiology. – 1998, V. 118. – P. 715-723.
236. Лихолат Ю.В. Акумуляція важких металів в органах квітничково-декоративних рослин за різних екологічних умов / Ю.В. Лихолат, Ю.П. Григорюк, О.К. Басалаєв [та ін.] // Доповіді НАН України. – 2007. – № 7. – С. 203-207.
237. Артюшенко Т.А. Участь аскорбінової кислоти і ферментів її метаболізму у фізіологічній адаптації гороху та кукурудзи до сумісної дії сполук нікелю та кадмію: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.12 «Фізіологія рослин» / Т.А. Артюшенко. – К., 2012. – 21 с.
238. Сыщиков Д.В. Состояние антиоксидантной глутатионзависимой системы проростков кукурузы при действии соединений кадмия / Сыщиков Д.В. // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія. – 2009. – Вип. 1 (16). – С. 45-51.
239. Krivoruchko O.V. The anatomical study of *Sorbus aucuparia* and *Sorbus domestica* leaves / O.V. Krivoruchko, O.V. Gamulya // News of pharmacy. – 2013. – V. 4, N 76. – P. 33-36.

240. Верещагин А.Г. Липиды в жизни растений: Доклад на 66 Ежегодном тимиразевском чтении (Москва, 5 июня 2005 г.) / А.Г. Верещагин. – М.: Наука, 2007. – 80 с.
241. Кравець В.С. Роль ліпідів в адаптації рослин до несприятливих умов середовища / В.С. Кравець // Актуальні проблеми фізіології водного режиму рослин та посухостійкості рослин. – К., 1997. – С. 56-59.
242. Таран Н.Ю. Ліпіди рослин: Наукове видання / О.І. Косик, О.А. Оканенко, Л.М. Бацманова. – К.: Ленвіт, 2006. – 104 с.: іл. – Бібліогр.: С. 85-103.
243. Боєчко Ф.Ф. Біологічна хімія: навч. посібник / Ф.Ф. Боєчко. – 2-ге вид., перероб. і допов. – К.: Вища школа, 1995. – 536 с.
244. Крэпс Е.М. Липиды клеточных мембран / Е.М. Крэпс. – М.: Наука, 1981. – 339 с.
245. Киреєва І.С. Проблеми гігієни містобудування у сучасних умовах / І.С. Киреєва // Довкілля та здоров'я. – 1999. – №3. – С.2-5.
246. Schaller H. Sterol metabolism: Regulation and influence upon plant development / H. Schaller // Plant and Cell Physiol. – 2004. – N 45. – P. 4.
247. Taran N.Yu. Pigment-protein complexes of thylakoid membranes of *Deschampsia antarctica* Desv. plants / N.Yu. Taran, I.P. Ozheredova, V.O. Storozhenko [et al.] // Український антарктичний журнал. – 2010. – № 9. – С. 202-205.
248. Tomlinson H. Lipid peroxidation, a result of injury in bean leaves exposed to ozone / H. Tomlinson, S. Rich // Phytopathol. – 1970. – V. 60. – P. 1531-1532.
249. Hasegawa P. Plant cellular and molecular responses to high salinity / P. Hasegawa, R. Bressan, J.K. Zhu, H. Bohnert // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol. – 2000. – V. 51. – P. 463-499.
250. Kosma D.K. The impact of water deficiency on leaf cuticle lipids of *Arabidopsis* / D.K. Kosma, B. Bourdenx, A. Bernard [et al.] // Plant Physiol. – 2009. – V. 151, N 4. – P. 1918-1929.
251. Кравкина И.М. Реакция листа на избыток тяжелых металлов / И.М. Кравкина // Проблемы ботаники на рубеже 20-21 вв.: 2(10) Съезд Русского ботанического о-ва, 26-29 мая, 1998 г.: тезисы докл. – СПб. – 1998. – Т. 1. – С. 46.

252. Фуксман И.Л. Роль вторичных метаболитов в физиолого-биохимических механизмах реакции сосны обыкновенной на стресс / И.Л. Фуксман // Вестник Башкирского университета. – 2001. – № 2 (II). – С. 131-133.
253. Новицкая Г.В. Действие слабого постоянного магнитного поля на состав и содержание липидов листьев лука разного возраста / Г.В. Новицкая, Т.Я. Кочешкова, Ю.И. Новицкий // Физиология растений. – 2006. – Т. 53. – С. 721-731.
254. Grunwald C. Steroids / C. Grunwald // Encyclopedia of Plant Physiology / A. Pirson, M.H. Zimmermann [et al.]. – 1980. – V. 8. – P. 221-239.
255. Shtemenko N.I. Surface lipids composition of emergent plants used in constructed wetlands / N.I. Shtemenko, V.N. Shepelenko, H. Richnow, P. Kuschik // NATO Science Series: Earth and Environmental Sciences. ISBN: 1-4020-3114-9. – 2005. – Part. IV-V, N 48. – P. 325-330.
256. Dorne A.J. Do thylakoids really contain phosphatidylcholine? / A.J. Dorne, J. Joyard, R. Douce // Proceedings of the National Academy of Science USA. – 1990. – V. 87. – P. 71-74.
257. Новицкая Г.В. Липидный состав листьев в связи с холодостойкостью растений томатов / Г.В. Новицкая, Т.А. Суворова, Т.И. Трунова // Физиология растений. – 2000. – Т. 47. – С. 829-835.
258. Нохріна К.П. Жирнокислотний склад фосфоліпідів кукурудзи в процесі її адаптації до холоду на ранніх етапах онтогенезу / К.П. Нохріна, В.С. Кравець // Физиология и биохимия культурных растений. – 1998. – Т. 30, № 4. – С. 288-293.
259. Szafranek B. Volatiles of *Solanum* spp.: analysis, composition and ecological significance/ B. Szafranek, J. Szafranek // Fruit, Vegetable and Cereal Science and Biotechnology. – 2008. – V. 2, N 1. – P. 145-155.
260. Hyatt D.C. Structure of limonene synthase, a simple model for terpenoid cyclase catalysis / D.C. Hyatt, B. Youn, Y. Zhao [et al.] // Proc. Natl Acad. Sci. USA. – 2007. – V. 104. – P. 5360-5365.
261. Tsai Ch.-J. *Populus*, the new model system for investigating phenylpropanoid complexity / Ch.-J. Tsai, W. El Kayal, S.A. Harding // International Journal of Applied Science and Engineering. – 2006. – V.4, N 3. – P. 221-233.

262. Parr A.J. Phenols in the plant and man. The potential for possible nutritional enhancement of the diet by modifying the phenols content or profile / A.J. Parr, G.P. Bolwell // *J. Sci. Food Agr.* – 2000. – V. 80. – P. 985-1012.
263. Andersen O.M. Flavonoids: chemistry, biochemistry and application / O.M. Andersen, K.R. Markham. – New York: CRC Press, 2005. – 1197 p.
264. Solovchenko A. Significance of skin flavonoids for protection in apple fruits / A. Solovchenko, M. Schmitz-Eiberger // *J. Exp. Bot.* – 2003. – V. 54. – P. 1977-1982.
265. Torgalo I. Influence of quercetin and lipoflavon on superoxide dismutase and catalase activity in experimental hemorrhagic stroke / I. Torgalo, L. Ostapchenko // *Annales Universitatis Mariae Curie-Sklodowska.* – 2010. – V. 23, N 2. – P. 183-187.
266. Oren-Shamir M. Temperature effects on the leaf pigmentation of *Cotinus coggyria* «Royal Purple» / M. Oren-Shamir, A Levi-Nissim // *J. Hort. Sci.* – 1997. – V. 72. – P. 425-439.
267. Кузнецов В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высшая школа. – 2006. – 742 с.
268. Polgar C.A. Leaf-out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems / C.A. Polgar, R.B. Primack // *New Phytologist.* – 2011. – V. 191. – P. 26-941.
269. Штеменко Н.І. Особливості складу поверхневих ліпідів хвойних / Н.І. Штеменко, О.В. Дукачова, Л.Ф. Заморуєва // *Український біохімічний журнал.* – 1997. – № 69. – С. 61-65.
270. Koch K. Superhydrophobic and superhydrophilic plant surfaces: an inspiration for biomimetic materials / K. Koch, W. Barthlott // *Phil. Trans. R. Soc. A.* – 2009. – V. 367. – P. 1487-1509.
271. Chortyk O.T. Changes in cuticular compounds of developing Pecan leaves / O.T. Chortyk, I.E. Yates, C.C. Reilly // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* – 1995. – V. 120, N 2. – P. 329-335.
272. Le Provost G. Soil water stress affects both cuticular wax content and cuticle-related gene expression in young saplings of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait) / G. Le Provost, F. Domergue, C. Lalanne, [et al.] // *BMC Plant Biology.* – 2013.

- V. 13. – 95 p., режим доступа doi:10.1186/1471-2229-13-95.
273. Barthlott W. Classification and terminology of plant epicuticular waxes / W. Barthlott, C. Neinhuis, D. Cutler [et al.] // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1998. – V. 126. – P. 237-260.
274. Bouzoubaâ Z. Variation in amounts of epicuticular wax on leaves of *Argania spinosa* (L). Skeels / Z. Bouzoubaâ, A. El Mousadik, Y. Belahsen // *Acta Botanica Gallica: Botany Letters*. – 2006. – V. 153, N 2. – P. 167-177.
275. Vermeer C.P. Homologous very-long-chain 1,3-alkanediols and 3-hydroxyaldehydes in leaf cuticular waxes of *Ricinus communis* L. / C.P. Vermeer, P. Nastold, R. Jetter // *Phytochem.* – 2003. – V. 62. – P. 433-438.
276. Halinski Ł.P. Chromatographic fractionation and analysis of the main components of Eggplant (*Solanum melongena* L.) leaf cuticular waxes / Ł.P. Halinski, J. Szafranek, B.M. Szafranek [et al.] // *Acta Chromatographica*. – 2009. – V. 21, N 1. – P. 127-137.
277. Shepelenko V.N. Composition of surface lipids of leaves of Coniferous under influence of industrial contaminants / V.N. Shepelenko, N.I. Shtemenko, O.V. Bersenina // *The Sixth International Symposium & Exhibition on Environmental Contamination in Central & Eastern Europe and the Commonwealth of Independent States: Manuscript*. – Prague, Czech Republic. – 2003. – P. 473.
278. Савинцева Л.С. Экологический анализ адаптивных механизмов растений в урбанизированной среде: дис. ... кандидата биол. наук: 03.02.08 «Экология» / Л.С. Савинцева. – Киров, 2015. – 169 с.
279. Reynhardt E.S. Structure and molecular dynamics of the plant waxes / E.S. Reynhardt, M. Riederer // *Eur. Biophys. J.* – 1994. – V. 23. – P. 59-70.
280. Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. 64-е Тимирязевское чтение / Т.И. Трунова. – М.: Наука, 2007. – 54 с.
281. Новицкая Г.В. Изменение состава и содержания липидов в листьях магнитоориентационных типов редиса под влиянием слабого постоянного магнитного поля / Г.В. Новицкая, Т.В. Феофилактова, Т.К. Кочешкова [и др.] // *Физиология растений*. – 2008. – Т. 55. – С. 541-551.

282. Turunen M. Acid-rain-induced changes in cuticles and Ca distribution in canopies of pine and Norway spruce / M. Turunen, S. Huttunen, J. Back, J. Lamppu // *Can. J. Forest Res.* – 1995. – V. 25, N 8. – P. 1313-1325.
283. Васьковський В.Е. Липиди / В.Е. Васьковський // *Соросовський освітній журнал.* – 1997. – № 3. – С. 32-37.
284. Borrelli G.M. Recombinant lipases and phospholipases and their use as biocatalysts for industrial applications / G.M. Borrelli, D. Trono // *International Journal of Molecular Sciences.* – 2015. – V.16. – P. 20774-20840.
285. Брокерхоф Х. Липолитические ферменты / Х. Брокерхоф, Р. Дженсен / Пер. с англ. Т.П. Левчук и др.; под ред. А.Е. Браунштейна и Е.В. Горячевой. – М.: Мир, 1978. – 396 с.
286. Москаленко В.В. Вивчення вмісту та складу ліпідів у насінні гіркокаштану звичайного, клену гостролистого та дуба звичайного в умовах техногенного забруднення Дніпропетровська / В.В. Москаленко, Л.Ф. Заморуєва, І.О. Філонік // *Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів: XI конференція молодих вчених, 22-24 червня, 2010 р.: матеріали.* – К., 2010. – С. 121-123.
287. Павленко И.М. Липазы в системе обращенных мицелл: Роль межфазной поверхности в регуляции липолитической активности ферментов: дис. ... канд. хим. наук: 02.00.15, 03.00.23 / И.М. Павленко. – М., 2005. – 184 с.
288. Гузикевич К.Є. Розроблення нового методу іммобілізації ліпази на целюлозних мембранах / К.Є. Гузикевич, В.В. Коновалова, Г.А. Побігай, А.Ф. Бурбан // *Доповіді НАН України.* – 2010. – № 8. – С. 142-147.
289. Beisson F. Methods for lipase detection and assay: a critical review / F. Beisson, A. Tiss, C. Riviere, R. Verger // *Eur. J. Lipid Sci. Technol.* – 2000. – V. 2. – P. 133-153.
290. Liu D. Lipase activity during endodormancy in leaf buds of Apple / D. Liu, H.A. Norman, G.W. Stutte, M. Faust // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* – 1991. – V. 116 (4). – P.689-692.
291. Khatoon H. Phospholipase D from *Allium sativum* bulbs: A highly active and thermal stable enzyme / H. Khatoon, S. Talat, H. Younus // *Int. J. Biol.*

- Macromol. – 2008. – V. 42. – P. 380-385.
292. Conforti F. Wild mediterranean dietary plants as inhibitors of pancreatic lipase / F. Conforti, V. Perri, M. Marrelli [et al.] // *Phytotherapy Research*. – 2011. – Published online in Wiley Online Library: режим доступа (wileyonlinelibrary.com) DOI: 10.1002/ptr.3603.
293. Riederer M. Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles / M. Riederer, L. Schreiber // *Journal of Experimental Botany*. – 2001. – V. 52, N 363. – P. 2023-2032.
294. Padham A.K. Characterization of a plastid triacylglycerol lipase from *Arabidopsis* / A.K. Padham, M.T. Hopkins, T.-W. Wang [et al.] // *Plant Physiol.* – 2007. – V. 143. – P. 1372-1384.
295. Pokotylo I. The plant non-specific phospholipase C gene family. Novel competitors in lipid signaling / I. Pokotylo; P. Pejchar; M. Potocký [et al.] // *Prog. Lipid Res.* – 2013. – V. 52. – P. 62-79.

РОЗДІЛ 2

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Вивчення фізіологічної адаптації деревних рослин проводили протягом 2008-2011 рр. на моніторингових ділянках м. Кривий Ріг Дніпропетровської області, а саме в зонах сильного і слабого забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод». Контрольна моніторингова ділянка була розташована на відстані 67 км від джерела металовмісних аерогенних викидів на території дендрарію Криворізького ботанічного саду НАН України.

2.1. Характеристика району досліджень та моніторингових ділянок

Район досліджень входить до складу степової зони України її північно-степової підзони Дністровсько-Дніпровського північно-степового краю Південно-Придніпровської схилово-височинної області. Рельєф території Придніпровського регіону відображає основні риси поверхні південної частини Східно-Європейської рівнини, що характеризується чергуванням височин та низовин [296, 297, 298]. Середня висота Південно-Придніпровської схилово-височинної області – 182 м, максимальна відмітка в межах області – 211 м. Придніпровська височина є місцем зародження й водорозділом чисельних приток р. Дніпро.

Криворізький регіон знаходиться в центральній частині Українського щита. На щиті широко розповсюджені кварцеві піски з прошарками глин, каолінів, пісковиків, вуглистих порід і бурого вугілля. У річкових долинах та балках скрізь відслонюються неогенові піски, глини, пісковики, вапняки. Майже всюди поширені четвертинні відклади, середня потужність яких становить 10-25 м і які є важливим ландшафтоутворюючим чинником. Вони представлені метаморфізованими конгломератами, гравелітами, кварц-

карбонатними породами, доломітовими мармурами, горизонтами багатих залізних руд [7, 298]. Високе залягання поверхні кристалічного фундаменту щита та значне поширення відслонень кристалічних порід впливають на весь ландшафтний комплекс. У степовій зоні на властивості ландшафтів впливають лесові породи, які мають різні генетичні властивості, зумовлені їх первинним субстратом і процесами ґрунтоутворення. Загальними їх властивостями є пористість, наявність суглинків, просадковість, карбонатність [296, 299, 300].

Криворізький регіон приурочений до межі Кіровоградського та Придніпровського різновікових геоблоків. Центральна частина зайнята Криворізькою складчастою структурою, що розташована між блоками Українського щита. Загалом рельєф регіону рівнинний, перепад висот незначний. Північна частина відноситься до Придніпровської височини, південна – до Причорноморської низовини. Основними формами рельєфу є вододільні плато та їх схили, терасовані річкові долини, балки та яри. Починаючи з кінця ХІХ століття, у зв'язку з розробками родовищ залізних руд та корисних копалин, формується новий антропогенний рельєф, представлений відвалами, кар'єрами, провалами та іншими формами [8, 122, 297]. У районі Кривбасу амплітуди вертикальних піднімань території становлять 2-9 мм на рік, а горизонтальних переміщень – 4-12 мм на рік [298].

За схемою природничо-географічного районування території України Криворіжжя розташоване в межах степової зони та двох ландшафтних підзон – північної та середньої. Північна та центральна частина Кривбасу знаходиться у північно-степовій ландшафтній підзоні, Дністровсько-Дніпровській ландшафтній провінції, Південно-Придніпровській схилово-височинній ландшафтній області та двох ландшафтних районах – Середньоінгулецько-Саксаганському і Верхньобазавлуцькому. Південна частина Криворіжжя входить до складу середньо-степової ландшафтної підзони, Причорноморської провінції, Бузько-Дніпровської області та двох районів – Нижньовісунсько-Інгулецького і Високопільсько-Апостолівського [122, 297]. Фонові природні ландшафти – степові, у північній частині – північно-степові на чорноземах

звичайних, у південній частині – середньо-степові на чорноземах південних.

Більшість ґрунтів до початку активного розорювання степів мала зональний характер і була представлена чорноземами звичайними та чорноземами південними. На схилах вододілів, балок і річкових долин чорноземи мають різний ступінь еродованості [122, 297, 301].

Клімат Криворіжжя помірно-континентальний і характеризується чітко вираженою зміною пір року. Літо жарке, зима помірно холодна з частими відлигами (6-8 відлиг за сезон) та нестійким сніговим покривом. Річна сума температур вище 10°C – 288-3600 $^{\circ}\text{C}$. Абсолютний мінімум – -28°C . Тривалість зими на території дослідження становить 3-3,5 місяці. Абсолютний максимум температури – $+41^{\circ}\text{C}$. В зимовий період переважають вітри південно-східного напрямку, влітку – північно-західного. Часті, сильні і сухі вітри, східного та південно-східного напрямку можуть викликати суховії. Погодні умови значно коливаються із року в рік [7, 302]. Найбільш сонячними місяцями є червень-серпень, коли тривалість сонячного випромінювання досягає за місяць 280-310 год. Середня температура січня (найхолоднішого місяця) коливається в межах $-3,9\dots-7,2^{\circ}\text{C}$, а середні температури липня (найтеплішого місяця) досягають $+21,3\dots+27,4^{\circ}\text{C}$ (табл. 2.1).

Середньорічна сума опадів зменшується з південного заходу на схід від 460 до 400 мм. Середня з максимальних, висота снігового покриву на півночі області 12-13 см. Кожна друга зима спостерігається без постійного снігового покриву [7, 296, 303]. Протягом літніх місяців баланс зволоження відрізняється дефіцитом, який пояснюється високими температурами повітря і значним переважанням випаровування (майже вдвічі) над сумою атмосферних опадів [304]. Дані таблиці 2.1 ілюструють відмінності між сезонними періодами різних років за метеорологічними умовами. Так, якщо 2008 та 2010 роки були помірно теплими і вологими, то 2011 рік – теплим та надмірно вологим.

Велике промислове місто внаслідок антропогенного впливу (зокрема за дії підприємств гірничо-видобувної та металургійної промисловості) формує особливий метеорологічний режим, так званий міський клімат.

**Характеристика метеорологічних умов 2008-2011 рр. (за даними
авіаметеостанції м. Кривий Ріг)**

Місяць	Температура повітря, °С				Опади, мм			
	2008	2009	2010	2011	2008	2009	2010	2011
Січень	-4,8	-3,9	-5,5	-7,2	14,6	20,0	20,0	30,4
Лютий	-0,8	-0,1	-3,0	-4,5	5,1	40,3	33,3	22,1
Березень	+5,5	+3,0	+2,6	+3,3	31,7	48,9	23,4	25,8
Квітень	+10,8	+9,8	+12,4	+11,2	62,2	0,1	15,4	9,3
Травень	+14,2	+15,1	+16,5	+18,4	86,7	44,1	40,3	59,9
Червень	+19,3	+21,8	+21,6	+23,4	93,8	43,5	37,7	34,1
Липень	+21,3	+23,1	+26,5	+27,4	53,4	45,6	110,4	112,5
Серпень	+23,1	+20,5	+22,2	+24,4	12,1	31,0	30,4	33,3
Вересень	+15,1	+17,4	+16,5	+16,4	113,2	1,7	48,1	40,3
Жовтень	+11,0	+10,7	+9,0	+9,2	10,0	54,1	47,6	54,4
Листопад	+3,9	+5,0	+3,3	+4,0	21,3	20,7	13,1	14,4
Грудень	-1,2	-1,6	-5,6	-4,4	19,6	57,9	14,8	7,7
Середньорічні показники	+9,8	+10,1	+9,7	+10,1	43,64	34,0	36,21	37,02

Перш за все, це впливає на радіаційний режим атмосфери і ґрунту. Радіаційний баланс в цілому у Кривому Розі на 3-6% вищий, ніж у сільській місцевості. Це створює, так званий острів тепла, коли в центральних районах міста температура вища, ніж у передмісті. Підвищення температури в центральних та промислових зонах Кривого Рогу становить 0,3-0,7°С [122, 298].

Домінуюча рослинність регіону – степова, представлена різнотравно-кострицево-ковиловими степами у північній половині та кострицево-ковиловими степами – у південній. Степова рослинність збереглася на крутих схилах балок та річкових долин. В межах Криворізького округу в долині р. Дніпро і його приток (р. Базавлука та р. Інгульця) збереглася рослинність

гранітних відслонень, а в межах Дністровсько-Дніпровського – вапнякових відслонень. По днищам балок, суфозійних западин, заплавам річок, за кращих умов зволоження домінує лучна та болотна рослинність, місцями поширені лучні степи. Список рідкісних видів урбанofлори Кривого Рогу, за даними Кучеревського В.В. [302, 305] налічує 103 види рослин з трьох відділів (*Polypodiophyta*, *Pinophyta*, *Magnoliophyta*), чотирьох класів, 33 родин та 59 родів. Рослинний покрив Криворіжжя сформувався внаслідок складної взаємодії кліматопічних факторів, специфічних гірських порід та різноманітних антропогенних впливів [297, 306].

Природна рослинність збереглася на невеликих ділянках і представлена, головним чином, посухостійкою трав'янистими рослинами з переважанням вузьколистих дернових злаків. Найбільш характерними представниками регіону є *Adonis vernalis* L., *Paeonia tenuifolia* L., *Salvia nutans* L., *Plantago major* L., *Dianthus campestri* M. Bieb., *Fragaria viridis* Duchesne, *Trifolium alpestre* L., *Vicia angustifolia* Reichard, *Medicago lupulina* L. На вододілах, на схилах балок, ярів та річкових долин ростуть чагарникові та чагарничкові рослини: *Amygdalus nana* L., *Caragana arborescens* Lam., *Caragana frutex* (L.) K. Koch, *Rosa* L., *Prunus spinosa* L. та ін. [298, 302]. Природна лісова рослинність представлена невеликими ділянками, які розміщені у ярах і балках та по берегах річок. Сучасний рослинний покрив Криворіжжя трансформований інтенсивною господарською діяльністю, проте, все ж збереглися залишки лісової, степової, лучної, прибережно-водної рослинності та рослинності кам'янистих відслонень. На порушених землях значно поширилася синантропна рослинність [122, 302].

Для Криворізького регіону характерний високий рівень техногенного навантаження на довкілля. Його виробничий комплекс – це 88 промислових підприємств різного спрямування, серед яких найпотужнішими є гірничо-збагачувальні комбінати та металургійний комбінат [1, 8, 122]. Проте, далеко не останнє місце серед основних джерел емісій важких металів займає і ПАТ «Криворізький суриковий завод».

Моніторингова ділянка ПАТ «Криворізький суриковий завод», пробна площадка № 1 (зона сильного забруднення) розташована на території Дзержинського р-ну м. Кривий Ріг біля вантажної прохідної заводу. Рельєф місцевості рівнинний. Досліджувані насадження представлені переважно лінійними посадками із *Populus bolleana* Lauche, *P. italica* Moench., *P. deltoides*, *Tilia cordata* Mill. і *Aesculus hippocastanum* L. та на зеленій смузі вздовж пішохідних та транспортних доріг. *Sorbus aucuparia* L., *Betula pendula* Roth., *Ulmus laevis* Pall. та *Acer negundo* L. висаджені крупними групами недалеко від заводської прохідної. Всі деревні види представлені особинами другої вікової групи. Ґрунти на моніторинговій ділянці відносяться до відділу техногенних ґрунтів [297, 307].

На даній моніторинговій ділянці зафіксовано перевищення валового вмісту цинку майже в 11 разів відносно фонового рівня для ґрунтів Дніпропетровщини та в 5 разів для чорнозему звичайного [1, 8]. Концентрація валових форм плумбуму становила 114-125 мг/кг ґрунту, що вище у 10 разів за фоновий рівень у ґрунтах Дніпропетровщини та до 4 разів в орному шарі чорноземів звичайних. Вміст кадмію у 6,6 разів перевищував кількість у чорноземі звичайному і в 5 разів фоновий рівень у ґрунтах області. Рівень нікелю перевищував контрольні значення і фоновий вміст у ґрунтах області більш ніж у 3 рази та регіональний кларк для степової зони України в 1,4 рази. Показники активного забруднення ґрунтів становлять для плумбуму – 7,8; купруму – 17,3; цинку – 7,7; нікелю – 9,7; кадмію – 10,2 [1].

Моніторингова ділянка ПАТ «Криворізький суриковий завод», пробна площадка № 2 (зона слабого забруднення) розташована на відстані до 2 км від джерела емісій. Рельєф місцевості рівнинний. Досліджувані насадження представлені переважно груповими посадками із *P. bolleana*, *P. italica*, *P. deltoides*, *U. laevis* Pall. та *A. negundo*. Залучені до експериментів види представлені особинами другої вікової групи. Ґрунти на моніторинговій ділянці відносяться до відділу техногенних ґрунтів [307].

На даній моніторинговій ділянці валовий вміст цинку становив 426-458 мг/кг ґрунту, що до 2 разів більше, ніж в орному шарі чорнозему. Рівень валових форм плумбуму становив 114-125 мг/кг ґрунту. Кількість валових форм кадмію не перевищувала 4,0 мг/кг ґрунту, що у понад 2 рази перевищувало рівень у чорноземі звичайному і в 5,7 разів середнє значення в орних землях Дніпропетровщини. Вміст валових форм нікелю був у межах для чорнозему звичайного (3,78-12,2 мг/кг ґрунту) [1].

Моніторингова ділянка дендрарій Криворізького ботанічного саду НАН України (умовний контроль) розташована на території Тернівського району м. Кривий Ріг за межами санітарно-захисної зони ПівнГЗК, на відстані понад 5 км від джерела емісії та на відстані більше, ніж 20 км від джерела емісії ПАТ «Криворізький суриковий завод». Рельєф місцевості рівнинний. Насадження *P. italica*, *P. deltoides*, *P. bolleana* та *U. laevis* Pall. представлені алейними посадками і ростуть одним рядом вздовж пішохідних доріжок. *T. cordata*, *A. hippocastanum*, *S. aucuparia*, *A. negundo* та *B. pendula* ростуть групами по 10 екземплярів у кожній і відстанню між деревами 3-5 м. Висота дерев 18-22 м, діаметр на рівні 1,3 м над землею 80-102 см. Ґрунти на моніторинговій ділянці представлені чорноземом звичайним малопотужним суглинистим.

2.2 Матеріали досліджень

Об'єктами досліджень були фізіолого-біохімічні процеси адаптації деревних рослин II вікової групи: *Populus bolleana* Lauche, *Populus italica* (Du Roi) Moench, *Populus deltoides* Marsh., *Ulmus laevis* Pall., *Acer negundo* L., *Tilia cordata* Mill., *Sorbus aucuparia* L., *Betula pendula* Roth, *Aesculus hippocastanum* L. за впливу промислових викидів ПАТ «Криворізький суриковий завод» з вмістом Ni, Zn, Pb і Cd. Відбір рослинних проб проводили біля центральної прохідної заводу (зона сильного забруднення) та на площадці, розміщеній за 2 км від промислових потужностей (зона слабкого забруднення). Контрольні зразки відбиралися у дендрарії Криворізького ботанічного саду НАН України,

рослинність якого не зазнавала впливу промислових викидів з вмістом важких металів [1].

В процесі росту з 5-10 рослин з кожного виду відбирали листки з середини крони південно-західної експозиції у фазу повного відособлення листка, 5-10 добу фази завершення росту листка (початок фази) та 80-85 добу фази завершення росту листка (кінець фази). Відібраний рослинний матеріал використовували для подальшого визначення вмісту важких металів, продуктів пероксидного окиснення ліпідів, компонентного складу поверхневого шару кутикули листків. Активність лужної та кислої ліпази, вмісту продуктів пероксидації та компонентів поверхневого шару кутикули визначали у свіжовідібраному матеріалі.

2.3 Методи досліджень

Визначення вмісту важких металів у рослинному матеріалі проводили за методичними вказівками щодо визначення важких металів у ґрунтах сільськогосподарських угідь і продукції рослинництва [308]. Рослинні проби мінералізували методом сухого озолення (ДСТУ 26657-85) до повного озолення рослинного матеріалу [309]. Кислотну екстракцію виконували з використанням розведеної 1:1 нітрогенової кислоти. Послідує визначення концентрації важких металів проводилося на атомно-адсорбційному спектрофотометрі С-115 (Україна). Показники внутрішньотканинного забруднення рослин розраховували за формулою:

$$Z^p = \frac{\text{вміст елемента у вегетативному органі в присутності металу}}{\text{вміст елемента у вегетативному органі контрольних рослин}} \cdot 10^{-1}$$

Визначення дієнових кон'югатів та дієнкетонів проводили за модифікованим методом [311]. 100 мг рослинного матеріалу розтирали у 5 мл суміші «гептан:ізопропіловий спирт» (в співвідношенні 1:1) і переносили в скляну пробірку для центрифугування. Вміст пробірки інтенсивно струшували протягом 20 с і залишали закритим на 10 хв. Після чого пробу центрифугували 10 хв. при 1512 g, відбирали верхній (гептановий) шар і визначали його абсорбцію на спектрофотометрі СФ-2000 (Росія) при довжинах хвиль 233 та

278 нм. Одночасно враховували абсорбцію контрольної проби, котру виконували як дослідну, з тією лише різницею, що замість супернатанту використовували 0,5 мл дистильованої води.

Отриманий результат виражали в одиницях абсорбції на 1 г сирої речовини (од А/г сир.р.) для дієнових кон'югатів за формулою:

$$\text{од А дієнових кон'югатів} = \frac{A_{223} \times V_e}{V_r},$$

де: A_{223} – значення оптичної густини дослідної проби; V_e – кінцевий об'єм гептанового екстракту; V_r – об'єм взятої проби.

Для виразу дієнокетонів в одиницях абсорбції на 1 г сирої речовини (од А/г сир.р.) використовували формулу:

$$\text{од А триєнових кон'югатів} = A_{278} \times 2,$$

де: A_{278} – значення оптичної щільності дослідної проби.

Вміст ТБК-активних продуктів визначали за методом, який ґрунтується на утворенні забарвленого комплексу при взаємодії малонового діальдегіду з тіобарбітуровою кислотою [312]. Концентрацію ТБК-активних продуктів визначали в 20% гомогенатах, які приготовані на 0,1 М калій-фосфатному буфері з вмістом 0,25 М сахарози. Отриманий гомогенат 20 хв центрифугували при 8000 г. Після чого відбирали 0,5 мл супернатанту, в який додавали 2 мл дистильованої H_2O , 1 мл 17% трихлороцтової кислоти та 1 мл 0,8% тіобарбітурової кислоти (ТБК). Далі отриману суміш прогрівали на киплячій водяній бані протягом 20 хв., охолоджували та центрифугували протягом 10 хв. при 8000 г. Зразу після цього проводили вимірювання оптичної щільності супернатанту при 540 нм в кюветах з довжиною оптичного шляху 1 см на спектрофотометрі СФ-2000 (Росія). За отриманими даними розраховували концентрацію малонового діальдегіду за формулою:

$$C = \frac{E_{opt} \times V}{C_2 \times K},$$

де: C – концентрація малонового діальдегіду (М МДА/мг білка), V – загальний об'єм суміші (мл), C_2 – концентрація білка (мг/г сирої речовини), K – коефіцієнт молярної екстинкції ($1,58 \times 10^5 M^{-1} cm^{-1}$).

Вміст білка в гомогенатах рослинних тканин визначали методом Greenberg Ch.S. [313] за реакцією білка з бромфеноловим синім. Калібрувальну криву будували методом стандартних розведень сироваткового альбуміну бика.

Екстракцію поверхневих ліпідів з асиміляційних органів проводили за методом Блайя і Дайера в модифікації Берзеніної О.В. [314] та Le Provost G. [272]. Для цього наважку 0,5 г листків заливали 8 мл киплячого хлороформу (62° С) тричі по 30 с, а екстракти зливали в круглодонні колби. Далі об'єднані екстракти збовтували протягом 1 хв. і упарювали на роторному випаровувачі у вакуумі.

Тонкошарову хроматографію поверхневих ліпідів проводили за методом Кейтса [315] на пластинках «Sorbfil» з полімерною основою, на яку нанесено мікрофракційний силікагель марки СТХ-1А СТХ-1ВЭ з розміром часток 5-17 мкм. Суміш розчинників – гексан:діетиловий етер:метанол:льодяна оцтова кислота в співвідношенні 9:2:0,2:0,3 – заливали в скляну камеру для хроматографії та залишали на годину для насичення парами.

Екстракти поверхневих ліпідів (в кількості 10-20 мкл) мікрошприцем наносили на попередньо промиту ацетоном і висушену пластинку. Потім останню поміщали в насичену розчинниками хроматографічну камеру під кутом в 30° так, щоб вона була занурена в розчин не більш, ніж на 8 мм. Через 20-30 хв відбувалося розділення і виділялися наступні фракції сумарних ліпідів: на старті полярні ліпіди (фосфоліпіди), далі дігліцериди, стерини, вільні жирні кислоти, тригліцериди, етери стеринів. Після розділення пластинку висушували на повітрі і поміщали в скляну камеру, насичену парами йоду на 3 хв для проявлення ліпідних плям. Шляхом денситометрування визначали оптичну густину зафарбованих фракцій ліпідів. Процентний вміст окремих фракцій підраховували за формулою:

$$X = \frac{D_{\Delta} \cdot 100\%}{\sum D},$$

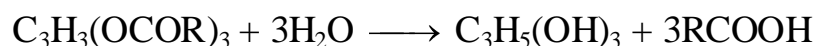
де: X – процентний вміст окремих фракцій сумарних ліпідів, D_{Δ} – оптична густина плями окремого класу ліпідів, $\sum D$ – сума величин оптичної густини всіх класів сумарних ліпідів.

Профілювання компонентів кутикулярних ліпідів проводили методом

обернено-фазової високоефективної рідинної хроматографії [316, 317] на модульній хроматографічній системі Agilent 1100 з діодно-матричним детектуванням (Agilent Technologies, Німеччина). Розділення зразків проводили на обернено-фазовій колонці Thermo Scientific Hypersil™ BDS C_{18,3} μm, 2.1 × 100 mm з паспортною роздільною здатністю ≥ 12000 т.т. і використовували 2-елюентну схему (А = 0,05 М водний розчин ортофосфорної кислоти Н₃РО₄; В = ацетонітрил СН₃СN). Об'єм зразку 5 мкл, температура колонки 20°C, швидкість елюенту 0,2 мл/хв, час аналізу до 60 хв. Профіль елюювання був запрограмований ізократично (0-2 хв – 10% С; 2-5 хв – 10-45% С; 5-10 хв – 45-65% С; 10-20 хв – 65-90% С; 20-25 хв – 90-100% С; 25-60 хв – 100% С) з підвищенням температури колонки за 20-22 хв до 40°C і прискоренням потоку за 25-27 хв до 0,6 мл/хв.

Базове детектування обиралось на 206 і 254 нм для визначення більшості органічних сполук, речовин ароматичної природи, фенілпропаноїдів, флавоноїдів та інш. Оскільки при короткохвильовому ультрафіолетовому детектуванні (206 нм) неможливо повністю виключити дрейф базової лінії і артефакти, від хроматограм зразків віднімалася «холоста» хроматограма (substraction blank run). У піків реєстрували спектри в діапазоні 200-400 нм з метою з'ясування природи речовин і віднесення до певних їх груп (припущення, яке базується на хроматографічній поведінці й спектрах розділених компонентів). Опрацювання результатів проводили за допомогою Agilent ChemStation®, інтерпретацію результатів проводили за допомогою CorelDraw®.

Визначення активності ліпази проводили модифікованим методом за Єрмаковим А.І. [318], який ґрунтується на титруванні лужним розчином жирних кислот, що утворюються в результаті розщеплення жиру ліпазами з рослинного зразка:



Наважку листків 2,5 г розтирали з 1 мл очищеної олії та 5 мл кислого (ацетатного з рН 4,7) або лужного (боратного з рН 8,5) буфера. Розтерту масу переносили в конічні колби на 100 мл, змиваючи залишки зі ступки 5 мл дистильованої Н₂О. Після додавання 5 крапель толуолу вміст колб ретельно перемішували, закривали пробками і ставили на 20-24 год. в термостат з

температурою 30°C. Потім у колби наливали по 50 мл суміші етанол:етер (4:1), відстоювали та титрували 0,1 н спиртовим лугом в присутності 0,5 мл 1%-го тимолфталейну. Контрольні проби готували так само, але не ставили в термостат, а зразу ж переходили до титрування. З показників титрування дослідних проб вираховували результати титрування контрольних. Активність кислоти та лужної ліпази розраховували за формулою:

$$A = \left(\frac{\Delta V}{a \cdot t} \right) \cdot 100\%,$$

де: A – активність ліпази; ΔV – різниця в об'ємі 0,1 н розчина лугу, що пішов на титрування дослідного і контрольного зразків, мл; a – наважка, г; t – час інкубації, год.

