

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК ТАДЖИКИСТАНА
Институт ботаники, физиологии и генетики растений

УДК:581.137.301(575.3)

ББК:28.57(2Т)

X-18

На правах рукописи

Хамроева Холида Мухамадиевна

**ЭКЗОГЕННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ МЕХАНИЗМОВ УСТОЙЧИВОСТИ
РАСТЕНИЙ *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. В УСЛОВИЯХ СТРЕССА**

Автореферат

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук по специальности
03.01.05 – Физиология и биохимия растений

ДУШАНБЕ – 2024

Научная работа выполнена в Институте ботаники, физиологии и генетики растений Национальной академии наук Таджикистана

Научный руководитель: **Давлятназарова Зульфия Буриевна** – доктор биологических наук, главный научный сотрудник Института ботаники, физиологии и генетики растений НАНТ

Научный консультант: **Джумаев Бахшулло Бокиевич** - доктор биологических наук, член-корреспондент НАНТ, главный научный сотрудник Института ботаники, физиологии и генетики растений НАНТ

Официальные оппоненты: **Юлдошев Химохиддин** – доктор биологических наук, профессор кафедры биохимии Таджикского национального университета;

Тагоева Хатича Эркаевна - кандидат биологических наук, декан факультета педагогики и психологии Дангаринского государственного университета.

Ведущая организация: Таджикский государственный педагогический университет имени С.Айни.

Защита диссертации состоится 12 сентября 2024 года, в 14⁰⁰ часов на заседании Диссертационного совета 6ДКОА-038 при Таджикском национальном университете, по адресу: 734025, Республика Таджикистан, г. Душанбе, ул. Буни Хисорак, корп.16, студенческий городок, E-mail: sayram75@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в центральной библиотеке Таджикского национального университета по адресу 734025, г. Душанбе, пр. Рудаки, 17, а также на официальном сайте www.tnu.tj

Автореферат разослан " ____ " _____ 2024 г.

**Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент**

Иброгимова С.И.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. В последние годы особое внимание уделяется изучению устойчивости и продуктивности различных культур в условиях воздействия неблагоприятных факторов окружающей среды и роли антиоксидантов в повышении адаптационного потенциала.

В экстремальных условиях среды индуцируется активация многоуровневой биохимической системы антиоксидантной защиты, так как при воздействии стрессоров любой природы в первую очередь происходит оксидативный стресс, при котором наблюдается сверхпродукция активных форм кислорода (АФК), стимулирующих образование малонового диальдегида (МДА) и процессы перекисного окисления липидов (ПОЛ).

Главным свойством, определяющим механизм адаптации растений при стрессе является способность к индукции активности антиоксидантных систем. Это может происходить за счет увеличения активности как отдельных, так и нескольких компонентов системы защиты [Гарифзянов и др., 2012; Колупаев и др., 2019; Halliwell, Gutteridge, 2015; Noctor et al., 2014].

В детоксикации АФК могут принимать участие не ферментативные антиоксиданты. Особая роль в этой группе принадлежит аскорбиновой кислоте (АК) и α -токоферолу (витамин Е) [Колупаев и др., 2015; Szarka et al., 2012].

Аскорбиновая кислота содержится во всех компартментах клеток растений, но наибольшее её количество локализовано в хлоропластах и цитозоле [Прадедова и др., 2018]. Оксидоредуктазы, локализованные во всех органелах клетки участвуют в окислении АК, что приводит к изменению редокс-статуса растений. Антиоксидантные свойства АК связаны с детоксикацией H_2O_2 и других АФК. Помимо этого, АК может выполнять роль кофактора, участвующего в регенерации токоферола – одного из основных протекторов клеточных мембран от окислительного стресса и способствующего сохранению ионного гомеостаза клеток [Qaisar et al., 2010].

Роль токоферолов состоит во взаимодействии с перекисными радикалами липидов и торможении процессов перекисного окисления (ПОЛ). В условиях стрессорного воздействия в хлоропластах растений арабидопсиса окисленная форма токоферола – токоферолхинон подвергается восстановлению до α -токоферола, что способствует поддержанию его пула в клетках [Huang et al., 2005].

Изучение проявления защитных функций антиоксидантной системы в условиях стресса и ее влияние на физиолого-биохимические показатели растений представляет особый интерес и имеет теоретическое и практическое значение, однако проблемы функционирования механизмов устойчивости растений в условиях стрессовых факторов среды до конца не изучены.

Успешное функционирование антиоксидантной системы и устойчивость растений к воздействиям факторов окружающей среды подразумевает и поиск методов экзогенной регуляции, т.е. предотвращения окислительного стресса с использованием экзогенных антиоксидантов и их синтетических производных, обладающих протекторными свойствами с целью подавления генерации АФК или уменьшения оксидативных повреждений в результате негативного действия стрессоров. В связи с этим, целью настоящего исследования было изучение роли экзогенных антиоксидантов в повышении устойчивости растений в условиях стресса, в частности в условиях засоления, что имеет практическую ценность.

Степень изученности научной темы. Изучение проблем устойчивости и адаптивности различных растений к изменяющимся условиям окружающей среды является актуальным в связи с ухудшением экологической ситуации и возникновением нехватки продовольствия во всем мире. Многие научные центры в различных странах заняты решением этих проблем на физиологическом, биохимическом, генетическом и

молекулярном уровнях. В Таджикистане также ведутся исследования в этом направлении, в частности в работах Алиева К. с сотрудниками, Якубовой М.М. с сотрудниками, Абдуллаева А.А. с сотрудниками и др. показано, что устойчивость растений к различным абиотическим стрессам сопряжена с работой антиоксидантных систем и адаптационный потенциал того или иного генотипа растения зависит от эндогенной регуляции устойчивости и продуктивности.

Связь работы с научными программами (проектами) и темами. Диссертационная работа выполнена в рамках научно-исследовательской темы лаборатории биохимии фотосинтеза Института ботаники, физиологии и генетики растений Национальной академии наук Таджикистана «Изучение действия стрессовых факторов, индуцируемых изменением климата в Таджикистане, на физиолого-биохимические процессы у пшеницы» (№ ГР 0102 ТД 913).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Цель исследования: Изучение влияния экзогенных антиоксидантов на физиолого-биохимические показатели и адаптационную способность различных генотипов *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. в условиях солевого стресса.

Задачи исследования:

1. Изучить некоторые морфо-физиологические показатели растений арабидопсиса в условиях солевого стресса;
2. Изучить влияние экзогенных антиоксидантов на содержание АФК и фотосинтетических пигментов арабидопсиса в условиях NaCl;
3. Изучить влияние экзогенных антиоксидантов на потенциальную интенсивность фотосинтеза и фотосинтетический метаболизм углерода *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. в условиях хлоридного засоления;
4. Оценить влияние экзогенных антиоксидантов на содержание эндогенной аскорбиновой кислоты в растениях арабидопсиса в условиях NaCl;
5. Изучить воздействия экзогенных антиоксидантов на процессы перекисного окисления липидов при солевом стрессе;
6. Изучить компоненты антиоксидантной системы защиты растений (СОД, каталаза, пролин) арабидопсиса при стрессорном воздействии NaCl.

Объектом исследования было изучение регуляции механизмов устойчивости растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh., относящихся к высшим растениям из семейства крестоцветных, которое обладает относительно коротким жизненным циклом, большой семенной продуктивностью и малым числом хромосом, что позволяет успешно использовать это растение как модельный объект в молекулярно-генетических и физиолого-биохимических исследованиях.

Предмет исследования. Воздействие экзогенных антиоксидантов на физиолого-биохимические особенности устойчивости модельного объекта *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. в условиях хлоридного засоления.

Научная новизна исследования. Впервые изучено влияние экзогенных антиоксидантов аскорбиновой кислоты и α -токоферола в регуляции адаптационного потенциала растений арабидопсиса. Показано, что устойчивость генотипически детерминирована и не всегда стимуляция экзогенными антиоксидантами приводит к повышению уровня устойчивости.

Установлено, что у дикой формы высокая активность СОД наблюдалась у растений, выращенных в условиях хлоридного засоления при концентрации 0.1 М NaCl, а минимальная – у растений в условиях хлоридного засоления (0.05 М NaCl) при добавлении витамина Е. Однако у мутанта *flavi* максимальная активность СОД установлена у растений, выращенных в условиях водной среды при воздействии аскорбиновой кислоты. У мутанта *ass* максимальное значение активности СОД

наблюдается у растений в условиях хлоридного засоления при добавлении комплекса АК+Е.

Установлено, что по пределам изменения активности каталазы самым устойчивым оказалась дикая форма *En* и мутант *ass* как в условиях водной среды, так и в условиях хлоридного засоления без и с добавлением антиоксидантов.

Изучено влияние аскорбиновой кислоты и α -токоферола на процессы перекисного окисления липидов у дикой и мутантных форм *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Показано, что добавление экзогенных антиоксидантов в водную среду выращивания по отдельности и в комплексе приводит к различной степени ингибирования процессов перекисного окисления липидов. У дикой формы *En* и мутантов *ass*, *cla* и *flavi* наблюдается неодинаковый уровень образования малонового диальдегида (МДА) в присутствии NaCl, аскорбиновая кислота действовала как прооксидант, т.е. облегчала реакции окисления, а α -токоферол резко ингибировал ПОЛ.

Теоретическая и практическая значимость исследования. Полученные результаты физиолого-биохимических исследований влияния экзогенных антиоксидантов на антиоксидантную систему растений имеют важное теоретическое и практическое значение при оценке и создании сценариев адаптационных перестроек в растительных клетках в условиях засоления почв и других стрессорных факторов среды.

Практическая значимость работы заключается в том, что исследованы физиолого-биохимические показатели у дикой формы и разных мутантов арабидопсисиса в условиях хлоридного засоления при воздействии экзогенных антиоксидантов, в частности аскорбиновой кислоты и α -токоферола.

Полученные данные могут быть рекомендованы при подборе мер смягчения действия неблагоприятных условий среды, инициирующих образование активных форм кислорода (АФК).

Выявленные в ходе исследования закономерности можно использовать при подготовке учебно-методических пособий, а также при чтении лекций и спецкурсов по экофизиологии и биохимии растений в ВУЗах биологического и сельскохозяйственного профиля.

Основные положения, выносимые на защиту:

- Влияние экзогенных антиоксидантов аскорбиновой кислоты и α -токоферола на генотипы *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh имеет разнонаправленный характер и не всегда коррелирует с повышением адаптационной способности растений в условиях солевого стресса;
- Устойчивость растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh генотипически детерминирована и стимуляция экзогенными антиоксидантами не всегда приводит к повышению степени устойчивости;
- Данные по специфической реакции различных генотипов арабидопсиса к изменяющимся условиям среды являются теоретической основой для оценки адаптационного потенциала и продуктивности растений в условиях воздействия стрессового фактора.

Достоверность полученных результатов, которые получены на базе классических и современных физиологических и биохимических методов исследования с использованием сертифицированного оборудования подтверждена достаточной повторностью и воспроизводимостью, а также корректной статистической обработкой.

Соответствие паспорту специальности по ВАК РТ. Диссертация соответствует паспорту специальности 03.01.05 – физиология и биохимия растений, утвержденного ВАК при Президенте Республики Таджикистан по следующим пунктам:

11. Физиолого-биохимические основы устойчивости растений к стрессовым условиям внешней среды. Физиология и биохимия адаптации растений к стрессу;

17. Активные формы кислорода в растениях, их структура, синтез и функции. Антиоксидантная система растений;

5. Фотосинтез. Пигменты, исследование состава и функциональной роли. Физиолого-биохимические основы фотосинтеза.

Личный вклад соискателя. Личный вклад соискателя заключался в поиске и анализе литературных источников, подборе объектов исследования (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh.), в постановке и проведении лабораторных и полевых экспериментов, в статистической обработке, интерпретации и апробации полученных результатов. Обобщение результатов диссертационной работы и написание статей выполнены автором совместно с научным руководителем. Доля авторского участия более 90%.

Апробация результатов диссертации. Основные положения диссертации были представлены или доложены на республиканских и международных научных конференциях: Международная конференция и школа молодых ученых «Факторы устойчивости растений и микроорганизмов в экстремальных природных условиях и техногенной среде», Иркутск, РФ, 2016 и 2018 гг.; XIII научно-практическая конференция молодых ученых и студентов с международным участием, посвященная «Году развития туризма и народных ремесел», Душанбе, 2018 и 2019 гг.; Республиканской научной конференции «Адаптация живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды», Душанбе, 2019 и 2021 гг.; Международной научно-практической конференции (67-ой годичной) посвященной 80-летию ТГМУ им. Абуали ибни Сино и «Годам развития села, туризма и народных ремесел», Душанбе, 2019 г.; Республиканской конференции «Достижения современной биохимии в Таджикистане», Душанбе, 2020 г.; Международной научно-практической конференции (68-69 годичной) «Фундаментальные основы инновационного развития науки и образования», посвященной «Годам развития села, туризма и народных ремесел» и 30-летию Государственной независимости Республики Таджикистан, Душанбе, 2020 и 2021 гг.; Международной научной конференции «Изучение, развитие, сохранение, перспективы эффективного использования биоразнообразия генофонда хлопчатника и других культур», Ташкент, 2020 г.

Методы исследования. В процессе исследования использовались классические и современные методы, используемые в физиологии и биохимии растений, с использованием современного оборудования и реактивов, а также методы математического и статического анализа полученных экспериментальных результатов.

Методология и методы исследований. Научная методология работы основывается на физиолого-биохимическом подходе в изучении проблем регуляции процессов адаптации растений в условиях стресса. В работе использованы эмпирические и общенаучные методологии, основанные на использовании методов физиологии и биохимии растений.

Этапы исследования. Исследования проводились в течение 2016-2021 гг. и состояли из 3-х основных этапов.

На первом этапе (2016-2017 гг.) проведен анализ научной литературы по теме диссертации, обоснована актуальность темы исследования, а также определена цель исследования и поставлены задачи для достижения цели.

На втором этапе (2017-2020 гг.) разработан план экспериментальных работ, определены методы и методология проведения исследования, проведены эксперименты, осуществлена обработка, анализ и обсуждение полученных научных результатов, написаны и опубликованы ряд тезисов и статей по теме исследования, в том числе в журналах рекомендованных ВАК при Президенте Республики Таджикистан.

На третьем этапе (2020-2021 гг.) проведено обобщение и обсуждение полученных результатов, сформулированы выводы диссертации.

Опубликование результатов диссертации. По теме диссертации опубликовано 19 работ, в том числе - 5 статей в журналах, входящих в перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованных ВАК при Президенте Республики Таджикистан и в материалах республиканских и международных научных конференций и семинаров.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 147 страницах компьютерного текста, состоит из введения, 5 глав, выводов, списка цитируемой литературы, включающей в себя 203 источника, из которых 136 на иностранном языке, приложения, содержит 11 таблиц и 23 рисунка.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ РАБОТЫ

В первой главе представлена краткая информация о существующих в мире исследованиях и их результатах по вопросам устойчивости растений в условиях воздействия различных факторов среды. Показано, что существуют различные пути обезвреживания АФК. Системы компонентов, участвующие в детоксикации АФК образуют антиоксидантные системы. Антиоксидантная система находится под регуляцией компонентов как эндогенной, так и экзогенной системы защиты. Однако нет достаточных данных об экзогенной регуляции антиоксидантных систем, в частности воздействие таких компонентов как аскорбиновая кислота и α – токоферол на формирование механизмов устойчивости в условиях стрессорного воздействия.

Во второй главе приведены объекты и методы исследования.

Объектом исследования служили растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. взятые из генетической коллекции Института ботаники, физиологии и генетики растений Национальной академии наук Таджикистана, в частности дикий генотип *Enkheim* (*En*) и следующие мутантные линии: *flavi* - 58/15 *flavis-1*(*flavoviridis*), мутации из серии множественных аллелей локализованы в 5-ой хромосоме (пигментные мутации), растения имеют желто-зеленую яркую окраску листьев (иногда стеблей и стручков), переходящих в светло-желтый или светло-зеленый; верхушки стручков усыхающие; созревание семян неравномерное. Размер розетки 2.5-5.0 см; высота растения 10-17 см. Развитие замедленное; плодовитость пониженная; *cla-90* *Clavatus* (*clavatus*), мутантные гены находятся в 5-ой хромосоме (морфологические мутации), стручки булавовидные, саблевидно-изогнутые. Размер розетки 1.5-3.5 см; высота растения 14-35 см. Всегда только 1 стебель (иногда 1-2 боковые ветви), развитие почти нормальное, плодовитость нормальная или чуть повышенная; *ass* - 931/1 (*ass 1*) (*asymmetrica*) мутантные гены локализованы в 3-ей хромосоме (морфологические мутации), листья ассиметричные, растение кустистое. Размер розетки 3-6.5 см. Высота растения 20-25 см. Развитие замедленное, плодовитость пониженная [Усманова, 2010].

Методы исследования. В зависимости от задачи исследования растения арабидопсиса выращивали в пластмассовых ванночках (24x14x7), заполненных субстратом (почва/песок в соотношении 2:1 соответственно) в период с марта по май месяц.

В фазу выхода в стрелку – цветения одну группу растений переводили в водную среду с добавлением аскорбиновой кислоты (АК) и α -токоферола (Е) по схеме: контроль I - H_2O ; опыт I – H_2O+AK (1 мкМ); H_2O+E ; $H_2O+AK + E$. Опыты во второй группе растений проводились по аналогичной схеме, но с добавлением NaCl: контроль II – $H_2O + NaCl$; опыт II – $H_2O + NaCl + AK$ (1 мкМоль); $H_2O + NaCl + E$; $H_2O + NaCl + AK + E$.

Определение прорастания и всхожести семян проводили по [Третьяков, 1990]. Общую активность супероксиддисмутазы (СОД) определяли по способности фермента ингибировать фотохимическое восстановление нитросинего тетразолия [Giannopolitis, Ries, 1977] с некоторыми модификациями, как описано инициалы [Полесская и др., 2004].

Уровень перекисного окисления липидов (ПОЛ) проводили по накоплению конечного продукта ПОЛ – малонового диальдегида (МДА). Содержание МДА оценивали

по степени накопления продукта его реакции с тиобарбитуровой кислотой [Hodges et al., 1999; Kumar, Knowles, 1993].

Содержание фотосинтетических пигментов определяли согласно [Соловченко, Мерзляк, 2008; Kumar, Knowles, 1993].

Для определения активности каталазы использовали спектрофотометрический метод по [Аеву, 1984]. Метод основан на определении скорости разложения перекиси водорода каталазой исследуемого образца с образованием воды и кислорода.

При определении свободного пролина в растительном материале за основу взята методика Bates [Бритиков и др., 1965].

Количественное определение содержания аскорбиновой кислоты проводили с помощью гексацианоферрата калия. В кислой среде аскорбиновая кислота стехиометрически восстанавливает гексацианоферрит калия (Fe^{+3}) до гексацианоферрата калия (Fe^{+2}), который в присутствии ионов трехвалентного железа образует гексацианоферрат железа (берлинская лазурь). При этом если в среде присутствуют ионы фтора, то берлинская лазурь не выпадает в осадок, а получается раствор синего цвета.

Определение АФК проводили с использованием нитросинего тетразолия (НСТ). Восстановление НСТ пробы оценивали по увеличению поглощения при 580 нм в расчете на 1 г сырой массы [Doke, 1983].

Интенсивность потенциального фотосинтеза определяли радиометрическим методом [Заленский и др., 1955] по поглощению $^{14}CO_2$ срезанными листьями при температуре 28°C.

Статистическую обработку полученных данных проводили по программам Microsoft Office Excel 2010, Stat Crop 7.2. [Доспехов, 1985]. Измерения проводили в не менее, чем трёх биологических и аналитических повторностях.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Морфо-физиологические показатели *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в условиях солевого стресса

Было изучено влияние NaCl на энергию прорастания и степень всхожести семян растений арабидопсиса (рис.1). Результаты экспериментов показали, что для дикой формы арабидопсиса *En* и мутантных линий *ass*, *flavi* и *cla* характерно падение энергии прорастания во все периоды солевого стресса.

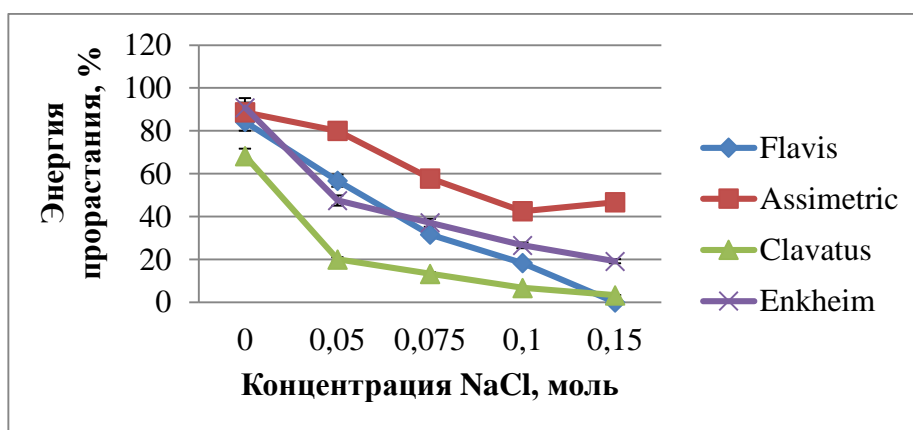


Рисунок 1. - Энергия прорастания растений арабидопсиса в условиях солевого стресса.

Однако у мутанта *ass* можно наблюдать незначительный стимулирующий эффект воздействия NaCl, в то время как у других изученных генотипов наблюдается четкая тенденция падения данного показателя. Следует отметить, что такая же тенденция наблюдалась и при всхожести семян (рис.2).

При этом, у изученных мутантов задержка всхожести происходит при концентрации 50 мМ. У дикой формы *En* и мутанта *ass* падение всхожести происходит плавно, в то время как у мутанта *flavi* и *cla* наблюдается более резкий скачок падения при той же концентрации соли

В целом, концентрация соли 50 мМ и более у мутантных линий значительно снижала ростовые процессы как корней, так и стеблей, в то время как дикая форма отличалась более стабильным ростом и развития в тех же условиях.

Биометрические расчеты показали, что в среднем у всех растений опытного варианта, по сравнению с растениями контрольного варианта NaCl угнетает энергию прорастания на 17.3%, а всхожесть семян на 25.6% при значении у контрольного варианта 49.4%, т.е. почти на 50% снижает уровень изученных показателей. При этом, коэффициент вариации (%) изученных показателей явно показывает, что уровень их изменчивости под влиянием соли NaCl значительно превышает нормальный порог и составляет 45.0 и 43.8% (по обоим изученным показателям, соответственно).

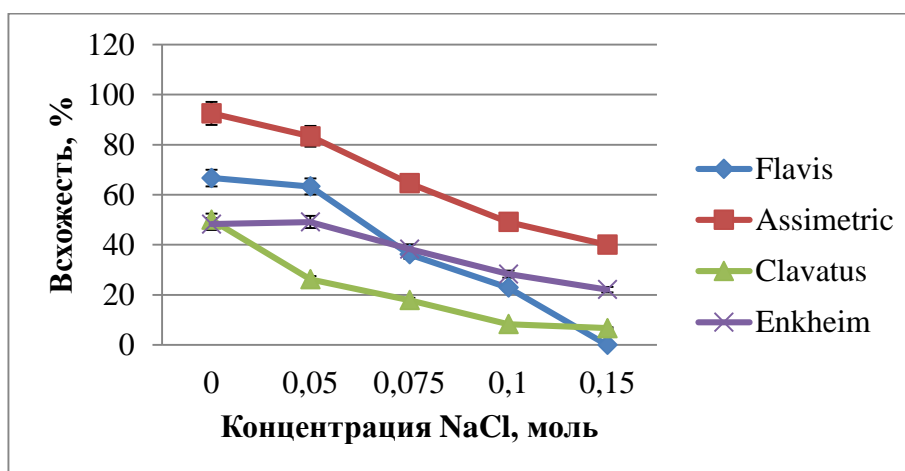


Рисунок 2. - Всхожесть семян растений арабидопсиса в условиях солевого стресса.

Таким образом, повышение концентрации NaCl отрицательно влияет на прорастание семян и прирост корней и стеблей изученных растений, а также ведёт к нарушению ряда метаболических процессов и тем самым провоцирует задержку роста во время прорастания.

Содержание АФК и фотосинтетических пигментов у *Arabidopsis thaliana* в условиях солевого стресса

При произрастании растений в условиях повышенного содержания соли наблюдается нарушение структуры хлоропластов, а это, в свою очередь, ведёт к нарушению состояния пигментов, в частности хлорофилла. Известно, что пластические пигменты определяют функциональность фотосинтетического аппарата, которая, в свою очередь, коррелирует с продуктивностью растений. Как показали исследования (табл. 1) содержание АФК в клетках растений арабидопсиса в условиях солевого стресса повышалось. Наибольшая скорость образования АФК наблюдалась у мутанта *cla*, которая возросла более, в 2 раза, у мутантов *flavi* и *ass* повышение содержания колебалось от 36 до 46%, а у дикого экотипа *En* наблюдалось незначительное накопление АФК- 6%.

