

ХРАМОВА Елена Петровна

**РОД *PENTAPHYLLOIDES* HILL (ROSACEAE) АЗИАТСКОЙ РОССИИ  
(ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ, ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ В ПРИРОДЕ И  
КУЛЬТУРЕ, ХЕМОТАКСОНОМИЯ)**

03.02.01 – «Ботаника»

03.02.08 – «Экология» (Биологические науки)

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Центральном сибирском ботаническом саду Сибирского отделения Российской академии наук

Научный консультант – доктор биологических наук, профессор  
Высочина Галина Ивановна

Официальные оппоненты: Зибарева Лариса Николаевна  
доктор химических наук,  
старший научный сотрудник,  
ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский  
Томский государственный университет»  
Сибирский ботанический сад,  
заведующая лабораторией;

Ткаченко Кирилл Гавриилович  
доктор биологических наук,  
ФГБУН Ботанический институт  
им. В.Л. Комарова РАН,  
старший научный сотрудник;

Шавнин Сергей Александрович  
доктор биологических наук, профессор,  
ФГБУН Ботанический сад УрО РАН,  
ведущий научный сотрудник

Ведущая организация – ФГБУН Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г.Б. Елякова ДВО РАН

Защита состоится «\_\_\_»\_\_\_\_\_ 2016 г. в \_\_\_ часов на заседании диссертационного совета Д 003.058.01 при ФГБУН Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН по адресу: 630090, Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101.

Факс: (383)330-19-86

E-mail: [botgard@ngs.ru](mailto:botgard@ngs.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Сайт в Интернете: <http://www.csbg.nsc.ru>

Автореферат разослан «\_\_\_»\_\_\_\_\_ 2016 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук

Ершова Эльвира Александровна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Проблема устойчивости отдельного организма и популяции в целом, их адаптации к изменяющимся факторам среды является одной из центральных проблем биологии. Понятие адаптации охватывает широкий круг вопросов приспособления организма к условиям обитания (Немова, 2010). Изменчивость морфофизиологических и биохимических показателей организмов является важнейшей характеристикой, определяющей способность адаптироваться к условиям окружающей среды.

Наличие и накопление вторичных метаболитов отражает адаптационную стратегию растений, выработанную естественным отбором в ходе эволюции (Wink, 2003). В качестве критериев, которые позволяют подойти к пониманию адаптивной способности, могут быть использованы фенольные соединения, имеющие определенное значение в приспособлении организма к условиям среды (Запрометов, 1993; Судачкова и др., 1997; Полякова, Ершова, 2000; Dixon, Paiva, 1995; Strack, 1997; Lattanzio, 2013). Значительная пластичность фенольных соединений, которая проявляется в изменчивости содержания компонентов и их соотношения в зависимости от условий произрастания, составляет основу экологической устойчивости природных популяций в процессе эволюции и вписывается в общий механизм приспособления к условиям обитания (Полякова, 1993). В этом аспекте особенности состава и содержания фенольного комплекса могут в определенной мере отражать их участие в адаптивной стратегии природных и интродукционных популяций.

В условиях усиления антропогенного давления на биосферу особое значение приобретают исследования популяций в техногенных зонах в целях оценки путей адаптации растений к разным типам воздействий и выявления реакции растительных организмов на стресс. Возможно, что ценопопуляции растений имеют определенный адаптивный потенциал к природным и техногенным факторам и реагируют на комплексное воздействие среды в рамках этих возможностей (Безель и др., 2001; Позолотина и др., 2006).

На основании сравнительного анализа фенольных соединений таксонов различного уровня решаются вопросы их естественной дифференциации. С изучением химического разнообразия растений связаны исследования хемотаксономического плана. Каждый вид и отдельная популяция, представляющая элементарную генетическую, эволюционную и экологическую структурную единицу, несут определенный потенциал изменчивости (Высочина, 2004).

Род *Pentaphylloides* Hill (Rosaceae) в азиатской части России представлен 5 видами: *P. fruticosa* (L.) O. Schwarz (Сибирь, Дальний Восток), *P. davurica* (Nestl.) Ikonn. (Юго-Восточное Забайкалье, Дальний Восток), *P. mandshurica* (Maxim.) Soják (юг Приморья), *P. parvifolia* (Fisch. ex Lehm.) Soják (Алтай, Южное Забайкалье) и *P. gorovoi* (Pshennikova) Khramova et Andysheva (юг Приморья) (Курбатский, 1988; Якубов, 1996; Пшенникова, 2006).