Оцінка стану деревних рослин проводили згідно методики Мовсесян Л.І. в модифікації Гришко В.М. [319, 320]. У 10 рослин певного виду оцінювали стан крони, стовбура, гілок та асиміляційних органів. Одержані бали корегували процентними характеристиками кожного показника і складала таблиці польових описів видів на конкретній моніторинговій ділянці. Потім дані усереднювали і використовували для розрахунку ступеня ураження рослин виду. Значення сумарного балу ураження рослин розраховували підсумовуючи бали по кожному з 4 параметрів. Сумарний бал ураження рослин характеризує загальний стан виду в певних умовах: 0-1 бал – рослини пригнічені не істотно, стан насаджень добрий; 1-1,5 бали – рослини зменшують декоративні якості, насадження потребують ретельного догляду; 1,5-2 бали – рослини пригнічені, декоративність значно знижується, необхідна часткова реконструкція насаджень; понад 2 бали – рослини знаходяться на різних стадіях відмирання, необхідна часткова чи повна реконструкція насаджень.

Повторність у межах окремого варіанту дослідів складала 10 рослин, аналітична повторність кожного дослідів 4-кратна, біологічна повторність – 3-кратна. Статистична обробка експериментальних даних проводилася за загальноприйнятими методами статистики при 95% рівні значимості за допомогою програми Microsoft Excel [321, 322].

Список використаних джерел

296. Природнича географія Кривбасу / В.Л. Казаков, І.С. Паранько, М.Г. Сметана [та ін.]. – Кривий Ріг: КДПУ, 2005. – 156 с.
297. Сметана О.М. Біогеоценотичний покрив ландшафтно-техногенних систем Кривбасу / О.М. Сметана, В.В. Перерва. – Кривий Ріг: Видавничий дім, 2007. – 247 с. – Бібл.: С. 187-198.
298. Фізична та економічна географія Дніпропетровської області: Посібник для вчителів / Під ред. Г.В. Пасічного. – Д.: Вид-во ДДУ, 1992. – 188с.
299. Дмитрук Ю.М. Еколого-геохімічний аналіз ґрунтового покриву агроєкосистем / Ю.М. Дмитрук. – Чернівці: Рута, 2006. – 327 с.
300. Маринич О.М. Фізична географія України / О.М. Маринич, П.Г. Шищенко. – К.: Знання, 2003. – 479 с.
301. Травлеєв А.П. Теоретичні основи лісової рекультивації порушених земель у Західному Донбасі та Дніпропетровщині / А.П. Травлеєв // Ґрунтознавство. – 2005. – Вип. 16, № 1-2. – С. 19-29.
302. Кучеревський В.В. Конспект флори Правобережного степового Придніпров'я / В.В. Кучеревський. – Д.: Проспект, 2004. – 292 с.
303. Горб А.С. Клімат Дніпропетровської області / А.С. Горб, Н. Дук. – Д.: ВДНУ, 2006. – 204 с.
304. Булава Л.Н. Физико-географический очерк территории Криворожского горнопромышленного района / Л.Н. Булава. – Кривой Рог: КГПИ, 1990. – 125 с. – Деп. в УкрНИИТИ 2.11.1990 г., № 1808-Ук90.
305. Кучеревський В.В. До аналізу флори Правобережного степового Придніпров'я / В.В. Кучеревський // Актуальні питання збереження і відновлення степових екосистем: Міжнародна науково-практична конференція: матер. – Асканія нова, 1998. – С. 189-191.
306. Тарасов В.В. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біолого-екологічна характеристика видів / В.В. Тарасов. – Д.: ДНУ, 2005. – 275 с.

307. Тихоненко Д.Г. Проблеми картографування урбаноземів / Д.Г. Тихоненко, М.О. Горін // Вісник ХНАУ. Ґрунтознавство. – 2013. – № 2. – С. 5-11.
308. Методические указания по определению тяжелых металлов в почвах сельхозугодий и продукции растениеводства. – М.: б.и., 1989. – 62 с.
309. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Методы определения содержания фосфора ГОСТ 26657-97. – (Действующий от 01.01.1999). – Минск: Межгосударственный совет по стандартизации, метрологии и сертификации. – 12 с.
310. Ильин В.Б. Относительные показатели загрязнения в системе почва-растение / В.Б. Ильин, М.Д. Степанова // Почвоведение. – 1979. – № 11. – С. 61-67.
311. Перекисное окисление липидов и антиоксидантная система защиты в хлоропластах гороха при тепловом шоке / Л.Н. Курганова, А.П. Веселов, Т.А. Гончарова [и др.] // Физиология растений. – 1997. – Т. 44, № 5. – С. 725-730.
312. Мусієнко М.М. Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин / Мусієнко М.М., Паршикова Т.В., Славний П.С. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 200 с.
313. Greenberg Ch.S. Rapid single step membrane proteine assay / Ch.S. Greenberg, Rh.R. Gaddock // Clin. Chem. – 1982. – V. 28, N 7. – P. 1726-1728.
314. Берзеніна О.В. Методи дослідження поверхневих ліпідів рослин / О.В. Берзеніна, Н.І. Штеменко, В.М. Шепеленко // Вісник Дніпропетровського унів-ту. Біологія. Екологія. – 2002. – Вип. 10, Т. 1. – С. 104-108.
315. Кейтс М. Техника липидологии / Пер. с англ. – М.: Мир, 1975. – 156с.
316. Kaliyaperumal A. Reverse phase-high performance liquid chromatography-diode array detector (RP-HPLC-DAD) analysis of flavonoids profile from curry leaf (*Murraya koenigii*. L) / A. Kaliyaperumal, S. Kumarakurubaran, K.M. Saradha Devi // Journal of Medicinal Plants Research. – 2013. – V. 7 (47). – P. 3393-3399.

317. Nakurte I. Development and validation of a Reversed-Phase Liquid Chromatography method for the simultaneous determination of indole-3-acetic acid, indole-3-pyruvic acid, and abscisic acid in Barley (*Hordeum vulgare* L.) / I. Nakurte, A. Keisa, N. Rostoks // Journal of Analytical Methods in Chemistry. – 2012. – Article ID 103575, 6 pages: режим доступу: doi:10.1155/2012/103575.
318. Методи біохімічного аналізу рослин / Под ред. А.И. Ермаковой. – Л.: Агропромиздат. – 1987. – 285 с.
319. Гришко В.Н. К методике оценки состояния древесных растений в условиях городской среды / В.Н. Гришко, К.Б. Плюто, З.Н. Столяренко // Роль ботаничних садів в зеленому будівництві міст, курортних та рекреаційних зон: міжнар. конф., 15-17 травня 2002 р.: матер. – Одеса, 2002. – I ч. – С. 126-131.
320. Мовсесян Л.И. Оценка устойчивости древесно-кустарниковых пород в городских насаждениях к болезням и вредителям / Л.И. Мовсесян, А.А Косоглазов, Г.Ф. Олейников // Новые приемы озеленения городов. Акад. ком. хоз-ва им. Панфилова. – М. – 1978. – Вып. 156. – С.43-47.
321. Єгоршин О.О. Математичне планування польових дослідів та статистична обробка експериментальних даних // О.О. Єгоршин, М.В. Лісовий. – Харків: ННЦ Інститут ґрунтознавства та агрохімії УААН, 2005. – 194 с.
322. Інформаційні технології в біології та медицині / [В.І. Гриценко, А.Б. Котова, М.І. Вовк та ін.] – К.: Наукова думка, 2007. – 383с.

РОЗДІЛ 3

ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ АКУМУЛЯЦІЇ ДЕЯКИХ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ ЛИСТКАМИ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН ЗА РІЗНОГО РІВНЯ ЗАБРУДНЕННЯ

Важкі метали є одними з найбільш розповсюджених полутантів довкілля і потужними стрес-факторами для рослин в умовах міських територій. Майже всі хімічні елементи, в тому числі важкі метали і неметали, в певній кількості необхідні рослинному організму. Проте, їх надлишкові концентрації є одним з провідних факторів, який впливає на ріст та розвиток рослин у промислових центрах і призводить до істотних порушень фізіолого-біохімічних процесів у їх клітинах (пригнічення фотосинтезу, посилення дихання, гальмування відтоку метаболітів тощо), що в окремих ситуаціях може призводити до втрати певних функціональних ознак організму [1, 10, 21, 113]. Саме тому рослини, які використовуються для озеленення міст, а також територій промислових підприємств, повинні бути фізіологічно стійкими до аерогенного забруднення і здатними поглинати забруднюючі речовини з атмосфери та ґрунту [106, 323, 324]. Деревні рослини, порівняно з трав'янистими, менш вразливі щодо впливу ґрунтового і гідротермічного факторів, а от забруднення повітряного середовища викликає в них значні структурні й функціональні зміни [181, 325, 326]. Разом з цим, зміни хімічного складу надземних органів рослин, які акумулюють більшість атмосферних забруднень, можуть бути ефективним індикатором визначення рівня забруднення [4, 143, 214, 327].

Серед численних токсичних металів, що найчастіше акумулюються в зоні дії ПАТ «Криворізький суриковий завод», вагому роль в пошкодженні рослинного організму відіграють плумбум, кадмій, цинк і нікель. Саме тому дослідження ступеню реакцій фізіологічної адаптації рослин за дії важких металів не можливе без з'ясування особливостей накопичення останніх у асиміляційних органах деревних видів.

На основі даних моніторингових досліджень у дендрарії Криворізького ботанічного саду НАН України (умовний контроль) було встановлено, що акумуляція цинку, плумбуму, кадмію і нікелю в асиміляційних органах деревних рослин у різні фази морфогенезу листка мала видоспецифічний характер (табл. 3.1). Так, у фазу повного відособлення листка найінтенсивніше накопичувався плумбум. Його високий вміст (від 1,34 до 1,54 мкг/г сухої речовини) був зафіксований у *T. cordata* і *S. aucuparia*. Натомість, у листках *A. hippocastanum* рівень металу був лише 0,43 мкг/г сухої речовини. Максимальний вміст цинку був притаманний *A. negundo* (близько 0,80 мкг/г сухої речовини), що узгоджується з даними досліджень Коршикова І.І. [48]. Дещо нижчий рівень токсиканту спостерігався у листках *P. deltoides*, *P. bolleana* і *T. cordata*. А от в асиміляційних органах *S. aucuparia* та *A. hippocastanum* концентрація цинку була найнижчою і становила 0,16 та 0,18 мкг/г сухої речовини відповідно (табл. 3.1).

Вміст нікелю в листках *A. hippocastanum* виявився мінімальним серед усіх досліджуваних видів (0,05 мкг/г сухої речовини), а у *P. bolleana* та *B. pendula* сягав найбільшого значення. Стосовно кадмію варто зауважити, що його концентрація на початку формування листків у більшості видів, за виключенням *B. pendula*, яка вважається гіперакумулятором кадмію [47, 138], коливалася в межах від 0,02 до 0,05 мкг/г сухої речовини.

Результати наведені в таблиці 3.1 свідчать, що за умов техногенного навантаження фізіологічною особливістю акумуляції цинку, нікелю, плумбуму та кадмію у листках деревних рослин є значно вищі абсолютні значення їх вмісту в зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод». До того ж, необхідно відмітити, що в промислових умовах серед усіх досліджуваних елементів найбільше накопичувався цинк, який відноситься до помірно токсичних важких металів [10, 328].

Так, найвища акумуляція цинку, порівняно з інтактними рослинами, у фазу повного відособлення листка була характерною для *P. italica* (5,77 мкг/г сухої речовини) і *S. aucuparia* (5,00 мкг/г сухої речовини). Менш інтенсивно

**Вміст деяких важких металів у листках деревних рослин (мкг/г сухої речовини) у фазу повного відособлення
листка**

Моніторингова ділянка	Zn		Ni		Pb		Cd	
	M±m	t _{st}	M±m	t _{st}	M±m	t _{st}	M±m	t _{st}
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Populus bolleana</i>								
Умовний контроль	0,50±0,05	—	1,04±0,06	—	0,72±0,06	—	0,03±0,001	—
Зона сильного забруднення	4,70±0,18	22,8	2,54±0,04	20,5	2,39±0,09	17,8	0,18±0,02	6,4
Зона слабого забруднення	0,74±0,08	2,7	1,92±0,03	13,4	1,35±0,07	8,5	0,06±0,003	22,4
<i>Populus italica</i>								
Умовний контроль	0,45±0,001	—	0,69±0,002	—	0,78±0,02	—	0,05±0,002	—
Зона сильного забруднення	5,77±0,09	56,1	2,73±0,06	19,8	2,36±0,07	21,7	0,25±0,01	33,2
Зона слабого забруднення	1,57±0,09	12,8	0,92±0,01	2,5	1,06±0,03	6,0	0,09±0,002	10,5
<i>Populus deltoides</i>								
Умовний контроль	0,65±0,15	—	0,61±0,06	—	0,72±0,01	—	0,05±0,001	—
Зона сильного забруднення	4,26±2,84	1,3	3,04±0,57	4,3	1,57±0,05	17,1	0,10±0,02	2,1
Зона слабого забруднення	1,30±0,44	1,4	0,85±0,18	1,3	0,96±0,11	2,2	0,06±0,02	0,5
<i>Ulmus laevis</i>								
Умовний контроль	0,35±0,04	—	0,68±0,08	—	1,00±0,06	—	0,05±0,02	—
Зона сильного забруднення	1,02±0,13	4,9	1,19±0,03	5,6	1,87±0,05	11,3	0,14±0,002	5,1
Зона слабого забруднення	0,62±0,11	2,2	0,76±0,02	1,0	1,44±0,02	7,2	0,08±0,001	1,8
<i>Acer negundo</i>								
Умовний контроль	0,77±0,01	—	0,36±0,003	—	0,81±0,03	—	0,03±0,001	—
Зона сильного забруднення	2,63±0,17	10,0	1,16±0,06	13,5	2,00±0,15	8,0	0,10±0,002	15,3
Зона слабого забруднення	1,64±0,01	15,7	0,67±0,01	30,0	0,56±0,03	7,9	0,07±0,001	25,7

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Tilia cordata</i>								
Умовний контроль	0,51±0,04	—	0,24±0,01	—	1,50±0,07	—	0,04±0,01	—
Зона сильного забруднення	1,24±0,11	6,4	1,00±0,03	20,2	2,06±0,21	1,8	0,20±0,01	16,5
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sorbus aucuparia</i>								
Умовний контроль	0,16±0,01	—	0,38±0,04	—	1,34±0,08	—	0,04±0,003	—
Зона сильного забруднення	5,00±0,60	8,1	1,79±0,10	13,5	2,15±0,09	6,5	0,23±0,02	12,8
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aesculus hippocastanum</i>								
Умовний контроль	0,18±0,01	—	0,05±0,002	—	0,43±0,03	—	0,04±0,001	—
Зона сильного забруднення	0,36±0,02	6,7	1,10±0,09	11,2	0,93±0,02	17,1	0,16±0,02	5,8
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula pendula</i>								
Умовний контроль	0,40±0,01	—	0,93±0,04	—	0,69±0,04	—	0,06±0,001	—
Зона сильного забруднення	0,75±0,03	8,2	1,25±0,11	2,8	1,43±0,08	8,6	1,16±0,01	101,4
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—

Примітка: «—» – вид не зростає

він акумулювався у листках *P. bolleana* і *P. deltoides*, що підтверджується даними інших дослідників, які отримані для металургійних та гірничо-збагачувальних підприємств [19, 106, 121]. Тоді як для решти видів деревних рослин рівень акумуляції цинку не перевищував 2,6 мкг/г сухої речовини. Наприклад встановлено, що цинк практично не концентрується у молодих листках і однорічних пагонах *B. pendula* [121, 180, 329]. Аналогічна тенденція накопичення поллютантів спостерігалася і в зоні слабого забруднення (табл. 3.1).

Визначення вмісту нікелю у фотосинтезуючих органах деревних рослин в промисловій зоні дозволило встановити, що серед досліджених видів висока його концентрація на початковому етапі морфогенезу листка спостерігалась у *P. bolleana*, *P. italica* і *P. deltoides*, а найменша – у *T. cordata* (табл. 3.1).

Процеси поглинання і транслокації плумбуму, який належить до групи металів II класу небезпеки [9, 10], у листках *P. bolleana* та *P. italica* на обох моніторингових ділянках у зоні дії підприємства, особливо в зоні сильного забруднення, на даному етапі досліджень відбувалися з досить високою інтенсивністю, про що свідчить збільшення його вмісту в понад 3 рази порівняно з умовним контролем. Дослідженнями Кулагіна А.А. [121] показано, що види роду *Populus* L. одні з найбільш стійких до газових і пиловидних забруднень, у яких токсичні сполуки в основному накопичуються у листках, викликаючи хлорози та некрози (10-30% від загальної площі). В їх вегетативних органах відмічено накопичення надлишкових концентрацій таких металів як стронцій, кадмій, плумбум, купрум та ін.

Дані про особливості фізіологічної акумуляції кадмію, який відноситься до I класу небезпеки [9, 10], асиміляційними органами деревних рослин у фазу повного відособлення листка дозволили встановити, що найбільше його містилося в листках *B. pendula*, адже цей вид виступає накопичувачем кадмію в умовах значного антропогенного чи техногенного навантаження [80]. Значно менше кадмію (до 0,16 мкг/г сухої речовини) акумулювалось у *A. negundo*, *P. deltoides*, *U. laevis* та *A. hippocastanum* (табл. 3.1).

Не дивлячись на те, що *B. pendula* характеризується високою пластичністю і здатна рости на солонцюватих ґрунтах, в умовах металевого стресу вона менш стійка, ніж, наприклад, *Populus balsamifera* L., який відрізняється металотолерантністю і високою декоративністю в умовах поліметалічного впливу [121]. Дослідженнями Sebastiani L. [181] було встановлено, що у видів роду *Populus* L. важливу роль в детоксикації кадмію відіграє функціонування глутатіонової ланки антиоксидантних систем, про що свідчило зменшення концентрації глутатіону у листках рослин, тоді як рівень аскорбінової кислоти залишався незмінним.

Загалом слід зазначити, що фізіологічною особливістю *P. bolleana* і *P. italica* була висока інтенсивність накопичення переважної більшості сполук важких металів, що показано нами раніше [20, 330, 331]. Встановлене, вочевидь, пов'язано з тим, що текстура поверхні листків роду *Populus*, а саме опушеність та наявність на поверхні кутикули клейких компонентів (смолистих речовин, слизу, терпенів), сприяє більш інтенсивному налипанню пилових часток зі сполуками важких металів і, як наслідок, більшому фоліарному проникненню токсичних елементів до асиміляційних органів [114, 178, 332].

Дещо інша картина накопичення цинку, нікелю, плюмбуму та кадмію фотосинтезуючими органами деревних рослин виявилася на 5-10-ту доби фази завершення росту листка (початок фази). В умовах контролю найнижчий показник вмісту цинку, як і на попередньому етапі дослідження, був характерним для листків *A. hippocastanum*, а у *P. deltoides* рівень акумуляції даного металу набуває максимального значення і становить 1,79 мкг/г сухої речовини (табл. 3.2). Необхідно зазначити, що концентрація цинку в листках *P. italica* практично не змінювалась порівняно з попереднім етапом досліджень, як і нікелю та кадмію. Даний факт свідчить про видоспецифічність фізіологічної акумуляції зазначених елементів, яка обумовлена бар'єрним характером їх поглинання рослинами з ґрунту і атмосфери та подальшим транспортом речовин до певних тканин надземних органів [4, 19, 145].

Вміст деяких важких металів у листках деревних рослин (мкг/г сухої речовини) на 5-10-ту доби фази завершення росту листка

Моніторингова ділянка	Zn		Ni		Pb		Cd	
	M±m	t _{st}	M±m	t _{st}	M±m	t _{st}	M±m	t _{st}
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Populus bolleana</i>								
Умовний контроль	0,68±0,001	—	1,54±0,05	—	0,92±0,04	—	0,05±0,001	—
Зона сильного забруднення	6,96±0,33	18,9	2,73±0,01	25,2	6,96±0,10	56,9	0,24±0,01	26,4
Зона слабкого забруднення	1,88±0,08	15,3	2,01±0,04	7,3	2,14±0,08	14,6	0,09±0,01	5,7
<i>Populus italica</i>								
Умовний контроль	0,46±0,01	—	0,71±0,01	—	1,37±0,04	—	0,05±0,004	—
Зона сильного забруднення	10,44±0,15	65,0	4,03±0,09	36,3	11,64±0,04	182,5	0,55±0,01	36,6
Зона слабкого забруднення	4,29±0,05	188,0	1,32±0,03	19,4	5,33±0,12	30,6	0,18±0,01	15,7
<i>Populus deltoides</i>								
Умовний контроль	1,79±0,04	—	1,23±0,00	—	0,99±0,09	—	0,07±0,002	—
Зона сильного забруднення	7,81±0,03	123,3	6,93±0,09	65,4	2,38±0,04	13,7	0,23±0,01	14,4
Зона слабкого забруднення	3,21±0,14	10,1	3,39±0,06	35,3	1,54±0,01	6,0	0,11±0,001	9,0
<i>Ulmus laevis</i>								
Умовний контроль	0,96±0,01	—	1,35±0,03	—	1,80±0,02	—	0,22±0,001	—
Зона сильного забруднення	2,64±0,37	4,6	1,97±0,02	15,6	2,97±0,11	10,5	0,59±0,02	17,0
Зона слабкого забруднення	1,42±0,08	5,7	1,44±0,04	1,9	2,15±0,09	3,6	0,26±0,01	4,7
<i>Acer negundo</i>								
Умовний контроль	1,07±0,001	—	0,51±0,01	—	2,21±0,02	—	0,04±0,001	—
Зона сильного забруднення	3,71±0,09	29,0	1,51±0,01	70,1	8,08±0,06	92,0	0,26±0,02	12,2
Зона слабкого забруднення	1,90±0,04	19,6	0,74±0,01	13,9	3,10±0,01	51,4	0,14±0,01	11,7

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Tilia cordata</i>								
Умовний контроль	0,78±0,04	—	0,84±0,04	—	2,20±0,04	—	0,08±0,005	—
Зона сильного забруднення	3,03±0,37	6,1	2,37±0,05	24,1	3,03±0,03	15,9	0,40±0,01	32,8
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sorbus aucuparia</i>								
Умовний контроль	0,70±0,03	—	1,36±0,10	—	1,68±0,03	—	0,08±0,001	—
Зона сильного забруднення	8,15±0,24	30,3	2,12±0,07	6,1	4,95±0,07	43,8	0,35±0,01	25,5
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aesculus hippocastanum</i>								
Умовний контроль	0,26±0,01	—	0,31±0,01	—	1,14±0,003	—	0,06±0,004	—
Зона сильного забруднення	1,21±0,05	20,7	2,08±0,02	67,6	2,24±0,05	20,5	0,37±0,01	26,0
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula pendula</i>								
Умовний контроль	0,86±0,03	—	1,07±0,02	—	1,78±0,05	—	0,10±0,01	—
Зона сильного забруднення	2,04±0,05	19,3	1,52±0,04	11,2	4,59±0,22	12,5	0,62±0,02	23,8
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—

Примітка: «—» – вид не зростає

Розрахунки біологічної акумуляції нікелю асиміляційними органами інтактних рослин на початку фази завершення росту листка дозволили встановити практично схожу тенденцію порівняно з фазою повного відособлення листка.

Акумуляція плюмбуму на 5-10-ту доби фази завершення росту листка в умовах дендрарію ботанічного саду виявилася найвищою у *A. negundo* та *T. cordata* і знаходилася в межах 2,21 мкг/г сухої речовини (табл. 3.2). Дещо нижчий рівень накопичення даного металу був характерний для *U. laevis* (1,80 мкг/г сухої речовини), *B. pendula* (1,78 мкг/г сухої речовини) та *S. aucuparia* (1,68 мкг/г сухої речовини). Найнижча концентрація плюмбуму спостерігалась у листках *P. bolleana*.

На початку фази завершення росту листка у контрольних рослин встановлена схожа з попередньою фазою морфогенезу листка тенденція накопичення кадмію. Проте, максимальна його концентрація на даному етапі виявилася у фотосинтезуючих органах *U. laevis*. Як видно з таблиці 3.2, на 5-10-ту доби фази завершення росту листка, як і в попередню фазу, найбільший вміст промислових токсикантів спостерігався в зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод». До того ж, слід зазначити, що на даному етапі дослідження тенденція акумуляції цинку та нікелю деревними рослинами була схожою з такою у фазу повного відособлення листка.

В умовах техногенного забруднення вміст плюмбуму на початку фази завершення росту листка був вищим за інші елементи не тільки у *P. bolleana* і *P. italica*, як у попередню фазу, а й у *A. negundo* (табл. 3.2), і варіював у межах від 6,96 до 11,64 мкг/г сухої речовини. Визначення рівня кадмію в асимілюючих органах усіх досліджених видів на 5-10-ту доби фази завершення росту листка дозволило встановити, що надто висока його концентрація в зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод» була притаманна *B. pendula*, *U. laevis* та *P. italica* (0,55-0,62 мкг/г сухої речовини). У листках *P. bolleana*, *P. deltoides* і *A. negundo* вміст кадмію був майже втричі меншим порівняно з вищевказаними видами (табл. 3.2). Схожий характер накопичення

важких металів виявився і зоні слабого забруднення.

Оскільки вміст важких металів в тканинах рослин змінюється протягом вегетаційного періоду, то накопичення інгредієнтів промислових викидів рослинами є інформативним показником стану довкілля за умов техногенного навантаження [143, 145, 331]. Проте, як наголошують багато дослідників, дані аналізу вмісту поллютантів у листках деревних рослин в період, коли ще активно не розвинулись процеси старіння та пов'язаний з цим відтік елементів з листків до інших органів, найбільш об'єктивно відображає результативний ефект накопичення важких металів і може використовуватись як індикатор хронічного забруднення довкілля [121, 327, 333].

Так, на 80-85-ту доби фази завершення росту листка (кінець фази) серед контрольних рослин встановлено наступні особливості фізіологічної акумуляції важких металів деревними рослинами. Найістотніший вміст цинку був притаманний *A. negundo*, *P. deltoides* та *T. cordata* і становив 2,05-2,89 мкг/г сухої речовини (табл. 3.3). Крім того, найнижча концентрація даного елемента, як і на попередніх етапах досліджень, спостерігалась в асиміляційних органах *A. hippocastanum* (0,40 мкг/г сухої речовини), у якого, до речі, встановлено і найнижчий рівень нікелю – 0,79 мкг/г сухої речовини. Значно вищими абсолютними показниками акумуляції нікелю в листках вирізнялися *P. bolleana*, *P. italica* і *U. laevis*.

Як показав аналіз даних таблиці 3.3, в кінці фази завершення росту листка з поміж інтактних рослин мінімальна кількість плумбуму, що не перевищувала 1,34 мкг/г сухої речовини, була властивою для *P. deltoides*. На відміну від цього, *T. cordata*, *B. pendula* і *A. negundo* накопичували його значно більше – від 3,14 до 3,25 мкг/г сухої речовини. Як і на попередніх етапах розвитку фотосинтезуючих органів вміст кадмію був практично однаковим майже у всіх видів.

Відповідно до розрахунків акумуляції важких металів асиміляційними органами деревних рослин в умовах техногенезу на 80-85-ту доби фази завершення росту листка фізіологічною особливістю акумуляції важких металів

Вміст деяких важких металів у листках деревних рослин (мкг/г сухої речовини) на 80-85-ту доби фази завершення росту листка

Моніторингова ділянка	Zn		Ni		Pb		Cd	
	M±m	t _{st}	M±m	t _{st}	M±m	t _{st}	M±m	t _{st}
1	2	3	4	5	6	7	10	11
<i>Populus bolleana</i>								
Умовний контроль	1,11±0,03	—	2,34±0,11	—	1,53±0,06	—	0,11±0,01	—
Зона сильного забруднення	11,87±0,48	22,2	4,81±0,08	15,4	8,45±0,11	62,1	0,44±0,02	20,3
Зона слабого забруднення	4,86±0,30	12,2	2,58±0,12	1,6	3,46±0,12	16,1	0,14±0,01	4,3
<i>Populus italica</i>								
Умовний контроль	1,48±0,03	—	2,04±0,10	—	2,95±0,11	—	0,13±0,01	—
Зона сильного забруднення	16,79±0,41	36,5	6,46±0,05	72,0	14,03±0,17	55,2	0,88±0,01	59,3
Зона слабого забруднення	9,05±0,31	23,1	3,49±0,11	12,5	6,90±0,12	23,7	0,25±0,01	11,5
<i>Populus deltoides</i>								
Умовний контроль	2,18±0,06	—	1,68±0,07	—	1,34±0,07	—	0,10±0,01	—
Зона сильного забруднення	8,51±0,02	99,0	7,60±0,01	83,0	3,57±0,08	21,6	0,45±0,02	18,4
Зона слабого забруднення	4,37±0,07	23,3	4,14±0,25	9,4	2,54±0,11	9,3	0,26±0,01	19,0
<i>Ulmus laevis</i>								
Умовний контроль	1,49±0,05	—	2,14±0,14	—	2,24±0,08	—	0,33±0,02	—
Зона сильного забруднення	3,75±0,11	19,3	3,97±0,06	11,7	4,13±0,05	18,9	0,74±0,02	14,9
Зона слабого забруднення	2,24±0,12	5,9	2,99±0,01	5,1	2,75±0,12	3,6	0,46±0,01	5,4
<i>Acer negundo</i>								
Умовний контроль	2,89±0,08	—	1,09±0,05	—	3,14±0,06	—	0,11±0,01	—
Зона сильного забруднення	8,23±0,20	25,5	3,44±0,11	22,4	10,25±0,12	50,0	0,45±0,01	38,9
Зона слабого забруднення	4,13±0,23	4,8	1,94±0,05	17,1	4,06±0,17	5,1	0,22±0,00	15,7

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Tilia cordata</i>								
Умовний контроль	2,05±0,08	—	1,90±0,09	—	3,25±0,01	—	0,12±0,01	—
Зона сильного забруднення	6,32±0,11	28,9	3,72±0,18	10,4	4,87±0,14	10,1	0,72±0,02	28,8
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sorbus aucuparia</i>								
Умовний контроль	1,31±0,04	—	1,37±0,01	—	2,30±0,09	—	0,13±0,01	—
Зона сильного забруднення	11,08±0,42	23,1	3,45±0,07	22,0	7,03±0,20	21,0	0,87±0,01	91,2
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aesculus hippocastanum</i>								
Умовний контроль	0,40±0,01	—	0,79±0,03	—	2,44±0,12	—	0,14±0,01	—
Зона сильного забруднення	4,24±0,16	23,8	3,44±0,06	42,9	3,67±0,07	13,6	0,53±0,03	12,6
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula pendula</i>								
Умовний контроль	1,38±0,03	—	1,51±0,10	—	3,21±0,22	—	0,23±0,02	—
Зона сильного забруднення	6,64±0,08	41,8	2,86±0,14	9,8	6,29±0,13	17,2	0,81±0,01	39,7
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—

Примітка: «—» - вид не зростає

є те, що максимальний рівень досліджуваних токсикантів виявився в зоні сильного забруднення. Так, концентрація цинку в листках *P. bolleana*, *P. italica* і *S. aucuparia* перевищувала вміст у контрольних рослин в понад 8-11 разів (табл. 3.3), тоді як у листках *U. laevis* – лише у 1,5 рази. Встановлене узгоджується з даними Копилової Л.В. [145], яка встановила, що серед деревних рослин в урбанізованому середовищі види *Populus* виступають концентраторами цинку, а види *Ulmus* – виключниками. Найвища біологічна акумуляція нікелю серед досліджених видів в даних умовах спостерігалась у *P. italica*, *P. bolleana* та *P. deltoides*, а найнижча – у *B. pendula* (табл. 3.3). Характер накопичення цинку та нікелю листками деревних рослин в зоні слабого забруднення був аналогічним зоні сильного забруднення.

Процеси поглинання, транспорту та транслокації плумбуму у *P. italica*, *A. negundo* і *P. bolleana* як в зоні сильного, так і слабого забруднення на 80-85-ту доби фази завершення росту листка відбувалися з досить високою інтенсивністю, про що свідчить збільшення вмісту елемента порівняно з рослинами в умовах контролю більш, ніж у 5 разів. На підставі даних, отриманих при вивченні акумуляції кадмію в асиміляційних органах деревних рослин в кінці фази завершення росту листка, ми встановити, що майже всі види в зоні сильного забруднення накопичували його досить активно (табл. 3.3). Необхідно відмітити, що за даних умов, на відміну від попереднього етапу морфогенезу листка, високий вміст кадмію поряд з *B. pendula*, *P. italica* і *U. laevis* був характерним і для *S. aucuparia* та *T. cordata*.

Найбільш інформативним для оцінки фізіологічних особливостей акумуляції аерополютантів є розрахунки показників внутрішньотканинного забруднення листків цинком, нікелем, плумбумом та кадмієм. Представлені в таблиці 3.4 дані свідчать, що серед видів, які ростуть в зоні сильного забруднення у фазу повного відособлення листка найвищий показник біологічної акумуляції цинку був характерним для *S. aucuparia* (33,51) та доволі високий (12,62) у *P. italica*. На відміну від цього, у фазу завершення росту листка у *S. aucuparia* значення цього показника були значно нижчі, ніж у

попередню фазу, що, ймовірно, залежить від певних фізіологічних особливостей виду, які проявляються у підвищенні темпів росту листової пластинки, в той час як процеси акумуляції уповільнюються.

Таблиця 3.4

Індекси внутрішньотканинного забруднення листків ($Z_p^{\text{л}}$) деревних рослин за впливу деяких важких металів в промислових умовах

Види	Zn		Ni		Pb		Cd	
	I фаза	II фаза	I фаза	II фаза	I фаза	II фаза	I фаза	II фаза
1	2	3	4	5	6	7	8	9
ПАТ «Криворізький суриковий завод» зона сильного забруднення								
<i>Populus bolleana</i>	9,03	9,97	2,41	1,77	3,30	7,52	6,01	4,80
<i>Populus italica</i>	12,62	23,07	3,77	5,86	2,87	8,19	4,99	8,65
<i>Populus deltoides</i>	6,53	4,36	5,02	5,64	2,16	2,39	1,97	3,27
<i>Ulmus laevis</i>	2,94	2,75	1,75	1,46	1,87	1,65	2,56	2,73
<i>Acer negundo</i>	3,16	3,48	3,23	2,68	2,53	3,64	2,26	5,52
<i>Tilia cordata</i>	2,36	3,81	3,89	2,78	1,34	1,36	6,15	5,37
<i>Sorbus aucuparia</i>	33,51	11,79	4,33	2,97	1,60	2,94	8,81	4,63
<i>Aesculus hippocastanum</i>	1,79	4,55	23,27	7,01	2,11	1,94	3,47	5,55
<i>Betula pendula</i>	1,95	2,32	1,34	1,43	2,05	2,62	15,03	5,79
ПАТ «Криворізький суриковий завод» зона слабого забруднення								
<i>Populus bolleana</i>	1,42	2,69	1,82	1,29	1,86	2,31	1,96	1,77
<i>Populus italica</i>	3,44	9,50	1,27	1,92	1,29	3,75	1,75	2,88
<i>Populus deltoides</i>	1,98	1,79	1,40	2,76	1,33	1,55	1,27	1,49
<i>Ulmus laevis</i>	1,78	1,47	1,12	1,07	1,44	1,20	1,53	1,21
<i>Acer negundo</i>	1,97	1,79	1,86	1,33	0,71	1,40	1,61	2,99
<i>Tilia cordata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sorbus aucuparia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aesculus hippocastanum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula pendula</i>	—	—	—	—	—	—	—	—

Примітка: «—» – вид не зростає; I – фаза повного відособлення листка; II – 5-10 доба фази завершення росту листка; індекси забруднення розраховано відносно умовно чистого контролю – дендрарію Криворізького ботанічного саду НАН України

Разом з цим, у *B. pendula* і *A. hippocastanum* коефіцієнт біологічної акумуляції цинку у фазу повного відособлення листка не перевищував 2,0, тобто ці види ефективно протидіють надмірному надходженню цинку до тканин асиміляційних органів.

Визначення потенціалу біологічної акумуляції нікелю (табл. 3.4) протягом перших двох етапів морфогенезу листової пластинки дозволило встановити, що серед досліджених видів в зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод» найвищий індекс акумуляції згаданого елемента має *A. hippocastanum*, а найнижчий – у *U. laevis*. У зоні слабого забруднення, де *A. hippocastanum* не зростає, високі показники накопичення нікелю притаманні *A. negundo* і *P. bolleana*.

У фазу повного відособлення листка процеси поглинання і транслокації плюмбуму в асиміляційних органах *P. bolleana* та *P. italica* на всіх моніторингових ділянках, а особливо в зоні сильного забруднення, відбуваються з досить високою інтенсивністю, про що свідчать значення індексу біологічної акумуляції даного металу (табл. 3.4). Збільшення показника внутрішньотканинного забруднення на початку фази завершення росту листка вказує на аналогічний характер інтенсивності біологічної акумуляції плюмбуму в асиміляційних органах *P. bolleana* та *P. italica*. Високі значення внутрішньотканинного забруднення листків кадмієм як у фазу повного відособлення листка ($Z_p^n = 15,03$), так і на початку фази завершення його росту ($Z_p^n = 5,79$) були встановлені нами для *B. pendula*. Крім того, на другому етапі досліджень підвищений рівень біологічної акумуляції металу був виявлений і у *P. italica* ($Z_p^n = 8,65$).

Провівши аналіз даних внутрішньотканинного забруднення асиміляційних органів важкими металами на 80-85-ту доби фази завершення росту листка доведено, що серед видів зони сильного забруднення цинк інтенсивно акумулюється у листках *P. bolleana*, *P. italica* та *A. hippocastanum*, а значення коефіцієнту біологічної акумуляції коливається від 10,48 до 11,38 (табл. 3.5). Слід відмітити, що практично всі види тополь у своїх листках в

надмірних концентраціях акумулюють цинк, який здебільшого надходить фоліарно [80, 181]. Досить інтенсивністю фізіологічні процеси поглинання і транспорту до асиміляційних органів плюмбу в зоні сильного забруднення проходять у *P. bolleana* і *P. italica*, про що свідчать значення індексу біологічної акумуляції елементу – 5,49 і 4,68 відповідно (табл. 3.5). Суттєво менші (до 5 разів) показники внутрішньотканинного забруднення плюмбом були у *T. cordata* та *A. hippocastanum*.