Следует отметить, что повышение содержания АФК у дикой формы и мутантных линий коррелировало с понижением содержания хлорофилла *a* и *b*.

Так содержание пластидных пигментов у дикой и мутантных форм арабидопсиса при воздействии NaCl показало, что наблюдается некоторое падение соотношения хлорофиллов *a* и *b*, также как содержание каротиноидов. Однако следует отметить, что у мутанта *ass* содержание хлорофиллов и каротиноидов возросло.

Обработка растений антиоксидантами аскорбиновой кислотой и витамином Е (АК и Е) при солевом стрессе показала, что при добавлении в среду содержащей NaCl экзогенных антиоксидантов имели место различия по уровню и соотношению хлорофиллов *a* и *b*. Такая же картина наблюдалась и в отношении суммы каротиноидов. У дикого экотипа *En* в контроле при обработке растений антиоксидантами наблюдалось понижение содержания хлорофиллов и каротиноидов. В условиях солевого стресса обработка антиоксидантами привела к повышению хлорофиллов *a* и *b*. Следует отметить, что добавление в среду витамина Е не оказывало такого же действия, как аскорбиновой кислоты, наблюдался меньший стимулирующий эффект Е в сравнение с АК. Витамин Е оказывал ингибирующее действие на содержание каротиноидов, которое упало почти в 2 раза, добавление комплекса витамина Е и АК оказывало некоторый стимулирующий эффект, т.е. наибольшим антиоксидантным эффектом обладала аскорбиновая кислота.

Таблица 1. - Содержание АФК и фотосинтетических пигментов (мг/г сырого веса) в растениях арабидопсиса в условиях солевого стресса

Генотип	Хл.а	Хл.б	а+б	а/б	Сумма каротиноидов	АФК нмоль/г.сырой массы
<i>flavi/K</i>	0,784± 0,020	0,545± 0,018	1,329± 0,021	1,44	0,287± 0,062	0,206±0,041
<i>flavi/O</i>	0,579± 0,027	0,397± 0,049	0,976± 0,076	1,46	0,217± 0,025	0,302±0,060
<i>ass /K</i>	0,959± 0,077	0,497± 0,040	1,456± 0,116	1,93	0,495± 0,067	0,116±0,033
<i>ass /O</i>	1,056± 0,054	0,569± 0,020	1,625± 0,074	1,85	0,531± 0,063	0,158±0,037
<i>En /K</i>	1,257± 0,105	0,672± 0,054	1,929± 0,159	1,87	0,660± 0,110	0,138±0,031
<i>En/O</i>	1,098± 0,117	0,633± 0,067	1,731± 0,182	1,73	0,643± 0,126	0,147±0,029
<i>cla/K</i>	1,187± 0,111	0,574± 0,038	1,761± 0,150	2,06	0,690± 0,112	0,112±0,032
<i>cla/O</i>	1,126± 0,119	0,640± 0,069	1,766± 0,208	1,76	0,476± 0,208	0,269±0,054

Примечание: К-контрольный вариант; О – опытный вариант (NaCl).

У мутанта *cla* добавление аскорбиновой кислоты как в контроле, так и в условиях солевого стресса не оказывало значительного эффекта. Следует отметить, что уровень каротиноидов несколько повышался при добавлении витамина Е и комплекса АК+Е. То есть, витамин Е оказывал больший стимулирующий эффект как в контроле, так и при засолении.

У мутанта *ass* так же как и у мутанта *cla* имел место стимулирующий эффект α-токоферола, а комплекс - аскорбиновая кислота и токоферол в условиях засоления вызывали понижение содержания хлорофиллов и каротиноидов, в то время как в контроле такого эффекта не наблюдалось.

Что касается мутанта *flavi*, в контроле при обработке антиоксидантами наблюдалось падение содержания пигментов, а в условиях солевого стресса АК повышала содержание хлорофиллов и каротиноидов. Токоферол оказывал ингибирующее действие, то есть содержание хлорофиллов *a* и *b*, а также каротиноидов снижалось.

Таким образом, исследования показали, что в условиях и стрессорного воздействия NaCl, и в контроле добавление экзогенных антиоксидантов не всегда имеет стимулирующий эффект на содержание хлорофиллов и каротиноидов.

Потенциальная интенсивность фотосинтеза и фотосинтетический метаболизм углерода у растений арабидопсиса в условиях стресса

Изучение действия факторов окружающей среды на интенсивность фотосинтеза и фотосинтетический метаболизм, особенно в условиях негативного стрессорного воздействия позволяет более полно охарактеризовать закономерности механизмов устойчивости и формирования адаптационного потенциала растений в неблагоприятных условиях.

Изучение потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ) у дикой формы (*En*) и мутантных линий (*ass*, *flavi* и *cla*) арабидопсиса в условиях водной среды и хлоридного засоления, обработанных экзогенными антиоксидантами - аскорбиновой кислотой (АК), α -токоферолом (Е) и их комплексом, показало, что изменения ПИФ имеют разнонаправленный характер (табл.2). Максимальные показатели ПИФ выявлены у мутантной формы *ass* в условиях водной среды, а у мутанта *cla* в условиях хлоридного засоления, что составляет 135.0 и 94.0 мг¹⁴СО₂/г сухого в-ва*ч соответственно. Установлено, что ПИФ преобладает у растений дикой формы арабидопсиса *En* и у мутантной формы *cla* в условиях хлоридного засоления, над растениями контрольного варианта. Обратная закономерность обнаружена у мутантных форм *flavi* и *ass*, в ходе исследования выявлено, что потенциальная интенсивность фотосинтеза у данных генотипов в условиях водной среды выше, чем у растений, в условиях хлоридного засоления. При добавлении в среду выращивания экзогенных антиоксидантов (α -токоферола и аскорбиновой кислоты) удалось выявить следующие закономерности: у дикой формы и мутанта *cla* максимальная ПИФ обнаружена у растений в условиях водной среды, обработанных экзогенными антиоксидантами в комплексе АК+Е, у мутантных линий *flavi* и *ass*, обработанных антиоксидантом АК. Необходимо отметить, что данные показатели значительно превосходят показатели контрольного варианта.

Таблица 2. - Влияние экзогенных антиоксидантов на изменение интенсивности потенциального фотосинтеза (ПИФ) у дикой формы и разных линий мутантов арабидопсиса в условиях хлоридного засоления

№п /п	Генотипы Условия эксперимента	Дикая форма	Мутанты		
			<i>flavi</i>	<i>ass</i>	<i>cla</i>
ПИФ, мг ¹⁴ СО ₂ /г сухого в-ва*ч					
Контроль					
1.	H ₂ O	56.0±5.7	84.0±8.7	135.0±12.5	76.0±7.9
2.	H ₂ O+АК	57.0±5.6	102.0±11.1	175.0±17.8	120.0±12.9
3.	H ₂ O+Е	79.0±8.8	68.0±7.8	77.0±8.8	54.0±5.7
4.	H ₂ O+АК+Е	82.0±8.8	42.0±4.6	106.0±11.4	146.0±14.9
Опыт (NaCl)					
1.	H ₂ O+NaCl	82.0±8.9	52.0±5.6	24.0±2.3	94.0±9.5
2.	H ₂ O+ NaCl +АК	22.0±2.3	10.0±1.3	24.0±2.3	39.0±4.3
3.	H ₂ O+ NaCl +Е	15.0±1.6	21.0±2.3	38.0±4.3	39.0±4.0
4.	H ₂ O+ NaCl + АК+Е	23.0±2.6	16.0±1.8	34.0±3.6	23.0±2.4

Таким образом, установлено, что у дикой формы и мутанта *cla* ПИФ в условиях хлоридного засоления преобладает над растениями контрольного варианта, а у мутантов

ass и *flavi* обнаружена обратная картина, т.е. ПИФ у этих форм арабидопсиса в контрольном варианте преобладает над растениями опытного варианта, что указывает на то, что имеет место различие ответной реакции на стресс, которая зависит от генотипа растения.

Одним из индикаторов ответных реакций растений на стрессорное воздействие является фотосинтетическая ассимиляция CO_2 и фотосинтетический метаболизм углерода. Данный процесс является обязательным компонентом продукционного процесса растений, который в свою очередь является необходимым для изучения механизмов адаптации и продуктивности растений, особенно в условиях стресса.

Исследования по распределению ^{14}C среди продуктов фотосинтеза (табл.3) и суммы продуктов фотосинтетического метаболизма углерода в условиях хлоридного засоления у дикой формы и ряда мутантных линий арабидопсиса выявило, что у дикой формы *En* количество меченого углерода в условиях хлоридного засоления в составе сахаров, интермедиатов гликолатного пути (ИГП) и ФЭП-продукты преобладают по сравнению с растениями в условиях водной среды, и наоборот.

Таблица 3. - Распределение продуктов фотосинтеза (% от суммарной радиоактивности листьев) у дикой формы и мутантов арабидопсиса в фазе цветения в условиях хлоридного засоления: (1-контроль; 2- опыт- хлоридное засоление)

Объект ^{14}C -соединения	Дикая форма		Мутанты					
	<i>En</i>		<i>flavi</i>		<i>ass</i>		<i>cla</i>	
	1- H_2O	2- NaCl	1- H_2O	2- NaCl	1- H_2O	2- NaCl	1- H_2O	2- NaCl
Старт	17.6±0.9	10.8±0.5	26.3±1.3	19.4±1.2	27.3±2.2	13.4±0.7	15.3±1.2	14.1±0.7
ФГК+ ФЭС	44.0±3.5	10.7±0.5	36.4±3.7	43.8±3.9	39.7±3.2	11.8±1.1	13.4±0.9	19.0±1.7
Сахароза	15.0±1.4	14.8±1.3	15.0±1.2	18.4±1.7	5.2±0.3	11.0±1.0	8.7±0.6	16.0±1.4
МС	2.5±0.1	17.9±1.8	8.4±0.8	1.4±0.1	3.9±0.4	8.8±1.1	2.9±0.2	13.1±1.3
Глицин	6.8±0.7	13.5±1.3	3.9±0.4	3.2±0.2	11.2±1.1	9.3±1.1	5.6±0.5	6.6±0.5
Серин	3.7±0.3	7.4±0.6	4.2± 0.3	7.2±0.7		16.1±1.4	12.1±1.3	
Аланин	3.6±0.4	6.8±0.7	3.9±0.3	2.6±0.4	1.3±0.3	9.5±1.2	12.6±1.4	15.4±1.5
Глицерат	-	5.3±0.7	-	-	1.7±0.3	-	6.8±0.5	-
Гликолат	4.7±0.5	4.9±0.4	-	2.1±0.3	7.6±0.5	11.5±1.2	-	7.6±0.5
Линия фронта	2.1±0.4	7.9±0.5	2.1±0.2	1.9±0.3	2.1±0.4	8.6±0.7	22.6±2.1	8.2±0.9

Примечание: ФГК-фосфоглицериновая кислота; ФЭС-фосфорно-эфирные сахара.

У мутанта *flavi* в условиях хлоридного засоления наблюдается стимуляция включения меченого углерода в ИВПЦ и суммы интермедиатов гликолатного пути (ИГП) по сравнению с растениями, адаптированными в условиях водной среды, а по скорости включения ^{14}C состав сахаров и ФЭП-продуктов наблюдается обратная картина, т.е. подавление накопления ^{14}C в состав сахаров и ФЭП-продуктов растений, адаптированных в условиях хлоридного засоления, по сравнению с растениями в условиях водной среды.

У мутанта *cla* более чем в 2 раза происходит сосредоточение ^{14}C углерода в составе сахаров и небольшое увеличение в составе ИГП и ФЭП продуктов в условиях хлоридного засоления, т.е. в условиях водной среды накапливается меньше продуктов, что составляет около 25%.

У мутанта *ass* в условиях хлоридного засоления наблюдается стимуляция включения меченого углерода в состав сахаров, ИГП и ФЭП-продуктов в 2 - 3 раза больше по сравнению с растениями, адаптированными в условиях водной среды, а по накоплению меченого углерода в ИВПЦ у растений, адаптированных в водной среде наблюдается обратная картина, т.е. почти в 3 раза больше сосредотачивается продуктов по сравнению с растениями в условиях хлоридного засоления. В таблице 4 суммированы результаты анализа продуктов ФЭП у изученных генотипов в нормальных условиях (контроль) и в условиях стрессорного воздействия NaCl.

Таблица 4. – Сумма продуктов ФЭП у различных генотипов арабидопсиса в условиях солевого стресса

	Содержание ФЭП, %			
		Контроль	NaCl	% от контроля
1.	Дикая форма <i>En</i>	3,6	12,1	336
2.	Мутант <i>flavi</i>	3,9	2,6	67
3.	Мутант <i>ass</i>	3,0	9,5	317
4.	Мутант <i>cla</i>	19,4	15,4	79

Сравнительный анализ выявил разнонаправленный характер распределения продуктов фотосинтеза у дикой формы и мутантных линий арабидопсиса. Проявившееся многообразие фотосинтетического метаболизма ^{14}C - углерода и его связь с другими метаболическими процессами наводят на мысль о существовании пути регуляции общей биохимической адаптации растений в различных стрессовых условиях среды. Так, данные табл. 4 указывают на различия по накоплению фосфоэнолпирувата у мутантных линий и дикой формы арабидопсиса. У контрольного варианта при стрессе содержание ФЭП повышается на 336%. У мутанта *flavi* только на 57%, у мутанта *ass* также как и у *flavi* высокие показатели – 317%, а у мутанта *cla* – 79%.

На основании этих данных можно заключить: а) повышение сосредоточения ^{14}C - углерода в ФЭП у контрольного варианта и мутанта *ass* указывает на то, что у этих генотипов под влиянием засоления происходит стимулирование реакции ФЭП - карбоксилирования; б) у мутантов *flavi* и *cla*, очевидно, интенсивность реакций превращения ФЭП – ФГК снижена за счёт уменьшения активности ферментов ФЭП- и РБФ- карбоксилазы; в) высокий уровень ФЭП и ФГК наблюдается у мутантов *ass*, который сопровождается более высоким уровнем фотосинтеза, чем у других генотипов арабидопсиса. На основании проведённых исследований и анализе распределения продуктов метаболизма углерода удалось обнаружить изменения в характере накопления гликолата через инициацию ФЭП и ФЭС обычного пути карбоксилирования ^{14}C - углерода у изученных генотипов.

Воздействие экзогенных антиоксидантов на содержание эндогенной аскорбиновой кислоты в растениях арабидопсиса при контрастных условиях среды

Как известно, стрессорные факторы окружающей среды способствуют сверхпродукции активных форм кислорода (АФК), провоцирующих развитие окислительного стресса в клетках растений. В обезвреживании клетки от АФК, наряду с антиокислительными ферментами и другими компонентами белковой природы участвует группа не ферментативных антиоксидантов. Особая роль в этой группе принадлежит аскорбиновой кислоте (АК) и α -токоферолу (Е) [Колупаев и др., 2015; Tanner, 2008].

Аскорбиновая кислота содержится во всех компартментах клеток различных тканей растений, но наибольшее её количество локализовано в хлоропластах и цитозоле клеток листа [Прадедова и др., 2018]. Известно, что оксидоредуктазы, локализованные во всех органелах клетки участвуют в окислении АК, что приводит к изменению редокс-статуса растений. АК может выступать как антиоксидант и как сигнально-регуляторный

агент в клетках высших растений. Антиоксидантные свойства, главным образом, связаны с детоксикации H_2O_2 и других активных форм кислорода (АФК). В аскорбат-глутатионовом цикле Фойер-Холливела-Асады перекись водорода восстанавливается аскорбатпероксидазой с образованием монодегидро аскорбат-анионного радикала, восстанавливающегося при окислении глутатиона [Войтехович и др., 2018]. АК может выполнять роль кофактора, участвующего в регенерации токоферола – одного из основных протекторов клеточных мембран от окислительного стресса и способствующего сохранению ионного гомеостаза клеток [Rajendrakumar et al., 1994].

Роль токоферолов состоит во взаимодействии с перекисными радикалами липидов и торможении процессов перекисного окисления (ПОЛ).

Было изучено влияние экзогенной аскорбиновой кислоты и α -токоферола на уровень содержания эндогенной аскорбиновой кислоты, синтезируемой растениями как в норме, так и в условиях хлоридного засоления, что имеет важное значение для решения проблем регуляции механизмов устойчивости при стрессорном воздействии.

Результаты определения содержания аскорбиновой кислоты (АК) у генотипов растений арабидопсиса показали, что пул АК в растениях контрольного варианта неодинаков (табл. 5). У дикого типа арабидопсиса *En* и мутанта *ass* наблюдались более высокие показатели содержания АК, чем у мутантов *cla* и *flavi* ($P < 0.05$). Добавление в водную среду NaCl привело к уменьшению содержания АК у дикого типа *En* и мутанта *ass* (на 10 и 37%) и к значительному увеличению у мутантов *cla* и *flavi* (в 3 и 7 раз соответственно). По содержанию АК исследованные генотипы арабидопсиса можно условно разделить на две группы. Первая группа – дикий тип *En* и мутант *ass*, которые характеризовались высоким содержанием АК в контроле, а при добавлении в среду NaCl наблюдалось снижение пула АК на 10-37%. Вторая группа – мутанты *cla* и *flavi*, имела более низкий пул АК в контроле, который возрастал при добавлении в среду NaCl.

Таблица 5. - Влияние экзогенных антиоксидантов на содержание аскорбиновой кислоты у различных генотипов арабидопсиса в условиях хлоридного засоления

Варианты опыта	Содержание аскорбиновой кислоты, мкг/г сыр. массы листа			
	<i>En</i>	<i>flavi</i>	<i>ass</i>	<i>cla</i>
Контроль				
H ₂ O	18.23±1,36	10.59±0.34	16.61±0,23	7.18±0.72
H ₂ O+АК	7.23±0.16	41.59±0.37	9.00±0.22	134.31±5.35
H ₂ O+E	11.32±0.04	6.32±0.17	23.20±1.98	78.18±1.31
H ₂ O+АК+E	11.92±1.60	46.13±2.52	10.91±0.79	15.55±1.37
Опыт (0.05 М NaCl)				
H ₂ O+NaCl	16.27±1.19	41.33±0.11	10.32±0.90	20.94±0.25
H ₂ O+ NaCl +АК	7.16±0.09	21.53±0.56	12.17±0.47	12.05±0.04
H ₂ O+ NaCl +E	8.25±0.29	13.34±0.73	10.43±0.90	62.48±0.35
H ₂ O+NaCl+ АК+E	8.12±0.69	24.62±0.31	32.43±1.46	88.81±3.60

Имеются многочисленные данные, как об увеличении, так и об уменьшении уровня восстановленной АК в ответ на стрессовое воздействие [Гарифзянов и др., 2012]. В наших исследованиях, по всей видимости, у растений первой группы имеется больший пул аскорбатпероксидазы (АПО), чем у растений 2-й группы, и за счёт увеличения активности фермента АПО в условиях засоления снижается уровень АК в листьях. Увеличение уровня восстановленной АК у растений 2-ой группы может быть связано с подавлением активности АПО у этих генотипов в стрессовых условиях. Наши исследования показали, что добавление экзогенной АК привело к снижению накоплению эндогенной АК как у дикого типа, так и у мутанта *ass* на 60 и 45% соответственно в условиях водной среды.

При добавлении в среду NaCl и экзогенной АК у растений арабидопсиса дикого типа уровень АК не изменился, а у мутанта *ass* – уровень АК увеличился на 18%. Во второй группе растений (*flavi*, *cla*) добавление в среду АК привело к увеличению экзогенной АК в контроле, тогда как в условиях хлоридного засоления этот показатель снизился на 42-47% (табл.5). Следовательно в этих условиях происходит подавление активности АПО растений второй группы. Этот вывод получил подтверждение при добавлении в среду культивирования витамина Е. При добавлении Е и комплекса АК+Е содержание эндогенной АК в листьях растений арабидопсиса дикого типа *En* снижается на 38% в условиях водной среды. В среде с NaCl добавление Е и комплекса АК+Е приводит к уменьшению экзогенной АК в листьях на 49-50% соответственно относительно контроля, но пул АК остаётся ниже, чем при отсутствии экзогенных антиоксидантов. У мутанта *flavi* в условиях водной среды наблюдалось увеличение содержания АК на 40% при добавлении Е и почти в 7 раз при использовании комплекса АК+Е. В условиях хлоридного засоления содержание АК у этого мутанта уменьшилось в 3 раза при внесении экзогенного Е, а при добавлении комплекса АК+Е – в 1.6 раза, что свидетельствует о возможной АПО у данного мутанта. У мутанта *ass* без NaCl содержание АК в листьях при добавлении Е увеличивалось в 1.6 раза, а при использовании комплекса АК+Е было на 34% ниже, чем в условиях без использования АК. В условиях засоления экзогенный Е не повлиял на содержание АК, а использование комплекса АК+Е увеличило её содержание в 3 раза. У мутанта *cla* в условиях водной среды содержание аскорбиновой кислоты возросло при добавлении Е и комплекса АК+Е (в 10 раз и 2 раза соответственно). В условиях хлоридного засоления при использовании Е и комплекса АК+Е также наблюдалось увеличение экзогенной АК в 3 - 4 раза.

Таким образом, результаты исследований показали, что содержание АК у дикой расы арабидопсиса уменьшается при воздействии экзогенных антиоксидантов, а у мутантных линий наблюдаются различия по накоплению эндогенной АК в условиях стрессорного воздействия. Можно заключить, что влияние экзогенных антиоксидантов различается и зависит от генотипа растений. Полученные данные свидетельствуют о том, что в процессах детоксикации АФК у различных генотипов арабидопсиса, наряду с различными антиоксидантами, в условиях солевого стресса принимают участие АК и токоферолы.

Активация процессов перекисного окисления липидов у растений арабидопсиса в условиях засоления

Разрушающему действию окислительного стресса в клетках растений в первую очередь подвергаются клеточные мембраны, в которых протекают процессы перекисного окисления липидов (ПОЛ). Исследования показали, что у дикой формы арабидопсиса *En* в условиях водной среды (контроль) наблюдается незначительное накопление МДА. При добавлении АК, Е, а также комплекса АК+Е наблюдается заметное изменение содержания МДА. При добавлении АК содержание МДА уменьшается на 42% от контроля, при добавлении Е, процент ингибирования МДА уменьшается до 57%. При применении комплекса АК+Е также наблюдается уменьшение содержания МДА. В условиях солевого стресса, уровень МДА увеличивается почти в 2 раза от контроля (без NaCl), при добавлении АК и Е по отдельности содержание МДА продолжало повышаться, а действие комплекса АК +Е ингибировало процессы ПОЛ в два раза по сравнению с контролем. У мутантной формы арабидопсиса *cla* влияние АК и Е кардинально различалось от дикой формы. В контроле имело место снижение уровня накопления МДА при добавлении экзогенных антиоксидантов, как по отдельности, так и в комплексе. В условиях NaCl при добавлении АК содержание МДА уменьшается более чем на 33% по сравнению с контролем (без NaCl). Добавление АК и Е, а также комплекса АК +Е не оказывало значительного влияния на содержание МДА. У мутантной формы *ass* наблюдается аналогичная картина по влиянию экзогенных антиоксидантов на содержание МДА как в

контроле, так и в условиях NaCl сходна с мутантами *cla*. У мутанта *flavi* наблюдается совершенно иная картина, чем у вышеперечисленных мутантов. Уровень ПОЛ в контроле незначительный, а добавление экзогенных антиоксидантов плавно уменьшает содержание МДА. Содержание МДА резко возрастает при засолении почти в 3 раза. Добавление АК не тормозит процессы ПОЛ, а Е уменьшает содержание МДА на более чем 50%. Комплексное добавление АК+Е также тормозит ПОЛ при засолении, что по всей вероятности происходит за счет синергизма двух компонентов АК и Е. Некоторые вещества в зависимости от концентрации и условий среды могут вести себя как антиоксиданты или прооксиданты, т.е. являются компонентами, облегчающими процессы ПОЛ. При использовании комплекса АК+Е наблюдалось плавное уменьшение содержания МДА, что по всей вероятности указывает на участие АК в восстановлении α -токоферола.

Резюмируя полученные данные можно заключить, что влияние экзогенных антиоксидантов, как по отдельности, так и в комплексе у изученных объектов имеет разнонаправленный характер, о чём свидетельствуют различия ответных реакций дикой формы и мутантов на солевой стресс.

Данное заключение подтверждается наличием положительной корреляции (рис.3) между уровнем восстановленной АК и содержанием МДА у генотипов арабидопсиса, так как выявлено, что аскорбиновая кислота прямо или косвенно ингибирует ПОЛ и участвует в защите компонентов самой антиоксидантной системы.