Повышенный интерес к одному из представителей рода *P. fruticosa*, широко распространенному в северном полушарии, обладающему высокой экологической пластичностью и морфологической поливариантностью, целебными и декоративными свойствами, привел к всестороннему изучению этого вида по многим направлениям - исследованию биохимического состава (Федосеева, 1979; Ганенко и др., 1988, 1991; Ганенко, Семенов, 1989; Шкель и др., 1997; Николаева, 2007; Vate-Smith, 1961; Miliuskas et al., 2004), фармакологического действия (Арьяева и др., 1999; Евстропов и др., 2002; Николаева, 2012; Tomczyc et al., 2008, 2010; Tomczyc, Latte, 2009), онтогенеза

и структуры популяций вида (Шафранова, 1964; Годин, Комаревцева, 2015), решению ресурсоведческих задач и введению в культуру (Триль и др., 2008; Худоногова и др., 2010), использованию в садово-парковом строительстве (Александрова, 2008; Davidson, Lenz, 1989; Innes et al., 1989). При этом имеющиеся в литературе сведения носят разрозненный характер и не дают объективного представления о виде *P. fruticosa* и роде *Pentaphylloides* в целом. Остаются недостаточно рассмотренными многие вопросы, касающиеся биохимического состава представителей рода *Pentaphylloides*, в частности, фенольного и элементного комплексов, в значительной степени обеспечивающих лечебный эффект растения и отражающих участие в адаптивном потенциале растений.

**Целью исследования** является установление особенностей состава и содержания фенольных соединений и химических элементов в растениях рода *Pentaphylloides* Hill (Rosaceae) Азиатской России в связи с видовой специфичностью, эколого-географическими факторами, онтогенезом и техногенным воздействием.

Для достижения цели решались следующие **задачи**:

1. Исследовать состав и содержание фенольных соединений и химических элементов у азиатских представителей родового комплекса *Pentaphylloides* для выявления видовой специфичности;

2. Провести сравнительный анализ морфологических и биохимических признаков *P. fruticosa* на эндогенном, индивидуальном и межпопуляционном уровнях в природных и интродукционных популяциях;

3. Изучить внутривидовую изменчивость *P. fruticosa* по содержанию фенольных соединений и химических элементов в процессе развития в зависимости от стадии вегетации, онтогенетического состояния, времени суток, экологической природы и органа растения;

4. Проанализировать воздействие техногенных факторов на состав и содержание фенольных соединений и элементов в растениях *P. fruticosa* в условиях промышленно-транспортного и радионуклидного загрязнения;

5. Определить перспективные направления изучения растений рода *Pentaphylloides*.

**Научная новизна.** Впервые проведено исследование представителей рода *Pentaphylloides* Hill (Rosaceae) Азиатской России по составу и содержанию фенольного комплекса и химических элементов с использованием современных методов - высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ), спектрального анализа (УФ- и масс-спектроскопия, ЯМР) и многоэлементного неdestructивного рентгенофлуоресцентного анализа с синхротронным излучением (РФА СИ). Впервые выделены и идентифицированы два флавонолгликозида – изокверцитрин и астрагалин, установлены 19 химических элементов в надземных органах *P. fruticosa*. Выявлена специфичность фенольного комплекса для каждого из изученных видов.

Впервые проведено детальное исследование фенольного комплекса и элементного состава *P. fruticosa* в связи с эколого-географическими факторами, возрастом растений, сезонным развитием, условиями интродукции и техногенным воздействием.

Изучение внутривидовой изменчивости *P. fruticosa* по составу и содержанию фенольных соединений позволило показать их участие в формировании адаптации как отдельных особей, так и ценопопуляций. Результаты исследования существенно расширяют и углубляют сведения о составе фенольных и минеральных компонентов *P. fruticosa* и закономерностях их накопления.

На основе оригинальных материалов получены новые данные по радиационному и промышленно-транспортному воздействию на растения *P. fruticosa* и ответной реакции на них.

**Теоретическая и практическая значимость.** Полученные данные вносят значительный вклад в выявление особенностей фенольного метаболизма растений и выяснение теоретических вопросов, связанных с функциональной ролью фенольных соединений в жизни растений в изменяющихся эколого-географических условиях на примере *P. fruticosa*.