Таблиця 3.5

Індекси внутрішньотканинного забруднення листків ($Z_p^{\text{л}}$) деревних рослин за впливу деяких важких металів в промислових умовах на 80-85-ту доби фази завершення росту листка

Види	Zn	Ni	Pb	Cd
1	2	3	4	5
ПАТ «Криворізький суриковий завод» зона сильного забруднення				
<i>Populus bolleana</i>	10,56	2,11	5,49	4,43
<i>Populus italica</i>	11,38	3,10	4,68	6,81
<i>Populus deltoids</i>	3,90	4,52	2,65	4,54
<i>Ulmus laevis</i>	2,51	1,85	1,84	2,25
<i>Acer negundo</i>	2,77	3,21	3,30	4,26
<i>Tilia cordata</i>	3,14	2,00	1,52	6,61
<i>Sorbus aucuparia</i>	8,40	2,86	3,14	7,54
<i>Aesculus hippocastanum</i>	10,48	4,48	1,50	3,50
<i>Betula pendula</i>	4,98	1,88	1,98	3,62
ПАТ «Криворізький суриковий завод» зона слабого забруднення				
<i>Populus bolleana</i>	4,32	1,13	2,25	1,41
<i>Populus italica</i>	6,14	1,68	2,30	1,96
<i>Populus deltoids</i>	2,00	2,46	1,90	2,66
<i>Ulmus laevis</i>	1,50	1,34	1,23	1,39
<i>Acer negundo</i>	1,40	1,81	1,30	2,11
<i>Tilia cordata</i>	—	—	—	—
<i>Sorbus aucuparia</i>	—	—	—	—
<i>Aesculus hippocastanum</i>	—	—	—	—
<i>Betula pendula</i>	—	—	—	—

Примітка: «—» – вид не зростає; індекси забруднення розраховано відносно умовно чистого контролю – дендрарію Криворізького ботанічного саду НАН України

Наведені в таблиці 3.5 дані дозволили встановити, що найактивніше процеси фізіологічної внутрішньотканинної акумуляції кадмію деревними рослинами в кінці фази завершення росту листка в зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод» відбувалися у *S. aucuparia*, *P. italica* і *T. cordata* (від 6,61 до 7,54), а найменш інтенсивно – у *U. laevis*. Зазначимо, що індекси біологічної акумуляції важких металів у листках виявилися найінформативнішими для виявлення видоспецифічної чутливості деревних рослин до промислового забруднення.

Підсумовуючи результати вивчення фізіологічних особливостей акумуляції цинку, нікелю, плумбуму і кадмію в асиміляційних органах деревних рослин слід констатувати, що всі дослідні види можна поділити на три групи. Високий акумуляційний потенціал по відношенню практично до всіх згаданих поллютантів (в понад 5 разів перевищує фоновий рівень) мають наступні види деревних рослин: *P. bolleana*, *P. italica* і *S. aucuparia*. Таким чином, використання саме цих рослин, на нашу думку, буде доволі перспективним у фітореMediaційній техніці, оскільки високий рівень накопичення важких металів практично не впливав на загальний вид рослин, що, напевно, повинно обумовлюватися досить високою стійкістю вищенаведених видів до негативного впливу сполук важких металів.

Серед досліджених деревних рослин до видів з низьким коефіцієнтом біологічної акумуляції більшості важких металів (не перевищує фоновий рівень більш, ніж у 2,5 рази) відносяться *A. hippocastanum*, *U. laevis* і *B. pendula*. Відповідно *P. deltoides*, *T. cordata* і *A. negundo* складають групу видів з середнім акумуляційним потенціалом (перевищує фоновий рівень від 3 до 5 разів).

Список використаних джерел

323. Бессонова В.П. Вміст важких металів у листі дерев та чагарників в умовах техногенного забруднення різного походження / В.П. Бессонова, І.А. Зайцева // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя, 2008. – Т. 13, № 2. – С. 62-77.
324. Жицька Л.І. Дослідження вмісту важких металів у елементах середовища урбоекосистем міста Черкаси / Жицька Л.І. // Науковий часопис Національного педагогічного університету імені М.П. Драгоманова. Серія 20. Біологія. – 2013. – Вип. 5. – С. 218-223.
325. Cooper C.D. Air pollution control: a design approach / C.D. Cooper, F.C. Alley. – Long Grove: Waveland Press. Inc., 2010. – 839 p.
326. Tiwary A. Air pollution: measurement, modelling and mitigation / A. Tiwary, J. Colls. – Abingdon: Taylor & Francis, 2010. – 501 p.
327. Анісімова Л.Б. Особливості біогенної міграції марганцю, заліза, нікелю, міді, цинку і свинцю у білоакацієвих (*Robinia pseudoacacia* L.) культурбіогеоценозах степового Придніпров'я: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.16 «Екологія» / Л.Б. Анісімова/ – Дніпропетровськ, 2006. – 20 с.
328. Ґрунтово-геохімічне обстеження урбанізованих територій. Методичні рекомендації / Укладачі: С.А. Балюк, А.І. Фадєєв, М.М. Мірошніченко. – Харків: ННЦ «ІГА ім. О.Н. Соколовського» УААН, 2004. – 54 с.
329. Piskova O. Intensity of free radical processes in the leaves of arboreal plants under act of industrial dust borne extracts / O. Piskova, V. Gryshko // University of Debrecen Journal of Agricultural Sciences. – 2010. – V. 38. – P. 83-87.
330. Піскова О.М. Динаміка акумуляції важких металів в листках деревних рослин в умовах забруднення промисловими викидами / О.М. Піскова, В.М. Гришко // Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах і дендропарках: міжнародна наукова конференція присвячена 75-річчю заснування Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України, 15-17 вересня 2010 р.: матер. – Київ:

Фітосоціоцентр, 2010. – С. 533-536.

331. Зубровська О.М. Біоіндикація рівня забруднення довкілля за акумуляцією важких металів деякими деревними рослинами / О.М. Зубровська // Відновлення біотичного потенціалу агроєкосистем: друга Міжнародна науково-практична конференція, 9 жовтня, 2015 р.: матер. – Дніпропетровськ, 2015. – С. 113-116.
332. Buschhaus Ch. Composition differences between epicuticular and intracuticular wax substructures: How do plants seal their epidermal surfaces? / Ch. Buschhaus, R. Jetter // *Journal of Experimental Botany*. – 2011. – V. 62, N 3, P. 841-853.
333. Піскова О.М. Темпи акумуляції важких металів та інтенсивність процесів пероксидації в асиміляційних органах деревних рослин в умовах промислового забруднення / О.М. Піскова // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку: VI міжнародна наукова конференція, 4-7 жовтня 2010 р.: матер. – Донецьк, 2010. – С. 363-365.

РОЗДІЛ 4

ОЦІНКА ВПЛИВУ ПРОМИСЛОВИХ ПОЛЮТАНТІВ НА ПЕРЕБІГ ВІЛЬНОРАДИКАЛЬНИХ ПРОЦЕСІВ У ДЕРЕВНИХ РОСЛИН

В промислових умовах рослини змушені пристосовуватись до хронічної дії такого стресового чинника, як підвищений вміст токсичних речовин у повітрі, шляхом реалізації механізмів фізіологічної адаптації. Тобто, внаслідок перебудови фізіологічних процесів на клітинному та організменному рівнях підвищується їх стійкість [334]. За даними наших досліджень, в умовах забруднення реважна більшість видів у штучних насадженнях реалізує потенціал засобів фізіологічної адаптації за концепцією Раменського-Грайма (екологічних типів стратегій) як організмів стрес-толерантів різного рівня [1, 335].

Поліелементна акумуляція токсичних речовин за дії промислових полютантів спричинює активацію процесів окиснювальної деструкції в рослинній клітині [74, 217, 336, 337]. Очевидно, що оксидативний стрес, як комплекс реакцій організму на дію стресового чинника, є універсальною відповіддю рослин і може об'єктивно характеризувати їх фізіологічний стан [24, 338, 339].

Досить широко процеси пероксидного окиснення ліпідів вивчені за стресового впливу поодинокі дії більшості важких металів [104, 186, 340]. Проте, особливості розвитку вільнорадикальних реакцій за сумісної їх дії, зокрема сполук цинку, нікелю, плюмбуму і кадмію, та їх видоспецифічність в процесі онтогенезу листків деревних рослин майже відсутні. Саме тому з'ясування перебігу процесів пероксидації має важливе значення для оцінки негативного впливу комплексного забруднення вищевказаними токсикантами на деревні рослини на клітинному рівні їх адаптації.

4.1. Характер початкових етапів стресового відгуку рослин за дії аерогенних викидів з вмістом важких металів

На фізіолого-біохімічному рівні провідним показником інтенсивності та динаміки стресового впливу на живі організми за дії важких металів вважаються продукти пероксидного окиснення ліпідів. Крім того, первинні продукти (гідропероксиди, чи дієнові сполуки) і проміжні карбонільні сполуки (дієнкетони, або триєнові кон'югати) виконують роль каталізаторів процесу пероксидації і забезпечують його самоприскорення [233, 341]. Кон'югація дієнів ініціюється на стадії утворення вільних радикалів, а її наявність в рослинних клітинах підтверджує вільнорадикальний механізм пероксидного окиснення поліненасичених жирних кислот [24, 342]. Найімовірніше, певний рівень дієнових і триєнових кон'югатів є сигналом запуску механізмів послаблення токсичної дії іонів металів на рослини як на рівні надходження до клітини, так і їх компартменталізації у цитозолі [81, 237, 343].

Не викликає сумніву й те, що процеси пероксидного окиснення ліпідів постійно відбуваються в рослинних організмах, а концентрація продуктів пероксидації знаходиться на безпечному для організму стаціонарному рівні, відіграючи важливу роль у регуляції та інтеграції всіх фізіолого-біохімічних процесів. Проте, для кожної рослини рівень вільнорадикальних процесів є видоспецифічним. Так, встановлено, що в умовах дендрарію Криворізького ботанічного саду НАН України (умовний контроль) у фазу повного відособлення листків та 5-10-ту доби фази завершення їх росту найвищий рівень первинних продуктів ПОЛ мали види роду *Populus*, *A. hippocastanum* та *B. pendula* (1,50-1,64 та 0,98-1,37 од. абс./г сирої речовини для кон'югованих дієнів та триєнових кон'югатів відповідно). Натомість у листках *U. leavis* початкові етапи вільнорадикальних реакцій проходять найповільніше, про що свідчить менша на 20% концентрація в їх клітинах дієнових кон'югатів, порівняно з видами роду *Populus* (табл. 4.1.1, 4.1.2).

**Вміст первинних продуктів пероксидації в асиміляційних органах
деревних рослин у фазу повного відособлення листка,
од. абс./г сирової речовини.**

Вид	Дієнові кон'югати		Триєнові кон'югати	
	М±m	% до контр.	М±m	% до контр.
Умовний контроль				
<i>Acer negundo</i>	1,40±0,03	—	0,90±0,02	—
<i>Aesculus hippocastanum</i>	1,63±0,01	—	0,89±0,02	—
<i>Populus italica</i>	1,64±0,01	—	1,18±0,03	—
<i>Ulmus leavis</i>	1,30±0,02	—	1,02±0,02	—
<i>Populus bolleana</i>	1,53±0,07	—	0,98±0,01	—
<i>Tilia cordata</i>	1,42±0,04	—	0,71±0,01	—
<i>Populus deltoides</i>	1,53±0,02	—	1,34±0,03	—
<i>Sorbus aucuparia</i>	1,36±0,01	—	0,96±0,01	—
<i>Betula pendula</i>	1,50±0,03	—	1,37±0,01	—
Зона сильного забруднення				
<i>Acer negundo</i>	1,74±0,09*	123,8	1,50±0,04*	166,9
<i>Aesculus hippocastanum</i>	1,71±0,01	104,9	1,39±0,01*	156,1
<i>Populus italica</i>	1,94±0,01*	118,4	1,58±0,01*	134,2
<i>Ulmus leavis</i>	1,72±0,05*	133,0	1,63±0,05*	159,7
<i>Populus bolleana</i>	1,80±0,03*	117,4	1,44±0,04*	146,9
<i>Tilia cordata</i>	1,61±0,05*	113,5	1,17±0,02*	164,6
<i>Populus deltoides</i>	1,80±0,01*	134,5	1,77±0,01*	114,5
<i>Sorbus aucuparia</i>	1,76±0,02*	129,7	1,51±0,03*	157,4
<i>Betula pendula</i>	1,74±0,01*	116,0	1,50±0,01*	109,4
Зона слабкого забруднення				
<i>Acer negundo</i>	1,59±0,03*	113,2	1,01±0,02*	112,6
<i>Populus italica</i>	1,73±0,02	105,5	1,56±0,01*	131,7
<i>Ulmus leavis</i>	1,62±0,01*	124,8	1,42±0,03*	139,1
<i>Populus bolleana</i>	1,70±0,01*	110,9	1,36±0,07*	138,9
<i>Populus deltoides</i>	1,74±0,01*	114,2	1,60±0,01	103,7

Примітка: * – статистично достовірна різниця відносно контролю за $p < 0,05$

В промислових умовах у рослинних клітинах відбувається активація вільнорадикальних процесів. Як показано в таблиці 4.1.1., у зоні сильного забруднення у фазу повного відособлення листка перевищення вмісту дієнових кон'югатів (більше ніж у 1,3 рази порівняно з контрольними рослинами) було притаманне видам з високим рівнем акумуляції важких металів – *P. deltoides* та *S. aucuparia*, а також *U. leavis*, який належить до рослин з низьким рівнем

акумуляції. На відміну від цього, найбільшу концентрацію триєнових кон'югатів встановлено у листках *A. negundo*, *T. cordata* та *U. leavis*.

Слід відмітити, що в промислових умовах у листках майже всіх видів простежується схожа тенденція вмісту первинних продуктів пероксидації відносно контролю – рівень триєнових кон'югатів збільшувався інтенсивніше, ніж дієнокетонів. Виключення становить *P. deltoides*, у якого концентрація останніх була вищою порівняно з триєновими кон'югатами, та *B. pendula*, у якої кількість кон'югованих дієнів і триєнів була практично однаковою (табл.4.1.1). До того ж, у листках останнього виду кількість первинних продуктів пероксидації була найнижчою і практично не відрізнялась від контролю. Встановлене, ймовірно, пояснюється високим рівнем акумуляції у листках кадмію. Це припущення ґрунтується на дослідженнях Кузнецової Т.Ю. [81], яка при вирощуванні *B. pendula* на поживному середовищі з підвищеним вмістом кадмію встановила різке зниження частки дієнових і триєнових жирних кислот в надземних органах, що призводило до зміни структури і функцій мембран хлоропластів і, відповідно, впливало на інтенсивність фотосинтезу. Специфічність розподілу первинних продуктів пероксидації у листках *P. deltoides*, скоріш за все, пов'язана з її високою поглинальною здатністю до цинку і плюмбуму [324, 344].

Зазначимо, що у рослин зони слабого забруднення спостерігається схожа із зоною сильного забруднення тенденція розвитку вільнорадикальних процесів, проте їх інтенсивність була значно меншою. Максимальний вміст як дієнових, так і триєнових кон'югатів встановлено у листках *U. leavis*, але їх концентрація не перевищувала 40% відносно контролю. Дещо неочікувано в даних умовах поводить себе *A. negundo*, в листках якого вміст обох складових первинних продуктів пероксидації виявився практично однаковим. Напевно, це пов'язано з видоспецифічним функціонуванням систем захисту рослин, у тому числі їх антиоксидантних ланок, а саме глутатіонзалежної [345]. Так, Бессоновою В.П. [346] показано, що у тканинах листків *Acer saccharinum* при надлишку важких металів вміст відновленої форми глутатіону був у 1,5 рази

вищий, ніж у *Aesculus hippocastanum* і *Tilia platyphyllos*.

При подальшому онтогенетичному розвитку листової пластинки склад первинних продуктів пероксидного окиснення ліпідів у більшості контрольних рослин залишався практично незмінним (табл. 4.1.2).

Таблиця 4.1.2.

**Вміст первинних продуктів пероксидації в асиміляційних органах
деревних рослин на 5-10-ту доби фази завершення росту листків,
од. абс./г сирової речовини.**

Вид	Дієнові кон'югати		Триєнові кон'югати	
	М±m	% до контр.	М±m	% до контр.
Умовний контроль				
<i>Acer negundo</i>	1,08±0,01	—	0,85±0,01	—
<i>Aesculus hippocastanum</i>	1,60±0,03	—	1,10±0,02	—
<i>Populus italic</i>	1,61±0,01	—	1,10±0,03	—
<i>Ulmus leavis</i>	1,07±0,01	—	0,90±0,01	—
<i>Populus bolleana</i>	1,54±0,01	—	1,11±0,01	—
<i>Tilia cordata</i>	1,45±0,02	—	1,26±0,03	—
<i>Populus deltoids</i>	1,53±0,01	—	1,12±0,01	—
<i>Sorbus aucuparia</i>	1,34±0,04	—	0,92±0,01	—
<i>Betula pendula</i>	1,53±0,02	—	1,42±0,01	—
Зона сильного забруднення				
<i>Acer negundo</i>	2,00±0,01*	183,8	1,88±0,01*	220,2
<i>Aesculus hippocastanum</i>	2,91±0,03*	201,8	2,64±0,04*	239,1
<i>Populus italica</i>	2,22±0,02*	202,4	1,90±0,01*	172,1
<i>Ulmus leavis</i>	2,23±0,03*	206,5	1,86±0,03*	206,6
<i>Populus bolleana</i>	2,08±0,01*	189,6	1,80±0,03*	161,6
<i>Tilia cordata</i>	2,07±0,02*	136,7	1,78±0,01*	141,8
<i>Populus deltoids</i>	2,18±0,01*	134,5	2,10±0,05*	186,6
<i>Sorbus aucuparia</i>	2,04±0,03*	152,6	1,45±0,07*	157,2
<i>Betula pendula</i>	2,27±0,02*	143,6	2,09±0,01*	146,8
Зона слабкого забруднення				
<i>Acer negundo</i>	1,30±0,01*	120,0	0,97±0,02*	113,5
<i>Populus italica</i>	1,62±0,01*	147,3	1,41±0,02*	128,7
<i>Ulmus leavis</i>	1,30±0,02*	120,0	0,97±0,01	107,3
<i>Populus bolleana</i>	1,60±0,01*	145,1	1,41±0,03*	127,0
<i>Populus deltoides</i>	1,66±0,02*	150,0	1,49±0,01*	132,5

Примітка: * — статистично достовірна різниця відносно контролю за $p < 0,05$

Проте, на 5-10 добу фази завершення росту листків, окрім видів роду *Populus*, *A. hippocastanum* та *B. pendula*, високий вміст дієнових і триєнових кон'югатів спостерігався і у листках *T. cordata*.

На відміну від цього, в промислових умовах на початку фази завершення росту листків стресовий відгук в асиміляційних органах деревних рослин істотно посилюється, про що свідчить підвищення вмісту первинних продуктів пероксидації навіть у тих видів, котрі на попередньому етапі досліджень виявилися більш стійкими до дії важких металів (табл. 4.1.2.).

Так, у зоні сильного забруднення поряд з *U. leavis* та *S. aucuparia* найбільша концентрація дієнових і триєнових кон'югатів, що перевищувала вміст у контрольних рослин у 1,5-2,4 рази, встановлена також у *A. hippocastanum* (виду з низьким рівнем акумуляції важких металів), *P. bolleana*, *P. italica* і *A. negundo* (види з високою акумуляційною здатністю). Слід відмітити, що у більшості деревних рослин зростання кількості дієнкетонів дещо нижча, ніж триєнових кон'югатів, виключення становлять *P. bolleana* і *P. italica*, для яких характерний високий вміст кон'югованих дієнів при низькому рівні триєнових кон'югатів. До видів з однаковою кількістю обох складових первинних продуктів пероксидації в даних умовах належать *U. leavis*, *T. cordata* і *B. pendula*. Таку ж закономірність розподілу дієнових і триєнових кон'югатів у листках останніх двох видів було встановлено Чупахіною Г.Н. та Єрофєєвою О.А. [125, 343] під впливом металовмісних викидів автотранспорту.

Високий рівень дієнових і триєнових кон'югатів в асиміляційних органах рослин зони слабкого забруднення на 5-10-ту добу фази завершення росту листків встановлено у видів роду *Populus*, причому триєнових кон'югатів у листках містилося менше, ніж дієнових. Така закономірність була характерною і для інших видів деревних рослин, що ростуть в даній зоні.

Між тим, на 80-85-ту добу фази завершення росту листка в промислових умовах спостерігалось значне зниження вмісту кон'югованих дієнів і триєнових кон'югатів в асиміляційних органах рослин практично до рівня контролю

(табл. 4.1.3). На нашу думку, це свідчить про поглиблення стресового впливу і обумовлене зміщенням процесів пероксидації в бік активації утворення вторинних продуктів – ТБК-активних сполук.

Таблиця 4.1.3.

**Вміст первинних продуктів пероксидації в асиміляційних органах
деревних рослин на 80-85-ту доби фази завершення росту листка,
од. абс./ г сирій речовини.**

Вид	Дієнові кон'югати		Триєнові кон'югати	
	М±m	% до контр.	М±m	% до контр.
Умовний контроль				
<i>Acer negundo</i>	1,07±0,01	—	1,09±0,01	—
<i>Aesculus hippocastanum</i>	1,11±0,03	—	1,12±0,02	—
<i>Populus italica</i>	1,07±0,01	—	1,11±0,03	—
<i>Ulmus leavis</i>	1,07±0,02	—	1,01±0,01	—
<i>Populus bolleana</i>	1,06±0,01	—	1,08±0,01	—
<i>Tilia cordata</i>	1,08±0,02	—	1,12±0,03	—
<i>Populus deltoides</i>	1,07±0,01	—	1,10±0,05	—
<i>Sorbus aucuparia</i>	1,08±0,04	—	1,09±0,01	—
<i>Betula pendula</i>	1,06±0,02	—	1,12±0,01	—
Зона сильного забруднення				
<i>Acer negundo</i>	1,13±0,01*	105,7	1,28±0,01*	117,0
<i>Aesculus hippocastanum</i>	1,14±0,01	102,9	1,19±0,02*	106,2
<i>Populus italica</i>	1,12±0,01*	105,1	1,16±0,01	104,3
<i>Ulmus leavis</i>	1,14±0,02*	106,6	1,19±0,01*	117,8
<i>Populus bolleana</i>	1,11±0,01	104,8	1,22±0,02*	112,7
<i>Tilia cordata</i>	1,13±0,02*	105,0	1,32±0,01*	117,9
<i>Populus deltoides</i>	1,12±0,01	104,2	1,20±0,02*	109,6
<i>Sorbus aucuparia</i>	1,14±0,01*	105,4	1,20±0,01*	110,2
<i>Betula pendula</i>	1,12±0,01*	105,1	1,21±0,01*	108,4
Зона слабого забруднення				
<i>Acer negundo</i>	1,10±0,02	102,3	1,18±0,01*	108,1
<i>Populus italica</i>	1,09±0,01	102,2	1,14±0,01	102,2
<i>Ulmus leavis</i>	1,11±0,01*	103,4	1,08±0,02*	107,1
<i>Populus bolleana</i>	1,08±0,01*	102,4	1,14±0,02	104,8
<i>Populus deltoides</i>	1,10±0,01*	102,4	1,16±0,01*	106,0

Примітка: * — статистично достовірна різниця відносно контролю за $p < 0,05$

Таким чином, зазначимо, що на початкових етапах стресового впливу вивчені деревні рослини промислових територій характеризувалися

видоспецифічною активацією процесів пероксидного окиснення ліпідів у листках. Достовірно встановлено, що в асиміляційних органах переважної більшості рослин серед сукупності первинних продуктів пероксидації дієнокетонів містилося менше, ніж триєнових кон'югатів. Виключення становить *P. deltoides*, у якого концентрація дієнових кон'югатів була вищою порівняно з триєновими, та *B. pendula* (кількість сполук обох класів була практично однаковою). Зауважимо, що в зоні слабого забруднення максимальна активація вільнорадикальних процесів як у фазу повного відособлення листків, так і на 5-10-ту доби фази завершення їх росту зростала лише на 40%, тоді як в зоні сильного забруднення максимальні показники концентрації первинних продуктів пероксидного окиснення ліпідів перевищувала такі у контрольних рослин у 1,7 і 2,4 рази в першу і другу фазу розвитку листової пластинки відповідно.

4.2. Інтенсивність пероксидного окиснення ліпідів у клітинах рослин за дії важких металів

Довготривалий вплив важких металів на деревні рослини викликає більш глибокий стресовий відгук, що проявляється в накопиченні у їх клітинах вторинних продуктів пероксидації – ТБК-активних продуктів, які включають і малоновий діальдегід [338]. Його посилене утворення відбувається внаслідок окиснення лінолевої та ліноленової кислот у мембранах хлоропластів, а сполуки, що виникли опосередковано при взаємодії з малоновим діальдегідом, призводять до зміни властивостей як мембран в цілому, так і окремих її компонентів [30, 347, 348]. Кількість сполук саме тіобарбітурової кислоти (ТБК-активних метаболітів) вважається важливим показником ступеню впливу різних факторів на організм, що дозволяє оцінити функціональний стан рослин та їх неспецифічну адаптаційну здатність [349, 350, 351].

Так, за нашими даними збільшенню кількості дієнових і триєнових кон'югатів відповідало підвищення рівня ТБК-активних сполук (табл. 4.2.1).

Вміст ТБК-активних продуктів у листках деревних рослин за комплексної дії важких металів (10^{-6} М МДА/мг білку)

Моніторингова ділянка	Фаза повного відособлення листків				5-10-та доба фази завершення росту листків			
	M±m	V, %	% до контр.	t _{st}	M±m	V, %	% до контр.	t _{st}
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Populus bolleana</i>								
Умовний контроль	2,17±0,14	11,2	—	—	3,39±0,26	13,1	—	—
Зона сильного забруднення	3,52±0,14	6,9	162,0	6,8	6,40±0,44	11,9	188,7	5,9
Зона слабого забруднення	3,02±0,24	13,7	139,2	3,1	5,50±0,14	4,5	162,1	7,2
<i>Populus italica</i>								
Умовний контроль	2,64±0,04	2,5	—	—	2,94±0,23	13,6	—	—
Зона сильного забруднення	3,68±0,21	9,9	139,2	4,8	4,48±0,17	6,6	152,3	5,4
Зона слабого забруднення	3,10±0,23	13,0	117,3	1,9	3,35±0,32	16,5	114,1	1,1
<i>Populus deltoids</i>								
Умовний контроль	1,20±0,10	12,2	—	—	1,86±0,12	11,3	—	—
Зона сильного забруднення	7,33±0,28	6,6	608,7	21,1	8,76±0,67	13,3	470,1	10,1
Зона слабого забруднення	4,74±0,21	7,6	393,7	15,8	6,64±0,25	6,5	356,6	17,3
<i>Ulmus leavis</i>								
Умовний контроль	2,65±0,04	2,7	—	—	3,16±0,13	6,9	—	—
Зона сильного забруднення	12,76±0,22	3,0	481,8	44,9	12,96±0,90	11,8	410,9	11,0
Зона слабого забруднення	7,29±0,22	5,3	275,3	20,7	7,88±0,28	6,1	249,7	15,6
<i>Acer negundo</i>								
Умовний контроль	2,83±0,23	13,7	—	—	7,04±0,57	14,1	—	—
Зона сильного забруднення	3,83±0,11	4,8	135,2	4,0	13,29±0,52	6,7	188,6	8,1
Зона слабого забруднення	3,48±0,17	8,3	122,8	2,3	9,71±0,74	13,3	137,8	2,8
<i>Tilia cordata</i>								
Умовний контроль	3,92±0,14	6,3	—	—	4,53±0,16	5,9	—	—
Зона сильного забруднення	8,68±0,74	14,8	221,7	6,3	9,41±0,23	4,2	207,6	17,6

Продовження табл. 4.2.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sorbus aucuparia</i>								
Умовний контроль	4,84±0,01	0,2	—	—	6,48±0,20	5,3	—	—
Зона сильного забруднення	9,35±0,55	10,2	193,1	8,2	12,71±0,26	3,5	196,1	19,2
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aesculus hippocastanum</i>								
Умовний контроль	2,47±0,05	3,7	—	—	2,51±0,25	17,0	—	—
Зона сильного забруднення	6,27±0,20	5,5	253,8	18,6	6,80±0,04	1,0	270,4	17,1
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula pendula</i>								
Умовний контроль	4,93±0,28	9,7	—	—	5,08±0,16	5,5	—	—
Зона сильного забруднення	12,74±0,24	3,3	258,6	21,3	13,87±0,18	2,3	273,1	36,4
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—

Примітка: «—» - вид не зростає

В контрольних умовах у процесі розвитку і формування листової пластинки процеси пероксидного окиснення ліпідів найінтенсивніше протікали в асиміляційних органах *S. aucuparia*, *A. negundo*, *B. pendula* і *T. cordata* (кількість малонового альдегіду перевищує показники інших видів у 1,5-2 рази). Натомість мінімальний рівень вторинних продуктів пероксидації ($1,20-1,90 \times 10^{-6}$ М МДА/мг білку) у фізіологічно нормальних умовах був характерним для *P. deltoides*. Встановлене, скоріш за все, є свідченням видоспецифічності вільнорадикальних процесів, які супроводжують ріст та розвиток листків у даного виду [1, 352, 353].

Наведені в таблицях 4.2.1 та 4.2.2 результати свідчать про те, що підвищений вміст важких металів в асиміляційних органах рослин у зонах дії промислового забруднення індукує рівномірне статистично достовірне збільшення ТБК-активних продуктів від фази повного відособлення листків до

Дані кореляційного аналізу між вмістом важких металів і ТБК-активних продуктів у листках деревних рослин

Фаза розвитку листка	Цинк	Нікель	Плюмбум	Кадмій
	$r \pm m_r$	$r \pm m_r$	$r \pm m_r$	$r \pm m_r$
<i>Populus bolleana</i>				
I	+0,75±0,25	+0,91±0,15	+0,84±0,21	+0,77±0,24
II	+0,79±0,23	+0,88±0,18	+0,80±0,23	+0,73±0,26
III	+0,95±0,12	+0,94±0,13	+0,98±0,08	+0,96±0,10
<i>Populus italica</i>				
I	+0,83±0,21	+0,78±0,24	+0,82±0,22	+0,86±0,19
II	+0,87±0,19	+0,87±0,19	+0,88±0,18	+0,89±0,17
III	+0,97±0,09	+0,97±0,09	+0,98±0,08	+0,95±0,12
<i>Populus deltoides</i>				
I	+0,89±0,17	+0,81±0,22	+0,93±0,14	0,60±0,30
II	+0,85±0,20	+0,92±0,15	+0,92±0,15	+0,85±0,20
III	+0,96±0,11	+0,93±0,14	+0,98±0,08	+0,97±0,10
<i>Ulmus laevis</i>				
I	+0,91±0,16	+0,89±0,17	+0,72±0,26	+0,94±0,12
II	+0,82±0,22	+0,89±0,17	+0,91±0,16	+0,89±0,17
III	+0,99±0,06	+0,99±0,06	+0,98±0,08	+0,98±0,07
<i>Acer negundo</i>				
I	+0,79±0,23	+0,80±0,23	0,51±0,33	+0,87±0,19
II	+0,93±0,14	+0,89±0,17	+0,90±0,16	+0,94±0,13
III	+0,96±0,11	+0,99±0,05	+0,94±0,13	+0,98±0,07
<i>Tilia cordata</i>				
I	+0,84±0,27	+0,96±0,14	+0,89±0,23	+0,94±0,18
II	+0,94±0,17	+0,98±0,10	+0,98±0,11	+0,99±0,06
III	+0,97±0,12	+0,95±0,16	+0,97±0,12	+0,98±0,11
<i>Sorbus aucuparia</i>				
I	+0,93±0,18	+0,96±0,13	+0,93±0,18	+1,00±0,05
II	+0,99±0,08	+0,95±0,16	+1,00±0,05	+0,99±0,08
III	+0,99±0,05	+0,98±0,09	+0,98±0,10	+0,99±0,07
<i>Aesculus hippocastanum</i>				
I	+0,98±0,09	+0,99±0,08	+0,96±0,14	+0,95±0,15
II	+0,99±0,05	+0,99±0,06	+0,99±0,06	+0,99±0,05
III	+1,00±0,05	+0,99±0,08	+0,99±0,07	+0,97±0,13
<i>Betula pendula</i>				
I	+0,89±0,23	+0,84±0,27	+0,94±0,17	+1,00±0,05
II	+0,99±0,07	+0,99±0,06	+0,99±0,07	+0,99±0,07
III	+1,00±0,05	+0,96±0,13	+1,00±0,05	+0,99±0,06

Примітка: I – фаза повного відособлення листка; II – 5-10-та доби фази завершення росту листка; III – 80-85-та доби фази завершення росту листка.

кінця фази завершення росту листків, що підтверджується існуванням позитивних кореляційних зв'язків між цими показниками у межах від $r=+0,72$ до $r=+1,00$. Проте, інтенсивність їх утворення у більшості випадків залежала від рівня акумуляції поллютантів, тривалості їх впливу та збільшення розмірів самої листової пластинки. Виключення становить *A. negundo*, у якого зростання вмісту ТБК-активних продуктів на наступних після фази повного відособлення листків етапах дослідження мало стрибкоподібний характер як у контролі, так і в промислових умовах.

Особливо інтенсивно процеси пероксидного окиснення ліпідів відбувалися в асиміляційних органах рослин у зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод». Результати досліджень свідчать, що як у фазу повного відособлення листків, так і 5-10-ту доби фази завершення їх росту мінімальна активація вільнорадикальних процесів, яка перевищувала не більше, ніж у 1,7 рази контрольні рівні (табл. 4.2.1), встановлена у *P. bolleana* і *P. italica* – видів з високим акумуляційним потенціалом більшості важких металів [352, 354]. Скоріш за все, це пов'язано з підвищеною інтенсивністю функціонування антиоксидантних систем у тополь порівняно з іншими видами [113, 181, 355], а також з підвищеним рівнем ферментативного біосинтезу фітохелатинів та металотеонеїнів [136], що забезпечує їм високу стійкість в умовах техногенного впливу. Дані представлені у таблиці 4.2.2 свідчать про наявність позитивної корелятивної залежності між темпами акумуляції сполук важких металів та рівнем ТБК-активних продуктів у листках зазначених видів деревних рослин. Проте, слід відмітити, що у *P. bolleana* найвищі значення коефіцієнтів кореляції були встановлені між кількістю вторинних продуктів пероксидації і накопиченням нікелю ($r=+0,88-0,94$), а у *P. italica* – між вмістом кадмію і ТБК-активних сполук ($r=+0,86-0,95$).

Зауважимо, що у *S. aucuparia*, яка за ступенем акумуляційного потенціалу також належить до вищезгаданої групи, на фоні значного внутрішньотканинного забруднення листків рівень малонового діальдегіду зростав до 2,2 раза (табл. 4.2.1).

Аналогічним підвищенням вмісту ТБК-активних сполук у своїх листках в зоні сильного забруднення на обох етапах дослідження характеризувалась і *T. cordata* – вид із середнім рівнем акумуляційного потенціалу. У цьому контексті доцільним буде зазначити, що рівень вторинних продуктів пероксидного окиснення ліпідів у листках згаданого виду, ймовірно, обумовлений зниженням концентрації водорозчинних антиоксидантів в умовах промислового забруднення [350]. До того ж, нами встановлено достатньо сильний позитивний кореляційний зв'язок між концентрацією ТБК-активних сполук і вмістом у листках *T. cordata* важких металів, особливо нікелю та кадмію ($r=+0,96-0,98$ та $r=+0,94-0,99$ відповідно). Скоріш за все, виявлена кореляція обумовлена безпосереднім впливом даних елементів на стан пероксидного гомеостазу рослини.

В процесі дослідження також встановлено, що *A. negundo* (вид із середнім коефіцієнтом біологічної акумуляції важких металів) має схильність до незначної активації процесів пероксидного окиснення ліпідів у фазу повного відособлення листків. Проте, вже на 5-10-ту доби фази завершення росту листків інтенсивність вільнорадикальних реакцій стрибкоподібно збільшується, але не перевищує показники контрольних рослин більш, ніж у 2 рази (табл. 4.2.1.). Ймовірно, це пов'язане з видовими особливостями рослини, адже Россихіною-Галичою Г.С. [356] і Зайцевою І.О. [357] *A. negundo* був визначений як вид з найпотужнішим, серед роду *Acer*, адаптаційним потенціалом до дії важких металів.

Як видно з таблиці 4.2.1, за сильного промислового забруднення в листках деревних видів з низьким акумуляційним потенціалом, а саме у *B. pendula* і *A. hippocastanum*, вміст ТБК-активних метаболітів перевищував показники інтактних рослин у 2,5 і 2,7 рази у фазу повного відособлення і на 5-10-ту доби фази завершення росту листків відповідно. На нашу думку, встановлений факт певною мірою пояснюється значними темпами біологічної акумуляції кадмію [358] та особливістю перебігу фізіолого-біохімічних процесів у листка даних видів, а саме функціонуванням антиоксидантних

систем [69]. Так, аналіз корелятивних зв'язків між накопиченням ТБК-активних продуктів в листках зазначених видів та вмістом іонів кадмію показав високий ступінь сполученості цих показників (табл. 4.2.2), які знаходилися у межах від $r=+0,99$ до $r=+1,00$ для *B. pendula* та від $r=+0,95$ до $r=+0,99$ для *A. hippocastanum* відповідно.

Доведено, що у зоні сильного забруднення для *P. deltoides* (виду з середнім рівнем акумуляційного потенціалу) властиве найістотніше зростання вмісту малонового діальдегіду на перших двох етапах морфогенезу листків. Необхідно відмітити, що у фазу повного відособлення листків інтенсивність вільнорадикальних процесів була вищою, ніж на наступному етапі досліджень, про що свідчить збільшення кількості вторинних продуктів пероксидного окиснення ліпідів у 6 та 4,7 рази відносно контролю відповідно. Загалом, виявлене зниження ТБК-активних сполук у листках на пізнішому етапі дослідження, очевидно, пов'язане з функціонуванням внутрішніх механізмів, спрямованих на елімінацію і репарацію пошкоджень, викликаних окиснювальним стресом, на клітинному рівні.