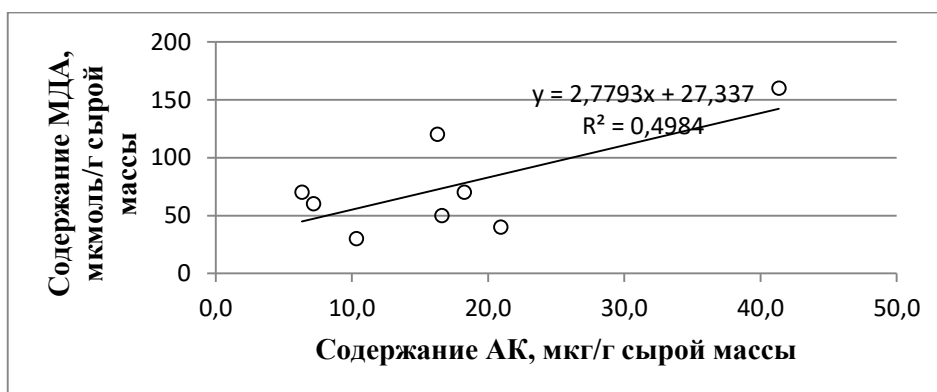


Рисунок 3. - Зависимость содержания МДА от уровня эндогенной АК у различных генотипов арабидопсиса.

Таким образом, использование аскорбиновой кислоты и α -токоферола как по отдельности, так и в комплексе в условиях хлоридного засоления оказывает не одинаковую защитную роль от АФК, и данные экзогенные антиоксиданты могут участвовать в процессах регуляции механизмов устойчивости при воздействии стрессоров.

Активность антиоксидантных ферментов СОД и каталазы у различных генотипов *Arabidopsis thaliana* в условиях засоления

Действие стрессорных факторов приводит к образованию в клетках активных форм кислорода (АФК) или оксидантов. Защитные механизмы от вредного воздействия АФК состоят из различных компонентов. К ним относятся антиоксидантные ферменты, такие как супероксиддисмутаза (СОД), каталаза, аскорбатпероксидаза и др.

Как видно из рис.4, у дикой формы арабидопсиса *En* в условиях водной среды (контроль) наблюдается повышение активности супероксиддисмутазы. При добавлении АК и Е по отдельности активность СОД почти в 2 раза уменьшается. Однако в таких же условиях эксперимента при добавлении этих компонентов в комплексе АК+Е активность СОД по сравнению с контролем увеличивается несущественно. Почти такая же

закономерность наблюдается в условия хлоридного засоления при концентрации 0.05 M NaCl. Активность СОД в условиях повышенной концентрации хлорида натрия (0.1 M), не содержащей антиоксиданты по сравнению с растениями в условиях засоления, содержащих антиоксиданты как по отдельности, так и в комплексе увеличивалась, т.е. в случаях с добавлением антиоксидантов АК, и их комплекса АК и Е уменьшается очень резко почти в 7 раз, а в случае применения токоферола уменьшается несущественно.

На рис. 5 представлены результаты изменения активности СОД у мутанта *flavi* в разных условиях водной среды и хлоридного засоления.

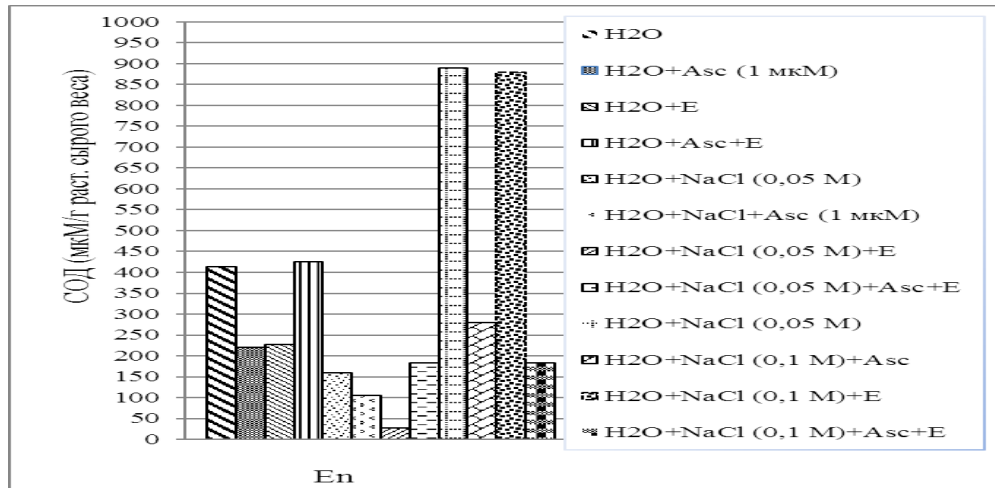


Рисунок 4. - Влияние хлоридного засоления на изменение активности супероксиддисмутазы у дикой формы *En* арабидопсиса в зависимости от содержания экзогенных антиоксидантов.

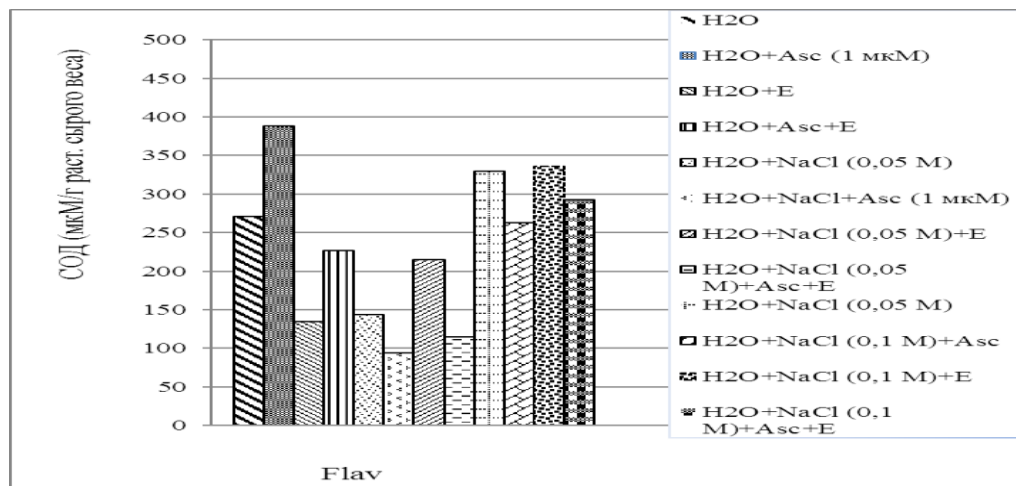


Рисунок 5. - Влияние хлоридного засоления на изменение активности супероксиддисмутазы у мутанта *flavi* арабидопсиса в зависимости от содержания экзогенных антиоксидантов.

Показано, что активность СОД в условиях добавления АК по сравнению с растениями контрольного варианта увеличивается. В варианте с добавлением Е резко уменьшается и при добавлении комплекса АК + Е умеренно уменьшается. Активность СОД у растений, выращенных в условиях хлоридного засоления при концентрации по сравнению с растениями, выращенными в условиях хлоридного засоления с добавлением антиоксидантов АК и в комплексе (АК + Е) уменьшается существенно, а при применении Е увеличивается незначительно.

Как видно из рис. 6, у мутанта *ass* в условиях водной среды активность СОД ниже по сравнению с растениями, которые выращивались в таких же условиях с добавлением антиоксиданта АК. В случае добавления Е и в комплексе (АК + Е) также активность СОД сильно подавляется. В условиях засоления (контроль) и засоления с добавлением АК активность СОД сильно тормозится. Однако в случае с добавлением Е и комплекса АК+Е данный показатель, наоборот, сильно повышается в 6 и 13 раз соответственно.

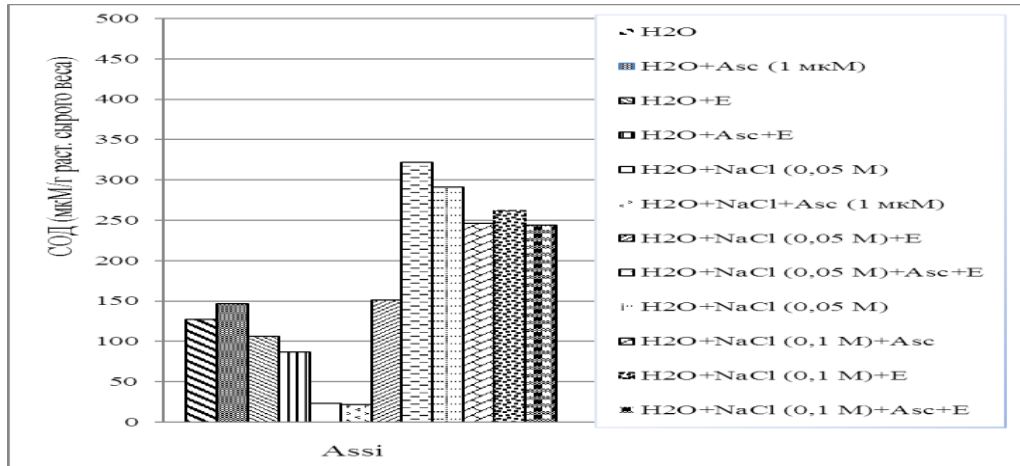


Рисунок 6. - Влияние хлоридного засоления на изменение активности супероксидсмутазы у мутантов *ass* арабидопсиса в зависимости от содержания экзогенных антиоксидантов.

Активность СОД у мутанта *cla* в условиях водной среды (рис. 7) с добавлением антиоксидантов АК и Е в отдельности по сравнению с растениями контрольного варианта понижается, а в случае с добавлением их комплекса существенно увеличивается.

В условиях хлоридного засоления активность СОД сильно повышается по сравнению с растениями контрольного варианта без антиоксиданта. Однако в условиях хлоридного засоления при концентрации (0.1 М NaCl) активность СОД повышается у растений с добавлением АК по сравнению с растениями контрольного варианта без и с добавлением антиоксидантов.

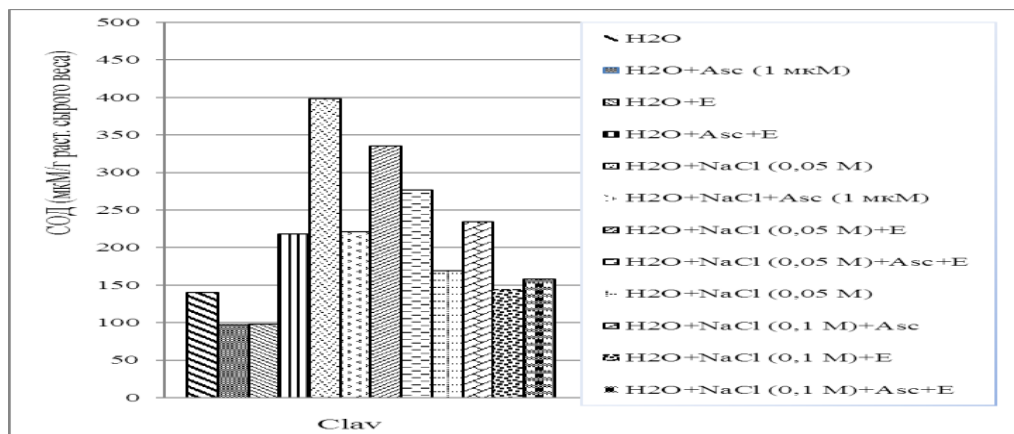


Рисунок 7. - Влияние хлоридного засоления на изменение активности супероксидсмутазы у мутантов *cla* арабидопсиса в зависимости от содержания экзогенных антиоксидантов.

Таким образом, из полученных результатов можно сделать следующее заключение о том, что у дикой формы самая высокая активность СОД наблюдалась у растений, выращенных в условиях хлоридного засоления при концентрации 0.1 М NaCl, а минимальная – у растений в условиях хлоридного засоления (0.05 М NaCl) при

добавлении антиоксиданта Е. Однако у мутанта *flavi* максимальная активность СОД установлена у растений, выращенных в условиях водной среды с применением АК, а минимальная - как у дикой формы. У мутанта *ass* максимальное значение активности СОД наблюдается у растений в условиях хлоридного засоления при добавлении в комплексе (АК + Е), а минимальное - в условиях хлоридного засоления и хлоридного засоления с добавлением АК.

В табл.6 представлены экспериментальные данные по изменению активности каталазы у диких и разных мутантных форм арабидопсиса в зависимости от содержания экзогенных антиоксидантов в условиях водной среды и хлоридного засоления. У дикой формы *En* активность каталазы в условиях водной среды достигает минимального значения, а у растений, которые выращивались в таких же условиях с добавлением как по отдельности антиоксидантов АК и Е, так их комплекса АК+Е, данный показатель существенно увеличивается. В условиях хлоридного засоления активность каталазы у дикой формы по сравнению с растениями, которые выращивались в данных условиях с добавлением антиоксидантов АК и АК+Е увеличивается, а у растений с добавлением Е наоборот, уменьшается.

Таблица 6. - Влияние экзогенных антиоксидантов на активность каталазы у дикой формы и разных мутантов арабидопсиса в условиях хлоридного засоления

	Варианты и условия эксперимента	Дикая форма	Разных мутантов		
			<i>flavi</i>	<i>ass</i>	<i>cla</i>
Активность каталазы, мкмольН ₂ О ₂ / г сырой массы*сек					
Контроль					
1.	H ₂ O	62,99±0,47	67,80±0,33	83,64±0,54	67,49±0,37
2.	H ₂ O+АК (1 мкМ)	76,28±0,52	70,01±0,42	67,57±0,24	76,45±0,4
3.	H ₂ O+Е	72,64±0,34	69,76±0,62	102,54±0,75	59,21±0,13
4.	H ₂ O+АК+Е	63,42±0,56	57,48±0,15	92,75±0,48	64,65±0,32
Опыт (0.05 М, NaCl)					
1.	H ₂ O+NaCl	71,35±0,22	80,08±0,53	79,15±0,23	70,57±1,21
2.	H ₂ O+ NaCl +АК(1 мкМ)	65,78±0,68	77,62±0,34	82,93±0,51	59,68±0,21
3.	H ₂ O+ NaCl +Е	72,64±0,46	79,10±0,22	60,95±0,37	74,60±0,80
4.	H ₂ O+ NaCl +АК+Е	65,57±0,35	65,83±0,57	79,15±0,16	77,68±0,26

Активность каталазы у мутанта *flavi*, выращенного в условиях водной среды с применением по отдельности АК и Е по сравнению с растениями в таких же условиях без применения антиоксидантов увеличивается, а при добавлении АК+Е, наоборот, существенно уменьшается. Однако активность каталазы у мутанта *flavi*, выращенного в условиях хлоридного засоления по сравнению с растениями в таких же условиях с добавлением как по отдельности антиоксидантов АК и Е, так и АК+Е увеличивалась. Активность каталазы у мутанта *ass*, выращенного в условиях водной среды по сравнению с использованием АК существенно увеличивалась. Существенное уменьшение активности каталазы установлено у мутанта, выращенного в условиях водной среды по сравнению с растениями при Е и АК+Е. В условиях хлоридного засоления повышение активности каталазы выявлено у мутанта, выращенного в данных условиях с добавлением антиоксиданта АК по сравнению со всеми изучаемыми вариантами опыта. У мутанта *cla* в условиях водной среды активность каталазы по сравнению с растениями, выращенными в таких же условиях, но с добавлением антиоксиданта АК увеличивалась, а в других условиях эксперимента уменьшалась. Однако в условиях хлоридного засоления

активность каталазы у мутанта *cla* только в данных условиях с добавлением АК существенно уменьшается, а в других условиях опыта повышается.

То есть, активность каталазы почти у всех изученных объектов в условиях хлоридного засоления увеличилась по сравнению с растениями, выращенными в условиях водной среды за исключением мутанта *ass*, у которого наблюдалась обратная картина. Такая же закономерность наблюдается у растений, выращенных в условиях хлоридного засоления с добавлением в комплексе (АК + Е) по сравнению с растениями в условиях водной среды с добавлением названного антиоксиданта.

У дикой формы *En* активность каталазы как в условиях водной среды, так и в условиях хлоридного засоления без и с добавлением антиоксидантов изменяется соответственно в пределах 63-76 и 65-73 ед.активности, у мутанта *flavi*- 57-70 и 65-73 ед.активности соответственно, у мутанта *ass* наблюдается предел 67-102 и 60-79 ед.активности, а у мутанта *clav* – 59-76 и 59-77 ед.активности соответственно. Самые высокие пределы изменения активности каталазы обнаружены у мутанта *ass*, выращенного в условиях водной среды и в условиях хлоридного засоления без и с добавлением антиоксидантов, которое составило 35 и 19 соответственно. Самые низкие пределы изменения активности каталазы выявлены у *En* как в условиях водной среды и хлоридного засоления без и с добавлением антиоксидантов соответственно 13 и 8, а также у *flavi* только в условиях водной среды без и с добавлением антиоксидантов.

Таким образом, можно заключить, что по уровню изменения активности каталазы самым устойчивым оказалась дикая форма *En* и мутант *ass* как в условиях водной среды, так и в условиях хлоридного засоления без и с добавлением антиоксидантов. По всей видимости, у изученных мутантов имело место изменение на уровне экспрессии генов ферментов СОД и КАТ, что и проявилось в условиях засоления.

Влияние экзогенной аскорбиновой кислоты и α -токоферола на содержание свободного пролина у растений арабидопсиса

В последние десятилетия много внимания уделяется проявлению антиоксидантного эффекта пролина. Его структурные особенности дают основания рассматривать возможность прямой инактивации радикальных форм кислорода. Так, пролин может образовывать устойчивый радикал, поскольку содержит третичный углеродный атом. Образование такого устойчивого радикала приводит к «тушению» или обрыву каскада свободно-радикальных реакций, запускаемых супероксид-радикалом, пероксид-радикалом или гидроксил-радикалом [Paciolla et al., 2016]. В то же время связь между накоплением пролина и солеустойчивостью различных генотипов не однозначна. Поэтому изучение влияния экзогенной аскорбиновой кислоты (АК) и α -токоферола (Е) на уровень содержания пролина в растениях дикой формы и мутантов арабидопсиса в условиях хлоридного засоления является важным для понимания механизмов устойчивости и поиска путей регуляции при засолении и других факторов среды. Полученные результаты (табл.7) показывают, что использование экзогенных антиоксидантов в зависимости от условия эксперимента по-разному оказывает влияние на содержание пролина.

В условиях водной среды у арабидопсиса дикой формы *En* и мутанта *cla* максимальное содержание пролина обнаружили у растений при обработке экзогенным антиоксидантом Е, а у мутанта *ass* - при использовании комплекса (Е+АК). Однако у мутанта *flavi* обнаружены высокие показатели у растений, не обработанных антиоксидантом. В условиях водной среды минимальное содержание пролина выявлено у растений *En* и *ass*, обработанных АК, а у мутантов *flavi* и *cla* - обработанных антиоксидантами Е и Е+АК соответственно.

В условиях хлоридного засоления максимальное содержание пролина выявлено у растений *En* и *ass*, обработанных экзогенным антиоксидантом Е, а у *cla* и *flavi* - антиоксидантом АК и в комплексе Е+АК. Минимальное содержание пролина установлено

у растений *En* и *cla*, необработанных антиоксидантом, и выращенных в условиях хлоридного засоления. У мутантов *flavi* и *ass* - выращенных в условиях хлоридного засоления и обработанных антиоксидантом Е и Е+АК соответственно.

Сопоставление полученных результатов у растений контрольного варианта с растениями опытного показало, что содержание пролина у растений опытного варианта, обработанных экзогенными антиоксидантами АК, Е и в комплексе АК + Е существенно преобладает над растениями контрольного варианта. А у мутанта *ass*, обработанного антиоксидантом в комплексе АК + Е, наблюдается обратная картина, т.е. содержание пролина существенно преобладает над растениями опытного варианта.

Таблица 7. - Влияние экзогенных антиоксидантов на содержание пролина у дикой формы и мутантов арабидопсиса в условиях хлоридного засоления

	Варианты и условия эксперимента	Дикая форма <i>En</i>	Мутанты		
			<i>flavi</i>	<i>ass</i>	<i>cla</i>
Содержание пролина, мкмоль/г сырого веса					
Контроль					
1.	H ₂ O	148,2±0,85	228,8±2,32	53,6±1,1	25,1±0,34
2.	H ₂ O+АК	56,7±1,44	57,0±0,57	27,4±0,26	30,6±0,22
3.	H ₂ O+Е	183,1±0,92	41,8±0,41	36,8±0,64	34,2±0,45
4.	H ₂ O+АК+Е	122,8±2,3	43,9±0,53	83,1±0,88	20,1±0,35
Опыт (NaCl)					
1.	H ₂ O+NaCl	145,3±1,75	153,7±1,28	91,6±0,57	47,6±0,32
2.	H ₂ O+ NaCl +АК	167,1±1,6	274,2±2,31	65,3±0,49	64,8±0,39
3.	H ₂ O+ NaCl +Е	243,3±2,44	103,0±0,94	155,1±0,95	50,7±0,41
4.	H ₂ O+ NaCl +АК+Е	153,4±1,63	203,1±1,62	40,5±0,73	52,5±0,52

Однако сравнение полученных результатов по содержанию пролина у растений контрольного варианта, выращенных в условиях водной среды и растений опытного варианта в условиях хлоридного засоления показало, что у *En* отличия несущественны, на уровне ошибки эксперимента, у *flavi* отличается существенно, т.е. преобладает над растениями опытного варианта, а у мутантов *ass* и *cla* наблюдается обратная картина – контрольные растения почти в 1.7 и 1.9 раза уступают растениям опытного варианта.

Таким образом, из полученных результатов можно заключить, что при воздействии экзогенными антиоксидантами АК и Е и комплекса АК+Е на разные генотипы арабидопсиса в условиях хлоридного засоления проявляется их проантиоксидантная функция, которая подтверждается образованием свободного пролина. Уровень аккумуляции пролина связан с генетическими особенностями различных генотипов арабидопсиса. Можно констатировать, что экзогенные антиоксиданты не всегда эффективны при воздействии стрессоров. Предполагалось, что экзогенные АК и Е будут участвовать в повышении адаптационного потенциала растений арабидопсиса. Однако исследования показали, что влияние экзогенных антиоксидантов, а именно аскорбиновой кислоты и α -токоферола, как по отдельности, так и в комплексе у изученных генотипов имеет разнонаправленный характер, так как в ходе исследования выявлены различия ответных реакций дикой формы и мутантных линий на солевой стресс. Использование аскорбиновой кислоты и α -токоферола не оказало равнозначной защитной роли от АФК, по-разному влияло на образование МДА и перекисное окисление липидов в целом, а также на биосинтез пролина и антиоксидантных ферментов СОД и КАТ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

(ВЫВОДЫ)

1. Проведён сравнительный анализ физиолого-биохимических показателей дикой формы и некоторых мутантов арабидопсиса в условиях солевого стресса. Показано, что растения проявляют различную адаптационную реакцию к действиям экзогенных антиоксидантов, которые не всегда имеют стимулирующий эффект. Обработка растений аскорбиновой кислотой и витамином Е при солевом стрессе обуславливает различия по содержанию и соотношению хлорофиллов *a* и *b* [А-1], [А-6], [А-8], [А-9], [А-11].
2. Изучение ПИФ и суммы продуктов фотосинтетического метаболизма углерода у дикой формы (*En*) и мутантных линий (*ass*, *flavi* и *cla*) арабидопсиса в условиях хлоридного засоления выявило изменения биохимических параметров, но в разной степени, что может свидетельствовать о различной адаптационной способности в условиях солевого стресса [А-4], [А-12], [А-14], [А-15], [А-17], [А-19].
3. Показано, что содержание эндогенной аскорбиновой кислоты у дикой расы арабидопсиса уменьшается при воздействии экзогенных АК и Е, а у мутантных линий наблюдаются различия, то есть наблюдается генетическая дерминированность ответных реакций на солевой стресс в условиях воздействия экзогенных антиоксидантов [А-3], [А-15], [А-17].
4. Выявлено, что влияние экзогенных антиоксидантов, как по отдельности, так и в комплексе у изученных генотипов имеет разнонаправленный характер, что свидетельствует о различной реакции дикой формы и мутантов на солевой стресс. Обнаружена положительная корреляция между содержанием восстановленной аскорбиновой кислоты и содержанием МДА, что свидетельствует о том, что аскорбиновая кислота ингибирует ПОЛ и участвует в защите компонентов антиоксидантной системы [А-2], [А-13].
5. Установлено, что у дикой формы арабидопсиса в условиях солевого стресса наблюдается повышение уровня СОД. Выявлено, что при воздействии экзогенных АК и Е по отдельности содержание СОД уменьшается, а при воздействии комплекса АК+Е количество СОД незначительно увеличивается [А-5], [А-10], [А-11].
6. Выявлено, что по уровню изменения активности каталазы самым устойчивым генотипом является дикая форма *En* и мутант *ass*, как в условиях водной среды, так и в условиях хлоридного засоления без и с добавлением экзогенных антиоксидантов [А-14].
7. Установлено, что при воздействии экзогенными антиоксидантами, как в отдельности, так и в комплексе на разные линии арабидопсиса в условиях хлоридного засоления проявляется их прооксидантная функция, которая сопровождается образованием свободного пролина [А-16], [А-18].

РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПРАКТИЧЕСКОМУ ИСПОЛЬЗОВАНИЮ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полученные результаты имеют важное практическое значение так, как выявленные в ходе исследования закономерности можно использовать при оценке рисков влияния факторов окружающей среды и поиске путей регуляции и предотвращения последствий различных стрессов в условиях глобального изменения климата.

Изученные параметры могут быть рекомендованы в качестве тест-признаков при подборе мер смягчения действия неблагоприятных условий среды, инициирующих образование активных форм кислорода (АФК) и создании сценариев адаптационных перестроек в растительных сообществах, в том числе в агробиоценозах в условиях, как засоления почв, так и других стрессорных факторов среды.