Слід наголосити, що аналогічний характер зростання вмісту ТБК-активних метаболітів у відповідних видів деревних рослин властивим був і для зони слабого забруднення, проте інтенсивність фізіологічної відповіді на дію важких металів була у 1,5-2 рази нижчою. Автори вважають, що найперспективнішими у фітоіндикації поліелементного забруднення важкими металами є *P. deltoides* та види з низьким коефіцієнтом біологічної акумуляції більшості важких металів (*B. pendula*, *U. leavis* і *A. hippocastanum*), адже навіть при незначному рівні забруднення довкілля токсикантами фізіологічний стан їх систем реагування на дію стресору є найбільш інформативним. Останнє дає підстави рекомендувати дані види для використання в біоіндикаційних дослідженнях.

Штучно створені паркові насадження на промплощадках підприємств істотно відчувають антропогенний вплив протягом всього вегетаційного періоду. Необхідно відмітити, що ступінь розвитку пероксидного окиснення

ліпідів в клітинах і тканинах рослин за несприятливих чинників в значній мірі визначається силою і тривалістю впливу, чутливістю рослин, стадією їх розвитку. Так, у рослин з різною чутливістю до певного стресового чинника спостерігається різка активація пероксидних процесів у чутливих і гальмування у стійких (толерантних) рослин. У роботі Чиркової Т.В. [221] було показано, що при аноксії рівень пероксидного окиснення ліпідів був у 4-5 разів вищим у нестійкої до затоплення пшениці, ніж у рису.

На основі дослідження інтенсивності процесів пероксидації в листках деревних рослин в умовах дендрарію Криворізького ботанічного саду НАН України на 80-85 добу фази завершення росту листків (табл. 4.2.3) нами встановлено, що максимальний вміст ТБК-активних продуктів виявився в листках *A. negundo*, який з поміж усіх контрольних видів рослин найактивніше акумулював цинк. Очевидно, цей факт обумовлений видоспецифічними особливостями реагування рослинного організму під час фізіологічної адаптації до умов довкілля.

Трохи нижчі показники вмісту вторинних продуктів пероксидного окиснення ліпідів ($8,38 \times 10^{-6}$ М МДА/мг білку) були характерними для *P. bolleana*. Натомість, мінімальний рівень вільнорадикальних процесів в умовному контролі спостерігався у листках *A. hippocastanum* (табл. 4.2.3).

Результати таблиці 4.2.3 свідчать про те, що на 80-85-ту доби фази завершення росту листків майже для всіх видів деревних рослин в зоні високого промислового навантаження притаманним було незначне підвищення рівня пероксидного окиснення ліпідів (концентрація ТБК-активних речовин зростала не більше, ніж у 2,2 рази). Ймовірно, що таке сповільнення вільнорадикальних процесів наприкінці морфогенезу листків, порівняно з попередніми етапами дослідження, може свідчити про потенційне використання малонового діальдегіду в кисневмісних органічних сполуках, або у його здатності мобілізуватись через малонову кислоту до циклу трикарбонових кислот [217, 237].

**Вміст ТБК-активних продуктів у листках деревних рослин на 80-85-ту доби
фази завершення росту листка за комплексної дії важких металів
(10^{-6} М МДА/мг білку)**

Моніторингова ділянка	M±m	V, %	% до контр.	t _{st}
1	2	3	4	5
<i>Populus bolleana</i>				
Умовний контроль	8,39±0,60	12,4	—	—
Зона сильного забруднення	13,86±0,50	6,1	165,4	8,29
Зона слабого забруднення	9,63±0,09	1,7	114,9	2,75
<i>Populus italica</i>				
Умовний контроль	4,79±0,09	3,1	—	—
Зона сильного забруднення	8,49±0,23	4,6	177,2	11,21
Зона слабого забруднення	6,15±0,30	8,1	128,5	3,64
<i>Populus deltoides</i>				
Умовний контроль	1,90±0,11	3,8	—	—
Зона сильного забруднення	9,18±0,27	4,0	483,1	5,8
Зона слабого забруднення	6,75±0,15	16,1	339,5	7,3
<i>Ulmus leavis</i>				
Умовний контроль	3,60±0,13	9,0	—	—
Зона сильного забруднення	14,16±0,09	0,18	393,3	5,3
Зона слабого забруднення	7,95±0,22	9,6	220,8	10,6
<i>Acer negundo</i>				
Умовний контроль	9,07±0,25	4,7	—	—
Зона сильного забруднення	17,46±0,43	4,3	191,6	18,16
Зона слабого забруднення	12,53±0,49	6,8	137,5	6,57
<i>Tilia cordata</i>				
Умовний контроль	5,54±0,33	10,2	—	—
Зона сильного забруднення	10,72±0,53	8,7	191,5	9,28
Зона слабого забруднення	—	—	—	—
<i>Sorbus aucuparia</i>				
Умовний контроль	6,47±0,26	6,9	—	—
Зона сильного забруднення	13,75±0,39	4,9	214,5	14,77
Зона слабого забруднення	—	—	—	—
<i>Aesculus hippocastanum</i>				
Умовний контроль	3,67±0,14	6,4	—	—
Зона сильного забруднення	7,21±0,17	4,0	195,9	14,85
Зона слабого забруднення	—	—	—	—
<i>Betula pendula</i>				
Умовний контроль	5,46±0,35	11,1	—	—
Зона сильного забруднення	16,02±0,51	5,5	292,7	19,62
Зона слабого забруднення	—	—	—	—

Примітка: «—» – вид не зростає

Виключенням із загальноствановленої закономірності є види з низьким рівнем акумуляції важких металів – *B. pendula* і *U. laevis* (табл. 4.2.3). У них вміст вторинних продуктів пероксидації був відповідно у 3 і 4 рази вищим відносно контрольних рослин, що пояснюється особливістю перебігу фізіолого-біохімічних процесів у листках даних видів [125, 359, 360]. Аналіз корелятивних зв'язків між накопиченням ТБК-активних сполук в листках *B. pendula* і *U. laevis* та вмістом іонів важких металів показав високий ступінь сполученості цих показників (табл. 4.2.2). До того ж слід відмітити, що на 80-85-ту доби фази завершення росту листків залежність між згаданими показниками зростала, що підтверджувалося високими позитивними значеннями розрахованих коефіцієнтів кореляції.

Наприкінці фази завершення росту листків, як і на попередніх етапах їх онтогенезу, найвищий ступінь активації процесів пероксидного окиснення ліпідів спостерігався у *P. deltoides* і становив $9,18$ та $6,75 \cdot 10^{-6}$ М МДА/мг білку у зоні сильного та слабого забруднення відповідно. За поліметалічного забруднення довкілля, як наголошується Жицькою Л.І. та Todeschini V. [186, 324], високий рівень вільнорадикальних процесів у *P. deltoides* індукується в основному підвищеною акумуляцією цинку. Встановлене підтверджено нами за допомогою високого позитивного кореляційного зв'язку ($r=+0,96$) між концентрацією ТБК-активних продуктів і накопиченням зазначеного металу (табл. 4.2.2). Проте, не виключається і стресовий вплив пльомбуму на активацію вільнорадикальних реакцій, про що свідчать високі коефіцієнти кореляції ($r=+0,98$).

Підсумовуючи зазначимо, що на промислово забруднених територіях в листках деревних рослин протягом всього дослідження встановлено підвищення інтенсивності процесів пероксидації. Різна швидкість акумуляції іонів важких металів листками обумовлює й певну ступінь зростання рівня ТБК-активних сполук, що підтверджується високими корелятивними зв'язками. За низької біологічної акумуляції переважної більшості важких металів у листках *A. hippocastanum*, *U. laevis* і *B. pendula* рівень вільнорадикальних

процесів зростав у 2,5-3,9 разів, що вказує на їх низьку спроможність адаптуватися в умовах незначного стресового впливу. Найістотніше збільшення вмісту малонового діальдегіду (у понад 4,8 рази порівняно з контрольними рослинами) спостерігалось у *P. deltoides*, що, напевно, обумовлено виснаженням антиоксидантних ферментних систем за сумісного впливу важких металів. Найбільшою фізіологічною стійкістю в умовах промислового забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод» володіли *P. bolleana*, *P. italica* та *A. negundo*, яким притаманний досить низький рівень вільнорадикальних процесів (не перевищує контрольні показники більше, ніж у 1,7 рази) за високого та середнього акумуляційного потенціалу.

Список використаних джерел

334. Гродзинский Д.М. Адаптивная стратегия физиологических процессов растений / Д.М. Гродзинский. – К.: Наукова думка. – 2012. – 302 с.
335. Косаківська І.В. Екологічний напрям у фізіології рослин: досягнення та перспективи / Косаківська І.В. // Физиология и биохимия культурных растений. – 2007. – Т. 39, № 4. – С. 279-290.
336. Soares A.M. Ecophysiological and anatomical changes due to uptake and accumulation of heavy metal in *Brachiaria decumbens* / A.M. Soares, M.P. Gomes, T. Marques [et al.] // Sci. Agric. – 2011. – V. 68. – P. 566-573.
337. Smeetsa K. Oxidative stress-related response sat transcriptional and enzymatic levels after exposure to Cd or Cu in a multipollution context / K. Smeetsa, K. Opdenakker, T. Remansa [et al.] // Journal of Plant Physiology. – 2009. – V. 166. – P. 1982-1992.
338. Смірнов О.Є. Фітотоксичні ефекти алюмінію та механізми алюморезистентності вищих рослин / О.Є. Смірнов, Н.Ю. Таран // Физиология растений и генетика. – 2013. – Т. 45(4). – С. 281-289.
339. Піскова О.М. Інтенсивність процесів пероксидації в листках деревних рослин за комплексного забруднення пиловими викидами з підвищеним вмістом важких металів / О.М. Піскова // Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів: XI конференція молодих вчених, 22-24 червня, 2010 р.: матер. – Київ, 2010. – С. 144-145.
340. Vollenweider P. Localization and effects of cadmium in leaves of a cadmium-tolerant willow (*Salix viminalis* L.) Part II Microlocalization and cellular effects of cadmium / P. Vollenweider, C. Cosio, M.S. Gunthardt-Goerg, C. Keller // Environmental and Experimental Botany. – 2006. – V. 58. – P. 25-40.
341. Mehrle P.M. Biomarkers: Biochemical, physiological, histological markers of anthropogenic stress / P.M. Mehrle, H.L. Bergmann. – Lewis: Boca Raton FL USA, 2002. – P. 211-234.

342. Oxidative stress in Plants: Causes, consequences and tolerance / Ed: N.A. Anjum, S. Umar, A. Ahmad. – New Delhi: I.K. International Publishing House Pvt. Ltd., India, 2011. – 522 p.
343. Антиоксидантний статус растений в условиях загрязнения кадмием городской среды / Г.Н. Чупахина, П.В. Масленников, Е.Ю. Мальцева [и др.] // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. – 2011. – Вып. 7. – С. 16-23.
344. Гришко В.М. Процеси пероксидного окиснення ліпідів та зміни кількісного і якісного складу поверхневих ліпідів у *Populus italica* (Du Roi) Moench, *Populus deltoides* Marsh. та *Aesculus hippocastanum* L. за різного рівня забруднення важкими металами / В.М. Гришко, О.М. Піскова // Доповіді НАН України. – 2012. – № 8. – С. 123-130.
345. Россихіна-Галича Г.С. Роль антиоксидантних ферментів у стійкості представників роду *Acer* L. в умовах антропогенного забруднення / Г.С. Россихіна-Галича // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2012. – Вип. 60. – С. 294-300.
346. Безсонова В.П. Вплив техногенних умов на вміст аскорбінової кислоти та глутатіону в листі різних рослин / В.П. Безсонова, Ж.Т. Козюкіна, І.І. Лиженко // Український ботанічний журнал. – 1989. – Т. 46, № 3. – С. 83-85.
347. Бацманова Л.М. Адаптивні реакції рослин озимої пшениці різних екотипів за дії пероксиду водню / Л.М. Бацманова, Н.С. Грудіна, В.О. Стороженко, Н.Ю. Таран // Физиология и биохимия культурных растений. – 2010. – Т. 42, № 2. – С. 163-168.
348. Rucinska R. Influence of lead on membrane permeability and lipoxigenase activity in lupine roots / R. Rucinska, E.A. Gwozdz // Biol. Plant. – 2005. – V. 49. – P.617-619.
349. Косаківська І.В. Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів / І.В. Косаківська – К.: Сталь, 2003. – 192 с.
350. Чупахина Г.Н. Антиоксидантний статус растений в условиях загрязнения

- кадмием городской среды / Г.Н. Чупахина, П.В. Масленников, Е.Ю. Мальцева [и др.] // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. – 2011. – Вып. 7. – С. 16-23.
351. Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция / Ф.М. Шакирова – Уфа: Гилем, 2001. – 160 с.
352. Піскова О.М. Оцінка впливу промислового забруднення на процеси пероксидації в листках деревних рослин / О.М. Піскова, В.М. Гришко // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку. – К.: Логос, 2009. – Т.2. – С. 299-305.
353. Писковая О.Н. Особенности аккумуляции тяжелых металлов и продуктов ПОЛ в листьях древесных растений при стрессовом воздействии / О.Н. Писковая, В.Н. Гришко // Растение и стресс (Plant under Environmental Stress): Всероссийский симпозиум, 9-12 ноября 2010 г.: тез. докл. – Москва, 2010. – С. 283-284.
354. Піскова О.М. Вплив забруднення промисловими аерополітантами на розвиток оксидативного стресу в асиміляційному апараті *Populus bolleana* Lauche та *Picea pungens* Engelm / О.М. Піскова // Перспективи розвитку лісового та садово-паркового господарства: наукова конференція присвячена 75-річчю від дня народження проф. Мороза П.І, 27-28 квітня 2010 р.: тези доп. – Умань, 2010. – С. 110-111.
355. Данильчук О.В. Стійкість видів і гібридів роду *Populus* L. до забруднення середовища важкими металами: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.16 «Екологія» / О.В. Данильчук. – К., 2013. – 21 с.
356. Россихіна-Галича Г.С. Зміни прооксидантно-антиоксидантної рівноваги насіння деяких деревних порід в умовах промислового міста / Г.С. Россихіна-Галича, О.М. Вінниченко // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – 2013. – Вип. 42. – С. 113-122.
357. Зайцева І.О. Фізіолого-біохімічні основи інтродукції деревних рослин у Степовому Придніпров'ї / Зайцева І.О., Долгова Л.Г. – Д.: Вид-во ДНУ, 2010. – 388 с.

358. Піскова О.М. Вплив промислового забруднення на асиміляційний апарат *Populus bolleana* Lauche та *Betula pendula* Roth. / О.М. Піскова // Актуальні проблеми ботаніки та екології: міжнародна конференція молодих учених, 11-15 серпня 2009 р.: матер. – Тернопіль: Підручники і посібники, 2009. – С. 202-203.
359. Россихіна-Галича Г.С. Вміст первинних та вторинних продуктів ліпопероксидації у листках *Fraxinus excelsior* L. та *Ulmus laevis* Pall за антропогенних умов м. Дніпропетровська / Г.С. Россихіна-Галича, В.В. Лашко // Питання біоіндикації та екології. – 2012. – Вип. 17, № 2, 4. – С. 27-33.
360. Піскова О.М. Вплив забруднення важкими металами на деякі фізіолого-біохімічні процеси в листках деревних рослин / О.М. Піскова // Регуляція росту і розвитку рослин: фізіолого-біохімічні та генетичні аспекти: 2-га міжнародна конференція, 11-13 жовтня 2011 р.: матер. – Харків, 2011. – С. 113-114.

РОЗДІЛ 5

ОЦІНКА ВПЛИВУ ПОЛЮТАНТІВ ПРОМИСЛОВИХ ПІДПРИЄМСТВ НА СКЛАД КУТИКУЛЯРНИХ ЛІПІДІВ ЛИСТКІВ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН

Деревні рослини з їх розвиненою контактуючою поверхнею особливо інтенсивно затримують аерогенні частки промислових викидів, що містять важкі метали [2], та найбільш повно відображають весь комплекс стресових впливів на рослинний організм [4].

Тривалий вплив техногенних забруднювачів не тільки призводить до істотних порушень фізіолого-біохімічних процесів [361], але й активує адаптаційні зміни, насамперед у листках, які безпосередньо контактують з полютантами. Особливу роль при цьому відіграє кутикула, яка на поверхні листка формує непроникний бар'єр для багатьох речовин та молекул [76, 23, 362]. В залежності від фази розвитку і місця зростання на поверхні кутикули деревних рослин формується шар кутикулярних (поверхневих) ліпідів [363], який складається з аморфних, вбудованих у кутин (в основному інтракутикулярних ліпідів), і кристалічних зон (переважно епікутикулярних ліпідів) [362]. Кутикулярні ліпіди є складною сумішшю жирних кислот, вуглеводнів, альдегідів, спиртів, складних етерів, алканів, вторинних спиртів, кетонів, а також тритерпеноїдів, токоферолів, стеролів, флавоноїдів, кумаринів [275, 364, 365, 366]. Їх кількість та пропорції залежать від виду та органів рослини [367, 368], а також фаз їх онтогенезу [88, 332].

Якщо аліфатична частина молекул поверхневих ліпідів виконує, як загалом визнано, захисну роль від ультрафіолетового випромінювання, то різноманітність функціональних груп у складі поверхневого шару кутикули не знаходить достеменного пояснення [369, 370], а їх трансформація в умовах пристосування до факторів довкілля може змінювати гідрофобність кутикули [252, 371, 372]. Тому дослідження процесу формування позаклітинного шару захисних сполук різних видів рослин є актуальним питанням екологічної та

еволюційної фізіології рослин, що дозволить поглибити уявлення про механізми адаптації рослин в умовах техногенного забруднення навколишнього середовища.

5.1. Зміни вмісту основних ліпідних компонентів у складі кутикули листків за умов оксидативного стресу індукованого важкими металами

Вплив на деревні рослини різноманітних стресових факторів корегується за рахунок гомеостатичних механізмів [113], важливу роль в підтримці яких виконують ліпідні компоненти як клітини, так і кутикули. Склад кутикулярних ліпідів значно коливається і, насамперед, визначається фазою онтогенезу та видовими особливостями рослин [36, 373]. Прийнято вважати, що у рослин спостерігається підвищена кутикулярна транспірація молодого листа з її подальшим зниженням в процесі онтогенезу [364].

Аналіз біохімічного складу поверхневого шару кутикули листків деревних рослин дозволив виявити як видоспецифічні його особливості в контрольних умовах, так і встановити суттєві зміни за промислового забруднення в залежності від фази розвитку листків. Так, тонкошарова хроматографія виділених екстрактів показала, що протягом морфогенезу асиміляційних органів у суміші кутикулярних ліпідів більшості видів контрольних рослин переважали чотири групи різних за полярністю сполук (рис. 5.1.1): фосфоліпіди, дигліцериди, етери стеролів і стероли, вміст яких становив 14-21% від загального вмісту ліпідів у суміші. Кількість інших фракцій варіювала від 10 до 13%. До того ж, вільні жирні кислоти ідентифікувались лише в листках *A. negundo* і *P. deltoides*, а тригліцериди – у *P. italica* та *B. pendula*. Отримані результати щодо різної гетерогенності поверхневих ліпідів кутикули листків деревних рослин можуть бути трактовані з точки зору характерної особливості цих сполук для кожного виду рослин, а той чи інший їх якісний склад є видоспецифічною ознакою, на що вказують й інші науковці [62, 275, 374].

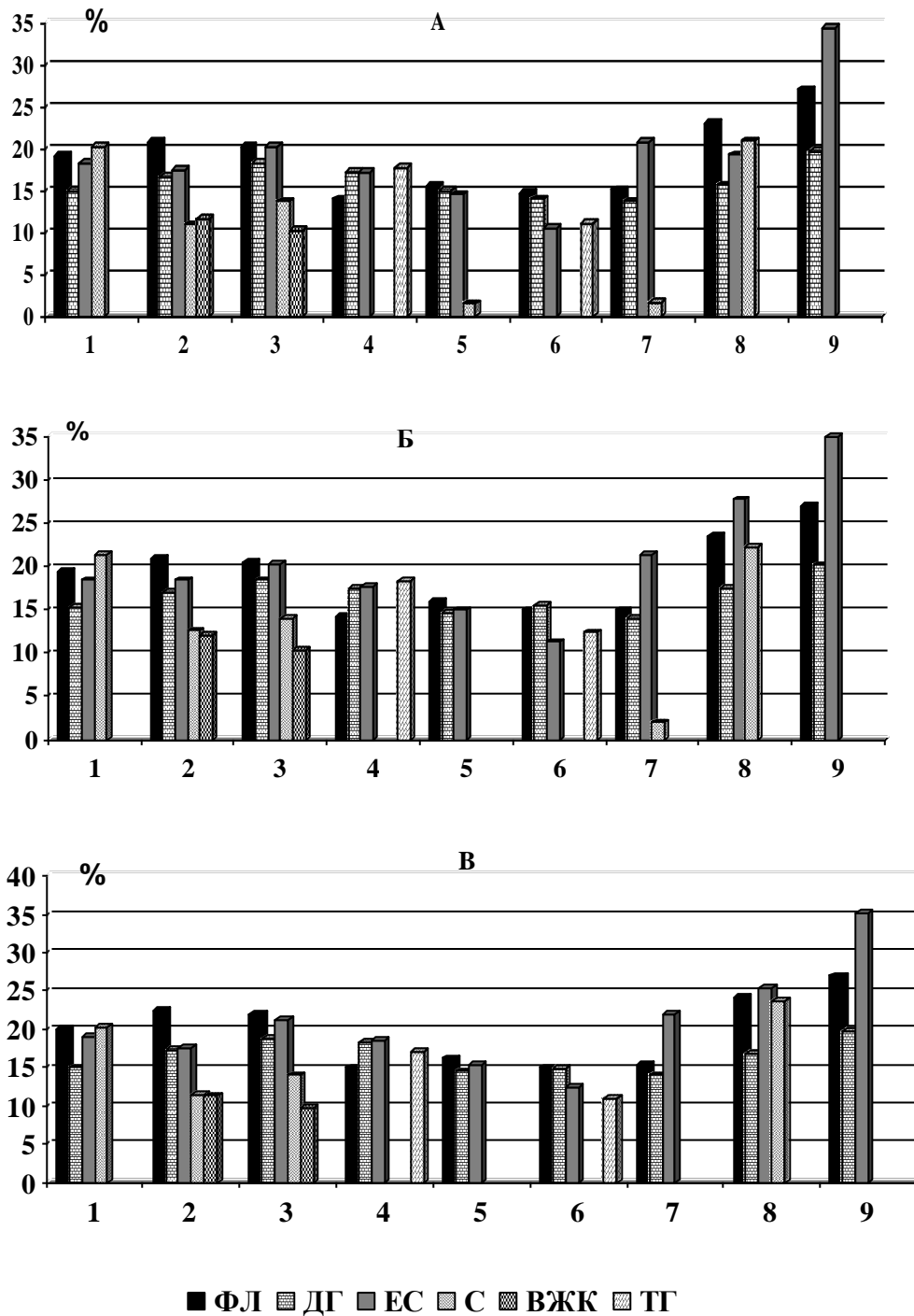


Рис. 5.1.1. Кількісний вміст основних фракцій поверхневих ліпідів в асиміляційних органах контрольних деревних рослин у фазу повного відособлення листків (А), на 5-10-ту (Б) та на 80-85-ту доби фази завершення росту листків (В), % від загальної суми ліпідів: 1 – *Aesculus hippocastanum*, 2 – *Acer negundo*, 3 – *Populus deltoides*, 4 – *Populus italica*, 5 – *Populus bolleana*, 6 – *Betula pendula*, 7 – *Sorbus aucuparia*, 8 – *Ulmus laevis*, 9 – *Tilia cordata*; ФЛ – фосфоліпіди, ДГ – диґліцериди, ЕС – етери стеролів, С – стероли, ВЖК – вільні жирні кислоти, ТГ – триґліцериди.

В промислових умовах відбувалися певні перебудови у складі поверхневого шару кутикули листків, причому більш суттєві зміни були характерні для видів зони сильного забруднення. Натомість, за слабого забруднення докільця показники вмісту ліпідних сполук кутикулярного шару листків практично не відрізнялись від таких у контрольних рослин.

При порівнянні їх якісного і кількісного складу у деревних видів з моніторингової ділянки з сильним забрудненням виявлені такі загальні закономірності: зменшення гетерогенності суміші (наприклад, у *P. deltoides* не ідентифікуються дигліцериди, у *A. negundo* – вільні жирні кислоти, а у *P. italica* та *B. pendula* – тригліцериди) та зміна якісних характеристик суміші в бік більш високомолекулярних компонентів (у *P. bolleana* і *P. deltoides* з'являється фракція тригліцеридів, а у *B. pendula* – стеролів). На думку деяких вчених [68, 76, 143], при адаптації до хімічного забруднення рослини обирають найбільш раціональні шляхи біосинтезу захисних сполук у напрямку збільшення гідрофобності.

В умовах промислового забруднення як на початку морфогенезу листків, так і на 5-10-ту доби фази завершення їх росту в поверхневому шарі кутикули листків *P. bolleana* і *P. deltoides* порівняно з контролем було виявлено зниження вмісту фосфоліпідів до 4 і 6% відповідно (рис. 5.1.2). Цей факт пояснюється тим, що саме фосфоліпід першочергово виступають субстратом для вільнорадикальних реакцій [113]. Натомість у кутикулярному шарі листків *P. italica* і *T. cordata* спостерігалась тенденція щодо зростання на понад 7% кількості даної групи ліпідів. Clemens S. і Бухаріна І.Л. [137, 371] припускають, що саме такі зміни вмісту фосфоліпідів у листках *Tilia cordata* Mill. є ознакою її адаптації за дії важких металів у промислових умовах, адже крупні листкові пластинки цього виду активно акумулюють на поверхні легкорозчинні фракції пилу з вмістом важких металів, насамперед плумбуму.

До 6 % знизився вміст дигліцеридів в органах асиміляції більшості видів, за виключенням *P. italica* та *U. laevis*, для яких характерною була протилежна тенденція.

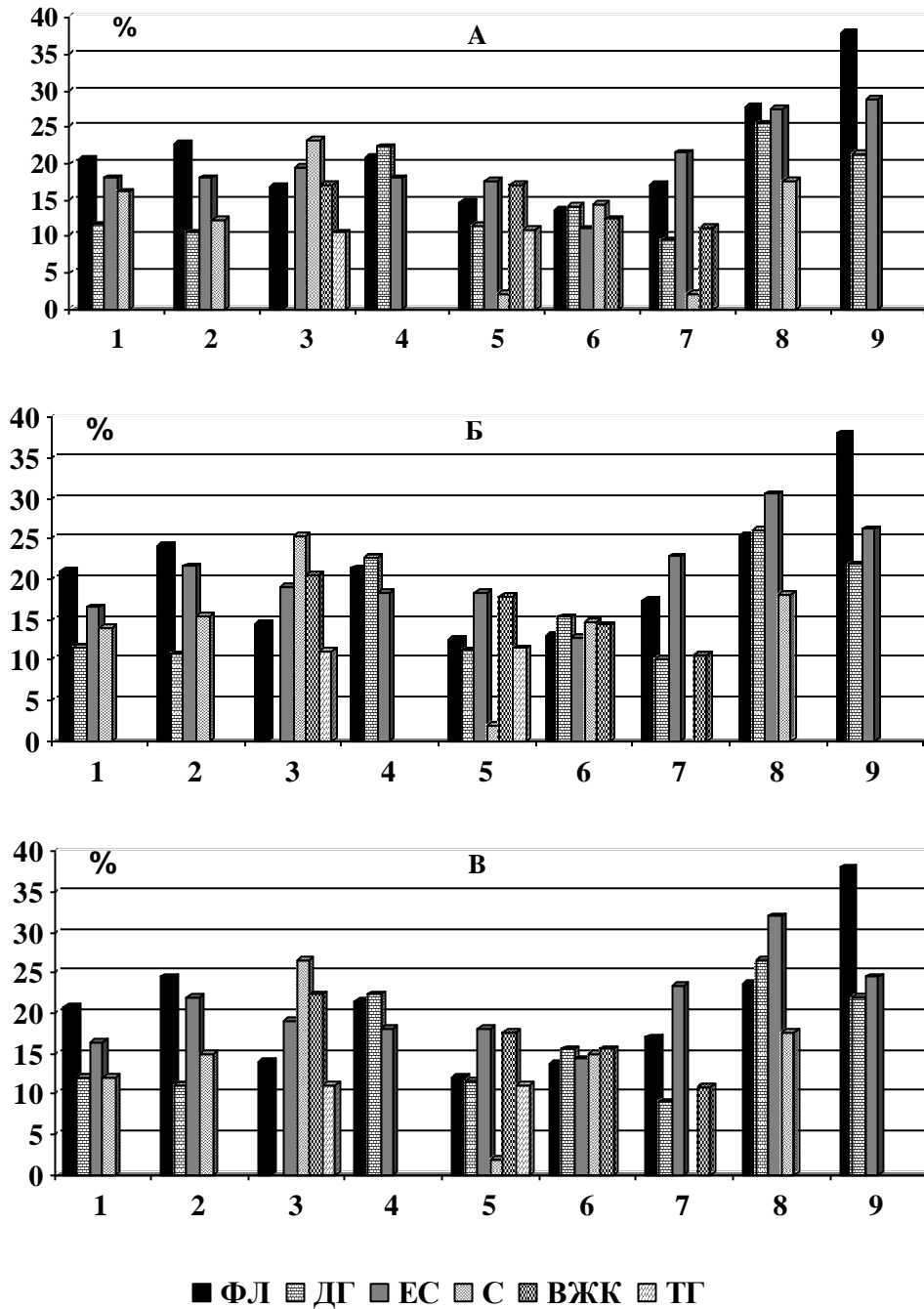


Рис. 5.1.2. Кількісний вміст основних фракцій поверхневих ліпідів в асиміляційних органах деревних рослин зони сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод» у фазу повного відособлення листків (А), на 5-10-ту (Б) та на 80-85-ту доби фази завершення росту листків (В), % від загальної суми ліпідів: 1 – *Aesculus hippocastanum*, 2 – *Acer negundo*, 3 – *Populus deltoides*, 4 – *Populus italica*, 5 – *Populus bolleana*, 6 – *Betula pendula*, 7 – *Sorbus aucuparia*, 8 – *Ulmus laevis*, 9 – *Tilia cordata*; ФЛ – фосфоліпіди, ДГ – дигліцериди, ЕС – етери стеролів, С – стероли, ВЖК – вільні жирні кислоти, ТГ – тригліцериди.

В листках же *P. deltoides* як у фазу повного відособлення листка, так і на 5-10-ту доби фази завершення їх росту спостерігалась редукція кількості згаданих сполук до 98%.

Зниження у листках *P. deltoides*, *P. bolleana*, *B. pendula* та *S. aucuparia* вмісту фосфоліпідів і дигліцеридів в зоні сильного забруднення супроводжувалось підвищенням (в понад 7% у першого виду), або утворенням вільних жирних кислот (рис. 5.1.2). Скоріш за все, пул вільних жирних кислот може поповнюватися за рахунок гідролізу фосфоліпідів і дигліцеридів, чи посилення в клітинах деструктивних процесів і пероксидного окиснення ліпідів в результаті впливу токсикантів. Збільшення вмісту вільних жирних кислот є також регуляторним актом, адже вони можуть слугувати тригерами відповідних реакцій на дію зовнішніх чинників. Глубока В.М. [80] підкреслила, що при специфічному блокуванні анаболічних процесів складних ліпідів концентрація жирних кислот зростає не в силу збільшення їх синтезу, а від зменшення витрачання цих речовин як проміжних продуктів. І навпаки, збільшення вмісту фосфоліпідів або дигліцеридів може відбуватись за рахунок зменшення вмісту вільних жирних кислот [62, 163], що за нашими даними було характерним для *A. negundo*. Зміни рівня саме фосфоліпідів, дигліцеридів, вільних жирних кислот і стеролів за промислового забруднення вказують на стан систем реагування деревних рослин на дію відповідних екологічних чинників [76, 375].

Вплив промислового забруднення протягом фази повного відособлення листків і 5-10-тої діб фази завершення їх росту призводив до зниження концентрації стеролів у *A. hippocastanum* та *U. laevis* до 5-7%, а у листках *S. aucuparia* було виявлено редукцію їх вмісту до 98% (рис. 5.1.2). Зменшення вмісту саме цих компонентів у складі поверхневого шару кутикули листків за дії промислових поллютантів може свідчити про пошкодження захисних функцій деревних рослин, адже стероли відіграють роль регулятора, що забезпечує агрегатний стан поверхневих ліпідів кутикули [241, 376].

На відміну від цього, в органах асиміляції *P. deltoides* і *A. negundo* за промислових умов рівень стеролів навпаки зростав на 3-5% порівняно з

інтактними рослинами, що, на нашу думку, можна трактувати як фізіологічну адаптацію за дії важких металів. Різними дослідниками наголошується, що стероли характеризуються високою фізіологічною активністю, підвищують стійкість рослин та відіграють значну роль в фізіологічній адаптації рослин до стресу, виконуючи роль сигнальних молекул в процесах їх росту і розвитку [62, 240, 377].

В процесі пристосування рослин до факторів зовнішнього середовища відбувається біосинтез нових ліпідних компонентів, які впливають на зміну гідрофобності шару кутикули [253, 143]. Причому, за дії забруднювачів відбуваються зміни інтенсивності біосинтезу компонентів поверхневих ліпідів кутикули, які беруть участь у формуванні як кристалічної, так і аморфної фази. Здатність до утворення кристалічної (впорядкованої) структури лежить у межах гідрофобності-полярності і залежить від внутрішньокласової гетерогенності [59]. Так, у складі поверхневих ліпідів листків *B pendula* як у фазу повного відособлення листка, так і на 5-10-ту доби фази завершення їх росту ідентифікувалися стероли (рис. 5.1.2), що, ймовірно, сприяло стабілізації поверхневого шару кутикулярних ліпідів у відповідь на стресовий вплив. У листках *P. deltoides* і *P. bolleana* за даних умов з'являлися тригліцериди (рис. 5.1.2.). На нашу думку, утворення тригліцеридів відбувалось за рахунок зменшення кількості дигліцеридів, які розглядаються як субстрати для синтезу більш складних сполук [272, 378].

Характерною особливістю для більшості видів деревних рослин, за виключенням *P. deltoides*, *A. hippocastanum* і *T. cordata*, в зоні сильного забруднення в обидві фази морфогенезу листка було зростання від 3 до 7% вмісту етерів стеролів (рис 5.1.2), що можна розглядати як адаптаційну реакцію рослин до забруднення, адже синтез та перетворення етерів стеролів відіграє певну роль в регулюванні проникності мембран під час фізіологічних змін, подібних до старіння та дії стресорів [366], зокрема озону [248], засолення [53], важких металів [215] та ін. Слід зазначити, що зумовлені впливом важких металів зміни вмісту етерів стеролів можуть бути наслідком підвищення

інтенсивності анаболічних процесів даних компонентів і етерифікації вільних стеролів, а також призводити до зменшення чи розтягування інтервалу переходу шару поверхневих ліпідів кутикули від аморфної до кристалічної фази.

Наприкінці морфогенезу листків інтенсивність надходження поверхневих ліпідів кутикули на її зовнішню поверхню знижується внаслідок потовщення кутикулярного шару. Нами встановлено, що в асиміляційних органах інтактних деревних рослин на 80-85-ту доби фази завершення росту листків процентне співвідношення основних фракцій ліпідів, специфічних для кожного виду, залишалось практично незмінним порівняно з попередніми етапами дослідження (рис. 5.1.1).

Натомість в умовах сильного промислового забруднення поряд із загальною тенденцією сталої інтенсивності формування кутикулярного шару кількість деяких ліпідних фракцій все ж таки продовжувала скорочуватися (рис. 5.1.2). Так, у *A. hippocastanum* – виду з низьким коефіцієнтом біологічної акумуляції цинку, плюмбуму, кадмію та нікелю – до 8% порівняно з контролем зменшувався вміст етерів стеролів та стеролів, а у *U. laevis*, який також належить до згаданої групи видів – рівень фосфоліпідів знижувався до контрольного. Серед видів з середнім акумуляційним потенціалом подібну тенденцію зниження пулу етерів стеролів мала *T. cordata*, а фосфоліпідів – *P. deltoides*, проте, у останньої кількість згаданої фракції ліпідів була меншою, ніж у контрольних рослин на 8%. У видів з високим акумуляційним потенціалом більшості важких металів (*P. italica*, *P. bolleana* і *S. aucuparia*) на даному етапі дослідження процентне співвідношення виділених з їх кутикулярного шару ліпідних фракцій залишалось практично незмінним порівняно з попередніми етапами дослідження. Слід наголосити, що встановлені трансформації поверхневих ліпідів кутикули листків у різних видів сприяють адаптивній регуляції обміну речовин й енергією між деревними рослинами і довкіллям.

Підсумовуючи слід зазначити, що протягом всього дослідження кількість

поверхневих ліпідів кутикулярного шару листків в змінених умовах довкілля у одних видів онтогенетично зростає, в інших, навпаки, відмічено зниження кількості цих сполук у процесі морфогенезу листків. Збільшення загального вмісту ліпідів було зафіксовано переважно у видів з високим акумуляційним потенціалом по відношенню до важких металів, а також у *A. negundo* та *P. deltoides* (видів з середнім рівнем акумуляції полютантів). Знайдене збільшення вмісту загальних ліпідів у листках досліджуваних деревних рослин в умовах сильного забруднення можна розглядати як адаптивну реакцію рослин до дії промислових викидів з вмістом важких металів. Зменшення кількості сумарних ліпідів спостерігалось у видів з низьким акумуляційним потенціалом, що може свідчити про пошкоджуючий вплив антропогенного забруднення на захисні властивості кутикулярного шару листків.

Стосовно ж змін фракційного складу у суміші кутикулярних ліпідів в умовах промислового забруднення протягом всього морфогенезу листків було встановлено загальні тенденції їх вмісту: для видів з високим рівнем акумуляції більшості важких металів характерним було зростання вмісту етерів стеролів (на 5-7% порівняно з контролем) і поява значних концентрацій вільних жирних кислот, тоді як у інтактних рослин їх не виявлено; для видів з середнім рівнем акумуляції токсикантів, за виключенням *P. deltoides*, властивим виявилось підвищення на 4-10% концентрації фосфоліпідів; в поверхневих ліпідах деревних рослин з низьким рівнем акумуляції важких металів спостерігалось зниження до 5-7% кількості стеролів, що свідчило про певні порушення гідрофобності шару кутикули.