Полученные данные могут быть использованы и внедрены при подготовке учебно-методических пособий, а также при чтении лекций и спецкурсов по экофизиологии и биохимии растений в ВУЗах биологического и сельскохозяйственного профиля.

ПЕРЕЧЕНЬ СОКРАЩЕНИЙ И (ИЛИ) УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

АФК - активные формы кислорода

АК- аскорбиновая кислота

АО - антиоксиданты

АОС - антиоксидантная система

АПО - аскорбатпероксидазы

ГР - глутатионредуктазы

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

ИВПЦ - интермедиаты восстановительного пентозофосфатного цикла

ИГП - интермедиаты гликолатного пути

КАТ - каталаза

МДА - малоновый диальдегид

ПДГ - пролиндегидрогеназа

ПИФ - потенциальная интенсивность фотосинтеза

ПОЛ - перекисное окисление липидов

СОД – супероксиддисмутаза

ФГК - фосфоглицериновая кислота

ФС - фенольные соединения

ФМСФ - фенилметилсульфонилфторид

ФЭС – фосфорные эфиры сахаров

ЭТЦ - электрон-транспортная цепь

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в рецензируемых и рекомендованных журналах ВАК при Президенте Республики Таджикистан:

- [1-А]. **Хамроева, Х.М.** Сравнительное изучение ростовых процессов у мутантов и дикой формы арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana* (L.)) при воздействии различной концентрации NaCl / Х.М. Хамроева, Б.Б. Джумаев, О.В. Усманова, М.К. Гулов // Известия АН РТ. Отд. биол. и мед. наук. - 2016. - № 1-2 (193). - С. 44-50.
- [2-А]. **Хамроева, Х.М.** Влияние экзогенных антиоксидантов на перекисное окисление липидов у растений арабидопсиса в условиях засоления / Х.М. Хамроева, Н.Х. Норкулов, Б.Б. Джумаев // Доклады Академии наук Республики Таджикистан. - 2018. - Т. 61. - № 3. - С. 307-312.
- [3-А]. **Хамроева, Х.М.** Влияние экзогенных антиоксидантов на содержание аскорбиновой кислоты в растениях *Arabidopsis thaliana* L. при стрессе / Х.М. Хамроева, И.С. Каспарова, Б.Б. Джумаев // Известия АН РТ. Отд. биол. и мед. наук. - 2021. - № 2 (213). - С. 44-50.
- [4-А]. **Хамроева, Х.М.** Экзогенные антиоксиданты и фотосинтез в условиях хлоридного засоления у мутантных линий (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh). Вестник Бохтарского государственного университета имени Носира Хусрава (научный журнал) серия естественных наук, 2/4 (93), 2021. - С. 102-108.
- [5-А]. **Хамроева, Х.М.** Шаклҳои фаъоли оксиген ва системаи антиоксиданти дар организмҳои зинда / М.К. Гулов, Н.Х. Норкулов, Х.М. Хамроева, К. Партоев // Авҷи Зухал. №1. 2020с., ш. Душанбе, - С.195-203.

Опубликованные работы в других периодических изданиях:

- [6-А]. **Хамроева, Х.М.** Изучение некоторых физиолого-биохимических параметров у разных мутантов Арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) под воздействием хлоридного засоления / Б.Б. Джумаев, Х.М. Хамроева, М. Нигмонов, З.Б. Давлятназарова, М.К. Гулов // Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием и школы молодых ученых. Иркутск, 2016г. - С. 83-84.
- [7-А]. **Хамроева, Х.М.** Изучение окислительного стресса у разных по устойчивости к NaCl растений картофеля *in vitro* / З.Б. Давлятназарова, И.С. Каспарова, Х.М. Хамроева, Б.Б. Джумаев, К.А. Алиев // Материалы Всероссийской с международным участием научной конференции Саранск, 2016г. - С.103-105.
- [8-А]. **Хамроева, Х.М.** Влияние экзогенных антиоксидантов на растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh при воздействии засоления / Б.Б. Джумаев, Х.М. Хамроева // Материалы XIII научно-практической конференции молодых ученых и студентов с международным участием, посвященной «Году развития туризма и народных ремесел», том 2, Душанбе, 2018г. - С. 315.
- [9-А]. **Хамроева, Х.М.** Экзогенные антиоксиданты и перекисное окисление липидов в условиях засоления у мутантной линии *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh / Х.М. Хамроева, Б.Б. Джумаев, З.Б. Давлятназарова, К.А. Алиев // Сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием и школы молодых ученых. Иркутск, 2018г. - С. 795-798.
- [10-А]. **Хамроева, Х.М.** Экзогенные антиоксиданты и активность каталазы в условиях засоления у дикой формы и мутанта *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh / Х.М. Хамроева, Б.Б. Джумаев // Материалы XIV Международной научно-практической конференции молодых ученых и студентов, посвящённой «Годам развития села, туризма и народных ремесел (2019-2021)», Душанбе, 19 апреля 2019г. - С. 617.
- [11-А]. **Хамроева, Х.М.** Влияние экзогенных антиоксидантов на содержание аскорбиновой кислоты в растениях Арабидопсиса при хлоридном засолении / З.Б. Давлятназарова, Х.М. Хамроева, И.С. Каспарова, Б.Б. Джумаев // Материалы

- Республиканской научной конференции «Адаптация живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды», Душанбе, 2019. - С. 20-21.
- [12-А]. **Хамроева, Х.М.** Фотосинтетические параметры – индикаторы адаптации растений в условиях хлоридного засоления / Б.Б. Джумаев, М.Х. Атоев, Х.М. Хамроева, А. Абдуллаев // Материалы Республиканской научной конференции «Адаптация живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды», Душанбе, 2019.- С.22-24.
- [13-А]. **Хамроева, Х.М.** Содержание аскорбиновой кислоты в условиях хлоридного засоления при обработке растений Арабидопсиса экзогенными антиоксидантами / Х.М. Хамроева, З.Б. Давлятназарова, Б.Б. Джумаев // Материалы Международной научно-практической конференции (67-ой годичной) посвящённой 80-летию ТГМУ им. Абуали ибни Сино и «Годам развития села, туризма и народных ремесел (2019-2021)», Душанбе, 2019г. - С. 305-306.
- [14-А]. **Хамроева, Х.М.** Влияние экзогенных антиоксидантов на интенсивность потенциального фотосинтеза растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. в условиях хлоридного засоления / Х.М. Хамроева, Б.Б. Джумаев, З.Б. Давлятназарова, И.С. Каспарова, О.В. Усманова // Материалы Республиканской конференции «Изучение, развитие, сохранение, перспективы эффективного использования биоразнообразия генофонда хлопчатника и других культур». Душанбе. 2019. - С.368-369.
- [15-А]. **Хамроева, Х.М.** Интенсивность потенциального фотосинтеза *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. в условиях хлоридного засоления / Х.М. Хамроева, Б.Б. Джумаев, З.Б. Давлятназарова, И.С. Каспарова, О.В. Усманова // Достижения современной биохимии в Таджикистане. Материалы Республиканской конференции Душанбе, 2020г. - С.167-168.
- [16-А]. **Хамроева, Х.М.** Содержание пролина у Арабидопсиса в условиях хлоридного засоления при обработке экзогенным антиоксидантом / Х.М. Хамроева, Б.Б. Джумаев, З.Б. Давлятназарова, И.С. Каспарова // Фундаментальные основы инновационного развития науки и образования. Материалы Международной научно-практической конференции (68-ой годичной), посвященной «Годам развития села, туризма и народных ремёсел (2019-2021)», Том 3, 2020г. - С.514-516.
- [17-А]. **Хамроева, Х.М.** Физиолого-биохимические параметры фотосинтеза у бобовых растений в условиях хлоридного засоления / М.Х. Атоев, Б.Б. Джумаев, Х.М. Хамроева, А. Абдуллаев // Материалы Республиканской научной конференции «Биоразнообразие горных экосистем Памира в связи с изменением климата». Хорог, 2021 г. С.16-17.
- [18-А]. **Хамроева, Х.М.** Содержание пролина в листьях бобовых растений в стрессовых условиях / Б.Б. Джумаев, М.Х. Атоев, Х.М. Хамроева, А. Абдуллаев // Материалы IX-ой международной конференции “Экологические особенности биологического разнообразия», Таджикистан, г. Куляб, 7-8 октября 2021 г. С. 168-170.
- [19-А]. **Хамроева, Х.М.** Влияние экзогенных антиоксидантов на метаболизм C_{14} у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. в условиях хлоридного засоления / Х.М. Хамроева, Б.Б. Джумаев, З.Б. Давлятназарова, И.С. Каспарова // Материалы II-ой республиканской научной конференции «Адаптация живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды», Душанбе, 2021г. С.76-79.

АКАДЕМИЯИ МИЛЛИИ ИЛМҲОИ ТОҶИКИСТОН
Институти ботаника, физиология ва генетикаи растаниҳо

УДК 633.11; 581.19

Ба ҳуқуқи дастнавис

Ҳамроева Холида Муҳаммадиевна

**ТАНЗИМИ ЭКЗОГЕНИИ МЕХАНИЗМҲОИ УСТУВОРНОКИИ
РАСТАНИҲОИ *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. ДАР ШАРОИТИ
СТРЕСС**

Автореферати

диссертатсия барои дарёфти дараҷаи илмӣ
номзади илмҳои биологӣ аз рӯи ихтисоси
03.01.05 – Физиология ва биохимияи растаниҳо

ДУШАНБЕ – 2024

Кори илмӣ дар Институти ботаника, физиология ва генетикаи растани Академияи миллии илмҳои Тоҷикистон иҷро шудааст

- Роҳбари илмӣ:** **Давлятназарова Зулфия Буриевна** – доктори илмҳои биологӣ, сарҳодими илмии Институти ботаника, физиология ва генетикаи растани АМИТ
- Мушовири илмӣ:** **Ҷумаев Бахшулло Боқиевич** - доктори илмҳои биологӣ, узви вобастаи АМИТ, сарҳодими илмии Институти ботаника, физиология ва генетикаи растани АМИТ
- Муқарризи расмӣ:** **Юлдошев Ҳимоҳиддин** - доктори илмҳои биологӣ, профессори кафедраи биохимияи донишгоҳи миллии Тоҷикистон
- Тағоева Хатича Эркаевна** – номзади илмҳои биологӣ, декани факултети педагогика ва психологияи донишгоҳи давлатии Данғара
- Муассисаи пешбар:** Донишгоҳи давлатии омӯзгории Тоҷикистон ба номи С. Айни

Ҳимоя «12» сентябри соли 2024 соати 14⁰⁰ дар ҷаласаи Шурои диссертатсионии 6ДКОА-038 назди Донишгоҳи миллии Тоҷикистон, ш. Душанбе, кӯчаи Буни Ҳисорак, шаҳраки донишҷӯён, бинои 16 факултети биология ДМТ. E-mail: sayram75@mail.ru

Бо диссертатсия ва афтореферати он дар китобхонаи илмии Донишгоҳи миллии Тоҷикистон бо нишонаи 734025, ш. Душанбе, хиёбони Рӯдакӣ, 17 ва дар сомонаи интернетии www.tnu.tj шинос шудан мумкин аст.

Автореферат «__» _____ соли 2024 фиристода шуд.

Котиби илмии шурои диссертатсионӣ
номзади илмҳои биологӣ, дотсент

 **Иброғимова С.И.**

МУҚАДДИМА

Мубрамияти мавзӯи таҳқиқот. Солҳои охир ба омӯзиши устуворнокӣ ва ҳосилнокии зироатҳои гуногун дар зерӣ таъсири омилҳои номусоиди муҳити зист ва нақши антиоксидантҳо дар афзоиши иқтидор мутобиқшавӣ диққати маҳсус дода мешавад.

Дар шароити шадиди муҳити зист фаъолшавии системаи муҳофизати бисёрсатҳӣ биохимиявии антиоксидантҳо ба вучуд меояд, зеро ҳангоми дучор шудан ба стрессҳои табиаташон гуногун, аввал стресси оксидшавӣ ба амал меояд, ки дар чараёни он истеҳсоли аз ҳад зиёди шаклҳои фаъоли оксиген (ШФО) мушоҳида мешавад, ва он дар навбати худ ташаккули малондиалдегид (МДА) ва равандҳои пероксидшавии липидҳо (ПОЛ) ҳавасманд мекунад.

Хусусияти асосие, ки механизми мутобиқшавии растаниҳо дар ҳолати стресс муайян мекунад, қобилияти ба вучуд овардани фаъолияти системаҳои антиоксидантӣ мебошад. Ин метавонад аз ҳисоби афзоиши фаъолияти ҳам инфиродӣ ва ҳам якҷанд чузъҳои системаи дифоъ ба амал ояд [Гарифзянов и др., 2012; Колупаев и др., 2019; Halliwell, Gutteridge, 2015; Noctor et al., 2014].

Антиоксидантҳои ферментативӣ метавонанд дар безаргардони ШФО иштирок кунанд. Нақши маҳсус дар ин гурӯҳ ба кислотаи аскорбинӣ (КА) ва α -токоферол (витамины Е) тааллуқ дорад [Колупаев и др., 2015; Szarka et al., 2012].

Кислотаи аскорбинӣ дар ҳама қисмҳои ҳуҷайраҳои растанӣ мавҷуд аст, аммо миқдори зиёди он дар хлоропластҳо ва ситозолҳо ҷойгир шудааст [47]. Оксидоредуктазаҳо дар тамоми органеллҳои ҳуҷайра ҷойгиранд ва дар оксидшавии КА иштирок мекунанд, ки ин боиси тағирёбии ҳолати оксиду–барқароршавии растаниҳо мегардад. Хусусиятҳои антиоксидантии КА бо детоксикатсияи H_2O_2 ва дигар ШФО алоқаманданд. Илова бар ин, КА метавонад ҳамчун кофактор дар барқарорсозии токоферол, ки яке аз муҳофизони асосии мембранаҳои ҳуҷайра аз фишори оксидшавӣ мебошад, иштирок кунад ва барои нигоҳ доштани мувозинати ионҳои ҳуҷайраҳо мусоидат кунад [Qaisar et al., 2010].

Нақши токоферолҳо аз ҳамкорӣ бо радикалҳои пероксиди липидҳо ва боздорӣ аз равандҳои пероксидшавӣ (ОПЛ) иборат аст. Дар шароити таъсири стресс дар хлоропластҳои растаниҳои арабидопсис шакли оксидшудаи токоферол – токоферолхинон то ба α -токоферол барқарор мешавад, ки нигоҳдори манбаи онро дар ҳуҷайраҳо таъмин мекунад [Huang et al., 2005].

Омӯзиши зухуроти функсияҳои муҳофизатии системаи антиоксидантӣ дар шароити стресс ва таъсири он ба нишондодҳои физиологӣ ва биохимиявии растаниҳои C_3 тавачҷӯҳи маҳсус ва аҳамияти назариявӣ амалӣ дорад, аммо мушкilotи фаъолияти механизмҳои устуворнокии растанӣ дар зерӣ омилҳои стресси муҳити зист пурра омӯхта нашудаанд.

Фаъолияти бомуваффақияти системаи антиоксидантӣ ва устуворнокии растанӣ ба омилҳои муҳити зист инчунин ҷустуҷӯи усулҳои танзими экзогенро дар назар дорад, яъне пешгирии фишори оксидшавӣ бо истифода аз антиоксидантҳои экзогенӣ ва ҳосилаҳои синтетикии онҳо, ки дорои ҳосиятҳои муҳофизатӣ нисбати рафъи тавлиди ШФО ё кам кардани зарари оксидшавӣ дар натиҷаи таъсири манфии стрессҳо мебошанд. Дар робита ба ин, мақсади тадқиқот омӯзиши нақши антиоксидантҳои экзогенӣ дар баланд бардоштани устуворнокии растанҳо дар шароити стресс, баҳусус дар шароити шӯршавӣ буд, ки он арзиши амалӣ дорад.

Дарачаи таҳияи мавзӯи таҳқиқот. Омӯзиши мушкilotи устуворнокӣ ва мутобиқшавии растаниҳои гуногун ба шароити тағйирёбандаи муҳити зист вобаста ба бад шудани вазъи экологӣ ва ба вучуд омадани норасоии ғизо дар тамоми ҷаҳон муҳим аст. Бисёр марказҳои илмӣ мамлакатҳои гуногун бо ҳалли ин мушкilotҳо дар сатҳи физиологӣ, биохимиявӣ, генетикӣ ва молекулавӣ машғуланд. Дар Тоҷикистон низ дар ин

самт корҳои илмӣ-тадқиқотӣ, бахусус дар осори Алиев К. бо ҳамкоронаш, Ёқубова М.М. бо ҳамкоронаш, Абдуллоева А.А. бо ҳамкоронаш ва дигарон нишон дода шудааст, ки устуворнокии растанӣ ба фишорҳои гуногуни абиотикӣ бо кори системаҳои антиоксидантӣ алоқаманд аст ва иқтидори мутобиқшавии мушаххаси ин ё он генотипи растанӣ аз танзими эндогении устуворнокӣ ва ҳосилнокӣ вобаста аст.

Робитаи кор бо барномаҳо (лоихаҳо) ва мавзӯҳои илмӣ. Кори рисола дар доираи мавзӯи таҳқиқотии Озмоишгоҳи биохимияи фотосинтези Институти ботаника, физиология ва генетикаи растани Академияи миллии илмҳои Тоҷикистон «Оӯзиши таъсири омилҳои стрессӣ ба равиши физиологӣ ва биохимиявӣ дар гандум, ки дар натиҷаи тағйирёбии иқлим дар Тоҷикистон ба амал меоянд» (№ ГР 0102 ТД 913) иҷро шудааст.

ТАВСИФИ УМУМИИ КОР

Мақсади таҳқиқот: Омӯзиши таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ ба нишондиҳандаҳои физиологӣ ва биохимиявӣ ба қобилияти мутобиқшавии генотипҳои гуногуни *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. дар шароити стресси шӯрӣ.

Вазифаҳои таҳқиқот:

1. Омӯзиши баъзе нишондиҳандаҳои морфо-физиологӣ растаниҳои арабидопсис дар шароити стресси шӯрӣ;
2. Омӯзиши таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ ба таркиби ШФО ва пигментҳои фотосинтетикӣ арабидопсис дар шароити NaCl;
3. Омӯзиши таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ ба мубодилаи фотосинтетикӣ карбон ва шиддатнокии фотосинтези эҳтимолии *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. дар шароити стресси шӯрии хлоридӣ.
4. Баҳодиҳии таъсири кислотаи аскорбинӣ экзогенӣ ва α -токоферол ба миқдори кислотаи аскорбинӣ эндогени дар растаниҳои арабидопсис дар шароити NaCl;
5. Омӯзиши таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ ба равандҳои пероксидшавии липидҳо дар зери таъсири стресси шӯрӣ;
6. Омӯзиши ҷузъҳои системаи муҳофизати антиоксидантии растани арабидопсис (СОД, каталаза, пролин) дар зери таъсири стрессӣ NaCl;

Объектҳои таҳқиқот. Дар тадқиқот генотипҳои гуногуни растаниҳои *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. истифода шудааст. *Arabidopsis thaliana* – растани олии аз оилаи чиллиқгулҳо буда, давраи нисбатан кӯтоҳи ҳаёт, ҳосилнокии баланди тухмӣ ва миқдори ками хромосомаҳо дорад. Ин имкон медиҳад, ки растанӣ ҳамчун объекти моделӣ дар тадқиқотҳои молекулавӣ генетикӣ ва физиологӣ биохимиявӣ бомуваффақият истифода шавад. Шаклҳои ёбоии наҷоди *Enkheim* ва як қатор мутантҳо омӯхта шуданд: 58/15 *flavi-1* (*flavoviridis*) - генҳои мутантӣ дар хромосомаи 5-ум ҷойгир шудаанд, 90 *cla* (*clavatus* - генҳои мутантӣ дар хромосомаи 5-ум ҷойгир шудаанд, 931/1 (*ass 1*) (*asymmetrical*) - генҳои мутантӣ дар хромосомаи 3-юм ҷойгир шудаанд.

Мавзӯи таҳқиқот. Таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ ба хусусиятҳои физиологӣ ва биохимиявӣ устуворнокии объекти моделӣ *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. дар шароити шурии хлоридӣ мебошад.

Навгониҳои илмӣ таҳқиқот. Аввалин бор таъсири антиоксидантҳои экзогении кислотаи аскорбинӣ ва α -токоферол дар танзими иқтидори мутобиқшавии растаниҳои арабидопсис омӯхта шуд. Нишон дода шудааст, ки устуворнокӣ аз хусусияти генотипӣ вобаста мебошад ва ангишиш бо антиоксидантҳои экзогенӣ на ҳамеша ба баланд шудани сатҳи устуворнокӣ оварда мерасонад.

Муайян карда шуд, ки дар намуди ёбӣ фаъолнокии баланди СОД дар растаниҳое, ки дар шароити шӯрии хлоридӣ дар консентратсияи 0,1 М NaCl парваришшуда ва фаъолнокии камтарин – дар растаниҳое, ки дар шароити шӯрии хлоридӣ (0,05 М NaCl) бо илова кардани витамини Е мушоҳида мешавад. Аммо, дар мутанти *flavi* фаъолнокии бадасттарини СОД дар растаниҳои дар муҳити обӣ бо иловаи кислотаи аскорбинӣ

парвариш шуда, муйян карда шуд. Дар мутанти *ass* бошад, арзиши баладтарини фаъолнокии СОД дар растаниҳои дар шароити шӯрии хлорид бо иловаи комплекси КА+Е мушоҳида мешавад.

Муайян карда шуд, ки намуди ёбии *En* ва мутанти *ass* аз ҳама устувортаранд аз рӯи ҳудуди тағйирёбии фаъолнокии каталаза ҳам дар шароити муҳити обӣ ва ҳам дар шароити шӯрии хлориди бе ва бо илова кардани антиоксидантҳо.

Таъсири кислотаи аскорбин ва α -токоферол ба равандҳои пероксидшавии липидҳо дар намудҳои ёбӣ ва мутантҳои *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh омӯхта шуд. Исбот шудааст, ки илова кардани антиоксидантҳои экзогенӣ ба муҳити обии парваришӣ дар алоҳидагӣ ва яқоя боиси дараҷаҳои гуногуни монёз шудани равандҳои пероксидшавии липидҳо мегардад. Дар намуди ёбии *En* ва мутантҳои *ass*, *cla* ва *flavi* дар ҳузури NaCl сатҳҳои гуногуни ташаккули малондиалдегид (МДА) мушоҳида мешавад; кислотаи аскорбинӣ ҳамчун прооксидант амал мекард, яъне реаксияҳои оксидшавиро осон магардонид, α -токоферол бошад раванди ПОЛ-ро яқбора боз медашад.

Аҳамияти назариявӣ ва амалии таҳқиқот. Натиҷаҳои ба даст оварда шуда тадқиқоти физиологӣ ва биохимиявии таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ ба системаи антиоксидантии растаниҳо барои баҳо додан ва сохтани сенарияҳои тағйироти мутобикшавӣ дар ҳуҷайраҳои растанӣ дар шароити шӯрии хок ва дигар омилҳои фишори муҳити зист аҳамияти муҳими назариявӣ ва амалӣ доранд.

Аҳамияти амалии кор дар он аст, ки бузургиҳои физиологӣ ва биохимиявии намуди ёбӣ ва мутантҳои гуногуни арабидопсис дар шароити шӯрии хлоридӣ ва зери таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ, аз ҷумла кислотаи аскорбинӣ ва α -токоферол омӯхта шудааст.

Маълумотҳои бадастомадаро ҳангоми интихоби чораҳо барои кам кардани таъсири шароити номусоиди муҳити зист, ки ба ташаккули шаклҳои фаъоли оксиген (ШФО) оғоз мекунад, тавсия кардан мумкин аст.

Қонуниятҳое, ки дар рафти тадқиқот муайян карда шудаанд, ҳангоми тайёр кардани дастуралҳои таълимӣ, инчунин ҳангоми хондани лексияҳо ва курсҳои махсуси экофизиология ва биохимияи растаниҳо дар донишқадаҳои ихтисоси биология ва хоҷагии кишлоқ истифода бурдан мумкин аст.

Мукарраротҳои асосие, ки барои ҳимоя пешниҳод мешаванд:

- Таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ кислотаи аскорбин ва α -токоферол ба генотипҳои *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh бисёрҷониба буда, на ҳамеша бо афзоиши қобилияти мутобикшавии растаниҳо дар зери таъсири намак алоқаманд аст;
- Устуворнокии растаниҳои *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh аз ҷиҳати генотипӣ муайян карда мешавад ва ангезиш бо антиоксидантҳои экзогенӣ на ҳама вақт боиси баланд шудани дараҷаи муқовимат мегардад;
- Маълумот дар бораи воқуниши мушаххаси генотипҳои гуногуни арабидопсис ба шароити тағйирёбандаи муҳити зист асоси назариявӣ барои арзёбии потенциали мутобикшавӣ ва ҳосилнокии растаниҳо дар зери омилҳои стресс мебошанд.

Эътимоднокии натиҷаҳои бадастомада, ки дар асоси усулҳои классикию муосири тадқиқоти физиологӣ ва биохимиявӣ ва бо истифода аз таҷҳизоти сертификатсияшуда ба даст оварда шудаанд, бо такрорпазирӣ ва такроршавандагии кофӣ, инчунин коркарди дурусти оморӣ тасдиқ карда шудаанд.

Мутобикат ба шиносномаи ихтисос тибқи КОА-и ҚТ. Рисола ба шиносномаи ихтисоси 03.01.05 – физиология ва биохимияи растаниҳо, ки аз ҷониби Комиссияи олии аттестатсионии назди Президенти Ҷумҳурии Тоҷикистон аз рӯи бандҳои зерин тасдиқ шудааст, мувофиқат мекунад:

11. Асосҳои физиологӣ ва биохимиявии устуворнокии растанӣ ба шароити стрессии муҳити зист. Физиология ва биохимияи мутобикшавии растанӣ ба стресс;

17. Шаклҳои фаъоли оксиген дар растаниҳо, сохтор, синтез ва вазифаҳои онҳо. системаи антиоксидантии растаниҳо;

5. Фотосинтез. Пигментҳо, омӯзиши таркиб ва нақши функционалӣ. Асосҳои физиологӣ ва биохимиявии фотосинтез.

Саҳми шахсии довталаб. Саҳми шахсии довталаб дар ҷустуҷӯ ва таҳлили сарчашмаҳои адабӣ, интихоби объектҳои тадқиқот (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.), ташкил ва гузаронидани таҷрибаҳои озмоишӣ ва саҳроӣ, коркарди оморӣ, тафсир ва санҷиши натиҷаҳои бадастомада иборат аст. Ҷамъбасти натиҷаҳои кори рисола ва навиштани мақолаҳо аз ҷониби муаллиф якҷоя бо роҳбари илмӣ анҷом дода шудааст. Саҳми иштироки муаллиф беш аз 90% аст.

Таъйид (апробатсия)-и натиҷаҳои таҳқиқот. Муқаррароти асосии рисола дар конфронси илмии ҷумҳуриявӣ ва байналмиллалӣ пешниҳод ва ё гузориш дода шудааст: Конфронси байналмиллалӣ ва мактаби олимони ҷавон «Омилҳои устуворнокии растаниҳо ва микроорганизмҳо дар шароити шадиди табиӣ ва муҳитҳои сунъии техногенӣ», Иркутск, Федератсияи Руссия, солҳои 2016 ва 2018; Конфронси XIII-уми илмию амалии олимони ва донишҷӯёни ҷавон бо иштирокчиёни байналмиллалӣ бахшида ба «Соли рушди сайёҳӣ ва хунаҳои мардумӣ», Душанбе, солҳои 2018 ва 2019; Конференсияи илмии ҷумҳуриявӣ «Мутобикшавии организмҳои зинда ба шароити тағйирёбандаи муҳити зист», Душанбе, солҳои 2019 ва 2021; Конфронси байналмиллалӣ илмию амалӣ (67-умин сол) бахшида ба 80 солагии ДДТТ ба номи Абуалӣ ибни Сино ва «Солҳои рушди деҳот, сайёҳӣ ва хунаҳои мардумӣ», Душанбе, 2019 сол; Конференсияи ҷумҳуриявӣ «Комёбиҳои биохимияи муосир дар Тоҷикистон», Душанбе, 2020 сол; Конфронси байналмиллалӣ илмӣ-амалии (68-69-умин сола) «Асосҳои бунёдии рушди инноватсионӣ илму маориф», бахшида ба «Солҳои рушди деҳот, сайёҳӣ ва хунаҳои мардумӣ» ва 30-солагии Истиклолияти давлатии Ҷумҳурии Тоҷикистон, Душанбе, солҳои 2020 ва 2021; Конфронси байналмиллалӣ илмӣ «Омӯзиш, рушд, ҳифз, дурнамои истифодаи самараноки гуногунии биологии пахта ва дигар зироатҳо», Тошкент, 2020 сол.

Усулҳои таҳқиқот. Дар рафти тадқиқот усулҳои классикӣ ва ҳозиразамони физиология ва биохимияи растаниҳо бо истифода аз таҷҳизоту реактивҳои ҳозиразамон, инчунин усулҳои математикию оморӣ дар таҳлили натиҷаҳои таҷрибавӣ ба даст овардашуда истифода бурда шуданд.

Методологияи таҳқиқот. Методологияи илмӣ кор ба равиши физиологӣ-биохимиявии омӯзиши мушкilotҳои танзими равандҳои мутобикшавии растаниҳо дар шароити стресс асос ёфтааст. Дар асар методологияи таҷрибавӣ (эмперикӣ) ва умумии илмӣ дар асоси истифодаи усулҳои физиология ва биохимияи растани истифода шудааст.

Марҳилаҳои таҳқиқот. Тадқиқот дар давоми солҳои 2016-2021 гузаронида шудааст ва аз 3 марҳилаи асосӣ иборат буд.

Дар марҳилаи аввал (солҳои 2016-2017) таҳлили адабиёти илмӣ оид ба мавзӯи рисола гузаронида шуда, аҳамияти мавзӯи тадқиқот асоснок карда шуда, мақсади тадқиқот муайян гардида, вазифаҳо барои ноил шудан ба ҳадафҳои рисола муайян карда шуданд.

Дар марҳилаи дуюм (солҳои 2017-2020) нақшаи корҳои таҷрибавӣ тартиб дода шуд, усулҳо ва методологияи гузаронидани тадқиқот муайян карда шуда, таҷрибаҳо, коркард, таҳлил ва муҳокимаи натиҷаҳои илмӣ бадастомада гузаронида шуданд. Як қатор тезисҳо ва мақолаҳо оид ба мавзӯи тадқиқот навишта ва нашр шудаанд, аз ҷумла дар маҷаллаҳои тавсияшудаи Комиссияи олии аттестатсионӣ дар назди Президенти Ҷумҳурии Тоҷикистон.

Дар марҳилаи сеюм (солҳои 2020-2021) натиҷаҳои бадастомада ҷамъбаст ва муҳокима шуда, хулосаҳои рисола тартиб дода шуданд.

Наشري натиҷаҳои рисола. Доир ба мавзӯи рисола 19 мақола, аз ҷумла 5 мақола дар маҷаллаҳо, ки ба рӯйхати нашрияҳои илмӣ аз ҷониби Комиссияи олии

аттестационӣ дар назди Президенти Ҷумҳурии Тоҷикистон тавсияшуда ва дар маводҳои конференсияҳо ва семинарҳои илмӣ ҷумҳуриявӣ ва байналмилалӣ ба таърифи расидаанд.

Соҳтор ва ҳаҷми рисола. Рисолаи илмӣ дар ҳаҷми 147 саҳифаи чопи компютерӣ дарҷ гардидааст ва аз 5 боб, 23 расм, 11 ҷадвал ва хулосаҳо иборат мебошад. Дар рисола 203 номгуӣ сарчашмаҳои адабиётӣ, истифода бурда шуда, аз он 136-тояш бо забонҳои хориҷӣ мебошанд.

ҚИСМИ АСОСИИ ҚОР

Дар боби якум маълумоти мухтасар дар бораи тадқиқоти мавҷудаи ҷаҳон ва натиҷаҳои он оид ба устуворнокии растаниҳо ба таъсири омилҳои гуногуни муҳити зист оварда шудааст. Роҳҳои гуногуни мавҷуд будаи безарар гардондани ШФО нишонд доа шудааст. Системаҳои ҷузъҳои, ки дар детоксикацияи ШФО иштирок мекунанд, системаҳои антиоксидантро ташкил медиҳанд. Системаи антиоксидантӣ таҳти танзими ҷузъҳои системаҳои дифоӣ эндогенӣ ва экзогенӣ қарор дорад. Бо вучуди ин, дар бораи танзими экзогенӣ системаҳои антиоксидантӣ, баҳусус таъсири ҷузъҳо ба монанди кислотаи аскорбинӣ ва α -токоферол ба ташаккули механизмҳои устуворнокӣ дар шароити стресс маълумоти кофӣ мавҷуд нест.

Дар боби дуюм маълумот оиди объектҳо ва усулҳои тадқиқот оварда шудааст.

Ба сифати объекти таҳқиқот растаниҳои *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh аз коллексияи генетикии Институти ботаника, физиология ва генетикаи растаниҳои Академияи миллии илмҳои Тоҷикистон интихоб шуда буд, аз ҷумла генотипи ёбоии *Enkheim* (En) ва намудҳои мутантҳои зерин: *flavi* - 58/15 *flavis-1*(*flavoviridis*), мутатсияҳои як қатор аллелҳои сершумор дар хромосомаи 5-ум ҷойгир шудаанд, растанӣ баргҳои банури зарду сабз доранд (баъзан поя ва гулҳо ҳам), ки ба зард ё сабзи равшантар мубаддал мешаванд; болопӯши филофакҳо хушк шаванд; пухта расидани тухмӣ нобаробар аст. Андозаи поябарг 2,5-5,0 см; баландии растанӣ 10-17 см. Инкишофашон суст; ҳосилхезиашон паст; *cla-90* *Clavatus* (*clavatus*), генҳои мутантӣ дар хромосомаи 5-ум ҷойгир шудаанд, филофакҳо дарозрӯя, шамшершакли қачшуда мебошанд. Андозаи поябарг 1,5-3,5 см; баландии растанӣ 14-35 см. Ҳамеша ҳамагӣ 1 поя (баъзан 1-2 шоҳаи паҳлӯӣ) дорад, инкишофаш қариб муътадил, ҳосилхезии муътадил ё каме зиёд дорад; *ass* - 931/1 (*ass* 1) (*asymmetrica*) генҳои мутантӣ дар хромосомаи 3-юм ҷойгир шудаанд, баргҳои ассиметрӣ, растани буттагӣ мебошад. Андозаи поябарг 3-6,5 см, баландии растанӣ 20-25 см. Инкишофашон суст; ҳосилхезиашон паст мебошад [Усманова, 2010].

Усулҳои таҳқиқот. Вобаста ба ҳадафи тадқиқот растании арабидопсисро дар куттиҳои пластикӣ (24x14x7), ки бо субстрат (хок/кум дар мутаносиби 2:1) пур карда шуда буданд, аз моҳи март то май парвариш карда шуданд.

Дар давраи саршавии гулкунӣ як гурӯҳи растаниҳо ба муҳити обӣ бо илова кардани кислотаи аскорбинӣ (КА) ва α -токоферол (Е) аз рӯи схемаи зерин гузаронида шуд: назоратӣ I - H_2O ; таҷрибавӣ I - $H_2O+КА$ (1 мкМ); H_2O+E ; $H_2O+КА+E$. Таҷрибаҳо дар гурӯҳи дуҷуми растаниҳо аз рӯи схемаи монанд гузаронида шуданд, аммо бо илова кардани NaCl: назоратӣ II - $H_2O+NaCl$; таҷрибавӣ II - $H_2O+NaCl +КА$ (1 мкМол); $H_2O+NaCl+E$; $H_2O+NaCl+КА+E$.

Муайян кардани қобиляти нешзанӣ ва сабзиши тухмиро аз рӯи усули [Третьяков, 1990] гузаронида шуд.

Фаъолияти умумии супероксиддисмутаза (СОД) аз рӯи қобиляти фермент дар боздории барқароршавии фотохимиявии тетразолияи нитрокабуд [Giannopolitis, Ries, 1977] бо баъзе тағиротҳо, ки Полесская [Полесская и др., 2004]. тавсиф кардааст, муайян карда шуд.

Дарачаи пероксидшавии липидҳо (ОПЛ) вобаста ва ҷамъшавии маҳсулоти ниҳонии ПОЛ, яъне малондиалдегид (МДА) муайян карда шуд. Микдори МДА аз рӯи дарачаи ҷамъшавии маҳсулоти реаксияи он бо кислотаи тиобарбитурӣ арзёбӣ карда шуд [Hodges et al., 1999; Kumar, Knowles, 1993].

Миқдори пигментҳои фотосинтетикӣ мувофиқи [Соловченко, Мерзляк, 2008; Kumar, Knowles, 1993] муайян карда шуд.

Барои муайян кардани фаолияти каталаза усули спектрофотометрӣ мувофиқи [Aeby, 1984] истифода бурда шуд. Усул ба муайян кардани суръати таъзияи пероксида гидроген тавассути каталаза дар намунаи таҳқиқшаванда ва бо ҳосил шудани об ва оксиген асос ёфтааст.

Ҳангоми муайян кардани пролини озод дар маводи растанигӣ усули Bates [Бритиков и др., 1965] ҳамчун асос гирифта шудааст.

Муайянкунии миқдории кислотаи аскорбинӣ бо истифодаи гексацианоферрати калий гузаронида шуд. Дар муҳити туршӣ кислотаи аскорбинӣ бо таври стехиометрӣ гексацианоферрити калийро (Fe^{+3}) то гексацианоферрати калий (Fe^{+2}) барқарор мекунад, ки дар ҳузури ионҳои оҳани севалента гексацианоферрати оҳан (пигменти кабудии пруссӣ) ба вучуд меояд. Ғайр аз ин, агар дар муҳит ионҳои фтор мавҷуд бошанд, он гоҳ кабудии пруссӣ таҳшин намешавад, балки маҳлули кабуд ба вучуд меояд.

Муайян кардани ШФО бо истифодаи тетразолии нитрокабуд (ТНК) анҷом дода шуд. Барқароркунии ТНК-и намунаҳо бо афзоиши азхудкунӣ дар дарозии мавҷи 580 нм барои 1 г вази тар арзёбӣ карда шуд [Doke, 1983].

Шиддатнокии фотосинтези потенциали бо усули радиометрӣ [Заленский и др., 1955] бо азхудкунии $^{14}CO_2$ бо баргҳои бурида шуда дар ҳарорати $28^\circ C$ муайян карда шуд.

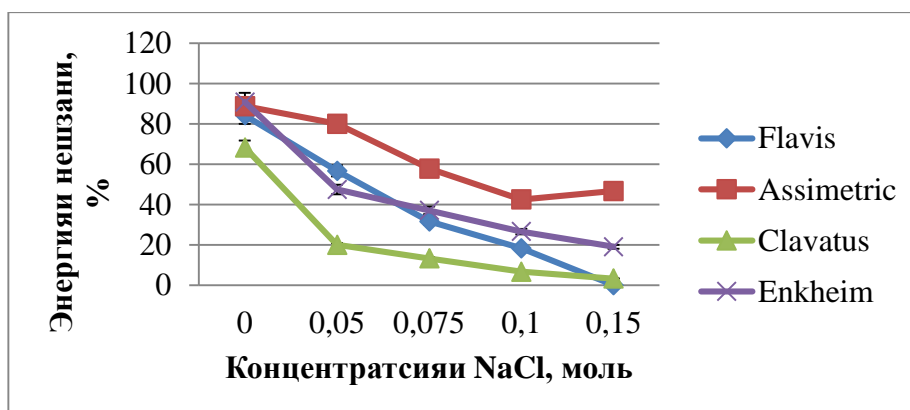
Коркарди оморӣ маълумоти гирифташуда бо истифода аз барномаҳои Microsoft Office Excel 2010, Stat Crop 7.2., Б.А. Досехов [Доспехов, 1985] гузаронида шуд. Санҷишҳо дар на камтар аз се такрори биологӣ ва таҳлилий гузаронида шуданд.

НАТИҶАҲОИ ТАҲҚИҚОТ

Нишондиҳандаҳои морфо-физиологии *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. дар шароити стресси шӯрӣ

Таъсири NaCl дар концентратсияҳои 0,05; 0,075; 0,1 ва 0,15 мМ ба энергияи нешзани ва дараҷаи сабзиши тухми растани арабидопсис (расми 1) омӯхта шуд. Натиҷаҳои таҷрибавӣ нишон доданд, ки ба намуди ёбоии арабидопсис *En* ва мутантҳои *ass*, *flavi* ва *cla* камшавии энергияи нешзани дар ҳама давраҳои таъсири стресси шӯрӣ хос аст. Аммо, дар мутант *ass*, таъсири каме ҳавасмандкунандаи NaCl дида мешуд, ҳоло ки дар дигар генотипҳои омӯхташуда бошад тамоюли равшани коҳиши ин нишондиҳанда мушоҳида карда шуд.

Бояд гуфт, ки чунин гуна тамоюл ҳангоми сабзиши тухмӣ низ мушоҳида карда шуд (расми 2).

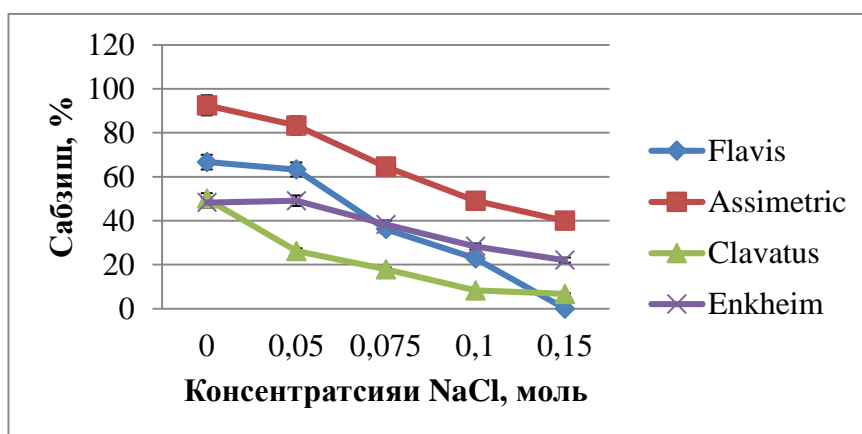


Расми 1. - Энергияи нешзани растаниҳои арабидопсис дар шароити стресси шӯрӣ.

Дар баробари ин, дар мутантҳои омӯхташуда таъхири сабзиш дар концентратсияи 50 мМ ба амал меояд. Дар намуди ёбоии *En* ва мутантҳои *ass*, пастшавии сабзиш муназзам ба амал меояд, дар мутантҳои *flavi* ва *cla* бошад пастшавии яқбора дар ҳамин

концентратсияи намак мушоҳида мешавад. Умуман, концентратсияи намак аз 50 мМ ва зиёд равандҳои афзоишро ҳам дар решаҳо ва ҳам пояҳом мутантҳои омӯхташуда ба таври назаррас коҳиш дод, ҳоле ки дар ҳамин шароит ба шакли ёбӣ афзоиш ва рушди устувор хос буд.

Ҳисобҳои биометриӣ нишон доданд, ки ба ҳисоби миёна дар ҳамаи растаниҳои шароити таҷрибавӣ нисбат ба растаниҳои шароити назоратӣ NaCl энергияи нешзаниро то 17,3% ва сабзиши тухмиро то 25,6% бозмедорад, дар ҳоле ки арзиши шароити назоратӣ 49,4% мебошад, яъне қариб то 50% сатҳи нишондиҳандаҳои омӯхташударо паст мекунад. Дар баробари ин, коэффисиенти тағйирёбии (%) нишондиҳандаҳои тадқиқшуда равшан нишон медиҳад, ки сатҳи тағйирпазирии онҳо дар зери таъсири NaCl аз ҳадди меъёр хеле зиёд буда, 45,0 ва 43,8%-ро ташкил медиҳад (мутаносибан барои ҳарду нишондиҳандаҳои омӯхташуда).



Расми 2. - Сабзиши тухмии растаниҳои арабидопсис дар шароити стресси шӯрӣ.

Ҳамин тариқ, зиёдшавии концентратсияи NaCl ба сабзиши тухмӣ, афзоиши реша ва пояи растаниҳои омӯхташуда таъсири манфӣ мерасонад ва инчунин боиси вайрон шудани як қатор равандҳои мубодилаи моддаҳо мегардад, ки боиси сустшавии нашъунамо ҳангоми сабзиш мегардад.

Таркиби ШФО ва пигментҳои фотосинтетикӣ дар *Arabidopsis thaliana* дар шароити стресси шӯрӣ

Ҳангоми дар шароити шӯрии баланд нашъунамо ёфтани растаниҳо вайрон шудани сохти хлоропластҳо мушоҳида мешавад ва ин дар навбати худ боиси вайрон шудани ҳолати пигментҳо, махсусан хлорофилл мегардад. Маълум аст, ки пигментҳои пластидӣ фаъолияти дастгоҳи фотосинтетикиро муайян мекунад, ки дар навбати худ бо ҳосилнокии растани алоқаманд аст. Тавре ки тадқиқотҳо нишон доданд (ҷадвали 1), миқдори ШФО дар ҳуҷайраҳои растани арабидопсис дар шароити фишори шӯрӣ зиёд шуд. Сатҳи баландтарини ташаққули ШФО дар мутанти *cla* мушоҳида шуд, ки беш аз 2 маротиба зиёд шуда буд. Дар мутантҳои *flavi* ва *ass* бошад, афзоиши ташаққули ШФО номустваким буда аз 36 то 46% -ро ташкил дод ва дар экотипи ёбӣ *En*, андаке ҷамъшавии ШФО мушоҳида карда шуд - 6%.

Бояд қайд кард, ки афзоиши миқдори ШФО дар намудҳои ёбӣ ва мутантҳо бо кам шудани миқдори хлорофилл *a* ва *b* алоқаманд аст.

Ҳамин тариқ, миқдори пигментҳои пластидӣ дар шаклҳои ёбӣ ва мутантии арабидопсис ҳангоми таъсири NaCl нишон дод, ки дар таносуби хлорофиллҳои *a* ва *b*, инчунин миқдори каротиноидҳо каме коҳиш меёбад. Аммо бояд гуфт, ки дар мутанти *ass* миқдори хлорофиллҳо ва каротиноидҳо баланд шуда буд.

Коркарди растаниҳо бо антиоксидантҳо - кислотаи аскорбинӣ ва витамини E (КА ва E) дар зери таъсири стресси намак нишон дод, ки ҳангоми илова кардани антиоксидантҳои экзогенӣ ба муҳити дорои NaCl дошта, дар сатҳ ва таносуби

хлорофиллҳои *a* ва *b* фарқият вучуд дорад. Дар бобати каротиноидҳо низ ҳамин гуна расм мушоҳида карда шуд. Дар экотипи назоратии ёбии *En*, вақте ки растаниҳо бо антиоксидантҳо коркард карда шуданд, камшавии миқдори хлорофиллҳо ва каротиноидҳо мушоҳида карда шуд. Дар шароити стресси намак, коркард бо антиоксидантҳо боиси зиёд шудани хлорофиллҳои *a* ва *b* гардид. Бояд қайд кард, ки илова кардани витамини Е ба муҳити парваришӣ он мисли кислотаи аскорбинӣ таъсир намерасонд, дар муқоиса бо КА таъсири камтари ҳавасмандкунандаи витамини Е мушоҳида шудааст. Витамини Е ба миқдори каротиноидҳо таъсири маҳдудкунанда дошт, ки тақрибан 2 маротиба кам шуд; илова намудани маҷмӯи витамини Е ва КА то як андоза таъсири ҳавасмандкунанда дошт, яъне кислотаи аскорбинӣ нисбати танҳо витамини Е ё дар маҷмӯи (КА+Е) таъсири бештари антиоксидантӣ дошт.

Ҷадвали 1. – Миқдори ШФО ва пигментҳои фотосинтетикӣ (мг/г вазни тар) дар растаниҳои арабидопсис дар шароити фишори шӯрӣ

Генотип	Хл.а	Хл.б	a+b	a/b	Каротиноидҳо (мг/г вазни тар)	ШФО нмоль/г.массаи тар
<i>flavi/K</i>	0,784± 0,020	0,545± 0,018	1,329± 0,021	1,44	0,287± 0,062	0,206±0,041
<i>flavi/O</i>	0,579± 0,027	0,397± 0,049	0,976± 0,076	1,46	0,217± 0,025	0,302±0,060
<i>ass /K</i>	0,959± 0,077	0,497± 0,040	1,456± 0,116	1,93	0,495± 0,067	0,116±0,033
<i>ass /O</i>	1,056± 0,054	0,569± 0,020	1,625± 0,074	1,85	0,531± 0,063	0,158±0,037
<i>En /K</i>	1,257± 0,105	0,672± 0,054	1,929± 0,159	1,87	0,660± 0,110	0,138±0,031
<i>En/O</i>	1,098± 0,117	0,633± 0,067	1,731± 0,182	1,73	0,643± 0,126	0,147±0,029
<i>cla/K</i>	1,187± 0,111	0,574± 0,038	1,761± 0,150	2,06	0,690± 0,112	0,112±0,032
<i>cla/O</i>	1,126± 0,119	0,640± 0,069	1,766± 0,208	1,76	0,476± 0,208	0,269±0,054

Эзоҳ: К- шароити назоратӣ; О –шароити таҷрибавӣ (NaCl).

Дар мутанти *cla*, илова кардани кислотаи аскорбинӣ ҳам дар шароити назоратӣ ва ҳам зери таъсири стресси намакӣ таъсири назаррас надошт. Бояд қайд кард, ки сатҳи каротиноидҳо бо илова кардани витамини Е ва маҷмӯи КА+Е каме баланд шуд. Яъне, витамини Е ҳам дар шароити назоратӣ ва ҳам дар шароити шӯршавӣ таъсири бештари ҳавасмандкунанда дошт.