5.2. Активність ліпази у асиміляційних органах деревних рослин за різного рівня забруднення

Однією з найважливіших пристосувальних ознак рослинного організму до дії стресорів є регуляція метаболізму поверхневих ліпідів кутикули за участю ферментів ліпідного обміну – ліпаз. Насамперед на їх активність

можуть впливати в'язкість ліпідного шару і концентрація ліпідів – специфічних ефекторів конкретних ферментів, а також наявність у ліпідному шарі окиснених продуктів, особливо гідропероксидів ліпідів [287, 288, 379]. У відповідь на дію біотичних та абіотичних факторів у рослинних клітинах відбуваються фізіолого-біохімічні адаптаційні зміни, що ґрунтуються на активації/інактивації ліпаз – регуляторів метаболізму ліпідів. Тому, для більш повного висвітлення проблеми токсичного впливу надлишкових концентрацій іонів важких металів на ліпідні компоненти кутикулярного шару листків деревних рослин нами були проаналізовані зміни активності ферментів каталізу – кислої та лужної ліпаз протягом морфогенезу листків.

Проведений нами в контрольних умовах аналіз активності згаданих ферментів свідчив, що протягом всього дослідження інтенсивність їх функціонування була обумовлена в основному за рахунок лужної форми ліпаз (табл. 5.2.1). Причому, для кожного виду активність ферментів була видоспецифічною і варіювала в межах від 9,0 до 14,3 мкмоль/г × хв. × 10⁻² (моль тригліцеридних зв'язків гідролізованих за 1 хв 1 г ферментного препарату) для кислих ліпаз та від 11,2 до 15,2 мкмоль/г × хв. × 10⁻² для лужних ліпаз. Найвищою активністю ліпаз у фізіологічно нормальних умовах на всіх етапах досліджень володіли *S. aucuparia* та *B. pendula*.

В промислових умовах вже у фазу повного відособлення листків загальна ензиматична активність істотно зростала першочергово у листках видів зони сильного забруднення (табл. 5.2.1) і продовжували збільшуватися на наступних етапах морфогенезу листової пластинки. Характерною особливістю в даних умовах було те, що підвищення ліпазної активності відбувалося в основному за рахунок її кислих форм. Збереження високої активності гідролітичних ферментів за умов негативного реакційного середовища є одним із свідчень фізіолого-біохімічної адаптації деревних рослин на рівні клітини [287, 380].

Так, у листках *P. bolleana*, *P. italica* і *S. aucuparia* було зафіксовано збільшення активності кислих форм ферменту у 1,7-1,8 рази, тоді як для

Варіювання активності ліпази в листках деревних рослин за дії важких металів, (мкмоль / г ваги за хв. $\times 10^{-2}$)

Моніторингова ділянка	Кисла			Лужна		
	I фаза	II фаза	III фаза	I фаза	II фаза	III фаза
	M \pm m	M \pm m	M \pm m	M \pm m	M \pm m	M \pm m
1	2	3	4	5	6	7
<i>Populus bolleana</i>						
Умовний контроль	9,8 \pm 0,32	9,7 \pm 0,24	9,6 \pm 0,45	12,0 \pm 0,27	12,2 \pm 0,22	13,0 \pm 0,45
Зона сильного забруднення	17,3 \pm 0,33*	18,9 \pm 0,25*	20,3 \pm 0,18*	11,0 \pm 0,13	10,2 \pm 0,24	9,8 \pm 0,04
Зона слабого забруднення	12,4 \pm 0,16	11,8 \pm 0,32	12,5 \pm 0,08	11,8 \pm 0,33	12,0 \pm 0,22	12,5 \pm 0,11
<i>Populus italica</i>						
Умовний контроль	9,7 \pm 0,31	9,9 \pm 0,07	9,8 \pm 0,13	11,3 \pm 0,05	11,2 \pm 0,15	12,0 \pm 0,27
Зона сильного забруднення	15,2 \pm 0,21*	16,7 \pm 0,21	18,1 \pm 0,26	10,5 \pm 0,24	10,7 \pm 0,42	10,3 \pm 0,08
Зона слабого забруднення	12,0 \pm 0,25	11,7 \pm 0,16	12,5 \pm 0,17	11,3 \pm 0,33	11,0 \pm 0,04	11,2 \pm 0,36
<i>Populus deltoides</i>						
Умовний контроль	11,1 \pm 0,35	11,3 \pm 0,17	11,2 \pm 0,35	13,8 \pm 0,23	13,6 \pm 0,22	13,3 \pm 0,08
Зона сильного забруднення	18,8 \pm 0,43*	19,2 \pm 0,15*	20,0 \pm 0,24*	12,8 \pm 0,28	11,2 \pm 0,38	12,6 \pm 0,01
Зона слабого забруднення	12,3 \pm 0,32	13,5 \pm 0,27	13,2 \pm 0,17	13,6 \pm 0,15	13,0 \pm 0,16	13,0 \pm 0,45
<i>Ulmus laevis</i>						
Умовний контроль	21,7 \pm 0,25	22,5 \pm 0,15	24,7 \pm 0,35	12,0 \pm 0,02	12,1 \pm 0,22	12,5 \pm 0,18
Зона сильного забруднення	9,5 \pm 0,13	9,7 \pm 0,05	9,7 \pm 0,10	11,5 \pm 0,28	10,3 \pm 0,05	10,0 \pm 0,30
Зона слабого забруднення	20,7 \pm 0,24	21,0 \pm 0,34	23,6 \pm 0,27	12,0 \pm 0,16	11,5 \pm 0,36	12,0 \pm 0,08
<i>Acer negundo</i>						
Умовний контроль	9,6 \pm 0,25	9,8 \pm 0,19	9,7 \pm 0,23	11,7 \pm 0,15	12,0 \pm 0,26	12,5 \pm 0,24
Зона сильного забруднення	14,6 \pm 0,25*	16,2 \pm 0,47*	18,3 \pm 0,25*	13,2 \pm 0,12	14,7 \pm 0,07	14,5 \pm 0,32
Зона слабого забруднення	10,3 \pm 0,34	10,5 \pm 0,15	11,0 \pm 0,28	11,8 \pm 0,08	12,0 \pm 0,16	12,0 \pm 0,24
<i>Tilia cordata</i>						
Умовний контроль	10,4 \pm 0,27	10,4 \pm 0,48	10,6 \pm 0,24	12,8 \pm 0,18	13,0 \pm 0,12	13,2 \pm 0,08

Продовження табл. 5.2.1

1	2	3	4	5	6	7
Зона сильного забруднення	13,5±0,34*	15,0±0,25*	15,7±0,22*	12,2±0,35*	12,5±0,05	12,7±0,23
Зона слабого забруднення	10,6±0,21	11,2±0,15	12,4±0,33	12,6±0,47	12,8±0,24	13,0±0,41
<i>Sorbus aucuparia</i>						
Умовний контроль	13,0±0,25	13,3±0,15	13,0±0,23	14,5±0,08	14,5±0,24	15,2±0,42
Зона сильного забруднення	16,7±0,22*	17,5±0,23	18,9±0,20	12,6±0,18	13,6±0,24	13,0±0,33
Зона слабого забруднення	13,0±0,25	13,5±0,16	13,2±0,35	14,0±0,01	14,7±0,05	14,9±0,26
<i>Aesculus hippocastanum</i>						
Умовний контроль	15,7±0,26	17,5±0,13	18,3±0,08	11,7±0,18	11,5±0,25	12,0±0,05
Зона сильного забруднення	6,1±0,24*	5,8±0,02	6,1±0,03	9,6±0,14	9,6±0,23	9,0±0,27
Зона слабого забруднення	15,5±0,15	17,2±0,32	17,6±0,17	11,5±0,26	11,0±0,32	11,7±0,15
<i>Betula pendula</i>						
Умовний контроль	23,8±0,16*	24,7±0,22	26,5±0,22	12,8±0,25	12,5±0,08	13,0±0,33
Зона сильного забруднення	9,2±0,25	9,0±0,01	9,3±0,05	10,8±0,15	10,3±0,14	9,7±0,25
Зона слабого забруднення	22,5±0,23	23,2±0,18	25,7±0,24	13,0±0,10	12,7±0,27	13,3±0,14

Примітка: I – фаза повного відособлення листків, II – 5-10-та доби фази завершення росту листків, III – 80-85-та доби фази завершення росту листків, * – статистично достовірна різниця відносно контролю за $p < 0,05$

лужних ліпаз характерною була незначна інактивація, яка не перевищувала показники інтактних рослин більше, ніж на 10%, що, на нашу думку, може свідчити про швидку систему реагування з боку ензимів ліпідного обміну на вплив токсикантів.

Для видів з середнім коефіцієнтом біологічної акумуляції важких металів (*P. deltoides*, *A. negundo* та *T. cordata*) у фазу повного відособлення листка активність лужних ліпаз ледь перевищувала контрольні рівні, а у останнього виду взагалі пригнічувалася на 20% відносно контрольних рослин (табл. 5.2.1). Іони важких металів, очевидно, виступили у ролі факторів розгалуження ланцюгів вільнорадикального окиснення у листках даних видів, проте, коли процеси пероксидації зайшли занадто далеко, «вигорання» полієнових жирних кислот призвело до зниження активності ліпаз, що було підтверджено і в

дослідженнях Oblozinsky M. [100]. Натомість, активність кислих форм ліпаз у вищезгаданих видів деревних рослин зростала лише у 1,3-1,5 рази порівняно з фізіологічно нормальними умовами існування. Цікаво відмітити, що деякі автори фіксували зростання активності ліпази на 30% у листках *Acer pseudoplatanus* також за умов недостатнього зволоження [293].

Такі види як *A. hippocastanum*, *U. laevis* та *B. pendula* під впливом промислового забруднення відзначалися надзвичайним інгібуванням активності кислих форм ліпаз, яка зменшувалася у 2,3-2,6 рази порівняно з контролем, що може свідчити про достатньо помітний стресовий відгук даних видів деревних рослин на комплексне аерогенне забруднення важкими металами на ранніх етапах морфогенезу листків. Доцільно буде зазначити, що надмірна акумуляція іонів плюмбуму та цинку на початкових етапах розвитку сільськогосподарських рослин, бур'янів та водних рослин пригнічує функціонування гідролітичних ферментів ліпідного обміну і знижує швидкість ліполізу в понад 90% [379, 381], а високі концентрації кадмію інгібують активність ліпаз на 50-60% [382, 383].

Натомість слабке забруднення промисловими токсикантами практично у всіх деревних видів викликало ледь помітне перевищення активності як кислих, так і лужних ліпаз порівняно з інтактними рослинами (табл. 5.2.1). Схожу закономірність функціонування було встановлено і для окремої фракції ліпаз – фосфоліпази D – за дії важких металів та сольового стресу в низьких концентраціях [56, 100]. Нашими дослідженнями було встановлено, що інтенсивність функціонування кислих ліпаз протягом морфогенезу листкової пластинки в зоні слабого забруднення зростала лише на 10-20%, а лужних – залишалася на рівні контролю. Виключення становить *U. laevis* та *B. pendula*, у яких за незначних концентрацій важких металів у довкіллі робота обох досліджуваних форм ліпаз інгібувалася на 10%. До того ж необхідно зазначити, що протягом всього періоду досліджень показники активності як кислих, так і лужних форм ліпаз були практично однаковими.

Так як роль ліпаз зводиться не лише до вивільнення вільних жирних

кислот, а й до постачання проміжних метаболітів для інших ліпідних високомолекулярних сполук, підвищення активності гідролітичних ферментів у фазу повного відособлення листків, зафіксоване у наших дослідженнях під впливом сумісної дії важких металів вказує на активацію захисних реакцій у рослинній клітині.

Як свідчать дані з таблиці 5.2.1, на 5-10-ту та 80-85-ту доби фази завершення росту листків в зоні сильного забруднення довготривала стресова дія важких металів спровокувала більш інтенсивне підвищення активності кислих ліпаз у листках деревних рослин, порівняно з фазою повного відособлення листків. Так, окрім видів з високим акумуляційним потенціалом, активність кислих ліпаз підвищувалася і у *P. deltoides* (вид з середнім рівнем біологічної акумуляції важких металів) та практично у 2 рази перевищувала показники контрольних рослин. Зазначене, ймовірно, пов'язане з видоспецифічними особливостями функціонування систем захисту в листках виду на рівні клітини та органу [384]. Натомість функціонування лужних форм ліпаз пригнічувалось в тій же мірі, що і на попередньому етапі морфогенезу асиміляційних органів. Вочевидь, протягом всієї фази завершення росту листків специфічна активність ліпази зменшувалася не тільки за рахунок дії продуктів вільнорадикальних реакцій, але й внаслідок зростання концентрації самого ферменту у відповідь на дію стресора [379, 385].

На відміну від цього, у листках *U. laevis*, *A. hippocastanum* та *B. pendula* в зоні сильного забруднення спостерігалось збільшення токсичного впливу іонів важких металів, що проявлялося в інгібуванні ензиматичної активності лужних форм ліпази на 35%, а кислих ліпаз у 1,2 рази, порівняно з фазою повного відособлення листка. З падінням ферментативної активності, очевидно, пригнічуються обмінні процеси ліпідних компонентів, порушується загальний ліпідний метаболізм [196]. Так, за повідомленням Бєленової А.С. [386] пригнічення каталітичної активності ліпази за дії стресу супроводжувалося одночасним зростанням в реакційному середовищі олеїнової та стеаринової жирних кислот.

Таким чином, збереження високої активності гідролітичних ферментів є одним із свідчень фізіологічної адаптації ліпідних компонентів за умов забрудненого довкілля, і навпаки, виявлене інгібування ліпаз свідчить про порушення загального ліпідного метаболізму і пригнічення захисних реакцій рослинного організму. Так, у видів з низьким акумуляційним потенціалом (*U. laevis*, *A. hippocastanum* та *B. pendula*) посилення вільнорадикальних процесів призводило до інгібування активності ферментів ліпідного обміну, а у більш стійких видів (*P. bolleana*, *P. italica* і *S. aucuparia*) значні концентрації токсикантів призводили до підвищення активації кислих і лужних ліпаз.

Посилення деградації ліпідів з одночасним зниженням загальної інтенсивності їх синтезу – це лише одна з багатьох відповідних реакцій, що відображує структурно-функціональні перебудови рослинних організмів, вирощених у забрудненому середовищі.

5.3. Аналіз полярних складових кутикулярних ліпідів листків деревних рослин за впливу промислових викидів з вмістом важких металів

Узагальнену закономірність адаптаційних змін за участю ліпідних компонентів та вторинних метаболітів поверхневого шару кутикули у листках деревних рослин найоб'єктивніше відображає аналіз їх вмісту в період, коли ще активно не розвинулись процеси старіння і відтоку органогенних сполук із листків до інших органів [1]. В нашому дослідженні цьому відповідає період з 80-тої по 85-ту доби фази завершення росту листків.

Аналіз хімічного складу поверхневого шару кутикули листків деревних рослин за допомогою методу обернено-фазової високоефективної рідинної хроматографії дозволив виявити його середньо- та низькополярні компоненти і встановити як видоспецифічні їх відмінності в контрольних умовах, так і суттєві зміни за промислового забруднення. У цьому світлі доцільно буде зазначити, що, не зважаючи на видоспецифічний фітохімічний склад поверхневого шару кутикули різних деревних рослин, все ж простежувалися

загальні тенденції фізіологічної відповіді певних компонентів всередині конкретної групи за рівнем біологічної акумуляції важких металів.

Так, *P. italica* та *S. aucuparia* були виділені нами як характерні представники групи рослин з високим акумуляційним потенціалом більшості важких металів і, які мали аналогічні зміни якісного та кількісного складу компонентів кутикулярного шару листків.

За результатами нашого дослідження було встановлено, що серед ліпідних компонентів та вторинних метаболітів поверхневого шару кутикули листків контрольних рослин *P. italica* переважали прості ароматичні сполуки, серед яких *meta*-тополін, і феноли (видоспецифічні для даного виду [91, 261]), прості фенілпропаноїди й цинамати (похідні коричної й оксикоричних кислот), ди- й тригідрокси-кумарини, мала кількість середньо-полярних та низько-полярних терпеноїдів (табл. 5.3.1, рис. 5.3.1).

На сьогодні охарактеризовано понад 100 фітохімічних компонентів видів роду *Populus* L. Серед їх відомих сполук слід згадати прості ароматичні (головним чином фенольні) сполуки, бензилові спирти (салігенін), цинамати (похідні коричної та оксикоричної кислот) та інші фенілпропаноїди, діарилалкіли (популозід), флавоноїди (флаволи, флавоноли, флавонони, халкони і дигідрохалкони), бісаболонові сесквітерпеноїди, гіббереланові дітерпеноїди та 4 групи тритерпеноїдів. Важливими компонентами роду *Populus* вважаються пурини (*meta*-тополін і його 9-глюкозид, що відносяться до цитокінінів) [91, 261, 388].

В наших дослідженнях за умов сильного забруднення у поверхневому шарі кутикули листків *P. italica* вміст простих ароматичних сполук і фенолів, порівняно з контрольними рослинами, збільшувався приблизно у 9 разів (рис. 5.3.1), що узгоджується з даними досліджень Mankovska B. зі співавторами [389] для *Populus tremuloides* та Sebastiani L. [181] для видів роду *Populus*. Натомість, кількість *meta*-тополіну зростала в сотні разів. Концентрація ж простих фенілпропаноїдів і циннаматів (похідних коричних і

оксикоричних кислот) навпаки, зменшувалася у 3 рази, що, ймовірно, пов'язано з їх протекторною дією проти біотичних та абіотичних стресорів [263, 390].

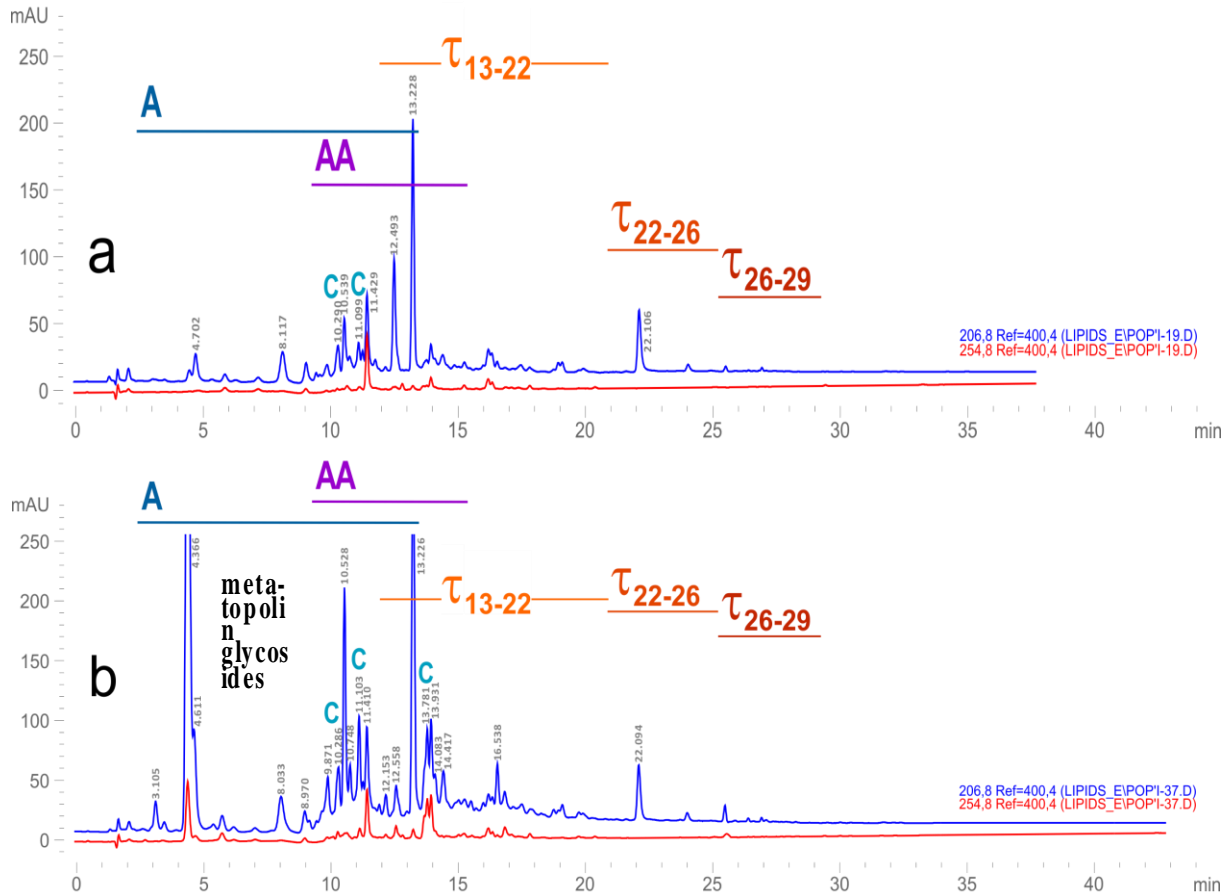


Рис. 5.3.1. Хроматографічні профілі компонентів поверхневого шару кутикулярних ліпідів листків *P. italica*: а – контроль, б – зона сильного забруднення: А, АА – прості ароматичні сполуки і феноли (*metatopolin glycosides* – *meta*-тополін); С – прості фенілпропаноїди і циннамат (похідні коричної й оксикоричної кислот); τ_{13-22} – середньо-полярні терпеноїди; τ_{22-26} – низько-полярні терпеноїди; τ_{26-29} – неполярні терпеноїди. Абсциса – час утримання, хв; ордината – нормований сигнал детектора, mAU /milli-absorbance unit/.

Узагальнені зміни компонентного складу поверхневого шару кутикули листків групи деревних рослин з високим рівнем біологічної акумуляції більшості важких металів

Компоненти	Позначення на хроматограмах	Populus bolleana		Populus italica		Sorbus aucuparia	
		I	II	I	II	I	II
прості ароматичні сполуки й феноли; бензилові спирти, бензойні й феноцтові к-ти, бензальдегіди, арилкетони	A, AA	+++++++	+++++	+	+++++++	+++++++	+++
прості фенілпропаноїди; цинамати (похідні коричної й оксикоричних кислот), кон'югати з аліфатичними спиртами та гемітерпеноїдами; ди- й тригідроксикумарини	C			+++	+	+++++	++++
нерозгалужені алкенові карбонові кислоти та лактони; (сорбінова й парасорбінова к-ти)	P					+++++++	+
флаван- 3-, 4-оли та проантоцианідинові флавоноїди	D					++++	+++++++
біфеніли, лігнани, аполігнани, неолігнани	E					+++++	+
середньо-полярні терпеноїди	τ₁₃₋₂₂	++++	++	+++++	++++	+++++++	+++++
низько-полярні терпеноїди	τ₂₂₋₂₆	+++++++	++	++	+++++	+++++	++++
неполярні терпеноїди	τ₂₆₋₂₉	++++	+			++	+
В тому числі:							
гемітерпеноїди, карюфіланові сесквітерпеноїди	T0	++++	+				
перегруповані евдесманові та кадинанові сесквітерпеноїди, імовірно 3-гідрокси-1,3,5-кадинатрієни / захисні фактори /	T*					+++++	++++
тетратерпеноїди	T4					+	++
стероли, стигмастанові, ергостанові стероїди (виключаючи вітаноліди й бразиноліди)	S	+++	+				

Примітка: класи сполук визначені згідно міжнародних баз даних [387, 388]: I – умовний контроль, II – зона сильного забруднення. Відносний вміст речовин вказаний за 10-бальною шкалою (+++++++ – є приблизною оцінкою вмісту 1000 ppm і вище).

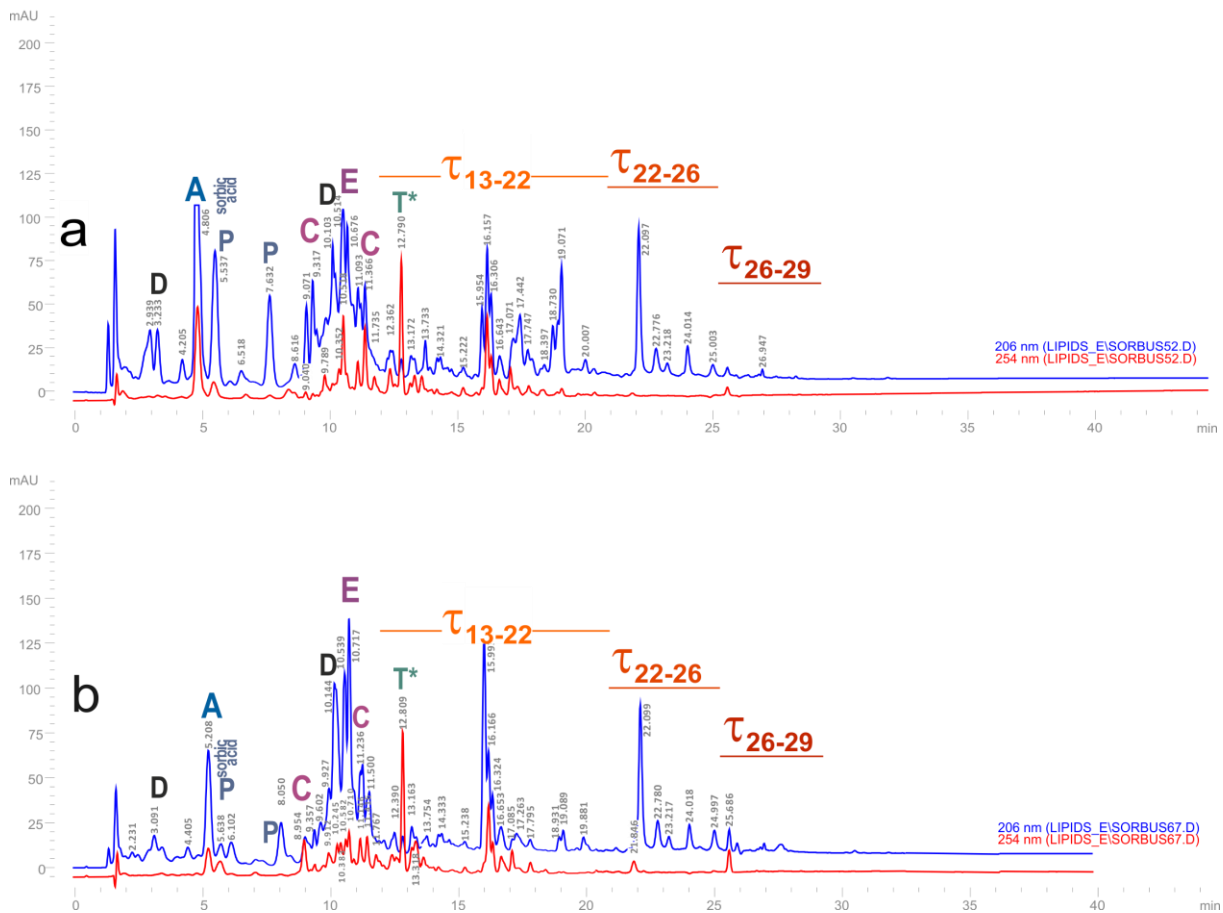
У складі терпеноїдів поверхневого шару кутикули *P. italica* в промислових умовах спостерігались несуттєві пристосувальні зміни, які проявлялися лише у перевищенні концентрації низько-полярних терпеноїдів (у 2,5 рази відносно контрольних показників) та зменшенні вмісту середньо-полярних терпеноїдів (рис. 5.3.1). Хоча терпеноїди й відносяться до мінорних компонентів поверхневих ліпідів кутикули листків [275], наявність саме цих сполук поряд із стеролами у багатьох видів рослин визначає кристалічну структуру кутикулярного шару.

Для наступного представника групи видів з високим акумуляційним потенціалом більшості важких металів – *S. aucuparia* – на даний час ідентифіковано близько 40 фітохімічних компонентів. Види роду *Sorbus* L. містять здебільшого такі сполуки, як аліфатичні ненасичені кислоти, лактони та пентаноліди (сорбінова, парасорбінова кислоти, парасорбозід), фенольні біфеніли (аукупарини), флавоноли (сорбозід), лігнани, тритерпеноїди [388, 391].

За даними нашого дослідження у поверхневому шарі листків *S. aucuparia*, порівняно з *P. italica*, рівень вторинних метаболітів був вищим (табл. 5.3.1, рис. 5.3.2). Так, у контрольних рослин в значних кількостях ідентифікувалися різноманітні класи терпеноїдів, серед яких визначені видоспецифічні перегруповані евдесманові й кадинанові сесквітерпеноїди, охарактеризовані деякими дослідниками як «захисні фактори» до дії озону та сірководню [392, 393], та кон'югати терпеноїдів і коричних кислот. Як і попередній вид, *S. aucuparia* характеризувалася наявністю значної кількості простих ароматичних сполук і фенолів, бензилових спиртів, простих фенілпропаноїдів і цинаматів, проантоціанідинових флавоноїдів, біфенілів і лігнанів. Також було ідентифіковано типові для даного виду сорбінової та парасорбінової кислот, які раніше знаходили у його плодах [394]. Наявність останніх двох класів речовин (біфенілів та сорбінової кислоти) у інтактних рослин *S. aucuparia* була зафіксована і в роботах закордонних вчених [395, 396, 397].

В умовах зміненого довкілля у листках *S. aucuparia* зменшувалася концентрація більшості класів поверхневих ліпідів кутикули, за виключенням

флаван-3,4-олів та проантоціанідинових флаваноїдів, кількість яких навпаки зростала у 2 рази порівняно з контролем (рис. 5.3.2).



На нашу думку, встановлені зміни складу більш полярних вторинних метаболітів пов'язані, ймовірно, з їх проникненням і перерозподілом у екстракційну суміш з більш глибоких шарів мезофілу листків, що, можливо, є видоспецифічним відображенням механізмів відповіді *S. aucuparia* на забруднення важкими металами та її фізіологічної адаптації до дії стресору. На відміну від цього, вміст практично всіх груп терпеноїдів у листках виду несуттєво знижувався. Хотілося би відзначити відносну стабільність складу терпеноїдів, котрі визначають структуру кутикулярного шару листків.

Вміст простих фенолів, фенілацетатів та фенілпропаноїдів в промислових умовах зменшувався більш ніж у 2 рази, що може свідчити про зменшення захисної функції не тільки поверхневого шару кутикули, а й пошкодження всієї листкової пластинки внаслідок розвитку вільнорадикальних реакцій, адже фенольні сполуки володіють високою антиоксидантною активністю [391]. Натомість рівень простих ароматичних сполук та біфенілів у *S. aucuparia* зменшувався у 3 та 3,5 рази відповідно. Встановлені зміни концентрації останнього класу речовин в асиміляційних органах виду були зафіксовані і у роботі Chizzali С. [396], проте за стресової дії фітопатогенів і шкідників, при цьому було встановлено наявність у листках в значних кількостях таких фітоалексинів, як аукупарин та нораукупарин, які здебільшого властиві для плодів.

Слід відмітити, що за умов сильного забруднення важкими металами сорбінова і парасорбінова кислоти, а також їх похідні зазнавали найсуттєвіших змін у бік зменшення концентрації у складі поверхневих ліпідів кутикули у понад 7 разів (рис. 5.3.2).

Підсумовуючи зазначимо, що у відповідь на надлишковий вміст у довкіллі важких металів у видів з високим акумуляційним потенціалом відбувалися значні зміни у складі поверхневого шару кутикули листків, особливо серед високополярних вторинних метаболітів – пуринів (*meta*-тополіну у *P. italica*) та сорбінової і парасорбінової кислот (у *S. aucuparia*). Неменш важливе значення відігравали перебудови складу терпеноїдів – у обох

видів спостерігалось незначне зниження їх вмісту, що свідчило про відносну стабільність поверхневого шару кутикули. Проте, більшим вмістом та різноманітнішим спектром терпеноїдів характеризувалася *S. aucuparia*. Натомість концентрація простих фенілпропаноїдів в умовах забруднення зменшувалася в 1,5-2 рази відносно контролю. Напевно, вторинні метаболіти згаданих деревних видів приймають участь в адаптації до забруднення довкілля важкими металами.

Дещо відмінні закономірності розподілу компонентів поверхневого шару кутикули листків у зоні сильного забруднення були зафіксовані у групи деревних рослин з середнім рівнем біологічної акумуляції важких металів, типовими представниками якої є *A. negundo* та *T. cordata*.

Так, в умовному контролі рослини *A. negundo* характеризувалися як продуценти значної кількості флавоноїдів: флаванонів, флавононів, флавонів та інш. Крім того, у поверхневому шарі кутикули листків даного виду, з поміж характерних для нього речовин [113], в значних кількостях ідентифікувалися різноманітні класи терпеноїдів, серед яких видоспецифічні олеананові тритерпеноїди і тетратерпеноїди, а також стероли (табл. 5.3.2, рис. 5.3.3).

Як показав аналіз даних, у листках *A. negundo* в умовах сильного забруднення важкими металами майже в 3 рази зменшувався вміст середньо-полярних терпеноїдів, тоді як кількість низько-полярних і неполярних терпеноїдів, навпаки, зростала у 3,5 і 8 разів відповідно (табл. 5.3.2, рис. 5.3.3). Аналогічні зміни були характерні і для олеананових тритерпеноїдів та тетратерпеноїдів, рівень яких збільшувався у 2 та 4 рази відповідно. Отримані результати, на нашу думку, свідчать про фізіологічну адаптацію *A. negundo* до дії важких металів за рахунок збільшення в'язкості поверхневого шару кутикули листків, адже під дією забруднювачів відбуваються зміни інтенсивності біосинтезу ліпідних компонентів, які беруть участь у формуванні як кристалічної, так і аморфної фази поверхні кутикулярного шару [398]. За оцінками закордонних дослідників забруднення довкілля важкими металами (зокрема плюмбумом) та сірководнем викликало у *A. negundo* загальне

потовщення кутикулярного шару та підвищення синтезу тих компонентів, які відповідають за формування саме кристалічної фази [399, 400].

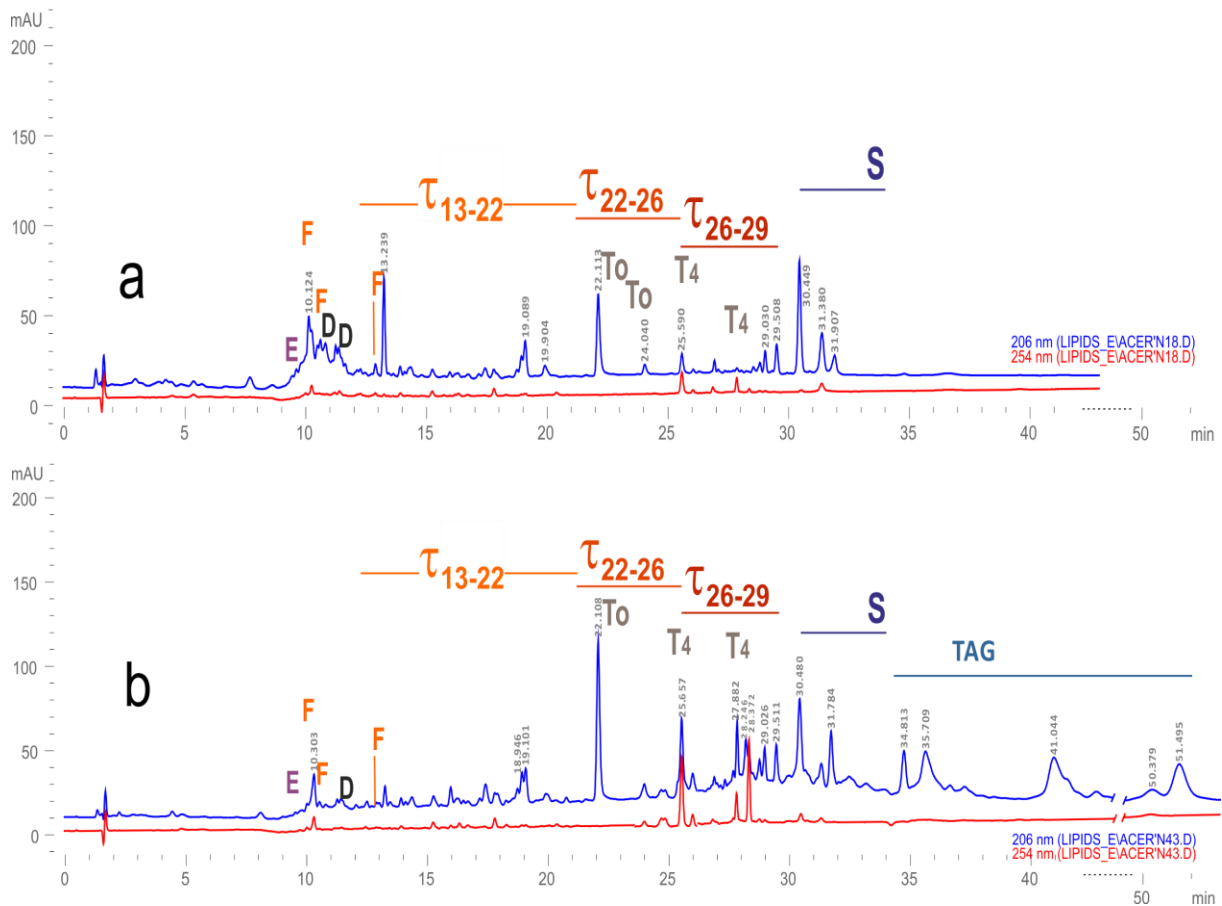


Рис. 5.3.3. Хроматографічні профілі компонентів поверхневого шару кутикули ліпідів листків *A. negundo*: а – контроль, б – зона сильного забруднення: **F** – флавоноїди, дегідрофлавоноли, халкони; **D** – флаван-3,4-оли (катехіни) і проантоціанідинові флаваноїди; **E** – біфеніли і лігнани; τ_{13-22} – середньо-полярні терпеноїди; τ_{22-26} – низько-полярні терпеноїди; τ_{26-29} – неполярні терпеноїди; **T4** – тетратерпеноїди, **To** – олеананові тритерпеноїди, **TAG** – тригліцериди, **S** – стероли, стигмастанові, ергостанові стероїди. Абсциса – час утримання, хв; ордината – нормований сигнал детектора, mAU /milli-absorbance unit/.