Дар мутантҳои *ass* низ, ҳамчун дар мутантҳои *cla*, таъсири ҳавасмандкунандаи α-токоферол вучуд дошт ва комплекси кислотаи аскорбинӣ ва токоферол дар шароити шӯрӣ боиси кам шудани миқдори хлорофиллҳо ва каротиноидҳо гардид, ҳоло ки дар шароити назоратӣ чунин таъсир мушоҳида карда нашуд.

Нисбати мутанти *flavi*, дар шароити назоратӣ ҳангоми коркард бо антиоксидантҳо камшавии таркиби пигментҳо мушоҳида шуда, дар шароити фишори намакӣ бошад КА миқдори хлорофиллҳо ва каротиноидҳоро зиёд намуд. Токоферол таъсири маҳдудкунанда дошт, яъне миқдори хлорофиллҳои *a* ва *b*, инчунин каротиноидҳо кам шуданд.

Ҳамин тариқ, тадқиқотҳо нишон доданд, ки ҳам дар шароити таъсири фишори NaCl ва ҳам назоратӣ, илова кардани антиоксидантҳои экзогенӣ на ҳамеша ба миқдори хлорофиллҳо ва каротиноидҳо таъсири ҳавасмандкунанда доранд.

Шиддатнокии эҳтимолии фотосинтез ва мубодилаи фотосинтетикӣ карбон дар растаниҳои арабидопсис дар шароитҳои стрессӣ

Омӯзиши таъсири омилҳои муҳити зист ба шиддатнокии фотосинтез ва мубодилаи фотосинтетикӣ, махсусан дар шароити стресси манфӣ, имкон медиҳад, ки шакли механизмҳои устуворнокӣ ва ташаккули иқтидори мутобикшавии растаниҳоро дар шароити номусоид пурратар омӯзем.

Омӯзиши шиддатнокии эҳтимолии фотосинтез (ШЭФ) дар намуди ёбӣ (*En*) ва мутантҳои (*ass*, *flavi* ва *cla*) арабидопсис дар шароити муҳити обӣ ва шӯрии хлоридӣ, ки бо антиоксидантҳои экзогенӣ - кислотаи аскорбинӣ (КА), α -токоферол (Е) ва комплекси онҳо коркард шудаанд, нишон дод, ки ШЭФ-и онҳо ба таври гуногун тағйир меёбад (ҷадвали 2). Нишондиҳандаҳои баландтарини ШЭФ дар мутанти *ass* дар шароити муҳити обӣ ва дар мутанти *cla* дар шароити шӯрии хлоридӣ, ки мутаносибан 135,0 ва 94,0 мг¹⁴СО₂/г моддаи хушк*соат ташкил медиҳад, муайян карда шуд. Муқаррар карда шуд, ки ШЭФ дар растаниҳои арабидопсиси намуди ёбии *En* ва дар мутанти *cla*, дар шароити шӯрии хлоридӣ нисбат ба растаниҳои назоратӣ, бартарӣ дорад. Қонуниятҳои муқобила дар намудҳои мутанти *flavi* ва *ass* муқаррар шуд; ШЭФ дар растаниҳои дар муҳити обӣ парваришшуда, нисбат ба растаниҳои дар шароити шӯрии хлоридӣ парваришшуда, бартарӣ дорад. Вақте ки ба муҳити парваришӣ антиоксидантҳои экзогенӣ (α -токоферол ва кислотаи аскорбинӣ) илова карда шуданд, қонуниятҳои зерин ошкор шуданд: дар шакли ваҳшӣ ва мутанти *cla*, ШЭФ-и баландтарин дар растаниҳои дар муҳити обӣ парваришшуда ва бо антиоксидантҳои экзогенӣ дар маҷмӯи КА+Е коркардшуда, ва дар мутантҳои *flavi* ва *ass* бошад, бо антиоксиданти КА коркард шуда, ошкор шуд. Бояд қайд кард, ки ин нишондиҳандаҳо нисбат ба нишондиҳандаҳои варианти назоратӣ хеле баланданд.

Ҷадвали 2. – Таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ ба тағйирёбии шиддатнокии эҳтимолии фотосинтез (ШЭФ) дар баргҳои намуди ёбӣ ва мутантҳои гуногуни арабидопсис дар шароити шӯрии хлоридӣ дар марҳилаи гулкунии оммавӣ

№ п/п	Вариантҳо	Намуди ёбӣ	Мутантҳо		
			<i>flavi</i>	<i>ass</i>	<i>cla</i>
Шароити таҷрибавӣ		ШЭФ, мг ¹⁴ СО ₂ /г.моддаи хушк*с			
Назоратӣ					
1.	H ₂ O	56.0±5.7	84.0±8.7	135.0±12.5	76.0±7.9
2.	H ₂ O+АК	57.0±5.6	102.0±11.1	175.0±17.8	120.0±12.9
3.	H ₂ O+Е	79.0±8.8	68.0±7.8	77.0±8.8	54.0±5.7
4.	H ₂ O+АК+Е	82.0±8.8	42.0±4.6	106.0±11.4	146.0±14.9
Таҷриба (NaCl)					
1.	H ₂ O+NaCl	82.0±8.9	52.0±5.6	24.0±2.3	94.0±9.5
2.	H ₂ O+ NaCl +АК	22.0±2.3	10.0±1.3	24.0±2.3	39.0±4.3
3.	H ₂ O+ NaCl +Е	15.0±1.6	21.0±2.3	38.0±4.3	39.0±4.0
4.	H ₂ O+ NaCl +АК+Е	23.0±2.6	16.0±1.8	34.0±3.6	23.0±2.4

Муайян карда шуд, ки дар намуди ёбӣ ва мутанти *cla*, ШЭФ дар шароити шӯрии хлоридӣ бар растаниҳои назоратӣ бартарӣ дорад ва дар мутантҳои *ass* ва *flavi*, натиҷаи баръакс муқобил мушоҳида мешавад, яъне, ШЭФ дар ин намудҳои арабидопсис дар варианти назоратӣ бар растаниҳои варианти таҷрибавӣ бартарӣ дорад.

Яке аз нишондиҳандаҳои реаксияи ҷавобии растанӣ ба таъсири стресс ин ассимилятсияи фотосинтетикӣ СО₂ ва мубодилаи фотосинтетикӣ карбон мебошад. Ин раванд ҷузъи ҳатмии раванди истеҳсолии растанӣ мебошад, ки дар навбати худ барои

омӯзиши механизмҳои мутобиқшавӣ ва ҳосилнокии растаниҳо, махсусан дар шароити стресс зарур аст.

Таҳқиқот оид ба тақсими ^{14}C дар байни маҳсулоти фотосинтез (ҷадвали 3) ва ҷамъи маҳсулоти мубодилаи фотосинтезикии карбон дар шароити шӯрии хлоридӣ дар шакли ёбӣ ва як қатор мутантҳои арабидопсис нишон дод, ки миқдори карбони нишондор дар шароити шӯрии хлоридӣ дар миқдори қандҳо, интермедиатҳои роҳи гликолат (ИРГ) ва маҳсулоти ФЭП дар шакли ёбии *En* нисбат ба растаниҳо дар шароити муҳити обӣ бартарӣ доранд ва баръакс.

Дар мутант *flavi* дар шароити шӯрии хлоридӣ ҳавасмандгардонии дохилшавии карбони нишондор ба ИДРП ва маҷмӯи интермедиатҳои даври гликолатӣ (ИДГ) мушоҳида мешавад ва аз рӯи суръати дохилшавии ^{14}C дар таркиби қандҳо ва маҳсулоти ФЭП манзараи муқобила мушоҳида мешавад, яъне боздории ҷамъшавии ^{14}C дар таркиби қандҳо ва маҳсулоти ФЭП-и растаниҳои ба шароити шӯрии хлоридӣ мутобиқшуда нисбат ба растаниҳо дар муҳити обӣ.

Ҷадвали 3. - Тақсими маҳсулоти фотосинтез (% аз ҳаҷми умумии радиоактивии баргҳо) дар шакли ёбӣ ва мутантҳои арабидопсис дар марҳилаи гулкунӣ дар шароити шӯрии хлоридӣ: (1-назоратӣ; 2- таҷрибавӣ- шуршавии хлоридӣ)

Объект ^{14}C - пайваста	Шакли ёбӣ		Мутантҳо					
	<i>En</i>		<i>flavi</i>		<i>ass</i>		<i>cla</i>	
	1- H_2O	2- NaCl	1- H_2O	2- NaCl	1- H_2O	2- NaCl	1- H_2O	2- NaCl
Оғоз	17.6±0.88	10.8±0.5	26.3±1.3	19.4±1.2	27.3±2.2	13.4±0.7	15.3±1.2	14.1±0.7
КФГ+ ҚФЭ	44.0±3.5	10.7±0.5	36.4±3.7	43.8±3.9	39.7±3.2	11.8±1.1	13.4±0.9	19.0±1.7
Сахароза	15.0±1.4	14.8±1.3	15.0±1.2	18.4±1.7	5.2±0.3	11.0±1.0	8.7±0.6	16.0±1.4
МС	2.5±0.1	17.9±1.8	8.4±0.8	1.4±0.1	3.9±0.4	8.8±1.1	2.9±0.2	13.1±1.3
Глицин	6.8±0.7	13.5±1.3	3.9±0.4	3.2±0.2	11.2±1.1	9.3±1.1	5.6±0.5	6.6±0.5
Серин	3.7±0.3	7.4±0.6	4.2±0.3	7.2±0.7		16.1±1.4	12.1±1.3	
Аланин	3.6±0.4	6.8±0.7	3.9±0.3	2.6±0.4	1.3±0.3	9.5±1.2	12.6±1.4	15.4±1.5
Глицерат	-	5.3±0.7	-	-	1.7±0.3	-	6.8±0.5	-
Гликолат	4.7±0.5	4.9±0.4	-	2.1±0.3	7.6±0.5	11.5±1.2	-	7.6±0.5
Хати фронт	2.1±0.4	7.9±0.5	2.1±0.2	1.9±0.3	2.1±0.4	8.6±0.7	22.6±2.1	8.2±0.9

Эзоҳ: КФГ- кислотаи фосфоглитсерат; ҚФЭ-қандҳои фосфорию-эфирӣ

Дар мутанти *cla*, зиёда аз 2 маротиба ғуншавии карбон ^{14}C дар таркиби қандҳо ва каме зиёд шудани он дар таркиби ИДГ ва маҳсулоти ФЭП дар шароити шӯрии хлоридӣ ба вучуд меояд, яъне дар шароити обӣ камтар маҳсулотҳо ҷамъ мешаванд, ки тақрибан 25% - ро ташкил медиҳад.

Дар мутанти *ass*, дар шароити шӯрии хлоридӣ, ҳавасмандгардонии дохилшавии карбони нишондор ба таркиби қандҳо, ИДГ ва маҳсулоти ФЭП нисбат ба растаниҳои ба муҳити обӣ мутобиқшуда 2-3 маротиба зиёдтар аст ва нисбати ҷамъшавии карбони нишондор дар ИДРП қариб 3 маротиба маҳсулот зиёдтар аст, нисбат ба растаниҳои дар зерин шароити шӯрии хлоридӣ буда. Дар ҷадвали 4 натиҷаҳои таҳлили маҳсулоти ФЭП дар генотипҳои таҳқиқшуда дар шароити мӯътадил (назоратӣ) ва дар шароити таъсири стресси NaCl ҷамъбаст шудаанд. Таҳлили муқоисавӣ тақсими бисёрҷонибаи маҳсулоти фотосинтезро дар шакли ёбӣ ва мутантҳои арабидопсис ошкор намуд. Гуногунии ошкоршудаи мубодилаи фотосинтезикии ^{14}C -карбон ва алоқаи он бо дигар равандҳои

мубодилаи моддаҳо аз мавҷудияти роҳи танзими умумии мутобиқшавии биохимиявии растаниҳо дар шароити гуногуни стрессии муҳити зист шаҳодат медиҳад. Ҳамин тариқ, маълумоти ҷадвали 4, ба фарқиятҳои ҷамъшавии фосфоэнолпируват дар мутантҳо ва шакли ёбии арабидопсис нишон медиҳад. Дар варианти назоратӣ, дар зери стресс, миқдори ФЭП то 336% меафзояд. Дар мутанти *flavi* ҳамагӣ то 57%, дар мутанти *ass* низ ҳамчун дар мутанти *flavi* сатҳи баланди ФЭП - 317%, ва дар мутант *cla* - 79% мебошад.

Ҷадвали 4. – Миқдори ФЭП дар генотипҳои гуногуни арабидопсиса дар шароити стресси шӯрӣ

		Миқдори ФЭП, %		
		Назоратӣ	NaCl	% аз назоратӣ
1.	Шакли ёбой <i>En</i>	3,6	12,1	336
2.	Мутанти <i>flavi</i>	3,9	2,6	67
3.	Мутанти <i>ass</i>	3,0	9,5	317
4.	Мутанти <i>cla</i>	19,4	15,4	79

Дар асоси ин маълумотҳо ба хулосае омадан мумкин аст, ки: а) зиёдшавии концентратсияи карбон ^{14}C дар ФЭП дар варианти назоратӣ ва мутанти *ass* нишон медиҳад, ки дар ин генотипҳо дар зери таъсири шӯршавӣ ангиизи реаксияи ФЭП-карбоксилшавӣ мегузарад; б) дар мутантҳои *flavi* ва *cla* эҳтимолан шиддатнокии реаксияҳои табдили ФЭП-КФГ аз ҳисоби кам шудани фаъолнокии ферментҳои ФЭП- ва РБФ- карбоксилаза мебошад; в) миқдори баланди ФЭП ва КФГ дар мутантҳои *ass* мушоҳида мешавад, ки бо нисбатан баланд шудани сатҳи фоточинтез ҳамроҳӣ мешавад, назар ба дигар генотипҳои арабидопсис. Дар асоси таҳқиқоти гузаронидашуда ва таҳлили тақсимооти маҳсулоти мубодилаи карбон, имконияти муайянкунии тағйироти хусусияти ҷамъшавии гликолатҳо тавассути оғози ФЭП ва ҚФЭ-и роҳи маъмулии карбоксилшавии ^{14}C -карбонро дар генотипҳои таҳқиқшуда пайдо шуд.

Таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ ба миқдори кислотаи аскорбинӣ эндогенӣ дар растаниҳои арабидопсис дар шароитҳои муҳолифи муҳити зист

Тавре ки маълум аст, омилҳои стрессии муҳити зист ба зиёд шудани шаклҳои фаъоли оксиген (ШФО) мусоидат мекунад, ки боиси рушди фишори оксидативӣ дар ҳуҷайраҳои растани мегарданд. Як гурӯҳи антиоксидантҳои ферментативӣ дар безаргардонии ҳуҷайраҳо аз ШФО, дар баробари ферментҳои антиоксидативӣ ва дигар чузъҳои сафедавӣ иштирок мекунад. Дар ин гурӯҳ кислотаи аскорбинӣ (КА) ва α -токоферол (Е) нақши махсус доранд [Колупаев ва диг., 2015; Tanner, 2008].

Кислотаи аскорбинӣ дар ҳама қисмҳои ҳуҷайраҳо ва бофтаҳои гуногуни растани мавҷуд аст, аммо миқдори зиёди он дар хлоропластҳо ва ситозолҳои ҳуҷайраҳои барг ҷойгир шудааст [Прадедова ва диг., 2018]. Маълум аст, ки оксидоредуктазаҳои дар ҳама органеллҳои ҳуҷайра ҷойгиршуда, дар оксидшавии КА иштирок мекунад, ки ин боиси тағйирёбии ҳолати оксидшавии растаниҳо мегардад. КА метавонад ҳамчун антиоксидант ва ҳамчун агенти сигнал-танзимкунда дар ҳуҷайраҳои растаниҳои олий амал кунад. Хусусиятҳои антиоксидантӣ асосан бо детоксикатсияи H_2O_2 ва дигар шаклҳои фаъоли оксиген (ШФО) алоқаманданд. Дар давраи аскорбат-глутатиони Фойер-Халливелл-Асад пероксиди гидроген тавассути аскорбатпероксидаза бо ташкили монодегидро аскорбат-анион радикал барқарор шуда, ки ҳангоми оксидшавии глутатион коҳиш меёбад [Войтехович ва диг., 2018]. КА метавонад ҳамчун кофакторе дар барқарорсозии токоферол, ки яке аз муҳофизони асосии мембранаҳои ҳуҷайра аз фишори оксидшавӣ буда, барои нигоҳ доштани гомеостази ионҳои ҳуҷайраҳо мусоидат мекунад, амал кунад [Rajendrakumar et al., 1994]. Нақши токоферолҳо аз ҳамкорӣ бо радикалҳои пероксиди липидҳо ва боздории равандҳои пероксидшавӣ (ПОЛ) иборат аст.

Таъсири экзогенӣ кислотаи аскорбинӣ ва α -токоферол ба сатҳи кислотаи

аскорбини эндогенӣ, ки дар растаниҳо чӣ дар шароити муқаррарӣ ва ҳам дар шароити шӯршавии хлоридӣ синтез карда мешавад, омӯхта шуд, ки барои ҳалли масъалаҳои танзими механизмҳои усутворнокӣ дар ҳолати стресс муҳим аст.

Натиҷаи муайян кардани миқдори кислотаи аскорбинӣ (КА) дар растаниҳои арабидопсис нишон дод, ки ҳавзи КА дар барги растаниҳои назоратӣ як хел нест (ҷадвали 5). Дар арабидопсиси намуди ёбоии *En* ва мутанти *ass*, сатҳи баландтари нишондиҳандаҳои миқдори КА нисбат ба мутантҳои *cla* ва *flavi* мушоҳида шудааст ($P < 0,05$). Илова кардани NaCl ба муҳити обӣ боиси кам шудани миқдори КА дар намуди ёбоии *En* ва мутанти *ass* (то 10 ва 37%) ва баракс ба афзоиши назарраси он дар мутантҳои *cla* ва *flavi* (то 3 ва 7 маротиба) гардид. Дар асоси миқдори КА, генотипҳои омӯхташудаи арабидопсисро ба ду гурӯҳ тақсим кардан мумкин аст. Ба гурӯҳи якум навъи ёбоии *En* ва мутанти *ass* бо миқдори баланди КА дар шароити назоратӣ хос аст ва ҳангоми ба муҳит илова кардани NaCl камшавии ҳавзи КА то 10-37% мушоҳида карда шуд. Гурӯҳи дуюм, мутантҳои *cla* ва *flavi* мебошанд, ки дар шароити назоратӣ ҳавзи камтари КА доштанд, ва ҳангоми илова кардани NaCl ба муҳити зиёд мешуд.

Маълумоти зиёд оид ба афзоиш ва коҳиши сатҳи барқароршудаи КА дар посух ба таъсири стресс вучуд доранд [Гарифзянов и др., 2012]. Дар тадқиқоти мо маълум мешавад, ки дар растаниҳои гурӯҳи якум ҳавзи аскорбатпероксидаза (АПО) нисбат ба растаниҳои гурӯҳи 2 зиёдтар аст ва аз сабаби зиёд шудани фаъолияти ферменти АПО дар шароити шӯршавӣ сатҳи КА дар баргҳо кам мешаванд.

Ҷадвали 5. – Таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ ба миқдори кислотаи аскорбинӣ дар генотипҳои гуногуни арабидопсис дар шароити шӯрии хлоридӣ

Вариантҳои таҷриба	Миқдори кислотаи аскорбинӣ, мкг/г ваз. тари барг			
	<i>En</i>	<i>flavi</i>	<i>ass</i>	<i>cla</i>
Назоратӣ				
H ₂ O	18.23±1.36	10.59±0.34	16.61±0.23	7.18±0.72
H ₂ O+АК	7.23±0.16	41.59±0.37	9.00±0.22	134.31±5.35
H ₂ O+E	11.32±0.04	6.32±0.17	23.20±1.98	78.18±1.31
H ₂ O+АК+E	11.92±1.60	46.13±2.52	10.91±0.79	15.55±1.37
Таҷрибавӣ (0.05 M NaCl)				
H ₂ O+NaCl	16.27±1.19	41.33±0.11	10.32±0.90	20.94±0.25
H ₂ O+ NaCl +АК	7.16±0.09	21.53±0.56	12.17±0.47	12.05±0.04
H ₂ O+ NaCl +E	8.25±0.29	13.34±0.73	10.43±0.90	62.48±0.35
H ₂ O+NaCl+ АК+E	8.12±0.69	24.62±0.31	32.43±1.46	88.81±3.60

Афзоиши сатҳи барқароршудаи КА дар растаниҳои гурӯҳи 2 метавонад бо хомӯш кардани фаъолияти АПО дар ин генотипҳо дар шароити стрессӣ алоқаманд бошад. Тадқиқотҳои мо нишон доданд, ки илова кардани КА-и экзогенӣ дар шароити обӣ боиси кам шудани чамъшавии КА эндогенӣ ҳам дар навъи ёбой ва ҳам мутант *ass* мутаносибан 60 ва 45% гардид. Вақте ки ба муҳит NaCl ва КА экзогенӣ илова карда шуд, сатҳи КА дар растаниҳои ёбоии арабидопсис тағйир наёфт, аммо дар мутант *ass*, сатҳи КА 18% зиёд шуд. Дар гуруҳи дуюми растаниҳо (*flavi*, *cla*) ба муҳит илова кардани КА боиси зиёд шудани КА-и экзогенӣ дар шароити назоратӣ гардида, дар шароити шурии хлоридӣ бошад ин нишондиҳанда то 42-47% кам шуд (ҷадвали 5). Аз ин ру, дар ин шароит фаъолияти АПО дар растаниҳои гуруҳи дуюм паҳш карда мешавад. Ин хулоса бо илова кардани витамини Е ба муҳити парваришӣ тасдиқ карда шуд. Ҳангоми илова намудани Е ва маҷмӯи КА+E, дар шароити обӣ миқдори КА эндогенӣ дар баргҳои растаниҳои арабидопсиси ёбоии *En* то 38% кам мешавад. Дар муҳити дорои NaCl, илова намудани Е ва маҷмӯи КА+E боиси камшавии КА экзогенӣ дар баргҳо мегардад, мутаносибан то 49-

50% нисбати шароити назоратӣ кам мешавад, аммо ҳавзи КА нисбат ба мавҷуд набудани антиоксидантҳои экзогенӣ он пастар боқӣ мемонад. Дар мутант *flavi* дар шароити обӣ бо иловаи Е афзоиши миқдори КА то 40% ва бо истифодаи маҷмӯи КА+Е қариб то 7 маротиба мушоҳида карда шуд. Дар шароити шӯрии хлоридӣ, ҳангоми илова кардани витамини Е-и экзогенӣ, миқдори КА дар ин мутант то 3 маротиба ва бо илова кардани маҷмӯи КА+Е бошад то 1,6 маротиба кам шуд, ки ин имкони АПО-ро дар ин мутант нишон медиҳад. Дар мутанти *ass* бе NaCl, иловаи Е миқдори КА дар барг 1,6 маротиба зиёд шуд ва ҳангоми истифодаи маҷмӯи КА+Е бошад 34% камтар буд, нисбат ба шароити бидуни истифодаи КА. Дар шароити шӯрӣ витамини Е-и экзогенӣ ба миқдори КА таъсир нарасонд ва истифодаи маҷмӯи КА+Е миқдори онро 3 баробар зиёд кард. Дар мутанти *cla* дар шароити обӣ ҳангоми илова кардани Е ва маҷмӯи КА+Е миқдори кислотаи аскорбинӣ зиёд шуд (10 маротиба ва 2 маротиба, мутаносибан). Дар шароити шӯрии хлоридӣ ҳам, бо илова кардани Е ва маҷмӯи КА+Е, инчунин то 3-4 маротиба зиёдшавии КА экзогенӣ низ мушоҳида карда шуд.

Ҳамин тариқ, натиҷаҳои тадқиқот нишон доданд, ки миқдори КА дар наҷоди ёбоии арабидопсис ҳангоми таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ коҳиш меёбад ва дар намудҳои мутантӣ дар шароити стрессӣ тағйиротҳо дар ҷамъшавии КА эндогенӣ мушоҳида мешавад. Ба ҳулосае омадан мумкин аст, ки таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ гуногун буда, аз генотипи растанӣ вобаста аст. Маълумотҳои бадастомада нишон медиҳанд, ки дар шароити стресси шӯрӣ КА ва токоферолҳо дар равандҳои безараргардонии ШФО дар генотипҳои гуногуни арабидопсис, дар баробари антиоксидантҳои гуногун иштирок мекунанд.

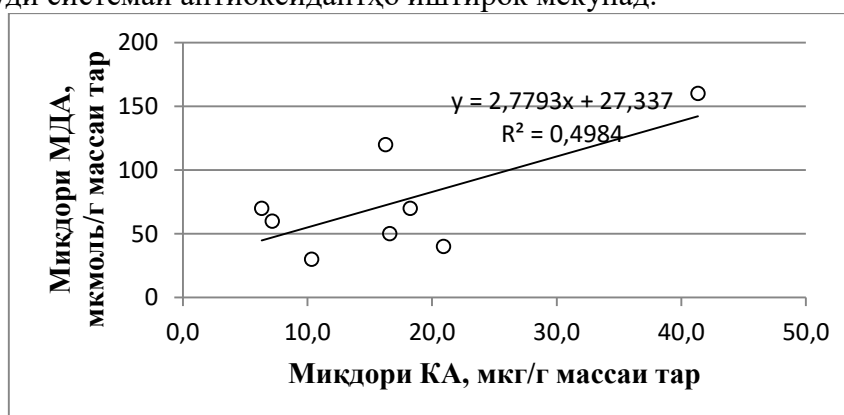
Фаъолкунии равандҳои пероксидшавии липидҳо дар растаниҳои арабидопсис дар шароити шӯрӣ

Таъсири харобиовари стресси оксидшавӣ дар ҳучайраҳои растанӣ пеш аз ҳама ба мембранаҳои ҳучайра таъсир мерасонад, ки дар онҳо равандҳои пероксидшавии липидҳо (ПОЛ) ба амал меоянд. Таҳқиқотҳо нишон доданд, ки дар шакли ёбоии арабидопсис *En* дар шароити обӣ (назоратӣ) каме ҷамъшавии МДА мушоҳида мешавад. Бо илова кардани КА, Е ва маҷмӯи КА+Е, тағйироти назаррас дар миқдори МДА мушоҳида мешавад. Ҳангоми илова кардани КА, миқдори МДА 42% нисбат ба шароити назорат кам мешавад; ҳангоми илова кардани Е, фоизи боздоштани МДА то 57% кам мешавад. Ҳангоми истифодаи маҷмӯи КА+Е камшавии миқдори МДА низ мушоҳида мешавад. Дар шароити стресси шӯрӣ (расми 1), миқдори МДА қариб 2 маротиба нисбат ба шароити назоратӣ (бе NaCl) зиёд мешавад, ва бо илова намудани КА ва Е дар алоҳидагӣ, зиёдшавии миқдори МДА идома ёфта, таъсири маҷмӯи КА+Е равандҳои пероксидшавии липидҳоро ду маротиба нисбат ба шароити назоратӣ бозмедорад. Дар намуди мутанти арабидопсиси *cla*, таъсири КА ва Е нисбат ба намуди ёбой ба кулӣ фарқ мекард. Дар шароити назоратӣ, коҳиши сатҳи ҷамъшавии МДА бо илова кардани антиоксидантҳои экзогенӣ ҳам дар алоҳидагӣ ва ҳам дар якҷоягӣ ба назар мерасад. Дар шароити NaCl, бо илова кардани КА, миқдори МДА нисбат ба назорат (бе NaCl) зиёда аз 33% кам мешавад. Иловаи КА ва Е, инчунин маҷмӯи КА+Е ба миқдори МДА таъсири назаррас нарасонд. Дар шакли мутантҳои *ass*, тасвири шабеҳ оиди таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ ба миқдори МДА ҳам дар шароити назоратӣ ва ҳам дар шароити NaCl, ба монанди мутантҳои *cla* мушоҳида мешавад. Дар мутанти *flavi* бошад нисбат ба мутантҳои дар боло зикршуда тамоман дигар суратро дидан мумкин аст. Сатҳи ПОЛ дар шароити назоратӣ ночиз аст ва илова кардани антиоксидантҳои экзогенӣ муназзам миқдори МДА-ро кам мекунад. Миқдори МДА якбора бо шӯршавӣ тақрибан 3 маротиба меафзояд. Илова кардани КА равандҳои пероксидшавии липидҳоро бозмедорад ва Е миқдори МДА-ро зиёда аз 50% коҳиш медиҳад. Иловаи кардани маҷмӯи КА+Е инчунин пероксидшавии липидҳоро ҳангоми шӯршавӣ бозмедорад, ки эҳтимолан аз сабаби баҳамалоқамандии (синергияи) ду ҷузъҳо - КА ва Е ба амал меояд. Баъзе моддаҳо вобаста ба миқдор ва шароити муҳит метавонанд

хамчун антиоксидантҳо ё прооксидантҳо рафтор кунанд, яъне чузъҳое мебошанд, ки равандҳои пероксидшавии липидҳоро осон мекунад. Тадқиқотҳои мо нишон доданд, ки антиоксидантҳои экзогенӣ омӯхташуда ба чамъшавии МДА таъсири гуногун мерасонанд. Кислотаи аскорбинӣ ҳамчун про-оксидант амал мекард, яъне реаксияҳои оксидшавиро осон мекард, α -токоферол бошад равандҳои пероксидшавии липидҳоро якбора боз медашт. Ҳангоми истифодаи маҷмӯи КА+Е, коҳиши мунтаззами миқдори МДА мушоҳида мешуд, ки эҳтимолан ба иштироки КА дар барқароршавии α -токоферол нишон медиҳад.

Маълумоти бадастомадаро чамъбаст намуда, ба хулосае омадан мумкин аст, ки антиоксидантҳои экзогенӣ ҳам дар алоҳидагӣ ва ҳам дар якҷоягӣ ба объектҳои омӯхташуда таъсири гуногунчониба дорад, ки оиди ин фарқи ақсуламали шакли ёбой ва мутантҳо ба стресси шӯрӣ гувоҳӣ медиҳад.

Ин хулоса бо мавҷудияти таносуби мусбӣ (расми 3) дар байни сатҳи КА-и барқароршуда ва миқдори МДА дар генотипҳои арабидопсис тасдиқ карда мешавад, зеро маълум шуд, ки кислотаи аскорбинӣ мустақиман ё бавосита ПОЛ-ро бозмедорад ва дар ҳифзи чузъҳои худӣ системаи антиоксидантҳо иштирок мекунад.



Расми 3. - Вобастагии миқдори МДА аз сатҳи КА-и эндогенӣ дар генотипҳои гуногуни арабидопсис.

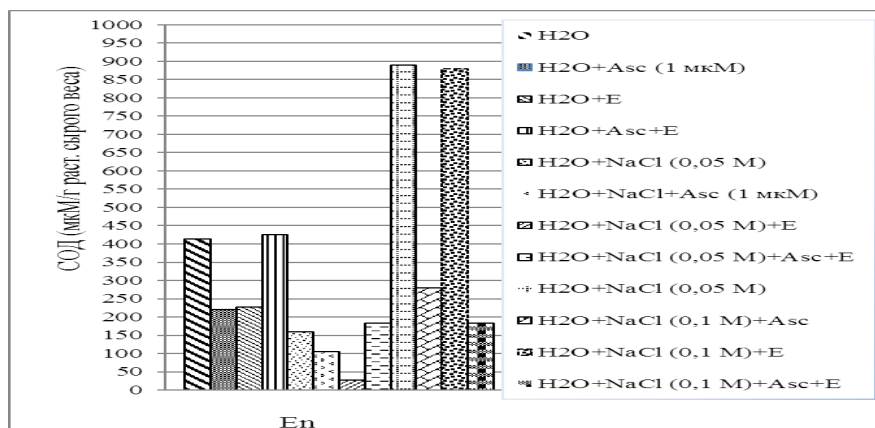
Ҳамин тариқ, истифодаи кислотаи аскорбинӣ ва α -токоферол ҳам дар алоҳидагӣ ва ҳам дар якҷоягӣ дар шароити шӯршавии хлоридӣ, нақши яқхелаи муҳофизатӣ аз ШФО надоранд ва ин антиоксидантҳои экзогенӣ метавонанд дар равандҳои танзими механизмҳои устуворнокӣ ҳангоми дучор шудан ба стрессҳо иштирок кунанд.

Фаъолнокии ферментҳои антиоксидантии СОД ва каталаза дар генотипҳои гуногуни *Arabidopsis thaliana* дар шароити шӯрӣ

Таъсири омилҳои стрессӣ ба ташаккули шаклҳои фаъоли оксигени (ШФО) ё оксидантҳо дар ҳуҷайраҳо оварда мерасонад. Механизмҳои муҳофизатӣ аз таъсири зараровари ШФО аз чузъҳои гуногун иборатанд. Ба онҳо ферментҳои антиоксидантӣ, аз қабили супероксиддисмутаза (СОД), каталаза, аскорбатпероксидаза ва ғайраҳо дохил мешаванд.

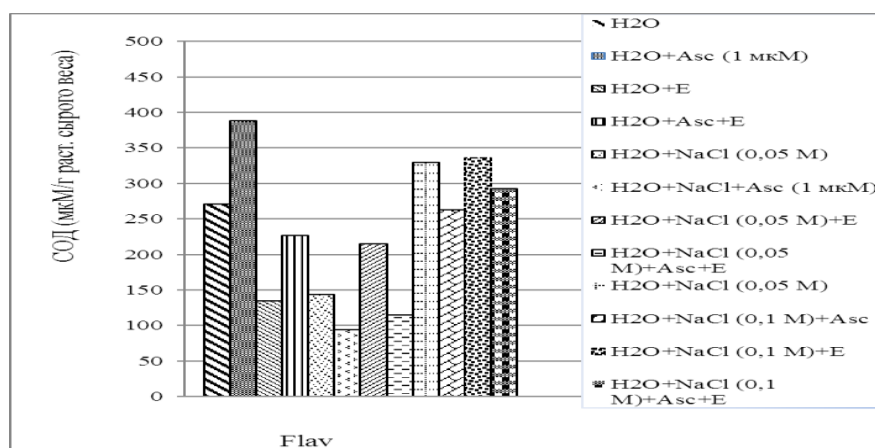
Тавре ки аз расми 4 дида мешавад, дар шакли ваҳшии арабидопсис *En* дар шароити муҳити обӣ (назоратӣ) афзоиши фаъолнокии супероксиддисмутаза мушоҳида мешавад. Бо илова кардани КА ва Е дар алоҳидагӣ, фаъолнокии СОД қариб 2 маротиба кам мешавад. Аммо дар ҳамин шароити таҷрибавӣ ҳангоми илова кардани ин компонентҳо дар маҷмӯи КА+Е, фаъолнокии СОД нисбат ба шароити назоратӣ каме меафзояд. Қариб ҳамин ҳолат дар шароити шӯрии хлоридӣ дар консентратсияи 0,05 М NaCl низ мушоҳида мешавад. Фаъолнокии СОД дар шароити баланди консентратсияи хлориди натрий (0,1 М), ки дар таркибаш антиоксидант надорад, нисбат ба растаниҳои дар шароити шӯрии хлоридии дорои антиоксидантҳо дошта, ҳам дар алоҳидагӣ ва ҳам дар маҷмӯи зиёд шуд, яъне дар ҳолатҳои илова кардани антиоксидантҳои КА ва дар маҷмӯи КА+Е фаъолнокии СОД қариб

7 маротиба якбора кам мешавад, ва дар ҳолати истифодаи токоферол ба таври ночиз кам мешавад, ки ин нақши ғайримустақими ин антиоксидантҳоро ба фаълнокии СОД нишон медиҳад.



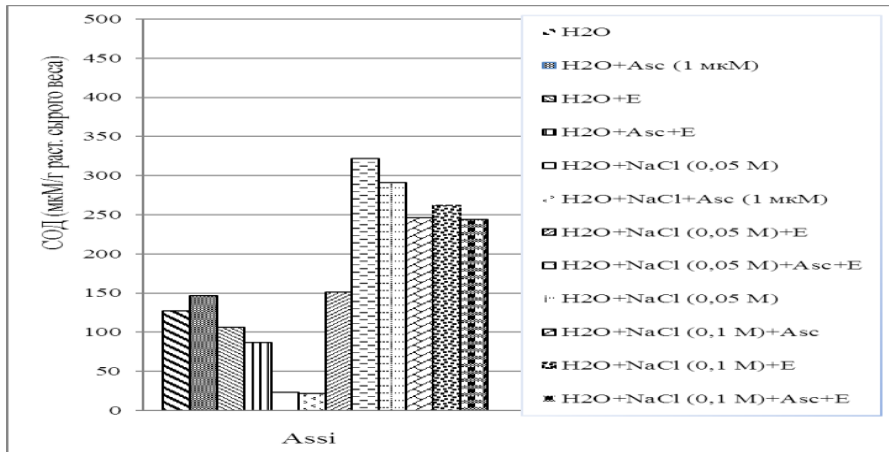
Расми 4. - Таъсири шӯрии хлоридӣ ба тағйирёбии фаълнокии супероксиддисмутаза дар намуди арабидопсиси ёбой En вобаста ба миқдори антиоксидантҳои экзогенӣ.

Дар расми 5 натиҷаҳои тағйирёбии фаълнокии СОД дар мутант flavi дар шароитҳои гуногуни муҳити обӣ ва шӯрии хлоридӣ нишон дода шудааст.



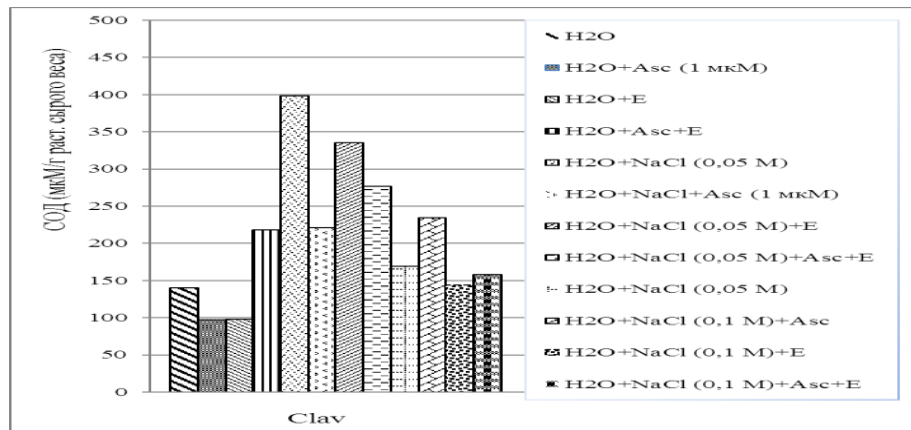
Расми 5. - Таъсири шӯрии хлоридӣ ба тағйирёбии фаълнокии супероксиддисмутаза дар мутантҳои арабидопсиси flavi вобаста ба миқдори антиоксидантҳои экзогенӣ.

Нишон дода шудааст, ки фаълнокии СОД дар шароити илова кардани КА нисбат ба растаниҳои назоратӣ меафзояд. Дар варианти бо илова кардани E якбора кам мешавад ва бо илова кардани маҷмӯи КА+E бо эътидол кам мешавад. Фаъолияти СОД дар растаниҳои дар шароити шӯрии хлоридӣ парваришшуда нисбат ба растаниҳои дар шароити шӯрии хлоридӣ бо илова намудани антиоксидантҳои КА ва дар маҷмӯъ (КА+E) хеле паст шуда, ҳангоми истифодаи E каме зиёд мешавад. Чунон ки аз расми 6 дида мешавад, дар мутант *ass* дар шароити обӣ, фаълнокии СОД нисбат ба растаниҳое, ки дар ҳамин шароит бо илова намудани антиоксиданти КА парвариш шудаанд, камтар аст. Дар сурати илова кардани E ва маҷмӯи КА+E, фаълнокии СОД низ саҳт паҳш мешавад. Дар шароити шӯршавӣ (назоратӣ) ва шӯршавӣ бо иловаи КА, фаълнокии СОД бисёр суст мешавад. Аммо дар сурати илова кардани E ва дар комплекс (КА+E) ин нишондиҳанда баръакс то 6 ва 13 баробар мутаносибан зиёд мешавад.



Расми 6. - Таъсири шӯрии хлоридӣ ба тағйирёбии фаъолнокии супероксиддисмутаза дар мутантҳои арабидопсиси ass вобаста ба миқдори антиоксидантҳои экзогенӣ.

Ҳамин тариқ, аз натиҷаҳои бадастомада ба чунин хулоса омадан мумкин аст, ки дар шакли ёбӣ фаъолнокии баландтарини СОД дар растаниҳои дар шароити шӯрии хлоридии дар консентратсияи 0,1 М NaCl парваришшуда ва пастарин дар растаниҳои дар шароити шӯрии хлоридӣ (0,05 М NaCl) бо илова кардани антиоксиданти Е. Аммо, дар мутант *flavi*, фаъолнокии баландтарини СОД дар растаниҳои дар муҳити обӣ бо иловаи КА парваришшуда ва пастарин бошад ҳамчун дар шакли ёбӣ муқаррар карда шудааст. Дар мутанти *ass* арзиши баландтарини фаъолнокии СОД дар растаниҳо дар шароити шӯрии хлоридӣ бо иловаи маҷмӯи КА+Е ва арзиши пастарин дар шароити шӯрии хлоридӣ ва шӯрии хлоридӣ бо иловаи КА мушоҳида шуд.



Расми 7. – Таъсири шӯрии хлоридӣ ба тағйирёбии фаъолнокии супероксиддисмутаза дар мутантҳои арабидопсиси cla вобаста ба миқдори антиоксидантҳои экзогенӣ.

Дар ҷадвали 6 маълумотҳои таҷрибавӣ оид ба тағйирёбии фаъолнокии каталаза дар шаклҳои ёбӣ ва мутантҳои гуногуни арабидопсис вобаста ба миқдори антиоксидантҳои экзогенӣ дар шароити муҳити обӣ ва шӯрии хлоридӣ оварда шудааст. Дар шакли ёбии *En*, фаъолнокии каталаза дар муҳити обӣ арзиши пастаринро дошта, дар растаниҳое, ки дар ҳамин шароит бо илова кардани антиоксидантҳои КА ва Е дар алоҳидагӣ ва дар маҷмӯъ (КА+Е) парвариш карда шудаанд, ин нишондиҳанда ба таври назаррас меафзояд. Дар шароити шӯрии хлоридӣ фаъолнокии каталаза дар шакли ёбӣ нисбат ба растаниҳое, ки дар ҳамин шароит бо иловаи антиоксидантҳои КА ва маҷмӯи онҳо (КА+Е) парвариш карда шудаанд, баланд мешавад ва дар растаниҳое, ки бо илова кардани антиоксиданти Е парвариш шудаанд, баръакс кам мешавад.

Чадвали 6. – Таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ ба фаъолнокии каталаза дар намуди ёбӣ ва мутантҳои гуногуни арабидопсис дар шароити шӯрии хлоридӣ

	Вариантҳо ва шароитҳои таҷрибавӣ	Намуди ёбӣ	Мутантҳо		
			<i>flavi</i>	<i>ass</i>	<i>cla</i>
		Фаъолнокии каталаза, мкмольH ₂ O ₂ / г массаи тар*сон			
Назорат					
1.	H ₂ O	62,99±0,47	67,80±0,33	83,64±0,54	67,49±0,37
2.	H ₂ O+AK (1 мкМ)	76,28±0,52	70,01±0,42	67,57±0,24	76,45±0,4
3.	H ₂ O+E	72,64±0,34	69,76±0,62	102,54±0,75	59,21±0,13
4.	H ₂ O+AK+E	63,42±0,56	57,48±0,15	92,75±0,48	64,65±0,32
Таҷриба (0.05 M, NaCl)					
1.	H ₂ O+NaCl	71,35±0,22	80,08±0,53	79,15±0,23	70,57±1,21
2.	H ₂ O+ NaCl +AK(1 мкМ)	65,78±0,68	77,62±0,34	82,93±0,51	59,68±0,21
3.	H ₂ O+ NaCl +E	72,64±0,46	79,10±0,22	60,95±0,37	74,60±0,80
4.	H ₂ O+ NaCl +AK+E	65,57±0,35	65,83±0,57	79,15±0,16	77,68±0,26

Фаъолнокии каталаза дар мутанти *flavi*, ки дар муҳити обӣ бо истифода аз антиоксидантҳои КА ва Е дар алоҳидагӣ парвариш карда мешавад, дар муқоиса бо растаниҳое, ки дар ҳамин шароит бе истифодаи антиоксидантҳо парвариш шудаанд, меафзояд ва ҳангоми илова кардани маҷмӯи КА+Е, баръакс хеле кам мешавад. Аммо, фаъолнокии каталаза дар мутанти *flavi*, ки дар шароити шӯрии хлоридӣ парвариш карда шудааст, нисбат ба растаниҳои дар ҳамин шароит бо илова кардани антиоксидантҳои КА ва Е дар алоҳидагӣ ва дар якҷоягӣ (КА+Е), зиёд шуд. Фаъолнокии каталаза дар мутанти *ass*-и дар муҳити обӣ нисбат ба растаниҳои дар ҳамин муҳит бо истифода аз антиоксиданти КА парваришшуда ба таври назаррас афзоиш ёфтааст. Баръакс, фаъолнокии пастарини каталаза дар мутанте, ки дар муҳити обӣ парвариш шудааст, нисбат ба растаниҳое, ки бо илова кардани антиоксиданти Е дар алоҳидгӣ ва дар маҷмӯ (АК+Е) парвариш шуда, муқаррар шуд. Дар шароити шӯрии хлоридӣ афзоиши фаъолнокии каталаза дар мутанте, ки дар ин шароит бо иловаи антиоксиданти КА парвариш карда шудааст, нисбат ба ҳама вариантҳои таҷрибавии омӯхташуда, муайян карда шуд. Дар мутанти *cla*, дар шароити обӣ, фаъолнокии каталаза нисбат ба растаниҳои дар ҳамин шароит бо иловаи антиоксиданти КА парваришшуда зиёд шуд, аммо дар дигар шароитҳои таҷрибавӣ коҳиш ёфт. Аммо дар шароити шӯрии хлоридӣ бошад, фаъолнокии каталаза дар мутанти *cla* танҳо дар ҳамин шароит бо иловаи КА хеле кам шуда, дар дигар шароитҳои таҷрибавӣ зиёд мешавад.

Яъне, дар шароити шӯрии хлоридӣ фаъолнокии каталаза қариб дар ҳамаи объектҳои тадқиқшуда нисбат ба растаниҳое, ки дар шароити муҳити обӣ парваришшуда, зиёд шуд, ба истиснои мутанти *ass*, ки дар он дигар нақши мқобила мушоҳида мешуд. Чунин қонуният низ дар растаниҳои дар шароити шӯрии хлоридӣ бо иловаи маҷмӯи КА+Е нисбат ба растаниҳое, ки дар муҳити обӣ бо илова кардани антиоксиданти зикршуда парвариш шудаанд, мушоҳида карда мешавад.

Дар шакли ёбоии *En*, фаъолнокии каталаза ҳам дар муҳити обӣ ва ҳам дар шароити шӯршавии хлоридӣ бе ва бо илова намудани антиоксидантҳо мутаносибан дар ҳудуди 63-76 ва 65-73 воҳиди фаъолият фарқ мекунад, дар мутанти *flavi* – мутаносибан 57-70 ва 65-73 воҳиди фаъолият, дар мутанти *ass* ҳудуди воҳиди фаъолият дар 67-102 ва 60-79 мушоҳида мешавад, ва дар мутанти *clav* бошад мутаносибан 59-76 ва 59-77 воҳиди фаъолият дорад. Ҳудуди баландтарини тағйирёбии фаъолнокии каталаза дар мутанти *ass*, ки дар муҳити обӣ ва дар шароити шӯрии хлоридӣ бе ва бо илова кардани антиоксидантҳо

парвариш карда шудааст, ошкор шудааст, ки мутаносибан 35 ва 19 буд. Худуди пасттарини тағйирёбии фаъолнокии каталаза дар *En* ҳам дар шароити муҳити обӣ ва ҳам шӯрии хлоридӣ бидуни ва бо илова кардани антиоксидантҳо муайян шудааст, ки мутаносибан 13 ва 8 буд ва инчунин дар *flavi*, аммо танҳо дар шароити муҳити обии бидуни ва бо илова кардани антиоксидантҳо.

Ҳамин тариқ, мо метавонем хулоса барорем, ки аз рӯи сатҳи тағйирёбии фаъолнокии каталаза шакли ёбоии *En* ва мутанти *ass* ҳам дар шароити муҳити обӣ ва ҳам дар шароити шӯрии хлоридӣ бидуни ва бо иловаи антиоксидантҳо устувортаринанд. Эҳтимолан, дар мутантҳои тадқиқшуда тағйирёбӣ дар сатҳи экспрессияи генҳои ферментҳои СОД ва КАТ ба вучуд омад, ки дар шароити шӯрӣ зоҳир гардид.

Таъсири кислотаи аскорбини экзогенӣ ва α -токоферол ба миқдори пролини озод дар растани арабидопсис

Дар даҳсолаҳои охир ба таъсири антиоксидантии пролин таваҷҷӯҳи зиёд дода мешавад. Хусусиятҳои сохтори он барои баррасии имкони безътиборкунии мустақими шаклҳои радикалии оксиген асос медиҳанд. Ҳамин тариқ, пролин метавонад як радикали устуворро ташкил диҳад, зеро он атоми сеюми карбон дорад. Ташаккули чунин радикали устувор боиси «хомӯш шудан» ё қатъ шудани силсилаи реаксияҳои радикалии озод мегардад, ки аз ҷониби радикали супероксид, радикали пероксид ё радикали гидроксил ба қор монда мешавад [Paciolla et al., 2016]. Ҳамзамон, робитаи байни ҷамъшавии пролин ва таҳаммулпазирии генотипҳои гуногун ба намак (шӯрӣ) дақиқ нест. Аз ин рӯ, омӯзиши таъсири кислотаи аскорбини экзогенӣ (КА) ва α -токоферол (Е) ба миқдори пролин дар растаниҳои намуди ёбой ва мутантҳои арабидопсис дар шароити шӯрии хлоридӣ барои фаҳмидани механизмҳои таҳаммулпазирӣ ва дарёфти роҳҳои танзим дар шароити шӯрӣ ва дигар омилҳои муҳити зист муҳим аст. Натиҷаҳои бадастомада (ҷадвали 7) нишон медиҳанд, ки истифодаи антиоксидантҳои экзогенӣ вобаста ба шароити таҷрибавӣ ба миқдори пролин таъсири гуногун дорад.