Узагальнені зміни компонентного складу поверхневого шару кутикули листків групи деревних рослин з середнім рівнем біологічної акумуляції більшості важких металів

Компоненти	Позначення на хроматограмах	Acer negundo		Populus deltoides		Tilia cordata	
		I	II	I	II	I	II
прості ароматичні сполуки й феноли; бензилові спирти, бензойні й фенілоцтові к-ти, бензальдегіди, арилкетони	A, AA			+++++	+	++	++++
флавоноїди: флаванони, флавонони, флаволи, флавоноли, дегідрофлавоноли, халкони, дегідрохалкони	F, F1, F2	+	++	++	++++	+	++++
флаван- 3-, 4-оли та проантоцианідинові флавоноїди	D					++++	+++
біфеніли, лігнани, аполігнани, неолігнани	E					+	++
В тому числі:							
середньо-полярні терпеноїди	τ₁₃₋₂₂	++++	++	++++	+++++	++	++++
низько-полярні терпеноїди	τ₂₂₋₂₆	++	+++++	+++++	+	++++	++++
неполярні терпеноїди	τ₂₆₋₂₉	+	+++++	++	+	++	++++
перегруповані евдесманові та кадина нові сесквітерпеноїди, імовірно 3-гідрокси-1,3,5-кадинатрієни /захисні фактори/	T*					+	+++++
фітанові дитерпеноїди /захисні фактори/	Tr					++	+++++
олеананові тритерпеноїди	To	+++	+++++				
тетратерпеноїди	T4	++	+++++				
стероли, стигмастанові, ергостанові стероїди (виключаючи вітаноліди й бразиноліди)	S	++++	++++	+++	+++	+++++	++++

Примітка: класи сполук визначені згідно міжнародних баз даних [387, 388]: I – умовний контроль, II – зона сильного забруднення. Відносний вміст речовин вказаний за 10-бальною шкалою (+++++ – є приблизною оцінкою вмісту 1000 ppm і вище).

Стосовно стеролів і групи стігмастанових та ергостанових стероїдів, які є похідними терпенів, було встановлено незначне, порівняно з контролем, зменшення їх вмісту, що вказує на перебудову поверхневого шару кутикули в стресових умовах. Адже стероли поряд з тритерпеноїдами відіграють роль регулятора, що забезпечує агрегатний стан кутикулярних ліпідів [271, 336], а також можуть слугувати сигнальними молекулами в процесах росту та розвитку рослин [377].

Аналогічні тенденції змін кількісного складу показано у дослідженнях Sachse зі співавторами [401], де представлено мінливість стероїдів у кутикулярних восках листків популяцій *Fagus sylvatica* і *Acer pseudoplatanus*, що ростуть поблизу промислових підприємств.

Внаслідок дії важких металів у надлишкових концентраціях у складі суміші поверхневих ліпідів кутикули листків *A. negundo* зростав пул флавоноїдів, який у 2 рази перевищував такий у інтактних рослин (рис.5.3.3, табл. 5.3.2), що, скоріш за все, свідчить про пошкодження цілісності кутикулярного шару внаслідок процесів пероксидації індукованих в основному, як раніше встановлено [26], іонами нікелю та кадмію. Останнє свідчення підтверджується ще й тим фактом, що в промислових умовах у листках даного виду ідентифікувались триацилгліцериди, характерні для мезофілу листків. Очевидно, що той чи інший якісний склад кутикулярних ліпідів у змінених умовах довкілля є спеціалізованою пристосувальною ознакою, що належить певним видам [136, 389].

На відміну від *A. negundo*, спектр сполук поверхневого шару кутикули листків *T. cordata* виявився ширшим і в контрольних умовах був представлений великою кількістю стеролів, стігмастанових і ергостанових стероїдів, флаван-3,4-олів (катехінів), а також низько-полярних терпеноїдів (табл. 5.3.2, рис. 5.3.4). Рівень середньо-полярних та неполярних терпеноїдів, як і флаваноїдів, виявився подібним до такого у вищезгаданого виду. Крім того, в екстракційній суміші з поверхні кутикули асиміляційних органів були ідентифіковані в незначних концентраціях прості ароматичні сполуки і феноли,

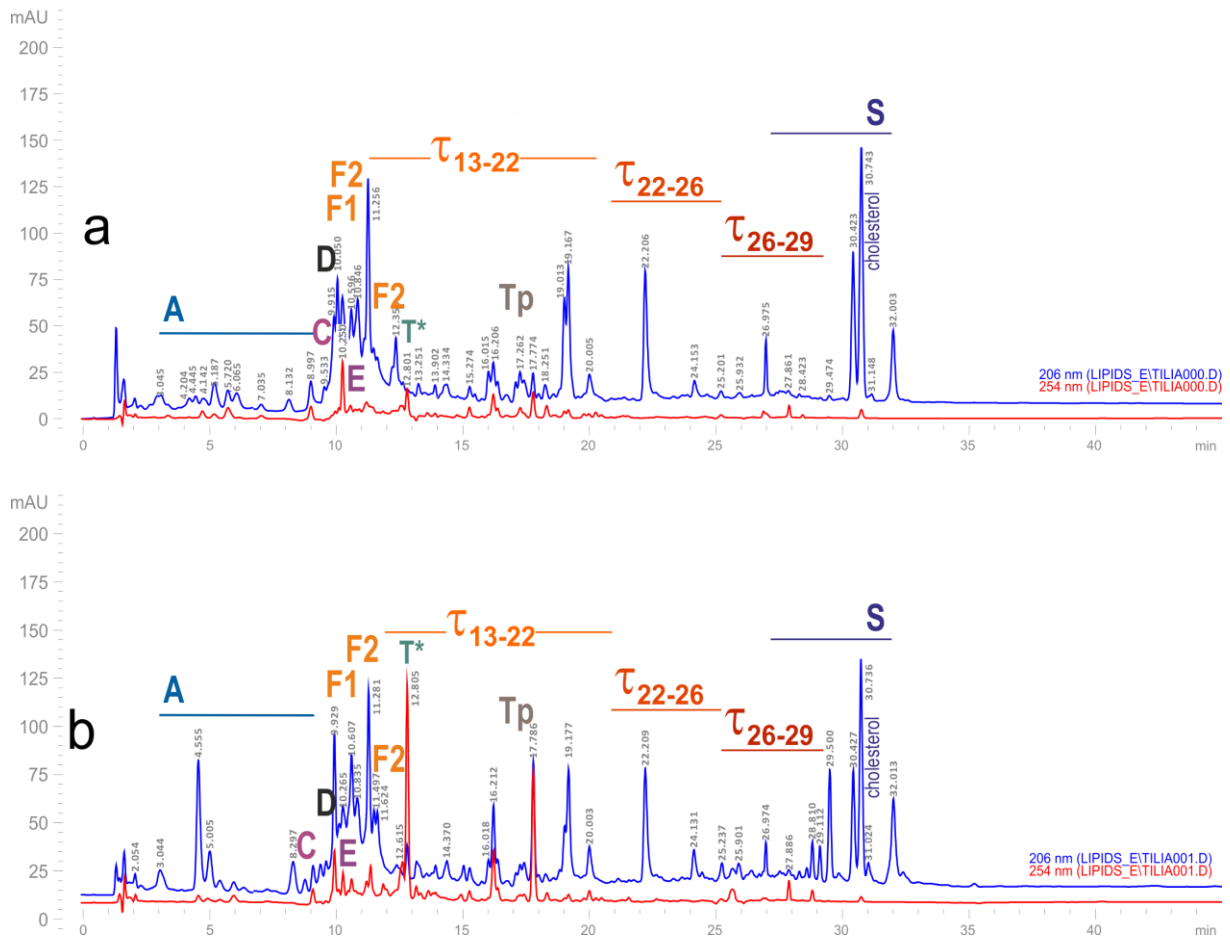


Рис. 5.3.4. Хроматографічні профілі компонентів поверхневого шару кутикули ліпідів листків *T. cordata*: а – контроль, б – зона сильного забруднення. **A**, – прості ароматичні сполуки і феноли; **C** – прості фенілпропанойди і циннаматти (похідні коричної й оксикоричної кислот); **F**, **F1**, **F2** – флавоноїди, дегідрофлавоноли, халкони; **D** – флаван-3,4-оли (катехіни) і проантоціанідинові флаваноїди; **E** – біфеніли і лігнани; **τ₁₃₋₂₂** – середньо-полярні терпеноїди; **τ₂₂₋₂₆** – низько-полярні терпеноїди; **τ₂₆₋₂₉** – неполярні терпеноїди; **T*** – перегруповані евдесманові й кадинанові сесквітерпеноїди /захисні фактори/, **Tr** – фітанові дитерпеноїди /захисні фактори/, **S** – стероли (**cholesterol** – холестерол), стигмастанові, ергостанові стероїди. Абсциса – час утримання, хв; ордината – нормований сигнал детектора, mAU /milli-absorbance unit/.

біфеніли і лігнани, а також перегруповані евдесманові і кадинанові сесквітерпеноїди та фітанові дитерпеноїди, які визначені дослідниками [402, 403] як специфічні для даного виду. Сесквітерпеноїди, синтез яких пов'язаний з мевалонатним шляхом, та фітанові дитерпеноїди відіграють важливу роль у фізіологічній адаптації рослин до стресу і слугують так званими «захисними факторами» [392, 393]. Шепеленко В.М. [68] наголошує, що існування терпеноїдів з різноманітними функціональними групами в захисному ліпідному шарі може бути пов'язане з необхідністю формування групи речовин, що забезпечують гетерогенну суміш, здатну підтримувати певний «молекулярно-динамічний стан» поверхневих тканин рослини.

Пристаосування до зовнішнього середовища, на думку Emamverdian A. [113], супроводжується підвищенням біосинтезу флавоноїдів і є одним з основних способів толерантності до важких металів чи нейтралізації їх токсичності. В наших дослідженнях показано, що в зоні сильного забруднення промисловими поллютантами у поверхневому шарі асиміляційних органів *T. cordata* кількість флавоноїдів зростала у 3 рази, що обумовлюється посиленням вільнорадикальних реакцій у листках. Тобто, отримані результати підтверджують протекторну функцію флавоноїдів в тканинах рослин за дії будь-яких стресорів [93, 263] і дають підставу розглядати їх у ролі універсальних фізіологічних адаптогенів до несприятливих умов.

Концентрація біфенілів і лігнанів у поверхневому шарі кутикулярних ліпідів *T. cordata* перевищувала таку у контрольних рослин лише у 2 рази. На відміну від цього, вміст флаван-3,4-олів в промислових умовах несуттєво зменшувався (у 1,5 рази порівняно з інтактними рослинами). Таку ж тенденцію було зафіксовано і у видів роду *Salix* L. в міських умовах м. Кракова [390].

За дії сильного забруднення у поверхневому шарі кутикули листків *T. cordata* у 2,5 рази підвищується вміст простих ароматичних сполук і фенолів, функція яких, вірогідно, полягає у підтриманні впорядкованості структури поверхневих ліпідів за дії надмірних концентрацій важких металів. Необхідно враховувати, що речовини терпеноїдної природи і феноли швидко реагують на

стресовий стан і можуть слугувати індикатором стану деревних рослин в умовах промислового забруднення [252, 390].

Наприкінці морфогенезу асиміляційних органів у екстракційній суміші з поверхні листків *T. cordata* характерним було зростання у понад 2,5 рази вмісту багатьох груп терпеноїдів. Збільшення концентрації терпеноїдів може вплинути як на прилипання полютантів на поверхні листової пластинки, так і на швидкість їх дифузії через кутикулу в середину листка. Між тим, кількість низько-полярних терпеноїдів не змінювалася незалежно від місця зростання рослин.

Серед терпеноїдів сесквітерпеноїди (вторинні метаболіти) довгий час розглядалися в якості побічних речовин без якихось відомих функцій. На сьогодні до їх можливих функцій у рослинному організмі відносять участь у захисті рослин при взаємодії з комахами, грибами та різноманітними промисловими полютантами [79, 393]. Свідченням захисної функції перегрупованих евдесманових та кадинанових сесквітерпеноїдів, а також фітанових дитерпеноїдів у поверхневому шарі листків *T. cordata* до дії важких металів в нашому дослідженні було значне зростання їх рівня, що перевищувало показники інтактних рослин у понад 7 та 4 разів відповідно.

Стосовно ж стеролів необхідно зазначити, що вплив поліелементного забруднення важкими металами спровокував зниження їх синтезу і, як наслідок, зменшення кількості у складі поверхневих ліпідів кутикули листків *T. cordata*.

Загальною закономірністю для видів з середнім рівнем акумуляції важких металів у промислових умовах було зростання вмісту у поверхневому шарі їх кутикули таких складових як флавоноїди та терпеноїди. Зазначимо, що концентрація перших в більшій мірі зростала у листках *T. cordata*, а других – в асиміляційних органах *A. negundo*. Реалізація ж фізіолого-біохімічної відповіді до дії стресорів за участю терпеноїдів у обох видів проходила здебільшого за рахунок видоспецифічних складових. Причому, у *T. cordata* важливу роль відігравали перегруповані евдесманові й кадинанові сесквітерпеноїди та

фітанові дитерпеноїди, а у *A. negundo* – олеанові тритерпеноїди і тетратерпеноїди. Також характерним для видів з середнім акумуляційним потенціалом було зменшення у 2 рази рівня стеролів.

Серед видів з низьким коефіцієнтом біологічної акумуляції більшості важких металів у *A. hippocastanum* та *B. pendula* також спостерігаються як загальні, так і видоспецифічні зміни у складі поверхневих ліпідів кутикули листків.

Кутикулярні ліпіди листків *A. hippocastanum* як у контролі, так і в умовах забруднення представлені широким спектром сполук: простими фенілпропаноїдами, цинаматами, аліфатичними алкеновими кислотами, ди- і тригідрокси-кумаринами, стигмастановими та ергостановими стероїдами, стеролами, флаван-3,4-олами і терпеноїдами (рис. 5.3.5, табл. 5.3.3). Останні два класи сполук відносяться до мінорних компонентів поверхневих ліпідів кутикули листків [89, 275], проте ідентифікуються у багатьох видів рослин у фізіологічно нормальних умовах [404]. На теперішній час у листках *A. hippocastanum* серед флавонолів Oszmiański J. зі співавторами [89] виявили чотири похідних кверцетину (найвідоміший – рутінозід) і два похідних кампферолу.

За даними нашого дослідження, в листках контрольних рослин *A. hippocastanum* серед терпеноїдів чітко виділялися середньо-полярні терпеноїди, а серед стеролів – холестерол (рис. 5.3.5), що, ймовірно за все, пов'язане з видоспецифічністю формування поверхні листків, адже саме ці сполуки у багатьох рослин визначають структуру кутикулярного шару [85, 332, 405].

За промислового забруднення виявлено зменшення кількості середньо-полярних і низько-полярних терпеноїдів у 1,5 та 1,2 разів відповідно, а кількість стеролів, зокрема холестеролу, зменшувалась на 5-8% відносно інтактних рослин (табл. 5.3.3, рис. 5.3.5). Зауважимо, що за даних умов поряд із холестеролом виділявся і його гомолог, який ще потребує ідентифікації.

Поряд з цим, у листках *A. hippocastanum* у 5 разів зменшувався вміст

простих фенілпропаноїдів та цинаматів (похідних коричних та оксикоричних кислот). Схожі тенденції були встановлені для *Spiraea thunbergii* за умов ураження фітопатогенами [406].

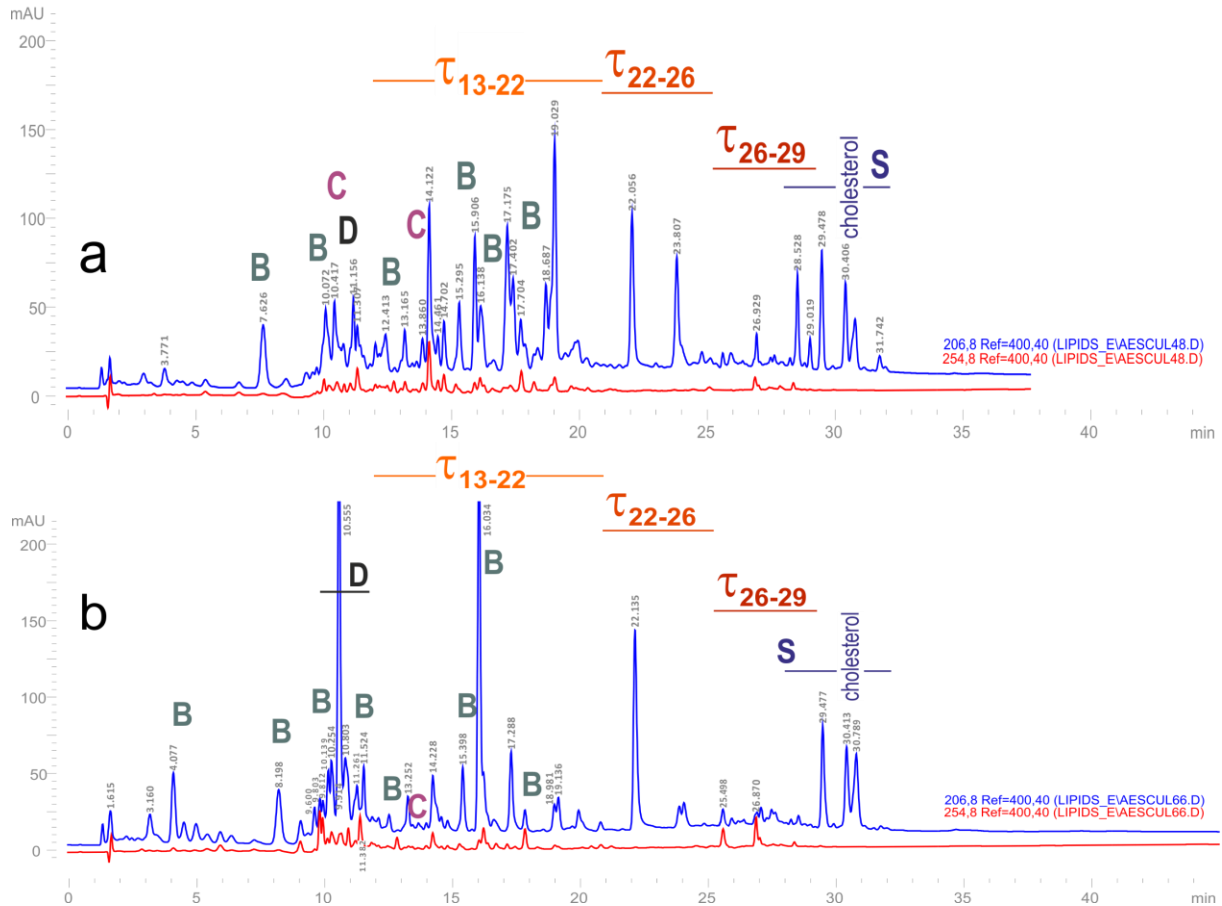


Рис. 5.3.5. Хроматографічні профілі компонентів поверхневого шару кутикули листків *A. hippocastanum*: а – контроль, б – зона сильного забруднення. **В** – аліфатичні алкенові кислоти, етери та лактони; **С** – прості фенілпропаноїди і цинамати (похідні коричної й оксикоричної кислот); **Д** – флаван-3,4-оли (катехіни) і проантоціанідинові флаваноїди; τ_{13-22} – середньо-полярні терпеноїди; τ_{22-26} – низько-полярні терпеноїди; τ_{26-29} – неполярні терпеноїди; **С** – стероли (**cholesterol** – холестерол), стигмастанові, ергостанові стероїди. Абсциса – час утримання, хв; ордината – нормований сигнал детектора, mAU /milli-absorbance unit/.

Узагальнені зміни компонентного складу поверхневого шару кутикули листків групи деревних рослин з низьким рівнем біологічної акумуляції більшості важких металів

Компоненти	Позначення на хроматограмах	Aesculus hippocastanum		Betula pendula		Ulmus laevis	
		I	II	I	II	I	II
прості ароматичні сполуки й феноли; бензилові спирти, бензойні й фенілоцтові к-ти, бензальдегіди, арилкетони	A, AA			++++	+++++	+++++	+
прості фенілпропаноїди; цинамати (похідні коричної й оксикоричних кислот), кон'югати з алифатичними спиртами та гемітерпеноїдами; ди- й тригідроксикумарини	C	+++++	+				
алифатичні алкенові кислоти, ефіри та лактони	B	+++++	++++				
цинаміл-фенольні флавоноїди	FC					++++	+
флавоноїди: флаванони, флавоноли, флавоноли, флавоноли, дегідрофлавоноли, халкони, дегідрохалкони	F, F1, F2			+++++	+++++		
флаван- 3-, 4-оли та проантоцианідинові флавоноїди	D	+++	+++++	+++++	++++	+++++	++
біфеніли, лігнани, аполігнани, неолігнани	E					+++++	+
середньо-полярні терпеноїди	T₁₃₋₂₂	+++++	+++++	+++	++++	+++	+
низько-полярні терпеноїди	T₂₂₋₂₆	+++++	++++	+++++	+++++	++++	++
неполярні терпеноїди	T₂₆₋₂₉	++	+	++++	++	+++	+
гемітерпеноїди, каріюфіланові сесквітерпеноїди	T₀			++++	++++		
перегруповані евдесманові та кадинанові сесквітерпеноїди, імовірно 3-гідрокси-1,3,5-кадинатрієни /захисні фактори/	T*					++++	+
стероли, стигмастанові, ергостанові стероїди (виключаючи вітаноліди й бразиноліди)	S	+++++	+++++			++++	+

Примітка: класи сполук визначені згідно міжнародних баз даних [387, 388]: I – умовний контроль, II – зона сильного забруднення. Відносний вміст речовин вказаний за 10-бальною шкалою (+++++ – є приблизною оцінкою вмісту 1000 ppm і вище)

Також майже вдвічі скорочувалася кількість алифатичних алкенових кислот. Натомість концентрація флаван-3,4-олів та проантоціанідинів зростала у 3,2 рази, до того ж їх якісний склад урізноманітнювався (табл. 5.3.3, рис. 5.3.5).

Ймовірно, флавоноїди потрапили у екстракційну суміш з більш глибоких шарів мезофілу листків за рахунок порушення цілісності кутикулярного шару як реакція-відповідь на дію важких металів та пошкодження листової пластинки мінуючою міллю, а їх локалізація на поверхні листків, як зазначають Oszmiański J. [89] та Белемець Н.М. [407], зумовлює захисну функцію. Тоді як вміст стеролів у кутикулярних ліпідах листків *A. hippocastanum* в зоні сильного забруднення залишався практично незмінним порівняно з контрольними умовами, що свідчить про їх відносну стабільність в змінених умовах довкілля.

Серед відомих компонентів листків видів роду *Betula* різними дослідниками були ідентифіковані політерпеноїди, тритерпени, первинні спирти (алкоголі), бетуляпренол, бетулінол, в мінорних кількостях сітостероли [374, 403], β -амірін, люпеол та бетулін [402].

В умовах Криворізького ботанічного саду НАН України *B. pendula* характеризувалася наявністю у поверхневому шарі кутикули листків значної кількості флаваноїдів, низько-полярних терпеноїдів та флаван-3,4-олів (рис. 5.3.6, табл. 5.3.3). Дещо нижчий вміст серед полярних сполук кутикулярного шару був притаманний для гемітерпеноїдів та каріюфіланових сесквітерпеноїдів. Останні, разом із флавоноїдами і халконами, є видоспецифічними сполуками для даного виду [403]. Кількість таких класів речовин як середньо-полярні і неполярні терпеноїди та прості ароматичні сполуки і феноли не перевищувала 15% від загального вмісту ідентифікованих компонентів кутикулярного шару.

Підвищений рівень токсикантів у навколишньому середовищі призводив до розвитку адаптивних реакцій у листках *B. pendula* за рахунок зменшення у 1,2-1,5 рази кількості основних компонентів поверхневого шару кутикули листків. В першу чергу це стосувалося флаваноїдів і флаван-3,4-олів. Так як даний вид неодноразово відзначався як вид-накопичувач кадмію, в умовах

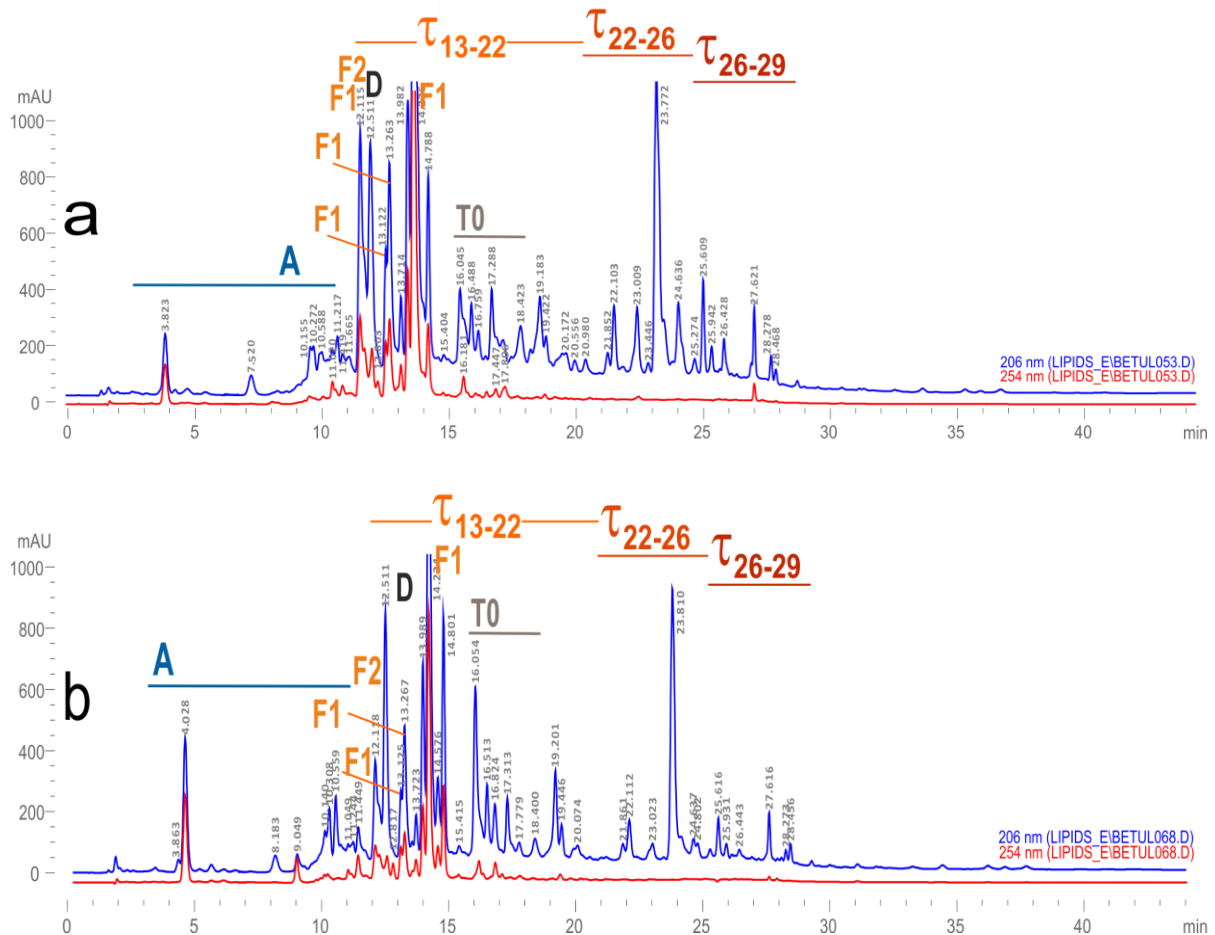


Рис. 5.3.6. Хроматографічні профілі компонентів поверхневого шару кутикули листків *V. pendula*: а – контроль, б – зона сильного забруднення. **A** – прості ароматичні сполуки і феноли; **F**, **F1**, **F2** – флавоноїди, дегідрофлавоноли, халкони; **D** – флаван-3,4-оли (катехіни) і проантоцианідинові флаваноїди; τ_{13-22} – середньо-полярні терпеноїди; τ_{22-26} – низько-полярні терпеноїди; τ_{26-29} – неполярні терпеноїди; **T0** – гемітерпеноїди, каріофіланові сесквітерпеноїди. Абсциса – час утримання, хв; ордината – нормований сигнал детектора, mAU /milli-absorbance unit/.

значного антропогенного навантаження [80, 408], встановлене зменшення вмісту флавоноїдів, напевно, пов'язане з інгібуванням синтезу флавоноїдів у мезофілі листків та їх витрачанням в якості антиоксидантів [409, 410] як всередині, так і на поверхні листка на тлі посиленних вільнорадикальних реакцій (розділ 4), індукованих стресовою дією металу.

Найсуттєвіше зменшення концентрації у складі кутикулярних ліпідів листків *B. pendula* (більш, ніж у 2 рази) в зоні дії сильного забруднення було характерним для неполярних терпеноїдів, тоді як рівень низько-полярних терпеноїдів та гемітерпеноїдів у листках вищезгаданого виду практично не змінювався. Розенцвет О.А. [79] подібні зміни у складі терпеноїдів виокремлені як показник адаптивних можливостей видів роду *Betula* до різноманітних стресових факторів. На її думку, за рахунок зменшення саме цих класів терпеноїдів відбувається зсув у бік більш аморфної структури шару поверхневих ліпідів кутикули листків. Крім того, нами було встановлено збільшення на 50% вмісту простих ароматичних сполук та групи середньо-полярних терпеноїдів. Внаслідок таких перегруповань у складі терпеноїдів на поверхні кутикули *B. pendula*, як стверджує Вернигора Є.Г. [82], формується додаткова дзеркальна поверхня, яка перешкоджає налипанню на поверхні листка водорозчинних полютантів та пилу.

В цілому отримані результати вмісту різноманітних компонентів у поверхневому шарі кутикули листків у видів групи з низьким акумуляційним потенціалом більшості важких металів дають змогу стверджувати, що за стресових умов як у *A. hippocastanum*, так і у *B. pendula* відбувалися менш суттєві перебудови кількісного складу ліпідних речовин, у порівнянні з видами з високим акумуляційним потенціалом. Особливо це стосується терпеноїдів, вміст яких дещо знижувався (у 1,5-2,0 рази) чи залишався на рівні контролю. Проте, зміни вмісту флаван-3,4-олів у кутикулярному шарі листків кардинально відрізнялися. Для *A. hippocastanum* характерним було підвищення їх концентрації у 3 рази, тоді як у *B. pendula* їх рівень зменшувався у 2 рази. Отримані результати свідчать, що відмінність пристосувальних змін поверхневого шару кутикули в умовах забрудненого середовища обумовлюється як рівнем накопичення важких металів у листках деревних видів, так і певними перебудовами у складі ліпідних компонентів, які мають видоспецифічний характер.

Список використаних джерел

361. Nagajyoti P.C. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: a review / P.C. Nagajyoti, K.D. Lee, T.V.M. Sreekanth // *Environmental Chemistry Letters*. – 2010. – V. 8, N 3. – P. 199-216.
362. Perception of free cutin monomers by plant cells / P. Schweizer, G. Felix, A. Buchala [et al.] // *Plant J*. – 1996. – V. 10. – P. 331-341.
363. Forster W.A. Mechanisms of cuticular uptake of xenobiotics into living plants: dissertation zur Erlangung des Naturwissenschaftlichen Doktorgrades / Forster W.A. – Wurzburg, 2006. – 147 p.
364. Антонюк Т.М. Похідні епідерми у регуляції фізіологічних реакцій представників роду *Rhododendron* L. до факторів оточуючого середовища / Антонюк Т.М. // Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів: XI конференція молодих вчених (Київ, 22-24 червня, 2010 р.): матеріали. – К., 2010. – С. 10-12.
365. Koch K. Self-healing of voids in the wax coating on plant surfaces / K. Koch, B. Bhushan, H.-J. Ensikat, W. Barthlott // *Phil. Trans. R. Soc. A*. – 2009. – N 367. – P. 1673-1688.
366. Kunst L. Biosynthesis and secretion of plant cuticular wax / L. Kunst, A.L. Samuels // *Prog. Lipid Res*. – 2003. – V. 42. – P. 51-80.
367. Ветчинникова Л.В. Жирнокислотный состав суммарных липидов различных органов *Betula pendula* Roth. *B. pubescens* Ehrh., произрастающих в Карелии / Л.В. Ветчинникова, Т.А. Шуляковская, Г.К. Канючкова // *Растительные ресурсы*. – 2000. – Вып. 2. – С. 85-92.
368. Buschhaus Ch. Chemical composition of the epicuticular and intracuticular wax layers on adaxial sides of *Rosa canina* leaves / Ch. Buschhaus, H. Herz, R. Jetter // *Annals. of Botany*. – 2007. – V. 100. – P. 1557-1564.
369. Штеменко Н.І. Деякі підсумки і перспективи досліджень поверхневих ліпідів рослин / Штеменко Н.І. // *Вісник Дніпропетровського ун-ту. Біологія. Екологія*. – 1998. – Вип. 5. – С. 83-96.

370. Jetter R. Very long-chain phenylpropyl and phenylbutyl esters from *Taxus baccata* needle cuticular waxes / R. Jetter, A. Klinger, S. Schaffer // *Phytochemistry*. – 2002. – V. 61. – P. 579-587.
371. Clemens S. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants / S. Clemens // *Biochimie*. – 2006. – V. 88. – P. 1707-1719.
372. Wetzel R.G. Natural photolysis by ultraviolet irradiance of recalcitrant dissolved organic matter to simple substrates for rapid bacterial metabolism / Wetzel R.G., Hatcher P.G., Bianchi Th.S. // *Limnol. Oceanogr.* – 1995. – V. 40, N 8. – P. 1369-1380.
373. Писковая О.Н. Воздействие промышленного загрязнения на изменение липидных компонентов кутикулы листьев *Populus deltoides* Marsh. и *Tilia cordata* Mill. / О.Н. Писковая, В.Н. Гришко // *Инновационные направления современной физиологии растений: Всероссийская научная конференция с международным участием, 2-6 июня 2013 г.: тез. докл.* – М. – 2013 г. – С. 318.
374. Шуляковская Т.А. Динамика жирнокислотного состава липидов в процессе формирования органов березы на начальных этапах онтогенеза / Т.А. Шуляковская, М.К. Ильинова, Г.К. Канючкова // *Дендрэкология и лесоведение: Всероссийская конференция, посвященная 50-летию Сибирского отделения РАН (Красноярск, 2-4 октября, 2007): матер.* – Красноярск, 2007. – С. 174-176.
375. Зубровська О.М. Особливості ліпідного обміну в асиміляційних органах деревних рослин при забрудненні довкілля важкими металами / О.М. Зубровська, В.М. Гришко // *Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах та дендропарках: Міжнародна наукова конференція присвячена 80-річчю від дня заснування Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка, 15-17 вересня 2015 р.: матер.* – Київ: Фітосоціоцентр, 2015. – С. 87-88.
376. Gulz P.-G. Pflanzliche epicuticularischen Lipiden / P.-G. Gulz, R.B.N. Prasad, E. Muller // *J. Naturforsch. C.* – 1992. – V. 20. – P. 68-71.

377. Ермошин А.А. Исследование влияния гетерологичного гена *hmg1* на мезоструктуру листа и устойчивость трансгенных растений табака к *Pseudomonas syringae* / А.А. Ермошин, О.С. Синенко, В.В. Алексеева [и др.] // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. – 2011. – № 2 (14). – С. 46-55.
378. Hoffmann-Benning S. Cuticle biosynthesis in rapidly growing internodes of deepwater rice / S. Hoffmann-Benning, H. Kende // Plant Physiol. – 1994. – P. 719-723.
379. Капранчиков В.С. Липаза зародышей семян пшеницы (Препаративное получение, свойства, регуляция активности): дис. ... канд. биол. наук: 03.00.04 / В.С. Капранчиков. – Воронеж, 2003. – 228 с.
380. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях / Под ред. Е.Л. Кордюм. – К.: Наукова думка, 2003. – 275 с.
381. Прокопьев И.А. Влияние техногенного загрязнения пылью, содержащей тяжелые металлы, на семенное потомство лебеды раскидистой / И.А. Прокопьев, Г.В. Филиппова, А.А. Шеин // Физиология растений. – 2012. – Т. 59, № 2. – С. 238-243.
382. Заморуєва Л.Ф. Комплексний вплив гербiциду ділену С та кадмію на склад ліпідів і вільних жирних кислот при проростанні насіння озимої пшениці / Заморуєва Л.Ф., Філонік І.О. // Вісник Дніпропетровського національного університету. Біологія. Екологія. – 2006. – Т. 14, Вип. 1. – С. 72-75.
383. Kirichenko K.A. The influence of cadmium chloride on fatty acid composition of yigh aquatic plants from Angara river / K.A. Kirichenko, T.P. Pobezhimova, N.A. Sokolova [et al.] // Journal of Stress Physiology & Biochemistry. – 2011. – V. 7, N 1. – P. 79-87.
384. Шашурин М.М. Изучение адаптивных возможностей растений в зоне техногенного воздействия / Шашурин М.М., Журавская А.Н. // Экология. – 2007. – № 2. – С. 93-98.
385. Барабой В.А. Биоантиоксиданты / В.А. Барабой. – К.: Книга плюс, 2006. – 461 с.

386. Беленова А.С. Исследование закономерностей гидролиза триглицеридов свободной и иммобилизованной липазой: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.01.02. «Биофизика» / А.С. Беленова – Воронеж, 2011. – 24 с.
387. Dictionary of Natural Products (Chapman & Hall/CRC Informa, London). Version 14.1. 2005.
388. Dictionary of Natural Products (Chapman & Hall/CRC, Hampden Data Services Ltd.). Version 15. 2007.
389. Mankovska B. Long term study of greenhouse gases influence on epicuticular waxes of *Populus tremuloides* Michx. / B. Mankovska, J. Oszlanyi, D.F. Karnosky // *Ekológia* (Bratislava). – 2012. – V. 31, N 4. – P. 355-369.
390. Szafranek B. Microstructure and chemical composition of leaf cuticular waxes in two *Salix* species and their hybrid / B. Szafranek, D. Tomaszewski, K. Pokrzywinska, M. Golebiowski // *Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica*. – 2008. – V. 50, N 2. – P. 49-54.
391. Olszewska M.A. Variation in the phenolic content and *in vitro* antioxidant activity of *Sorbus aucuparia* leaf extracts during vegetation / Olszewska M.A. // *Acta Poloniae Pharmaceutica & Drug Research*. – 2011. – V. 68, N 6. – P. 937-944.
392. Chadwick M. Sesquiterpenoids lactones: Benefits to plants and people / M. Chadwick, H. Trewin, F. Gawthrop, C. Wagstaff // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2013. – V. 14. – P. 12780-12805.
393. Loreto F. Abiotic stresses and induced BVOCs / Loreto F., Schnitzler J.-P. // *Trends Plant Sci*. – 2010. – V. 15. – P. 154-166.
394. Гостищев И.А. Каротиноиды, хлорогеновые кислоты и другие природные соединения плодов рябины / И.А. Гостищев, И.П. Анисимович, М.Ю. Третьяков [и др.] // *Научные ведомости БелГУю. Серия Естественные науки*. – 2010. – № 3 (74), Вып. 10. – С.83-92.
395. Асбаганов С.В. Биологические основы интродукции рябины (*Sorbus* L.) в западной Сибири: дис. канд. биол. наук: 03.02.01 «Ботаника» / С.В. Асбаганов. – Новосибирск, 2014. – 235 с.