Ҷадвали 7. – Таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ ба миқдори пролина дар намуди ёбой ва мутантҳои арабидопсис дар шароити шӯрии хлоридӣ

	Вариантҳо ва шароитҳои таҷрибавӣ	Намуди ёбоии <i>En</i>	Мутантҳо		
			<i>flavi</i>	<i>ass</i>	<i>cla</i>
			Миқдори пролин, мкмоль/г вазни тар		
Назоратӣ					
1.	H ₂ O	148,2±0,85	228,8±2,32	53,6±1,1	25,1±0,34
2.	H ₂ O+АК	56,7±1,44	57,0±0,57	27,4±0,26	30,6±0,22
3.	H ₂ O+Е	183,1±0,92	41,8±0,41	36,8±0,64	34,2±0,45
4.	H ₂ O+АК+Е	122,8±2,3	43,9±0,53	83,1±0,88	20,1±0,35
Таҷрибавӣ (0.05 М, NaCl)					
1.	H ₂ O+NaCl	145,3±1,75	153,7±1,28	91,6±0,57	47,6±0,32
2.	H ₂ O+ NaCl +АК	167,1±1,6	274,2±2,31	65,3±0,49	64,8±0,39
3.	H ₂ O+ NaCl +Е	243,3±2,44	103,0±0,94	155,1±0,95	50,7±0,41
4.	H ₂ O+ NaCl +АК+Е	153,4±1,63	203,1±1,62	40,5±0,73	52,5±0,52

Дар шароити обӣ, дар шакли ёбоии арабидопсис *En* ва мутанти *cla*, миқдори максималии пролин дар растаниҳо ҳангоми коркард бо антиоксиданти экзогенӣ Е ва дар мутанти *ass* ҳангоми истифодаи маҷмӯи он (Е+КА) муқаррар шудааст. Аммо дар мутанти *flavi* бошад, миқдори баланди он дар растаниҳое, ки бо антиоксидант коркард нашуданд, муайян шудааст. Дар шароити обӣ, миқдори пасттарини пролин дар растаниҳои *En* ва *ass* бо КА коркардшуда ва дар мутантҳои *flavi* ва *cla* бошад, бо антиоксидантҳои Е ва Е+КА мутаносибан коркардшуда, муайян шудааст.

Дар шароити шӯрии хлоридӣ миқдори максималии пролин дар растаниҳои *En* ва *ass*, ки бо антиоксиданти экзогении E коркард шудаанд, муайян шудааст, дар *cla* ва *flavi* бошад - бо антиоксиданти КА ва маҷмӯи E+КА. Миқдори минималии пролин дар растаниҳои *En* и *cla*, ки бо антиоксидант коркард нашудаанд ва дар шароити шӯрии хлоридӣ парвариш карда шудаанд, муқаррар шудааст. Дар мутантҳои *flavi* и *ass* бошад, дар растаниҳое, ки дар шароити шӯрии хлоридӣ парвариш шуда ва мутаносибан бо антиоксиданти E ва E+КА коркард карда шуда, муқаррар шудааст.

Муқоисаи натиҷаҳои ба даст оварда шуда, дар растаниҳои варианти назоратӣ бо растаниҳои варианти таҷрибавӣ нишон дод, ки миқдори пролин дар растаниҳои варианти таҷрибавӣ, ки бо антиоксидантҳои экзогении КА, E ва комплекси КА+E коркард шудаанд, нисбат ба растаниҳои варианти назоратӣ хеле бартарӣ дорад. Дар мутанти *ass* бошад, ки бо антиоксидант дар маҷмӯъ КА + E коркард шудааст, натиҷаи муқобила мушоҳида мешавад, яъне, миқдори пролин нисбат ба растаниҳои варианти таҷрибавӣ хеле бартарӣ дорад.

Аммо муқоисаи натиҷаҳои ба даст овардашуда оид ба миқдори пролин дар растаниҳои варианти назоратии дар муҳити обӣ ва растаниҳои варианти таҷрибавии дар шароити шӯрии хлоридӣ парвариш шуда, нишон дод, ки барои *En* тафовут ночиз аст, дар сатҳи хатоии таҷрибавӣ, дар *flavi* - ба таври назаррас фарқ мекунад, яъне нисбат ба растаниҳои варианти таҷрибавӣ бартарӣ дорад, дар мутантҳом *ass* ва *cla* бошад натиҷаи баръакс мушоҳида карда мешавад — растаниҳои назоратӣ назар ба растаниҳои варианти таҷрибавӣ қариб 1,7 ва 1,9 баробар бой медиҳанд.

Ҳамин тариқ, аз натиҷаҳои бадастомада ба хулосае омадан мумкин аст, ки дар шароити шӯрии хлоридӣ ҳангоми ба генотипҳои гуногуни арабидопсис таъсир намудан бо антиоксидантҳои экзогенӣ (КА, E ва маҷмӯи E+КА) чӣ дар алоҳидагӣ ва чӣ дар маҷмӯъ, функцияи антиоксидантии онҳо зоҳир мешавад, ки бо пайдо шудани пролини озод тасдиқ карда мешавад. Сатҳи чамъшавии пролин бо хусусиятҳои генетикии намудҳои гуногуни арабидопсис алоқаманд аст. Метавон гуфт, ки антиоксидантҳои экзогенӣ ҳангоми таъсири стрессҳо на ҳамеша самараноканд. Тахмин карда мешуд, ки КА ва E-и экзогенӣ дар баланд бардоштани иқтидори мутобикшавии растаниҳои арабидопсис иштирок мекунанд. Аммо, тадқиқотҳо нишон доданд, ки таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ, яъне кислотаи аскорбинӣ ва α -токоферол, ҳам дар алоҳидагӣ ва ҳам дар маҷмӯъ дар генотипҳои омӯхташуда, хусусияти гуногунҷониба дошт, зеро дар раванди тадқиқот фарқият дар реаксияҳои ҷавобӣ ба стрессӣ шӯрӣ дар шакли ёбой ва мутантҳо ошкор карда шуд. Истифодаи кислотаи аскорбинӣ ва α -токоферол нақши муҳофизатии баробар бар зидди ШФО надоштанд, онҳо ба ташаккули МДА ва пероксидшавии липидҳо дар умум, инчунин ба биосинтези пролин ва ферментҳои антиоксидантии СОД ва КАТ таъсири гуногун доштанд.

ХУЛОСАҲО

1. Таҳлили муқоисавии нишондиҳандаҳои физиологӣ ва биохимиявии шакли ёбой ва баъзе мутантҳои арабидопсис дар шароити стресси шӯрӣ гузаронида шуд. Нишонд дода шуд, ки растаниҳо ба амали антиоксидантҳои экзогенӣ аксуламалҳои гуногуни мутобиқшавӣ доранд, ки на ҳамеша таъсири ҳавасмандкунанда доранд. Коркарди растаниҳо бо кислотаи аскорбинӣ ва витамини Е дар зери стресси шӯрӣ боиси фарқият дар миқдор ва таносуби хлорофиллҳои *a* ва *b* мегардад [М-1], [М-6], [М-8], [М-9], [М-11].
2. Омӯзиши ШЭФ ва ҷамъи маҳсулоти мубодилаи фотосинтезикии карбон дар шакли ёбой (*En*) ва мутантҳои (*ass*, *flavi* ва *cla*) арабидопсис дар шароити шӯрии хлоридӣ тағйиротхоро дар бузургҳои биохимиявӣ ошкор кард, аммо ба дараҷаи гуногун, ки метавон оиди қобилиятҳои гуногуни мутобиқшавиро дар шароити стресси шӯрӣ шаҳодат диҳанд [М-4], [М-12], [М-14] [М-15], [М-17], [М-19].
3. Нишон дода шудааст, ки миқдори эндогенӣ кислотаи аскорбинӣ дар наҷоди ёбоии арабидопсис ҳангоми таъсир кардан бо КА ва Е экзогенӣ кам мешавад ва дар шаклҳои мутантӣ бошад фарқиятҳо мушоҳида мешаванд, яъне муайянкунии генетикии реаксияҳои ҷавобӣ ба фишори шӯрӣ дар шароити таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ мушоҳида мешавад [М-3], [М-15], [М-17].
4. Муайян карда шуд, ки таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ чӣ дар алоҳидагӣ ва чӣ дар маҷмӯъ дар генотипҳои таҳқиқшуда хусусияти гуногунҷониба доранд, ки ин оиди реаксияҳои гуногуни шакли ёбой ва мутантҳо ба стресси шӯрӣ шаҳодат медиҳад. Байни миқдори барқароршудаи кислотаи аскорбинӣ ва миқдори МДА таносуби мусбӣ пайдо шуд. Ин нишон медиҳад, ки кислотаи аскорбинӣ ПОЛ-ро бозмедорад ва дар ҳифзи ҷузъҳои системаи антиоксидантӣ иштирок мекунад [М-2], [М-13].
5. Муқаррар карда шудааст, ки дар шакли ёбоии арабидопсис дар шароити стресси шӯрӣ баланд шудани дараҷаи СОД мушоҳида мешавад. Муайян карда шуд, ки ҳангоми таъсири КА ва Е-и экзогенӣ дар алоҳидагӣ, миқдори СОД кам мешавад ва ҳангоми таъсир кардан бо маҷмӯи КА+Е миқдори СОД каме зиёд мешавад [М-5], [М-10], [М-11].
6. Муайян карда шуд, ки аз ҷиҳати дараҷаи тағйирёбии фаъолияти каталаза аз ҳама генотипҳои устувор ин шакли ёбоии *En* ва мутанти *ass*, чӣ дар муҳити обӣ ва чӣ дар шароити шӯршавӣ хлоридӣ бе ва бо иловаи антиоксидантҳои экзогенӣ мебошанд [М-14].
7. Муқаррар карда шудааст, ки ҳангоми таъсир кардан бо антиоксидантҳои экзогенӣ, чӣ дар алоҳидагӣ ва чӣ дар маҷмӯъ ба генотипҳои гуногуни арабидопсис дар шароити шӯрии хлоридӣ вазифаи прооксидантӣ ошкор мешавад, ки бо пайдоиши пролини озод пайваста аст [М-16], [М-18].

ТАВСИЯҲО БАРОИ ИСТИФОДАИ АМАЛИИ НАТИҶАҲОИ ТАҲҶИҚҲО

Натиҷаҳои бадастомада аҳамияти муҳими амалӣ доранд, зеро намунаҳои дар рафти тадқиқот муайяншуда метавонанд дар арзёбии хатарҳои таъсири омилҳои муҳити зист ва дарёфти роҳҳои танзим ва пешгирии оқибатҳои стрессҳои гуногун дар шароити тағйирёбии умумичаҳонии иқлим истифода шаванд.

Нишондиҳандаҳои омӯхташуда метавонанд ҳамчун аломатҳои санҷишӣ ҳангоми интихоби чораҳо оид ба хоҳиш додани таъсири шароити номусоиди муҳити зист, ки ташаккули шаклҳои фаъоли оксигенро (ШФО) оғоз медиҳанд ва дар офаридани сценарияҳои тағйирёбии мутобиқшавӣ дар ҷамоаҳои растани, аз ҷумла агробιοценозҳо, дар шароити шӯршавӣ хок ва дигар омилҳои стрессҳои экологӣ тавсия карда мешаванд.

Маълумоти гирифташударо метавон дар тайёр ва татбиқ кардани воситаҳои таълимӣ, инчунин ҳангоми хондани лексияҳо ва курсҳои махсуси экофизиология ва биохимияи растаниҳо дар мактабҳои олии ихтисоси биологӣ ва хоҷагии қишлоқ истифода бурдан мумкин аст.

РҶҶҲАТИ ИҲТИСОРОТҲО ВА (Ё) ИШОРАТҲОИ ШАРТӢ

ШФО - шаклҳои фаъоли оксиген
КА - кислотаи аскорбинӣ
АО - антиоксидантҳо
САО - системаи антиоксидантӣ
АПО - аскорбатпероксидазаҳо
ГР - глутатионредуктазаҳо
КДН – кислотаи дезоксирибонуклеинӣ
ИВПЦ - Интермедиатҳои даври редуктиви пентозофосфат
ИРГ - интермедиатҳои роҳи гликолат
КАТ - каталаза
МДА - малондиальдегид
ПДГ - пролиндегидрогеназа
ФЭП – фаъолияти эҳтимолии фотосинтез
ПОЛ - пероксидшавии липидҳо
СОД – супероксиддисмутаза
КФГ - кислотаи фосфоглицеринӣ
ПФ – пайвастагиҳои фенолӣ
ФМСФ - фенилметилсульфонилфторид
ҚФЭ – қандҳои фосфоию-эфирӣ
ЗИЭ – занҷири интиқоли электронӣ

АННОТАЦИЯ

автореферата диссертации Хамроевой Х.М. на тему: «Экзогенная регуляция механизмов устойчивости растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в условиях стресса», представленной на соискание учёной степени кандидата биологических наук по специальности 03.01.05 – физиология и биохимия растений

Ключевые слова: арабидопсис, стресс, устойчивость, засоление, антиоксиданты, прооксиданты, СОД, каталаза, пролин, фотосинтез, хлорофилл.

Цель исследования: Изучение влияния экзогенных антиоксидантов на физиолого-биохимические показатели и адаптационную способность различных генотипов арабидопсиса в условиях солевого стресса.

Материалы и методы исследования. Были изучены дикая форма и мутантные линии растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh с использованием классических и современных методов исследования физиологии и биохимии растений, а также методы математического и статического анализа полученных экспериментальных результатов.

Научная новизна исследования. Впервые изучено влияние экзогенных антиоксидантов аскорбиновой кислоты и α -токоферола на регуляцию адаптационной способности растений арабидопсиса. Показано, что устойчивость генотипически детерминирована и не всегда стимуляция экзогенными антиоксидантами приводит к повышению адаптационного потенциала. Установлено, что у дикой формы высокая активность СОД наблюдалась у растений, выращенных в условиях хлоридного засоления, а минимальная – у растений в условиях хлоридного засоления при добавлении вит.Е. Однако, у мутанта *flavi* максимальная активность СОД установлена у растений, выращенных в условия водной среды при воздействии аскорбиновой кислоты. У мутанта *ass* максимальное значение активности СОД наблюдается у растений в условиях хлоридного засоления при добавлении комплекса АК+Е. Установлено, что по пределам изменения активности каталазы самым устойчивым оказалась дикая форма *En* и мутант *ass* как в условиях водной среды, так и в условиях хлоридного засоления без и с добавлением антиоксидантов. Показано, что добавление экзогенных антиоксидантов в водную среду выращивания по отдельности и в комплексе приводит к различной степени ингибирования процессов перекисного окисления липидов. Показано, что аскорбиновая кислота действует как прооксидант, облегчая реакции окисления, а α -токоферол резко ингибирует ПОЛ, т.е. проявляет антиоксидантные свойства. Показано, что у дикой формы *En* количество меченого углерода в условиях хлоридного засоления в составе сахаров, интермедиатов гликолатного пути (ИГП) и ФЭП-продукты преобладают по сравнению с растениями в условиях водной среды. Показано, что содержание пролина у растений опытного варианта, обработанных экзогенными антиоксидантами АК и Е по отдельности, и в комплексе АК + Е существенно преобладает над растениями контрольного варианта. А у мутанта *ass*, обработанного комплексом АК + Е, наблюдается обратная картина, т.е. содержание пролина существенно преобладает над растениями опытного варианта.

Теоретическая и практическая значимость исследования. Полученные результаты физиолого-биохимических исследований влияния экзогенных антиоксидантов на антиоксидантную систему растений имеют важное теоретическое и практическое значение для понимания ответных реакций растений на стресс и формирования механизмов устойчивости, а также роли экзогенных антиоксидантов в повышение адаптационной способности различных культур в условиях изменения климата.

Применение полученных результатов. Изученные параметры могут быть рекомендованы в качестве тест-признаков при подборе мер смягчения действия неблагоприятных условий среды, инициирующих образование активных форм кислорода (АФК) и создании сценариев адаптационных перестроек в растительных сообществах, в том числе в агробиоценозах, в условиях, как засоления почв, так и других стрессорных факторов среды.

АННОТАТСИЯ

автореферати диссертатсияи Ҳамроева Х.М. дар мавзӯи: «Танзими экзогенни механизмҳои устуворнокии растаниҳои *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. дар шароити стресс», барои дарёфти дараҷаи илмии номзади илмҳои биологӣ аз рӯи ихтисоси 03.01.05 – физиология ва биохимияи растаниҳо

Калимаҳои калидӣ: арабидопсис, стресс, устуворнокӣ, шӯрӣ, антиоксидантҳо, прооксидантҳо, СОД, каталаза, пролин, фотосинтез, хлорофилл.

Мақсади тадқиқот: Омӯзиши таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ ба тавсифи физиологӣ ва биохимиявӣ ва иқтидори мутобиқшавии генотипҳои гуногуни арабидопсис дар шароити стресси шӯрӣ.

Мавод ва усулҳои тадқиқот. Шакли ёбӣ ва мутантҳои гуногуни растаниҳои *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. бо истифода аз усулҳои классикӣ ва ҳозиразамони таҳқиқи физиологӣ ва биохимиявӣ растаниҳо, инчунин усулҳои таҳлили математикию оморӣ натиҷаҳои таҷрибавӣ омӯхта шудаанд.

Навгонии илмӣ тадқиқот. Аввалин бор таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ кислотаи аскорбинӣ ва α -токоферол дар танзими иқтидори мутобиқшавии растаниҳои арабидопсис омӯхта шуд. Нишон дода шудааст, ки устуворнокӣ аз хусусияти генотипӣ вобаста буда, ангезиши он бо антиоксидантҳои экзогенӣ на ҳамеша ба баланд шудани сатҳи устуворнокӣ оварда мерасонад. Муайян карда шуд, ки дар намуди ёбӣ фаъолнокии баланди СОД дар растаниҳо, ки дар шароити шӯрии хлоридӣ дар концентратсияи 0,1 М NaCl парваришшуда ва фаъолнокии камтарин дар растаниҳо, ки дар шароити шӯрии хлоридӣ бо илова кардани витамини Е мушоҳида мешавад. Аммо, дар мутанти *flavi* фаъолнокии баладтарини СОД дар растаниҳои дар муҳити обӣ бо иловаи кислотаи аскорбинӣ парвариш шуда, мӯян карда шуд. Дар мутанти *ass* бошад, арзиши баладтарини фаъолнокии СОД дар растаниҳои дар шароити шӯрии хлоридӣ бо иловаи комплекси $KA+E$ мушоҳида мешавад. Муайян карда шуд, ки намуди ёбоии *En* ва мутанти *ass* аз рӯи ҳудуди тағйирёбии фаъолнокии каталаза ҳам дар шароити муҳити обӣ ва ҳам дар шароити шӯрии хлоридӣ бе ва бо илова кардани антиоксидантҳо аз ҳама устувортаранд. Исбот шудааст, ки илова кардани антиоксидантҳои экзогенӣ ба муҳити обӣ парваришӣ дар алоҳидагӣ ва якҷоя боиси дараҷаҳои гуногуни монё шудани равандҳои пероксидшавии липидҳо мегардад. Нишон дода шудааст, ки кислотаи аскорбинӣ ҳамчун прооксидант амал карда, реаксияҳои оксидшавиро осон магардонад ва α -токоферол бошад раванди ПОЛ-ро яқбора боз медорад, яъне ҳосиятҳои антиоксидантиро нишон медиҳад. Нишон дода шудааст, ки дар шакли ёбоии *En*, миқдори карбони нишондор дар шароити шӯрии хлоридӣ дар таркиби қандҳо, интермедиатҳои даври гликолатӣ (ИДГ) ва маҳсулоти ФЭП нисбат ба растаниҳо дар шароити муҳити обӣ бартарӣ доранд. Нишон дода шуд, ки миқдори пролин дар растаниҳои варианти таҷрибавӣ, ки бо антиоксидантҳои экзогенӣ KA ва E дар алоҳидагӣ ва дар маҷмӯъ $KA+E$ коркард шудаанд, нисбат ба растаниҳои варианти назоратӣ хеле бартарӣ доранд. Дар мутанти *ass*, ки бо маҷмӯи $KA+E$ коркард шудааст, манзараи муқобил мушоҳида мешавад, яъне миқдори пролин нисбатан дар растаниҳои варианти таҷрибавӣ хеле бартарӣ дорад.

Аҳамияти назариявӣ ва амалии тадқиқот. Натиҷаҳои тадқиқоти физиологӣ ва биохимиявӣ оид ба таъсири антиоксидантҳои экзогенӣ ба системаи антиоксидантии растаниҳо барои фаҳмидани асуламали растанӣ ба стресс ва ташаккули механизмҳои устуворнокӣ, инчунин нақши антиоксидантҳои экзогенӣ дар баланд бардоштани қобилияти мутобиқшавии зироатҳои гуногун дар шароити тағйирёбии иқлим аҳамияти муҳими назариявӣ ва амалӣ доранд.

Татбиқи натиҷаҳои ба даст овардашуда. Нишондиҳандаҳои омӯхташуда метавонанд ҳамчун аломатҳои санҷишӣ ҳангоми интиҳоби чораҳо оид ба коҳиш додани таъсири шароити номусоиди муҳити зист, ки ташаккули шаклҳои фаъоли оксигенро (ШФО) оғоз медиҳанд ва дар офаридани сенарияҳои тағйирёбии мутобиқшавӣ дар ҷамоаҳои растанӣ, аз ҷумла агробιοценозҳо, дар шароити шӯршавии хок ва дигар омилҳои стрессҳои экологӣ тавсия карда мешаванд.

ANNOTATION

of Hamroeva Kh.M. dissertation on the topic: “Exogenous regulation of resistance mechanisms of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh plants under stress”, submitted for the academic degree Candidate of Biological Sciences in specialty 03.01.05 – physiology and biochemistry of plants

Key words: Arabidopsis, stress, resistance, salinity, antioxidants, pro-oxidants, SOD, catalase, proline, photosynthesis, chlorophyll.

Purpose of the study: To study the effect of exogenous antioxidants on the physiological and biochemical parameters and adaptive ability of various Arabidopsis genotypes under salt stress conditions.

Materials and methods of research. The wild form and mutant lines of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh plants were studied using classical and modern methods for studying the physiology and biochemistry of plants, as well as methods for mathematical and static analysis of the experimental results obtained.

Scientific novelty of the research. The influence of exogenous antioxidants ascorbic acid and α -tocopherol on the regulation of the adaptive ability of Arabidopsis plants was studied for the first time. It has been shown that resistance is genotypically determined and stimulation with exogenous antioxidants does not always lead to an increase in adaptive potential. It was found that in the wild form, high SOD activity was observed in plants grown under chloride salinity conditions, and minimal activity was observed in plants grown under chloride salinity conditions with the addition of vit.E. However, in the flavi mutant, maximum SOD activity was found in plants grown in an aqueous environment under the influence of ascorbic acid. In the ass mutant, the maximum value of SOD activity is observed in plants under chloride salinity conditions with the addition of the AA+E complex. It was found that, in terms of the limits of change in catalase activity, the wild form of En and the ass mutant turned out to be the most stable, both under conditions of an aquatic environment and under conditions of chloride salinity without and with the addition of antioxidants. It has been shown that the addition of exogenous antioxidants to the aqueous growing medium, individually and in combination, leads to varying degrees of inhibition of lipid peroxidation processes. It has been shown that ascorbic acid acts as a pro-oxidant, facilitating oxidation reactions, and α -tocopherol sharply inhibits LPO, i.e. exhibits antioxidant properties. It has been shown that in the wild form of En, the amount of labeled carbon under conditions of chloride salinity in the composition of sugars, glycolate pathway intermediates (GPIs) and PEP products predominates compared to plants in an aquatic environment. It was shown that the proline content in experimental plants treated with exogenous antioxidants AA and E separately and in the AA + E complex significantly prevails over control plants. And in the ass mutant treated with the AA + E complex, the opposite picture is observed, i.e. the proline content significantly prevails over the plants of the experimental variant.

Theoretical and practical significance of the research. The obtained results of physiological and biochemical studies of the influence of exogenous antioxidants on the antioxidant system of plants have important theoretical and practical significance for understanding plant responses to stress and the formation of resistance mechanisms, as well as the role of exogenous antioxidants in increasing the adaptive capacity of various crops under climate change conditions.

Application of the obtained results. The studied parameters can be recommended as test signs when selecting measures to mitigate the effects of unfavorable environmental conditions that initiate the formation of reactive oxygen species (ROS) and creating scenarios for adaptive changes in plant communities, including agrobiocenoses, under conditions of both soil salinity and other environmental stressors.