396. Chizzali C. Phytoalexins of the Pyrinae: Biphenyls and dibenzofurans / C. Chizzali, L. Beerhues // Beilstein J. Org. Chem. – 2012. – V. 8. – P. 613-620.
397. Raspe O. *Sorbus aucuparia* L. / Raspe O., Findlay C., Jacquemart A.-L. // Journal of Ecology. – 2000. – V. 88. – P. 910-930.
398. Ghelich S. Histological and ultrastructure changes in *Medicago sativa* in response to lead stress / S. Ghelich, F. Zarinkamar // Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry. – 2013. – V. 2, N 2. – P. 20-29.
399. Dineva S.B. Leaf blade structure and the tolerance of *Acer negundo* L. (Box elder) to the polluted environment / S.B. Dineva // Dendrobiology. – 2005. – V. 53. – P. 11-16.
400. Tomaszewski D. Sequences of epicuticular wax structures along stems in four selected tree species / D. Tomaszewski, J. Zielinski // Biodiv. Res. Conserv. – 2014. – V. 35. – P. 9-14.
401. Sachse D. Significant seasonal variation in the hydrogen isotopic composition of leaf-wax lipids for two deciduous tree ecosystems (*Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus*) / D. Sachse, A. Kahmen, G. Gleixner // Organic Geochemistry. – 2009. – V. 125. – P. 323-333.
402. Royer M. Non-wood forest products based on extractives – a new opportunity for the Canadian Forest industry Part 1: Hardwood Forest Species / M. Royer, R. Houde, Ya. Viano, T. Stevanovic // Journal of Food Research. – 2012. – V. 1, N 3. – P. 8-45.
403. Yang G. Wood chemistry and isolation of extractives from wood / G. Yang, P. Jaakkola. – 2011. – 47p.
404. Reina-Pinto J.J. Surface lipids and plant defenses / J.J. Reina-Pinto, A. Yephremov // Plant Physiology and Biochemistry. – 2009. – V. 47. – P. 540-549.
405. Schrick K. Sterol biosynthesis and putative lipid/sterol binding domains in plant transcription factors / K. Schrick // 17 International Symposium on Plant Lipids (July 16-21, 2006). – Talks, 2006. – P. 25.

406. Hiradate S. Phytotoxic cis-cinnamoyl glucosides from *Spiraea thunbergii* / S. Hiradate, S. Morita, H. Sugie [et al.] // *Phytochemistry*. – 2004. – V.65, N 6. – P. 731-739.
407. Белемець Н.М. Дослідження вторинних метаболітів ксерофітних видів роду *Spiraea* L. (*Rosaceae*) флори України / Н.М. Белемець, В.П. Грахов, М.М. Федорончук [та ін.] // *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: біологія*. – 2014. – Вип. 21, № 1112. – С. 154-161.
408. Komanicka E. Effect of mulching on uptake of Copper and Nickel from smelter-polluted-soil by planted tree seedlings / E. Komanicka, H. Helmisaari, M. Hartman, T. Nieminen // *Open Journal of Air Pollution*. – 2013. – V. 2, N 3. – P. 56-62.
409. Ветчинникова Л.В. Береза: вопросы изменчивости (морфофизиологические и биохимические аспекты) / Л.В. Ветчинникова. – М.: «Наука», 2004. – 184 с.
410. Колтунов Е.В. Влияние дефолиации на содержание фенолсодержащих соединений в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в условиях антропогенного воздействия / Колтунов Е.В., Хамидуллина М.И. // *Современные проблемы науки и образования*. – 2012. – № 6. – С. 97-105.

РОЗДІЛ 6

ОЦІНКА СТІЙКОСТІ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН ЗА ДІЇ КОМПЛЕКСНОГО ЗАБРУДНЕННЯ ВАЖКИМИ МЕТАЛАМИ

Деревні рослини, являючись середовищеутворюючим елементом в містах, формують їх ландшафтно-архітектурний вигляд і виконують рекреаційну, санітарно-гігієнічну та ряд інших важливих функцій. При цьому вони можуть виступати індикаторами навколишнього середовища. Особливою чутливістю відрізняються листки, які знаходяться в найбільш тісному контакті із забруднювачами аерогенного характеру [411, 412, 413].

В міських умовах довговічність окремих видів зменшується, що знижує рекреаційну ефективність насаджень [1, 319]. З'ясування стійкості деревних рослин є актуальним і має не тільки наукове але і практичне значення з огляду на те, що вони виконують фіторе mediaційну функцію в промислових містах. Дослідження в цьому напрямку дозволяють створювати стійкі насадження, які враховують функціональні, гігієнічні та естетичні аспекти певних промислових підприємств [76, 414]. Тому була проведена оцінка стану насаджень деревних рослин в різних зонах забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод» наприкінці літнього періоду, коли ще не розпочалися процеси старіння листової пластинки.

Так, у контрольних умовах (дендрарій Криворізького ботанічного саду НАН України) серед видів з високим акумуляційним потенціалом важких металів більшість екземплярів *P. bolleana* характеризувалися незначним рівнем усихання нижніх гілок (табл. 6.1), а їх загальний стан був стійким, з незначними ознаками ураження, клас декоративності – середній. До 10% листків на деревах були уражені крайовими хлорозами і некрозами, ушкодження стовбуру та гілок хворобами було мінімальним. В зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод» ураження листків *P. bolleana* хлорозами у 3 рази, а некрозами – у 4 рази перевищували такі у контрольних рослин. Стовбур деяких рослин

Оцінка стану деревних рослин за різного рівня забруднення важкими металами

Моніторингова ділянка	Клас віку насаджень	Інтенсивність ураження чи пошкодження												3	Якісний стан	Клас декорат. (Д)	Σ
		Стовбур				Гілки		Листки									
		Мокрий судинний бактеріоз/ Морозобоїни		Ракові хвороби		Гниль та судинні мікози		хлороз		некроз		шкідники					
		см ²	бал	см ²	бал	%	бал	%	бал	%	бал	%	бал				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Populus bolleana</i>																	
Умовний контроль	2	—	0	—	0	3,7	0,2	7,6	0,7	6,5	0,2	3,0	0,3	4,0	с – 100	2 – 100	0,4
Зона сильного забруднення	2	— / 25,0	1,3	—	0	19,5	1,0	22,2	2,1	33,0	1,8	4,6	0,6	14,5	с – 80 н/с – 20	2 – 80 3 – 20	1,3
Зона слабого забруднення	2	—	0	—	0	4,9	0,2	12,0	1,0	8,8	0,3	3,0	0,3	4,6	с – 80 н/с – 20	2 – 100	0,5
<i>Populus italica</i>																	
Умовний контроль	2	—	0	—	0	2,7	0,1	5,4	0,5	7,8	0,3	2,0	0,3	3,2	с – 100	1 – 100	0,4
Зона сильного забруднення	2	— / 25,0	1,3	60,0	2,0	18,7	0,9	12,0	1,0	16,5	0,6	17,0	1,5	16,5	с – 90 н/с – 10	2 – 90 3 – 10	1,3
Зона слабого забруднення	2	—	0	—	0	1,7	0,1	9,1	0,8	13,5	0,5	10,0	1,0	3,6	с – 90 н/с – 10	1 – 100	0,6
<i>Sorbus aucuparia</i>																	
Умовний контроль	2	— / 10,0	1,3	—	0	2,4	0,1	12,5	1,1	9,5	0,4	6,5	0,7	3,5	с – 90 н/с – 10	2 – 100	1,3
Зона сильного забруднення	2	— / 50,0	2,0	96,0	2,0	28,8	2,1	22,0	2,1	24,4	0,8	7,0	0,7	47,5	с – 60 н/с – 40	2 – 70 3 – 30	1,6
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примітка: «—» – вид не зростає; 3 – зрідженість крони; с – стійкий (за деякими шкалами бал пошкодження 1-2 бали), н/с – не стійкий (за двома чи більше шкалами пошкоджень – 3 бали); Д – клас декоративності: 2 – зменшення приростів, з'являються ураження асиміляційних органів; 3 – дерева з помітним пригніченням росту, зрідженою кроною, появою сухих гілок; Σ – сумарний бал ураження.

виду був пошкоджений морозобоїнами 5 x 5 см. До 20% скелетних гілок уражено судинним мікозом (в понад 4 рази більше, ніж у інтактних рослин), який, скоріш за все, викликаний аскоміцетами та грибами родів *Cytospora*, *Coniothyrium*, *Encoelia* та ін. [355, 415], що і обумовлювало більшу зрідженість крони. Рослини відзначалися суховерхістю (рис. 6.1), а один екземпляр із 10 обстежених повністю всох. В умовах санітарно-захисної зони підприємства із слабким рівнем забруднення висока ураженість *P. bolleana* хлорозами (до 12%) проявлялась у зміні забарвлення окремих ділянок листків. Пошкодження гілок крони збільшувалося лише у 1,2 рази відносно контролю. В незадовільному стані знаходились до 20% рослин, які мали низькі декоративні якості.



Рис. 6.1. Суховерхість у рослин *P. bolleana* в зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод».

Стан насаджень *P. italica* на всіх моніторингових ділянках оцінювався як відносно стійкий. Ступінь декоративності рослин в умовному контролі і в зоні слабого забруднення високий, а в зоні сильного забруднення – середній (табл. 6.1). Лише 20% особин виду в зоні сильного забруднення

характеризувалися як нестійкі і мали низький рівень декоративності. Вони відзначалися суховерхістю та всиханням скелетних гілок (рис. 6.2).



Рис. 6.2. Всихання скелетних гілок у кроні *P. italica* в зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод».

Пошкодження некрозами і хлорозами листків *P. italica* в зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод» збільшувалося у 2 рази, а ураження шкідниками у 8 разів перевищувало контрольні показники (табл. 6.1, рис. 6.3). На стовбурі 10% рослин спостерігалися ракові хвороби. Високий ступінь біологічної акумуляції важких металів у листках *P. italica* в зоні сильного забруднення не призводив до істотного посилення вільнорадикальних реакцій, тому якихось видимих симптомів погіршення морфометричних характеристик листової пластинки практично не спостерігалось. Очевидно, що стійкість рослин виду до впливу токсикантів забезпечується розвитком захисних адаптаційно-приспосувальних реакцій метаболізму, насамперед за рахунок дії антиоксидантних систем та зміни у структурі поверхневого шару кутикули листків. Такої думки притримуються й інші дослідники, що вивчали

приспосувальні зміни листків роду *Populus* до дії надлишкових концентрацій важких металів [416, 417, 418, 419].

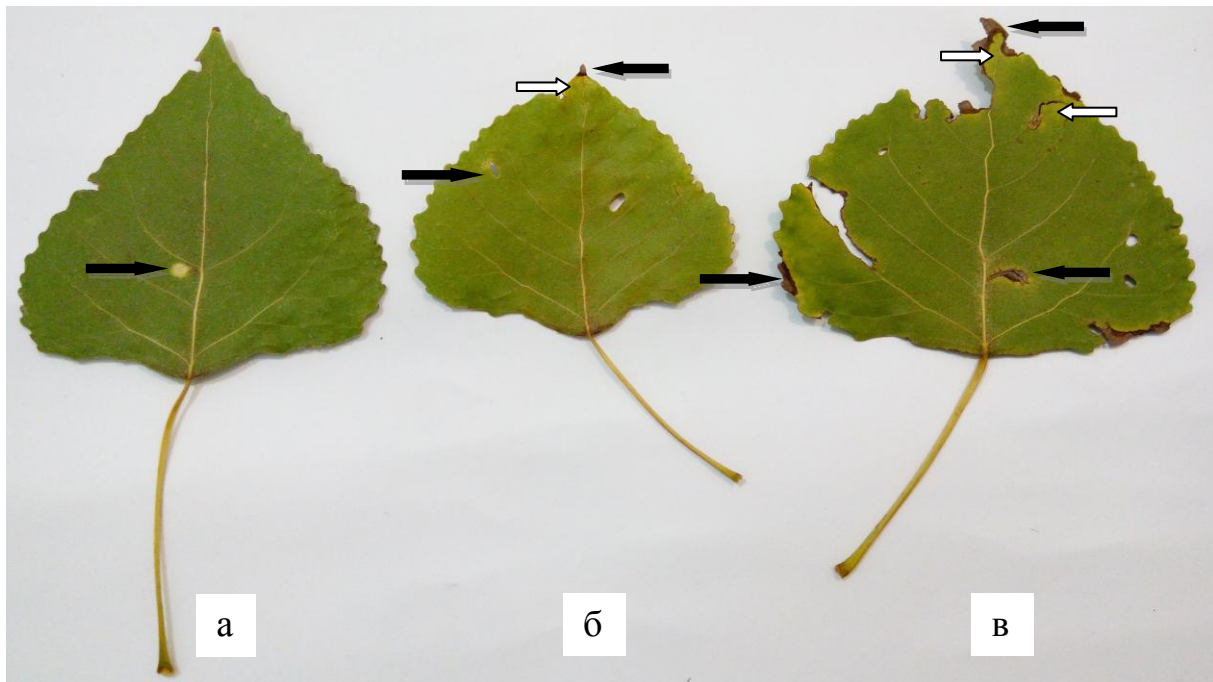


Рис. 6.3. Ураження листків *P. italica* хлорозами (біла стрілка), некрозами (чорна стрілка) та листогризучими шкідниками: а – умовний контроль, б – зона слабого забруднення, в – зона сильного забруднення.

Як видно з таблиці 6.1, *S. aucuparia*, який за нашими дослідженнями характеризувався високим акумуляційним потенціалом більшості важких металів [420, 421], навіть у контрольних умовах мав пошкодження стовбуру 1-2 морозобоїнами розмірами 1,5 x 5 см. Близько 12,5% листків виду були уражені переважно крайовими хлорозами. Ступінь декоративності рослин відзначався як середній. У зоні сильного забруднення підприємства рослини *S. aucuparia* зазнавали відчутного стресового впливу, який проявлявся у пошкодженні понад 20% листків хлорозами і некрозами (рис. 6.4) та ураженні скелетних гілок гниллю і судинними мікозами (рис. 6.5), що перевищувало показники умовного контролю у 12 разів.



Рис. 6.4. Пошкодження листків *S. aucuparia* хлорозами (біла стрілка) і некрозами (чорна стрілка): а – умовний контроль, б – зона сильного забруднення.



А



Б

Рис. 6.5. Морозобоїни на стовбурі *S. aucuparia* (А) та ураження скелетних гілок гниллю і судинними мікозами (Б) в зоні сильного забруднення.

На стовбурах досліджуваних рослин площа пошкодження морозобоїнами була більшою, ніж в контрольних умовах (рис 6.5), а також було виявлено ракові хвороби розмірами 8 x 12 см. До 40% рослин виду оцінені нами як нестійкі, з низькою декоративністю і високою зрідженістю крони. Дві особини *S. aucuparia* з десяти досліджених всохли. Схожі наслідки загального стану рослин *S. aucuparia* спостерігались і в умовах міських насаджень Кременчука, що зазнавали впливу високих концентрацій плумбуму [422].

Насадження *P. deltoides*, виду з середнім рівнем біологічної акумуляції важких металів, що було встановлено в попередніх дослідженнях [26], як в контрольних умовах, так і в зоні слабого забруднення оцінювалися нами як відносно стійкі (табл. 6.2). Вони мали середню декоративність, а зрідженість крони не перевищувала 14%. За слабого рівня забруднення в санітарно-захисній зоні підприємства ураження асиміляційних органів хлорозами зростало лише у 1,5 рази порівняно з інтактними рослинами. Не зважаючи на те, що деякими дослідниками *P. deltoides* виокремлений як стійкий вид в умовах гірничо-збагачувальних фабрик [355] і середньостійкий до переважної більшості забруднювачів [324, 412] у великих містах, в нашому дослідженні спостерігалась протилежна тенденція, яка підтверджувалася різноманітними фізіологічними показниками у відповідь на поліметалічний вплив [373, 423]. В будь-якому випадку, вважаємо, даний вид є досить інформативним для біоіндикаційних досліджень під час проведення фітомоніторингових робіт.

Так, обстеження *P. deltoides* у зоні підприємства з сильним рівнем забруднення показало, що серед пошкоджень листової пластинки (рис. 6.6) переважали міжжилкові хлорози, а кількість уражених листків у 5 разів була вищою, ніж у контрольних рослин. Некрозами уражено понад 30% листків. Пошкодження шкідниками виявлено у 20% асиміляційних органів.

Наявність хлорозів і некрозів внаслідок комплексного впливу поллютантів, а особливо кадмію (розділи 3 і 4), у таких кількостях свідчить про пригнічення основних фізіологічних функцій асиміляційних органів *P. deltoides* та зниження життєздатності рослин.

Оцінка стану деревних рослин за різного рівня забруднення важкими металами

Моніторингова ділянка	Клас віку насаджень	Інтенсивність ураження чи пошкодження												3	Якісний стан	Клас декорат. (Д)	Σ
		Стовбур				Гілки		Листки									
		Мокрий судинний бактеріоз/ Морозобоїни		Ракові хвороби		Гниль та судинні мікози		хлороз		некроз		шкідники					
		см ²	бал	см ²	бал	%	бал	%	бал	%	бал	%	бал				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Populus deltoides</i>																	
Умовний контроль	2	— / 50,0	2,0	—	0	3,5	0,2	7,5	0,7	8,7	0,3	3,0	0,3	9,5	с – 80 н/с – 20	2 – 100	0,7
Зона сильного забруднення	2	300,0/100,0	2,3	120,0	3,0	55,0	2,0	41,3	2,5	32,5	1,7	21,25	1,7	60,0	с – 40 н/с – 60	2 – 10 3 – 80	2,2
Зона слабого забруднення	2	—	0	—	0	5,6	0,3	12,5	1,1	11,3	0,4	3,0	0,3	14,0	с – 70 н/с – 30	2 – 100	0,5
<i>Acer negundo</i>																	
Умовний контроль	2	—	0	15,0	0,8	2,3	0,1	8,5	0,9	6,7	0,2	2,0	0,2	2,5	с – 100	2 – 100	0,4
Зона сильного забруднення	2	— / 30,0	1,3	—	0	4,7	0,2	23,5	2,1	20,0	0,8	10,0	1,0	6,3	с – 90 н/с – 10	2 – 90 3 – 10	1,0
Зона слабого забруднення	2	—	0	—	0	2,5	0,1	10,0	1,0	7,3	0,3	7,5	0,8	3,6	с – 90 н/с – 10	2 – 100	0,6
<i>Tilia cordata</i>																	
Умовний контроль	2	— / 5,0	0,6	25,0	1,0	2,4	0,1	8,5	0,9	11,0	0,4	3,0	0,3	5,2	с – 100	2 – 100	0,4
Зона сильного забруднення	2	— / 75,0	2,0	80,0	2,3	13,9	0,7	28,0	2,3	15,5	0,6	13,0	1,2	28,5	с – 70 н/с – 30	2 – 80 3 – 20	1,5
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примітка: «—» – вид не зростає; 3 – зрідженість крони; с – стійкий (за деякими шкалами бал пошкодження 1-2 бали), н/с – не стійкий (за двома чи більше шкалами пошкоджень – 3 бали); Д – клас декоративності: 2 – зменшення приростів, з'являються ураження асиміляційних органів; 3 – дерева з помітним пригніченням росту, зрідженою кроною, появою сухих гілок; Σ – сумарний бал ураження.

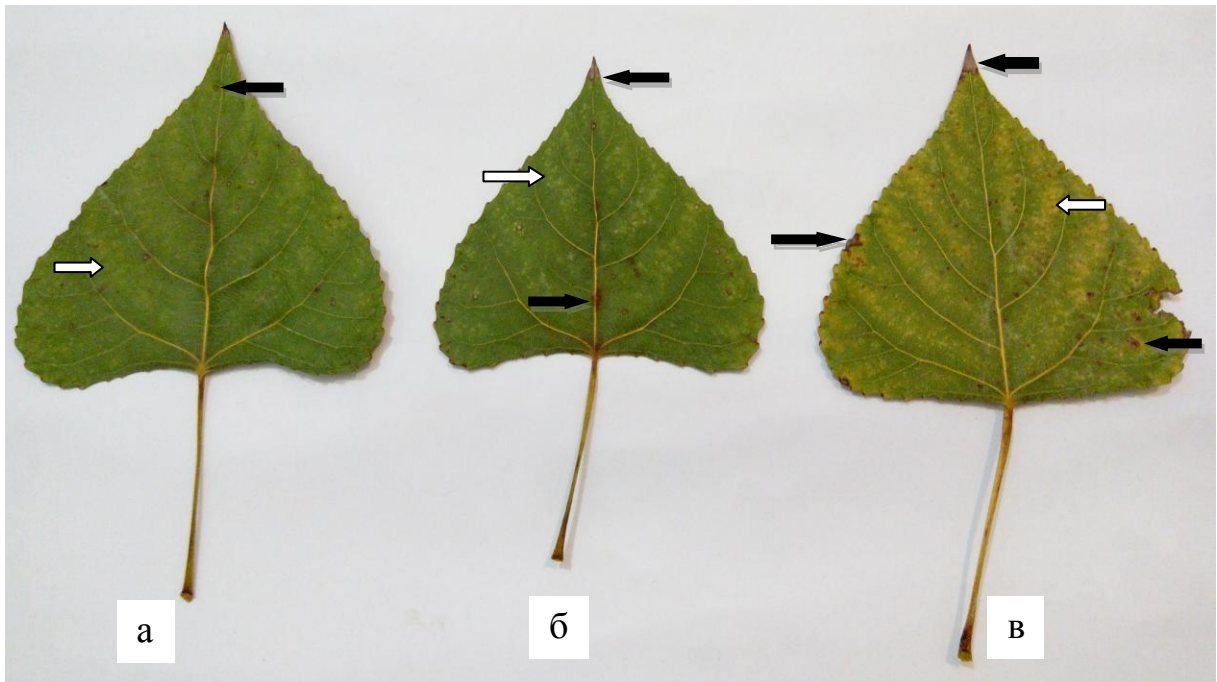


Рис. 6.6. Пошкодження листків *P. deltoides* хлорозами (біла стрілка), некрозами (чорна стрілка) та листогризучими шкідниками: а – умовний контроль, б – зона сильного забруднення, в – зона слабого забруднення.

Дослідженнями Luković J. [424] показано, що у *Populus x euramericana* за дії кадмію у концентраціях 10^{-7} і 10^{-5} М, не зважаючи на загальне потовщення воскового шару кутикули листків спостерігалось порушення його цілісності – воскова кутикула ставала хвилястою, розсіченою і навіть переривчастою. Нами ж було встановлено, що в зоні сильного забруднення підприємства на поверхні кутикули листків *P. deltoides* підвищувався вміст стеролів на фоні зниження кількості фосфоліпідів і етерів стеролів [373], що пошкоджувало цілісність поверхневого шару і полегшувало проникнення токсичних речовин до внутрішніх тканин. Як наслідок, такі зміни призводили до розвитку хлорозів та некротичних плям.

У багатьох особин *P. deltoides* в промислових умовах стовбур був пошкоджений великими морозобоїнами (5 x 15 см – 5 x 20 см), мокрим судинним бактеріозом розмірами 15 x 20 см (рис. 6.7) та раковими хворобами



А



Б



В

Рис. 6.7. Суховерхість рослин *P. deltoides* (А), пошкодження стовбуру мокрим судинним бактеріозом (Б) та ураження скелетних гілок (В) в зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод».

загальною площею понад 100 см². Ураження гілок гниллю та судинними мікозами зростало у понад 18 разів. Загальний якісний стан оцінений нами як нестійкий, зрідженість крони досягала 60%. Крім того, дві рослини із десяти обстежених екземплярів повністю всохли. Такі пошкодження стовбуру та скелетних гілок відбуваються, очевидно, внаслідок більш інтенсивного нагрівання сонячними променями забруднених пилом з важкими металами поверхонь стовбуру і гілок наприкінці зими. Папіною О.М. [77] встановлено, що за таких умов у надземних органах дерев різко підвищується оводненість, яка слугує причиною вимерзання пагонів в кроні при весняних приморозках.

Усі рослини *A. negundo* у контрольних умовах відзначалися стійкістю і середньою декоративністю (табл. 6.2). Лише у однієї рослини з насадження на стовбурі було зафіксовано ураження раковими хворобами площею 15 см². В зоні слабого забруднення підприємства у рослин виду була зафіксована суховерхість, проте загальна зрідженість крони не перевищувала 4%. Основними ураженнями листової пластинки були хлорози і некрози, які наявні лише у 10% листків. На відміну від цього, в зоні сильного рівня забруднення на промисловому майданчику ПАТ «Криворізький суриковий завод» понад 20% листків *A. negundo* були ушкоджені хлорозами та некрозами, що у 3 рази перевищувало контрольні показники. Встановлене, ймовірніше за все, обумовлено надмірною акумуляцією плюмбуму, що провокував інтенсивний розвиток процесів пероксидного окиснення ліпідів у листках виду [425]. Багатьма дослідниками [412, 422, 426] *A. negundo* виділяється як вид-біоіндикатор до забруднення довкілля саме плюмбумом. В промислових умовах стовбур виду був пошкоджений морозобоїнами розміром 3 x 10 см. Для 20% рослин характерною була суховерхість, вони мали незадовільний стан і оцінені нами як нестійкі. Одна рослина *A. negundo* з десяти досліджених загинула.

Більшість дослідників відносить *T. cordata* до середньостійких видів по відношенню до багатьох негативних факторів [412, 427]. Оцінка стану насаджень даного виду в умовному контролі показала, що рослини мали середній рівень декоративності, а зрідженість крони не перевищувала 5,2%

(табл. 6.2). Проте, на стовбурі кількох дерев спостерігалися невеличкі морозобоїни (1 x 3 см).

В промислових умовах в зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод» 28% листків *T. cordata* були пошкоджені точковим некрозом, а хлоротичні плями вкривали до 15,5% загальної кількості асиміляційних органів (рис. 6.8). Площа ураження була у 3,5 рази вищою, ніж у інтактних рослин. Поява некротичних ділянок, вочевидь, є наслідком активації пероксидного окиснення ліпідів, викликаного стресовою дією комплексного забруднення важкими металами [428], а також зміною функціонування інших гомеостатичних механізмів. Зазначене опосередковано підтверджується і дослідженнями Чупахіної Г.М. [343], у яких був встановлений взаємозв'язок між розвитком хлорозів і підвищеною концентрацією кадмію в листках *T. cordata*.

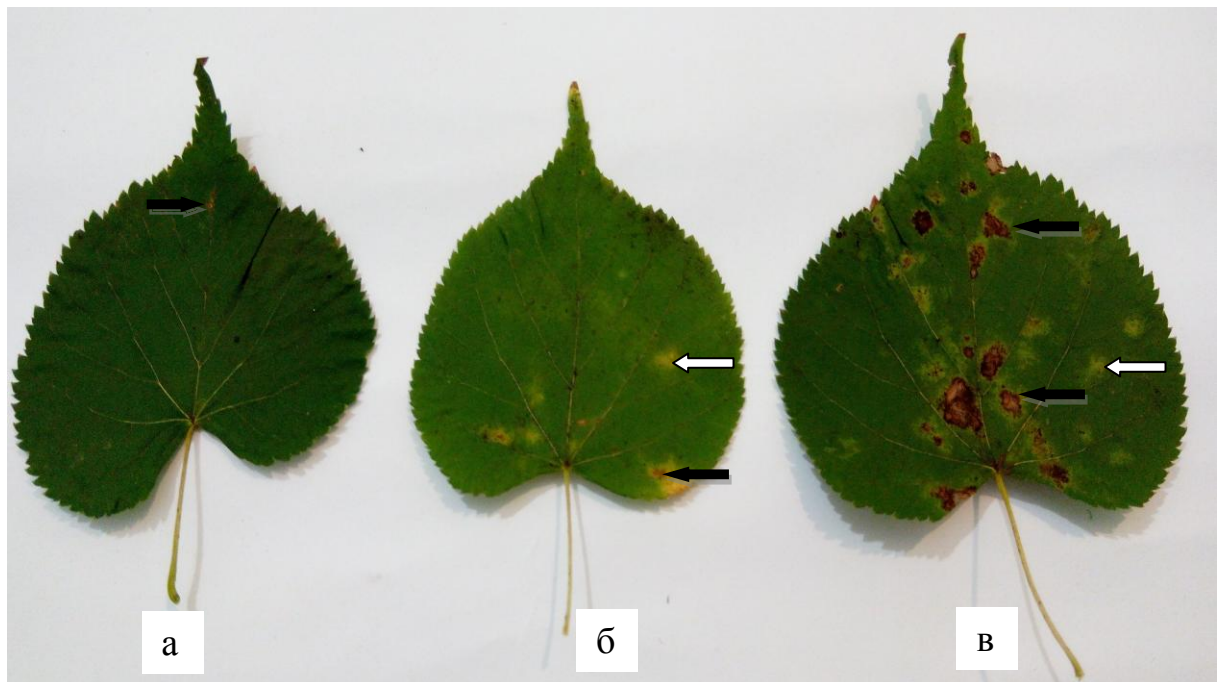


Рис. 6.8. Ураження листків *T. cordata* хлорозами (біла стрілка) і некрозами (чорна стрілка): а – умовний контроль, б – зона слабого забруднення, в – зона сильного забруднення.

Скелетні гілки згаданого виду в промислових умовах у 6 разів більше ушкоджувалися гниллю та судинним мікозом. До того ж стовбур рослин

T. cordata вкривали значні морозобоїни до 75 см² (рис. 6.9) та ракові хвороби (8 x 10 см). Всі особини *T. cordata* характеризувалися помітним пригніченням росту, зрідженістю крони та появою сухих гілок.



Рис. 6.9. Морозобоїни на стовбурі *T. cordata* у зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод».

Серед видів з низьким коефіцієнтом біологічної акумуляції важких металів найбільш стійким виявився *U. leavis*. Багатьма дослідниками даний вид віднесений до стійких за стресового впливу більшості поллютантів, і який володіє високою бактерицидною активністю [412, 427]. Як видно з таблиці 6.3, в умовах контролю і при слабкому рівні забруднення (в санітарно-захисній зоні підприємства) рослини були стійкими і мали середній рівень декоративності. Зрідженість крони не перевищувала 7%. У кількох рослин на стовбурах були виявлені морозобоїни розміром до 24 см².

Оцінка стану деревних рослин за різного рівня забруднення важкими металами

Моніторингова ділянка	Клас віку насаджень	Інтенсивність ураження чи пошкодження												3	Якісний стан	Клас декорат. (Д)	Σ
		Стовбур				Гілки		Листки									
		Мокрий судинний бактеріоз/ Морозобоїни		Ракові хвороби		Гниль та судинні мікози		хлороз		некроз		шкідники					
		см ²	бал	см ²	бал	%	бал	%	бал	%	бал	%	бал				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Ulmus laevis</i>																	
Умовний контроль	2	— / 25,0	1,3	—	0	2,3	0,1	10,0	1,0	10,0	0,4	5,0	0,5	3,5	с – 100	1 – 100	0,6
Зона сильного забруднення	2	— / 75,0	2,2	100,0	2,3	24,5	2,2	34,0	2,6	21,0	0,8	20,0	1,5	32,5	с – 70 н/с – 30	2 – 70 3 – 30	1,9
Зона слабого забруднення	2	— / 25,0	1,3	50,0	1,5	2,7	0,1	12,5	1,1	9,5	0,4	10,0	1,0	7,3	с – 80 н/с – 20	2 – 100	0,8
<i>Aesculus hippocastanum</i>																	
Умовний контроль	2	— / 25,0	1,3	—	0	3,1	0,2	7,5	0,7	11,3	0,5	15,0	1,3	3,5	с – 100	2 – 100	0,7
Зона сильного забруднення	2	— / 125,0	2,3	—	0	10,5	0,6	58,0	3,0	21,0	0,8	45,6	3,0	41,0	с – 40 н/с – 60	3 – 100	1,9
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula pendula</i>																	
Умовний контроль	2	— / 24,0	1,3	—	0	2,7	0,2	5,0	0,5	10,0	0,5	2,0	0,2	3,2	с – 100	1 – 80 2 – 20	0,6
Зона сильного забруднення	2	— / 100,0	1,7	120,0	3,0	23,0	0,7	40,0	2,7	51,0	2,0	10,0	1,0	45,0	с – 40 н/с – 60	3 – 100	1,9
Зона слабого забруднення	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примітка: «—» – вид не зростає; 3 – зрідженість крони; с – стійкий (за деякими шкалами бал пошкодження 1-2 бали), н/с – не стійкий (за двома чи більше шкалами пошкоджень – 3 бали); Д – клас декоративності: 2 – зменшення приростів, з'являються ураження асиміляційних органів; 3 – дерева з помітним пригніченням росту, зрідженою кроною, появою сухих гілок; Σ – сумарний бал ураження.

Хлорозами і некрозами було пошкоджено близько 10% асиміляційних органів. У зоні сильного забруднення інтенсивність пошкодження листків хлорозами та некрозами у 3 та 2 рази відповідно перевищувала показники інтактних рослин (табл. 6.3, рис. 6.10).

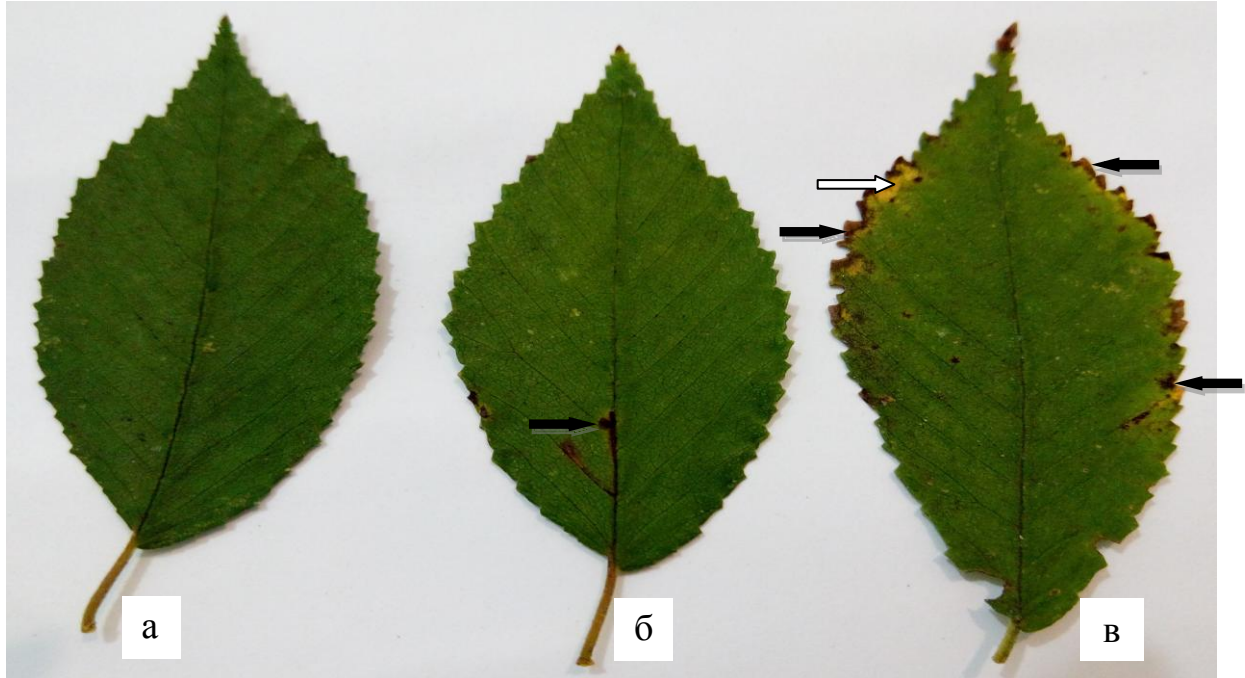


Рис. 6.10. Ураження асиміляційних органів *U. leavis* хлорозами (біла стрілка) і некрозами (чорна стрілка): а – умовний контроль, б – зона сильного забруднення.

Зрідженість крони перевищувала 30%, а скелетні гілки були ушкоджені гниллю та судинними мікозами у 12 разів більше, ніж у контрольних рослин. Стовбури *U. leavis* були пошкоджені двома-трьома морозобоїнами розміром 75 см^2 та уражені раковими хворобами ($10 \times 10 \text{ см}$). 30% рослин *U. leavis* виявилися нестійкими і мали низький рівень декоративності.

Насадження *A. hippocastanum* в умовах контролю виявилися відносно стійкими, хоча порівняно з усіма іншими видами більше пошкоджувалися шкідниками, зокрема мінуючою міллю каштановою (*Cameraria ohridella*). Однак останнє є типовим пошкодженням асиміляційних органів цього виду за останні роки в Україні і Західній Європі [89, 429, 430]. До того ж на стовбурах були відмічені невеликі морозобоїни (табл. 6.3).

На противагу цьому, на забруднених територіях хлоротичними плямами уражені понад 50% асиміляційних органів *A. hippocastanum*. Головною причиною зниження вмісту основних пігментів фотосинтезу в присутності важких металів є пригнічення біосинтезу хлорофілів, пов'язане, в першу чергу, з безпосередньою дією іонів металів на активність ферментів, в нашому випадку нікелю та кадмію [148]. Опосередкована дія металів на біосинтез хлорофілів пов'язана, на думку деяких вчених, з дефіцитом заліза [16, 431]. На 20% листків спостерігалось ураження крайовим, точковим та плямовим некрозом, а також до 5% листків було уражено некрозом по типу «риб'ячий хвіст» (відбувається злиття крайового і міжжилкового некрозу), характерного для асиміляційних органів *A. hippocastanum* і в умовах техногенного забруднення Київського мегаполісу сполуками плумбуму і кадмію [214].

Кількість скелетних гілок *A. hippocastanum* уражених гнилями і судинними мікозами у 3 рази перевищувала таку в контролі, до того ж на гілках спостерігалися морозобоїни (рис. 6.11).

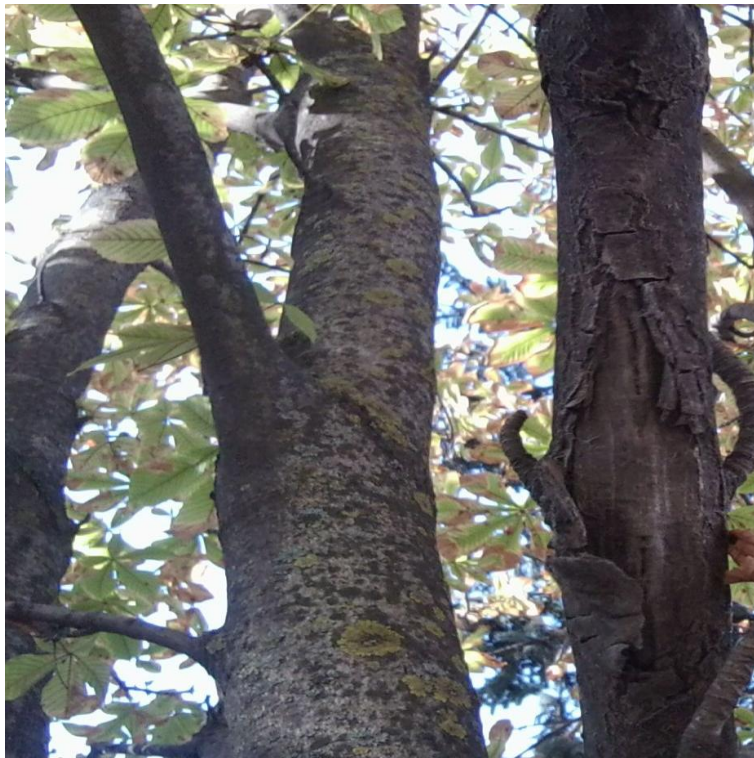


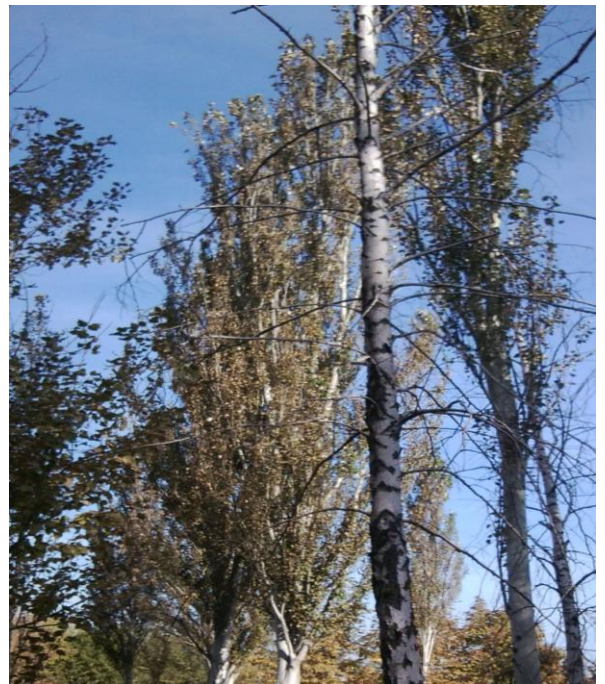
Рис. 6.11. Морозобоїни на скелетних гілках *A. hippocastanum* у зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод».

Розміри морозобоїн на стовбурах зростали (близько 125 см²). Для рослин виду характерним були суховерхість і зрідженість крони понад 20%. Одна рослина з 10 обстежених екземплярів у зоні сильного забруднення підприємства загинула. Загалом насадження *A. hippocastanum* виявилися нестійкими і мали низьку декоративність.

B. pendula (вид з низьким рівнем акумуляції більшості важких металів) в контрольних умовах характеризувалася високою декоративністю та стійкістю (табл. 6.3). Хоча у деяких рослин були присутні на стовбурах невеликі морозобоїни. Ількун Г.М. [432], Башмаков Д.І. [427] та ін. відносять *B. pendula* до чутливих видів по відношенню до багатьох поллютантів. Висока ступінь забруднення, характерна для великим промислових міст, призводить до послаблення загального стану рослин виду, їх передчасного старіння, зниження продуктивності, ураження хворобами і шкідниками, усихання та загибелі. Так, за нашими даними, в зоні сильного забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод» особини *B. pendula* виявилися нестійкими і мали низький ступінь декоративності. Один екземпляр із 10 обстежених всох (рис. 6.12).



А



Б

Рис.6.12. Морозобоїни на стовбурі *B. pendula* в промислових умовах (А) та всихання рослини.

Зрідженість крони у інших в середньому становила 45%. Стовбур більшості особин виду був пошкоджений великими і глибокими морозобоїнами (рис. 6.12), а площа ракових хвороб займала 8 x 15 см.

Результати, наведені в розділі 3 свідчать, що *B. pendula* відноситься до рослин-накопичувачів значної кількості кадмію у листках, що призводить до появи різноманітних видимих симптомів фітотоксичної дії даного металу. Так, ряд авторів вказує на той факт, що за умов техногенного навантаження вже на початку вегетації *B. pendula* та *Betula czerepanovii* іони нікелю та кадмію проявляють токсичну дію на процеси мітотичних поділів клітин в апексах бруньок пагонів, а також на послідуєчий поділ та розтягування цих клітин [125, 166]. В подальшому це призводить до зменшення розмірів листових пластинок і погіршення їх функціонування. Зокрема Беляєвою Ю.В. [142] було встановлено зменшення кількості продихів у листках *B. pendula*, що зростала у насадженнях поблизу промислових підприємств м. Гольятті.

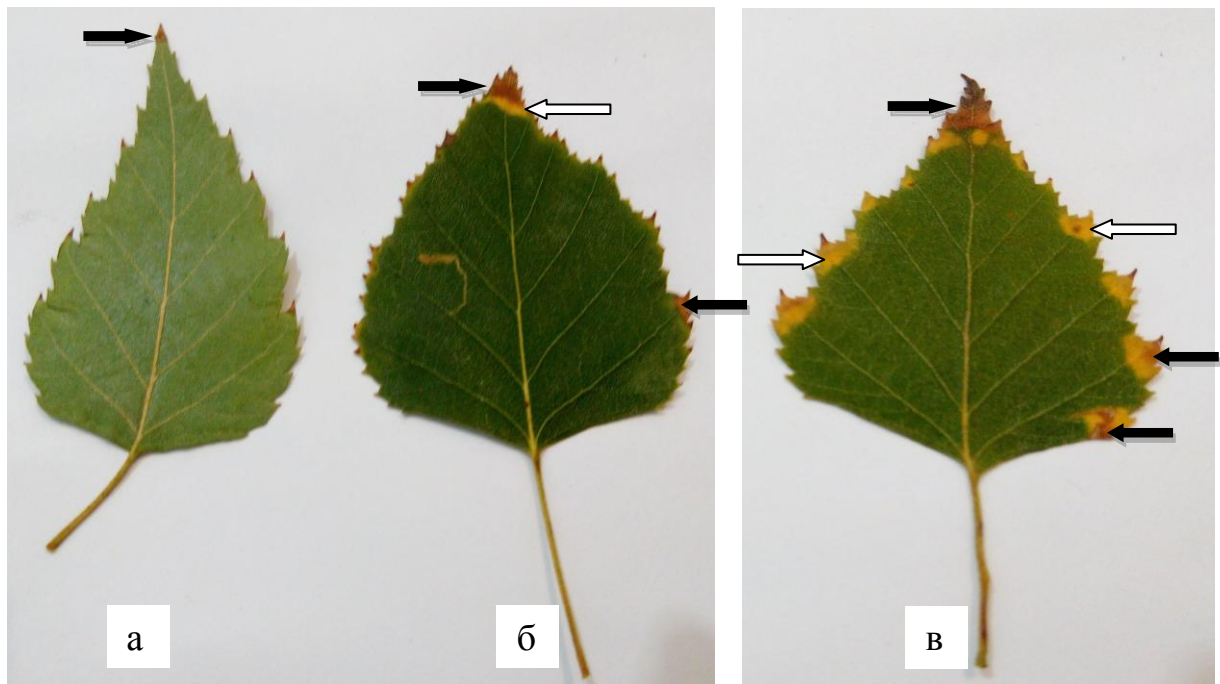


Рис. 6.13. Пошкодження листків *B. pendula* хлорозами (біла стрілка) та некрозами (чорна стрілка): а – умовний контроль, б – зона слабого забруднення, в – зона сильного забруднення.

За даними таблиці 6.3, послаблення життєвого стану *B. pendula* в зоні сильного забруднення також виражалося і в погіршенні анатомо-морфологічних характеристик листків (рис.6.13). Понад 40% листків була уражена некрозами та крайовими хлорозами.

Підсумовуючи зазначимо, що досліджувані види деревних рослин можна розподілити на дві групи. До першої із загальною зрідженістю крони до 30% і сумарним балом ураження, що не перевищує 1,5, належать *P. bolleana*, *P. italica*, *A. negundo* і *T. cordata*. За умов сильного забруднення дані види у 90-100% екземплярів мають стійкий якісний стан. Не зважаючи на це, рослини дещо втрачають декоративні якості, а їх насадження потребують більш ретельного догляду.

До другої – належать рослини, які в зоні сильного рівня забруднення ПАТ «Криворізький суриковий завод» мають зрідженість крони понад 30%, нестійкий якісний стан у 30-60% особин і характеризуються сумарним балом ушкоджень до 2,2. Це такі види як *P. deltoides*, *S. aucuparia*, *U. leavis*, *A. hippocastanum* і *B. pendula*. Рослини знаходяться на різних стадіях відмирання або значно пригнічені. Насадження з таких видів потребують повної реконструкції.

В умовах сильного забруднення з вмістом важких металів для створення стійких деревних насаджень нами рекомендовано використовувати в озелененні території *P. bolleana*, *P. italica*, *A. negundo* та *T. cordata*.

Список використаних джерел

411. Агафонова А.Л. Влияние экологических факторов на рост и развитие липы мелколистной в г. Екатеринбурге: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. сел.-хоз. наук: спец. 06.03.03 / А.Л. Агафонова. – Екатеринбург, 2011. – 23 с.
412. Рамазанова З.Р. Адаптивные структурно-функциональные особенности побегов древесных растений в условиях г. Махачкалы: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.02.08 «Экология (биология)» / З.Р. Рамазанова. – Махачкала, 2012. – 26 с.
413. Лукина Ю.М. Воздействие промышленного загрязнения на строение листа *Betula czerepanovii* (Betulaceae) / Ю.М. Лукина, Н.В. Василевская // Растительные ресурсы. – 2012. – Т. 48, Вып. 1. – С. 51-58.
414. Неверова О.А. Применение фитоиндикации в оценке загрязнения окружающей среды / О.А. Неверова // Биосфера. – 2009. – Т. 1, № 1. – С. 82-92.
415. Ковбенко О.А. Атлас хвороб деревних і чагарникових порід / О.А. Ковбенко, Ю.М. Ковбенко. – Харків, 2007. – Т. 2. – 162 с.
416. Ганжа Д.Д. Оцінка накопичення атмосферного пилу листками дерев тополі в різних урбоекотологічних умовах / Д.Д. Ганжа // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. – 2011. – №2 (47). – С. 82-85.
417. Данильчук О.В. Оцінка стану насаджень тополь на промислових майданчиках гірничорудних підприємств / О.В. Данильчук, В.М. Гришко // Агробіологія: збірник наукових праць Білоцерківського національного аграрного ун-ту. – Біла Церква, 2012. – Вип. 8 (94). – С. 57-60.
418. Geraskin S. Plants as a tool for the environmental health assessment. Encyclopedia of Environmental Health / S. Geraskin, T. Evseeva, A. Oudalova // Elsevier Science. – 2011. – V. 1. – P. 571-579.
419. Gunthardt-Goerg M. Linking stress with macroscopic and microscopic leaf response in trees: new diagnostic perspectives / M. Gunthardt-Goerg, P. Vollenweider // Environ. Pollut. – 2007. – V. 147. – P. 467-488.

420. Піскова О.М. Особливості акумуляції важких металів в листках *Sorbus aucuparia* L. та *Aesculus hippocastanum* L. у фазі повного відособлення листка / О.М. Піскова // Відновлення порушених природних екосистем: III міжнародна наукова конференція, 7-9 жовтня 2008 р.: матер. – Донецьк, 2008. – С. 450-452.
421. Піскова О.М. Оцінка чутливості *Sorbus aucuparia* L. та *Aesculus hippocastanum* L. до комплексного забруднення середовища важкими металами в промислових умовах / О.М. Піскова // Біологія: від молекули до біосфери: III Міжнародна конференція молодих науковців, 18-22 листопада 2008 р.: матер. – Харків: СПД ФО Михайлов Г.Г., 2008. – С. 291-292.
422. Алексєєва Т.М. Біоіндикація як метод екологічної оцінки стану природного навколишнього середовища / Т.М. Алексєєва // Вісник КрНУ імені Михайла Остроградського. – 2014. – Вип. 2, № 85. – С. 166-171.
423. Піскова О.М. Визначення інтенсивності процесу пероксидного окиснення ліпідів у деревних рослин за дії сполук важких металів / О.М. Піскова // XIII з'їзд Українського ботанічного товариства, 19-23 вересня 2011 р.: матер. – Львів, 2011. – С. 452.
424. Luković J. Quantitative assessment of effects of Cadmium on the histological structure of poplar and willow leaves / J. Luković, Lj. Merkulov, S. Pajević [et al.] // Water, Air, Soil Pollut. – 2012. – V. 223. – P. 2979-2993.
425. Зубровська О.М. Акумуляція важких металів у листках деревних рослин при аерогенному забрудненні екотопів / О.М. Зубровська // Сучасні технології розробки рудних родовищ. Еколого-економічні наслідки діяльності підприємств ГМК: III Міжнародна науково-технічна конференція, 19 червня 2015 р.: збір. наук. праць. – Кривий Ріг: Вид. Р.А. Козлов, 2015. – С. 219-220.
426. Хромих Н.О. Сезонна динаміка антиоксидантних процесів у листках *Acer negundo* за дії поллютантів / Н.О. Хромих, В.С. Більчук, Г.С. Россихіна-Галича, О.М. Вінниченко // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 2014. – № 22(1). – С. 71-76.

427. Башмаков Д.И. Эколого-физиологические аспекты аккумуляции и распределения тяжелых металлов у высших растений / Д.И. Башмаков, А.С. Лукаткин; под общ. ред. проф. А.С. Лукаткина. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2009. – 236 с.
428. Піскова О.М. Акумуляція важких металів та розвиток процесів пероксидації в асиміляційному апараті *Sorbus aucuparia* L. та *Tilia cordata* Mill. в промислових умовах / О.М. Піскова // Молодь і поступ в біології: V Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів, 12-15 травня 2009 р.: тези. – Т. 1. – Львів, 2009. – С. 217-218.
429. Гаманова О.М. Захист гіркокаштана звичайного від каштанової мінуючої молі / О.М. Гаманова // Захист і карантин рослин. – 2013. – Вип. 59. – С. 45-52.
430. Трибель С.О. Каштанова мінуюча міль / С.О. Трибель, О.М. Гаманова, Я. Свентославські. – К.: Колобіг, 2008. – 72 с.
431. Horvath G. Effects of heavy metal induced stress on the photosynthetic membrane characteristics / G. Horvath, M. Droppa, L.J. Horvath, B. Szalontai // Acta phytopathol. et entomol. hung. – 1995. – V. 30, N 1-2. – P. 127-129.
432. Илькун Г.М. Загрязнители атмосферы и растения / Г.М. Илькун. – К.: Наукова думка, 1978. – 247с.

ВИСНОВКИ

На основі системного аналізу метаболічних трансформацій компонентного складу ліпідів поверхневого шару кутикули листків, процесів пероксидного окиснення ліпідів, активності ліпаз та рівня ушкодження рослин встановлена видоспецифічність при формуванні фізіологічної стійкості деревних видів на промислове забруднення важкими металами.

1. За рівнем акумуляції цинку, нікелю, плюмбуму і кадмію листками дослідні види розділені на три групи: I – з високим акумуляційним потенціалом (перевищення фонового рівня більше ніж у 5 разів) включає *P. bolleana*, *P. italica* і *S. aucuparia*; II – з середнім акумуляційним потенціалом (перевищує фоновий рівень у 3-5 разів) включає *P. deltoides*, *T. cordata* і *A. negundo*; III – з низьким акумуляційним потенціалом (перевищує фоновий рівень до 2,5 разів) включає *A. hippocastanum*, *U. laevis* і *B. pendula*.

2. Доведено, що на початковому етапі морфогенезу листків у видів з високим і середнім акумуляційним потенціалом забруднення спричинювало підвищення вмісту дієнових і триєнових кон'югатів в 1,3-1,7 рази. Наприкінці фази завершення росту листків їх кількість знижувалась (особливо дієнових кон'югатів), що свідчить про поглиблення стресового навантаження.

3. За сильного рівня забруднення у видів з високим і середнім акумуляційним потенціалом (*P. bolleana*, *P. italica*, *S. aucuparia*, *T. cordata* і *A. negundo*) вміст ТБК-активних сполук зростав до 1,7 раза, тоді як у видів з низьким рівнем акумуляції токсикантів (*A. hippocastanum*, *U. laevis* і *B. pendula*) – у 2,5-3,9 разів, що і обумовлювало вищу фізіологічну стійкість перших двох груп видів в змінених умовах довкілля.

4. Зростання вмісту фосфоліпідів, етерів стеролів і вільних жирних кислот, на тлі зменшення частки ди- і тригліцеридів у видів з високим та середнім акумуляційним потенціалом (*P. italica*, *A. negundo*, *S. aucuparia* і *T. cordata*) свідчить про видоспецифічність систем регуляції й інтеграції окремих елементарних реакцій, які в подальшому реалізуються у формуванні стійкості організмів до дії промислового забруднення.

5. Доведено, що у видів з низьким акумуляційним потенціалом (*U. laevis*, *A. hippocastanum* і *B. pendula*) посилення процесів пероксидації призводило до інгібування активності кислих форм ліпаз у 2,3-2,6 рази, а у більш стійких видів (*P. bolleana*, *P. italica* і *S. aucuparia*) – навпаки до їх активації майже в 2 рази, тоді як активність лужних ліпаз зменшувалась на 20%.

6. Вперше у складі поверхневого шару кутикули листків *T. cordata* ідентифіковані фітанові дитерпеноїди, а у *S. aucuparia* – сорбінова і парасорбінова кислоти, які раніше знаходили в плодах. У *A. negundo*, *T. cordata* і *A. hippocastanum* виявлено значну кількість стеролів, стигмастанових і ергостанових стероїдів, які разом з терпеноїдами регулюють агрегатний стан поверхневого шару кутикули.

7. У видів з високим акумуляційним потенціалом вплив полютантів викликав збільшення рівня сполук з високою антиоксидантною активністю: у *P. italica* до 9 разів простих ароматичних сполук і фенолів, а у *S. aucuparia* до 1,8 разів флаван-3-,4-олів і проантоціанідинових флавоноїдів.

8. Вперше показана роль терпеноїдів, як складових кутикулярного шару, у формуванні фізіологічної адаптації листків деревних рослин за дії важких металів. У видів з середнім акумуляційним потенціалом загальною особливістю було збільшення до 3 разів флавоноїдів і до 8 разів терпеноїдів (за рахунок їх видоспецифічних складових) та зменшення до 1,5 разів рівня стеролів. Тоді як у видів з низьким акумуляційним потенціалом вміст терпеноїдів і флаваноїдів знижувався в 1,5-2,0 рази.

9. За стійкістю насаджень деревні рослини в промислових умовах розділені на дві групи. До першої, з сумарним балом ураження асиміляційних органів, гілок і стовбуру, що не перевищує 1,5, належать *P. bolleana*, *P. italica*, *A. negundo* та *T. cordata*. Другу складають види із сумарним балом ушкоджень до 2,2 (*P. deltoides*, *S. aucuparia*, *U. laevis*, *A. hippocastanum* і *B. pendula*). Їхні насадження потребують часткової або повної реконструкції. В умовах сильного забруднення важкими металами в озелененні території рекомендовано використовувати види першої групи.

«ЗАТВЕРДЖЕНО» Додаток А

«УЗГОДЖЕНО»

Директор Криворізького
ботанічного саду НАН України

А.Ю. Мазур

20 15 рокуВ.О. ректора
Запорізького національного університету

О.Г. Бондар

40.10.10102243 20 15 року

Акт

впровадження результатів науково-дослідної роботи

Організація: Запорізький національний університет

Цим актом підтверджується, що результати виконуваної у Криворізькому ботанічному саду НАН України науково-дослідної роботи з держбюджетної теми № 0106U003155 «Розвиток стресових реакцій і функціонування антиоксидантних систем захисту рослин та інтенсифікація біологічної мобілізації елементів їх мінерального живлення» та дисертаційної роботи Зубровської О.М. на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук «Процеси пероксидного окиснення ліпідів та зміни компонентів ліпідного обміну у деревних рослин за дії промислового забруднення» впроваджені у Запорізькому національному університеті.

1. Вид впроваджених результатів: порівняльна оцінка стійкості деревних рослин і визначення ролі адаптаційних трансформацій різних класів поверхневих ліпідів кутикули листків в промислових умовах.

2. Характеристика масштабу впровадження: одноразове.

3. Новизна результатів науково-дослідних робіт: якісно нові.

4. Форма впровадження: встановлення узагальненої оцінки стійкості деяких видів деревних рослин до промислових емісій, а саме, видоспецифічності акумуляції цинку, кадмію, плюмбуму і нікелю в органах асиміляції та інтенсивність пероксидного окиснення ліпідів як маркера стресового впливу.

5. Впроваджені у навчальний процес на кафедрі садово-паркового господарства та генетики рослин біологічного факультету Запорізького національного університету при викладанні окремих лекцій курсу «Фізіологія та біохімія рослин», «Фізіологія рослин», «Біоекологія», «Анатомія та морфологія рослин».

Декан біологічного факультету
доктор фарм. наук, професор

Л.О. Омелянчик

Завідувач кафедри
садово-паркового господарства та генетики
доктор біол. наук, професор

В.О. Лях

Додаток Б

«ЗАТВЕРДЖУЮ»
 Проректор з науково-педагогічної роботи
 Дніпропетровського національного
 університету ім. Олеся Гончара,
 професор _____ Чернецький С.О.
 «21» _____ 2015 р.

АКТ

впровадження результатів науково-дослідної роботи

Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара

(найменування установи, де впроваджувалася робота)

Найменування пропозиції Інтенсивність процесів пероксидації та адаптаційні зміни певних складових поверхневих ліпідів кутикули листків деревних рослин протягом морфогенезу листкової пластинки за промислового забруднення з вмістом важких металів

Робота включена з кандидатської дисертації ЗУБРОВСЬКОЇ Ольги (державного, обласного планів впровадження; впровадження в ініціативному порядку; запозичена Миколаївни «Процеси пероксидного окиснення ліпідів та зміни компонентів з методичних рекомендацій, статей з журналів, дисертацій, монографій) ліпідного обміну у деревних рослин за дії промислового забруднення»

Форма впровадження Пропозиція використовується в учбовому процесі при (впровадження методу, способу, апарату в лікувально-профілактичному закладі) викладанні теми курсу Фізіологія та біохімія рослин «Інтенсивність процесів пероксидації та адаптаційні зміни певних складових поверхневих ліпідів кутикули листків деревних рослин протягом морфогенезу листкової пластинки за промислового забруднення з вмістом важких металів»

Відповідальний за впровадження та виконавець Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, кафедра фізіології та інтродукції рослин, доктор біологічних наук, професор Ю.В. Лихолат

Ефективність впровадження Відомості про інтенсивність процесів пероксидації та адаптаційні зміни певних складових поверхневих ліпідів кутикули листків деревних рослин протягом морфогенезу листкової пластинки за промислового забруднення представляє наукову зацікавленість і необхідність в підготовці майбутніх фахівців з фізіології рослин

Пропозиції, зауваження закладу, що здійснює впровадження Результати дослідження включені в методичні розробки лекційного курсу Фізіологія та біохімія рослин за темою: «Інтенсивність процесів пероксидації та адаптаційні зміни певних складових поверхневих ліпідів кутикули листків деревних рослин протягом морфогенезу листкової пластинки за промислового забруднення з вмістом важких металів»

Строки впровадження вересень-жовтень 2015 р.

Завідувач кафедри фізіології та інтродукції
 рослин Дніпропетровського національного
 університету ім. Олеся Гончара
 доктор біологічних наук, професор _____

Ю.В. Лихолат

В.о. декана факультету біології,
 екології та медицини _____

доктор біологічних наук, професор _____

О.В. Севериновська

Додаток В

«ЗАТВЕРДЖЕНО»

Директор Криворізького
ботанічного саду НАНУ України
к.б.н. Мазур А.Ю.

“15” грудня 2013 року



«УЗГОДЖЕНО»

Проректор з науково-педагогічної
роботи, директор Криворізького
педагогічного інституту ДВНЗ
«КНУ» д.ф.н. проф. Шрамко Я.В.

15 грудня 2013 року



Акт

впровадження результатів науково-дослідної роботи

Організація: Криворізький педагогічний інститут Державного вищого навчального закладу «Криворізький національний університет».

Цим актом підтверджується, що результати дисертаційної роботи Піскової О.М. на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук «Процеси пероксидного окиснення ліпідів та зміни компонентів ліпідного обміну у деревних рослин за дії промислового забруднення» впроваджені в Криворізькому педагогічному інституті ДВНЗ «КНУ».

1. Вид впроваджених результатів: оцінка стійкості деревних рослин і встановлення особливостей їх ліпідного обміну за дії промислового забруднення.

2. Характеристика масштабу впровадження: одноразове.

3. Форма впровадження: використання на лекційних та лабораторних заняттях узагальненої оцінки стійкості рослин за дії промислових емісій, зокрема видоспецифічності акумуляції цинку, хрому, кадмію, плюмбуму та нікелю в органах асиміляції, аналіз взаємозв'язків між змінами вмісту поверхневих ліпідів, інтенсивністю пероксидного окиснення ліпідів та активністю ферментів ліпідного обміну.

4. Новизна результатів науково-дослідних робіт: якісно нові.

5. Впроваджені у навчальний процес на кафедрі ботаніки та екології природничого факультету Криворізького педагогічного інституту КНУ при викладанні окремих лекцій курсу «Фізіологія рослин» та спецкурсів: «Фізіологія та захист рослин», «Рослинність техногенних екотопів», «Промислова екологія».

Декан природничого факультету
к.п.н., доцент

Григоренко Л.В.

Зав. кафедрою ботаніки і екології
к.б.н., доцент

Євтушенко Е.О.

Додаток Г

УЗГОДЖЕНО:**ЗАТВЕРДЖЕНО:**

Україна
Директор Криворізького
ботанічного саду НАН України
к.б.н. Мазур А.Ю.
Україна
2015 року



Генеральний директор
ПАТ «Криворізький суріковий завод»
О.М. Васильков
“6” 11 2015 року



**Акт
впровадження результатів науково-дослідної роботи**

Організація: ПАТ «Криворізький суріковий завод».

Цим актом підтверджується, що результати виконуваної в Криворізькому ботанічному саду НАН України науково-дослідної роботи «Транслокація важких металів і фтору в системі «грунт – рослина» та підвищення стійкості рослин за дії абіотичних факторів» (№ ДР 0110U004493) за цільовою програмою НАН України з проблем сталого розвитку, раціонального природокористування та збереження навколишнього середовища та дисертаційної роботи Зубровської О.М. на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук «Фізіологія стійкості деревних рослин і роль процесів пероксидного окиснення ліпідів та зміни компонентів ліпідного обміну при адаптації до дії важких металів» впроваджені у ПАТ «Криворізький суріковий завод».

1. Вид впроваджених результатів: оцінка стану насаджень деревних рослин на промислових майданчиках ПАТ «Криворізький суріковий завод».
2. Характеристика масштабу впровадження: одноразове.
3. Форма впровадження: встановлена доцільність використання певних видів деревних рослин в озелененні промислових майданчиків та наданий додатковий асортимент стійких до дії важких металів видів для створення насаджень з найбільшим ремедіаційним потенціалом.
4. Новизна результатів науково-дослідних робіт: якісно нові.
5. Впроваджені у ПАТ «Криворізький суріковий завод».
6. Соціальний та науково-технічний ефект: встановлено різні ураження та пошкодження асиміляційних органів, стовбуру, гілок, а також якісного стану та декоративності насаджень деревних рослин на промисловому майданчику ПАТ «Криворізький суріковий завод». Отримані дані будуть використовуватись для розробки заходів щодо покращення стану насаджень, підвищення їх функціонального призначення в якості фітофільтрів затримання пилу та газових викидів і, як наслідок – поліпшення стану навколишнього середовища людини та мінімізації екологічних ризиків.
Оскільки впровадження має соціальний характер економічний ефект не розраховується.

Заступник директора
з наукової роботи,
завідувач відділом фізіології
рослин і біології ґрунтів, к.б.н.

Гришко В.М.

Учений секретар, к.б.н.

Сищиків Д.В.

Начальник відділу ОП

Протопопов А.В.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ**Статті, що входять до фахових видань України**

1. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Особливості акумуляції важких металів та інтенсивність пероксидного окиснення ліпідів у листках деревних рослин під впливом промислових викидів / О.М. Піскова (О.М. Зубровська), В.М. Гришко // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія: Біологія. – 2010. – Вип. 3 (21). – С. 54-62. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень)*.
2. Гришко В.М. Процеси пероксидного окиснення ліпідів та зміни кількісного і якісного складу поверхневих ліпідів у *Populus italica* (Du Roi) Moench, *Populus deltoides* Marsh. та *Aesculus hippocastanum* L. за різного рівня забруднення важкими металами / В.М. Гришко, О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Доповіді НАН України. – 2012. – № 8. – С. 123-130. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи та обговоренні результатів досліджень)*.
3. Гришко В.М. Особливості акумуляції важких металів у листках деревних рослин при аерогенному забрудненні екотопів / В.М. Гришко, О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Інтродукція рослин. – 2014. – № 1(61). – С. 93-101. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень)*.
4. Зубровська О.М. Видоспецифічні зміни кутикулярних ліпідів та процеси пероксидного окиснення ліпідів у листках деревних рослин у промислових умовах / О.М. Зубровська, В.М. Гришко // Біологічні студії. – 2016. – Т.10, № 3-4. – С. 47-60. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень)*.

Статті які входять до наукометричних баз цитування

5. Гришко В.М. Накопичення важких металів та перебіг вільнорадикальних реакцій в асиміляційних органах деревних рослин в умовах забруднення / В.М. Гришко, О.М. Зубровська // Физиология растений и генетика. – 2015. – Т. 47, № 1(273). – С. 47-57. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
6. Зубровська О.М. Зміни складу поверхневих ліпідів кутикули *Populus italica* та *Betula pendula* в умовах забруднення / О.М. Зубровська, В.М. Гришко // Біологічний вісник МГПУ імені Богдана Хмельницького. – 2014. – № 4 (2). – С. 142-158. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*

Статті у закордонних фахових виданнях

7. Piskova O. (Zubrovs'ka O.) Intensity of free radical processes in the leaves of arboreal plants under act of industrial dust borne extracts / O. Piskova (O. Zubrovs'ka), V. Gryshko // University of Debrecen Journal of Agricultural Sciences. – 2010. – V. 38. – P. 83-87. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи та аналізувала результати досліджень).*

Статті, які додатково відображають наукові результати дисертації

8. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Оцінка впливу промислового забруднення на процеси пероксидації в листках деревних рослин / О.М. Піскова (О.М. Зубровська), В.М. Гришко // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку. – К.: Логос, 2009. – Т.2. – С. 299-305. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи та аналізувала результати досліджень).*

Монографії

9. Важкі метали: надходження в ґрунти, транслокація у рослинах та екологічна небезпека / В.М. Гришко, Д.В. Сищиков, О.М. Піскова (О.М. Зубровська), О.В. Данильчук, Н.В. Машталер. – Донецьк: “Донбас”, 2012. – 306 с. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізувала*

ї інтерпретувала дані по вмісту важких металів у ґрунтах і рослинному матеріалі, а також рівню оксидативних процесів у листках деревних рослин, узагальнено результати досліджень)

Матеріали конференцій та тези доповідей

10. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Особливості акумуляції важких металів в листках *Sorbus aucuparia* L. та *Aesculus hippocastanum* L. у фазі повного відособлення листка / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Відновлення порушених природних екосистем: III міжнародна наукова конференція, 7-9 жовтня 2008 р.: матер. – Донецьк, 2008. – С. 450-452.
11. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Оцінка чутливості *Sorbus aucuparia* L. та *Aesculus hippocastanum* L. до комплексного забруднення середовища важкими металами в промислових умовах / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Біологія: від молекули до біосфери: III Міжнародна конференція молодих науковців, 18-22 листопада 2008 р.: матер. – Харків: СПД ФО Михайлов Г.Г., 2008. – С. 291-292.
12. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Акумуляція важких металів та розвиток процесів пероксидації в асиміляційному апараті *Sorbus aucuparia* L. та *Tilia cordata* Mill. в промислових умовах / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Молодь і поступ в біології: V Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів, 12-15 травня 2009 р.: тези. – Т. 1. – Львів, 2009. – С. 217-218.
13. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Вплив промислового забруднення на асиміляційний апарат *Populus bolleana* Lauche та *Betula pendula* Roth. / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Актуальні проблеми ботаніки та екології: міжнародна конференція молодих учених, 11-15 серпня 2009 р.: матер. – Тернопіль: Підручники і посібники, 2009. – С. 202-203.
14. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Вплив забруднення промисловими аерополітантами на розвиток оксидативного стресу в асиміляційному апараті *Populus bolleana* Lauche та *Picea pungens* Engelm / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Перспективи розвитку лісового та садово-паркового господарства: наукова конференція присвячена 75-річчю від дня

- народження проф. Мороза П.І, 27-28 квітня 2010 р.: тези доп. – Умань, 2010. – С. 110-111.
15. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Інтенсивність процесів пероксидації в листках деревних рослин за комплексного забруднення пиловими викидами з підвищеним вмістом важких металів / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів: XI конференція молодих вчених, 22-24 червня, 2010 р.: матер. – Київ, 2010. – С. 144-145.
 16. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Динаміка акумуляції важких металів в листках деревних рослин в умовах забруднення промисловими викидами / О.М. Піскова (О.М. Зубровська), В.М. Гришко // Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах і дендропарках: міжнародна наукова конференція присвячена 75-річчю заснування Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України, 15-17 вересня 2010 р.: матер. – Київ: Фітосоціоцентр, 2010. – С. 533-536.
 17. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Темпи акумуляції важких металів та інтенсивність процесів пероксидації в асиміляційних органах деревних рослин в умовах промислового забруднення / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку: VI міжнародна наукова конференція, 4-7 жовтня 2010 р.: матер. – Донецьк, 2010. – С. 363-365.
 18. Писковая О.Н. (Зубровская О.Н.) Особенности аккумуляции тяжелых металлов и продуктов ПОЛ в листьях древесных растений при стрессовом воздействии / О.Н. Писковая (О.Н. Зубровская), В.Н. Гришко // Растение и стресс (Plant under Environmental Stress): Всероссийский симпозиум, 9-12 ноября 2010 г.: тез. докл. – Москва, 2010. – С. 283-284.
 19. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Визначення інтенсивності процесу пероксидного окиснення ліпідів у деревних рослин за дії сполук важких металів / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // XIII з'їзд Українського

- ботанічного товариства, 19-23 вересня 2011 р.: матер. – Львів, 2011. – С. 452.
20. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Вплив забруднення важкими металами на деякі фізіолого-біохімічні процеси в листках деревних рослин / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Регуляція росту і розвитку рослин: фізіолого-біохімічні та генетичні аспекти: 2-га міжнародна конференція, 11-13 жовтня 2011 р.: матер. – Харків, 2011. – С. 113-114.
21. Піскова О.М. (Зубровська О.М.) Зміни поверхневих ліпідів кутикули листків деревних рослин в промислових умовах / О.М. Піскова (О.М. Зубровська) // Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів: XII конференція молодих вчених, 15-16 листопада, 2012 р.: матер. – К.: ІФРГ НАНУ, 2012. – С. 122-123.
22. Писковая О.Н. (Зубровская О.Н.) Воздействие промышленного загрязнения на изменение липидных компонентов кутикулы листьев *Populus deltoides* Marsh. и *Tilia cordata* Mill. / О.Н. Писковая (О.Н. Зубровская), В.Н. Гришко // Инновационные направления современной физиологии растений: Всероссийская научная конференция с международным участием, 2-6 июня 2013 г.: тез. докл. – М. – 2013 г. – С. 318.
23. Зубровська О.М. Оцінка впливу промислових викидів з вмістом важких металів на асиміляційні органи деревних рослин / О.М. Зубровська // Регуляція росту і розвитку рослин: фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти: III Міжнародна наукова конференція, 11-12 листопада, 2014 р.: тези доп. – Х.: ХНУ ім. В.Н. Каразіна, 2014. – С. 112-113.
24. Зубровська О.М. Акумуляція важких металів у листках деревних рослин при аерогенному забрудненні екотопів / О.М. Зубровська // Сучасні технології розробки рудних родовищ. Еколого-економічні наслідки діяльності підприємств ГМК: III Міжнародна науково-технічна конференція, 19 червня 2015 р.: збір. наук. праць. – Кривий Ріг: Вид. Р.А. Козлов, 2015. – С. 219-220.

25. Зубровська О.М. Особливості ліпідного обміну в асиміляційних органах деревних рослин при забрудненні довкілля важкими металами / О.М. Зубровська, В.М. Гришко // Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах та дендропарках: Міжнародна наукова конференція присвячена 80-річчю від дня заснування Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка, 15-17 вересня 2015 р.: матер. – Київ: Фітосоціоцентр, 2015. – С. 87-88.
26. Зубровська О.М. Біоіндикація рівня забруднення довкілля за акумуляцією важких металів деякими деревними рослинами / О.М. Зубровська // Відновлення біотичного потенціалу агроecosystem: друга Міжнародна науково-практична конференція, 9 жовтня, 2015 р.: матер. – Дніпропетровськ, 2015. – С. 113-116.
27. Зубровская О.Н. Кутикулярные липиды и процессы перекисного окисления липидов в листьях древесных растений в условиях загрязнения тяжелыми металлами / О.Н. Зубровская, В.Н. Гришко, В.П. Грахов // Фундаментальные и прикладные проблемы современной экспериментальной биологии растений: научная конференция для молодых ученых, 23-27 ноября 2015 г.: матер. – Москва: ИФР РАН, 2015. – С. 775-780.
28. Зубровська О.М. Оцінка стійкості деревних рослин за дії комплексного забруднення важкими металами / О.М. Зубровська // Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів: XIII конференція молодих вчених, 19-20 травня 2016 р.: матер. – К., 2016. – С. 21-23.