Изложенные приемы изучения растений, обнаруженные закономерности накопления фенольных соединений *P. fruticosa* в процессе онтогенетического развития в природе и при интродукции могут найти практическое применение при обосновании рациональных способов изыскания и использования ценных флавоноидсодержащих видов в ресурсоведении. Выявленная связь накопления фенольных соединений с экологическими факторами позволяет прогнозировать содержание этой группы веществ и отдельных компонентов в растениях. Показана возможность использования *P. fruticosa* в качестве биоиндикатора техногенного загрязнения среды. Результаты определения фенольного и элементного состава *P. fruticosa* могут быть использованы в базе данных. Предложен способ получения концентрата заменителя чая (Патент 2053678 РФ, 1996). Материалы диссертации представляют интерес для ботаников, физиологов, биохимиков, ресурсоведов, могут быть применены в лекционных курсах по экологической биохимии, хемотаксономии, ресурсоведению.

#### **Защищаемые положения.**

1. Фенольный комплекс, эволюционно сложившийся в растениях рода *Pentaphylloides* Hill, дифференцирован в соответствии с их видовой принадлежностью. Агликоновая структура флавонолгликозидов отражает степень эволюционной продвинутости видов.
2. Высокая изменчивость содержания фенольных компонентов *Pentaphylloides fruticosa* в разных эколого-географических условиях и в процессе онтогенеза, выраженная в характере распределения, соотношении компонентов и смене преобладающих соединений при стабильности суммарного содержания фенольного комплекса, подтверждает участие фенольных соединений в адаптации к условиям окружающей среды.
3. Растения *P. fruticosa*, произрастающие в условиях техногенного стресса разных типов, приобретают специфические особенности: в условиях промышленно-транспортного влияния снижается содержание фенольных соединений и изменяется сезонная динамика их накопления; в условиях радиационного воздействия увеличивается изменчивость содержания фенольных компонентов.

**Апробация работы.** Основные положения и материалы работы были представлены в виде устных докладов на 24 конференциях (международных, всероссийских и региональных): 4-ой Российской биогеохимической школе (Москва, 2003), the 4-th International Symposium on Trace Elements in Human: New Perspectives, (Athens, 2003); VII научной конференции "Аналитика Сибири и Дальнего Востока" (Новосибирск, 2004); 3-ей и 4-ой Международной специализированной выставке и научном конгрессе «ГЕО-Сибирь-2007» и «ГЕО-Сибирь-2008» (Новосибирск, 2007, 2008); VII, VIII и IX Международных симпозиумах по фенольным соединениям: Фундаментальные и прикладные аспекты (Москва, 2009, 2012, 2015); 3-ей Международной конференции «Радиоактивность и радиоактивные элементы в среде обитания человека (Томск, 2009); XVI, XVII, XVIII Международных конференциях "СИ-2002", "СИ-2004", "СИ-2006" (Новосибирск, 2002, 2004, 2006), Всесоюзной конференции «Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии» (Новосибирск, 2006, 2008, 2010, 2012); XIX и XX Национальной

конференции по использованию синхротронного излучения «СИ-2012», «СИ-2014» (Новосибирск, 2012, 2014); 3-d International Conference «Modern Problems of Genetics, Radiobiology, Radioecology and Evolution» (Alushta, 2010); III и IV Всероссийских научно-практических конференциях с международным участием «Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования» (Нижний Тагил, 2010, 2012); 1-st International Symposium on Secondary Metabolites (Chemical, biological and biotechnological properties) (Denizli, Turkey, 2011); I Международной научной конференции «Лекарственные растения: фундаментальные и прикладные проблемы» (Новосибирск, 2013); Всероссийской конференции «Растительный мир Северной Азии: проблемы изучения и сохранения биоразнообразия» (Новосибирск, 2014).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 40 работ, в том числе 1 монография, 7 статей – в журналах, входящих в международные реферативные базы и системы цитирования, из них 2 – в зарубежных изданиях; 29 – в российских журналах, рекомендуемых ВАК, 1 статья – в рецензируемом издании, 2 статьи в коллективных монографиях. Получен патент на изобретение 2053678 РФ «Способ получения концентрата заменителя чая».

**Личный вклад автора** заключается в постановке задач исследования, разработке методических подходов к их решению, сборе растений в природе и при интродукции, непосредственном выполнении биохимических анализов, в формулировке основных положений и выводов диссертационной работы, являющейся результатом многолетних исследований (1993-2015). Работа по разделению и идентификации компонентов методами масс- и ЯМР-спектроскопии выполнена в НИОХ СО РАН им. Ворожцова при содействии к.х.н. Е.В. Кузакова и к.х.н. с.н.с. В.Г. Васильева. Определение элементного состава выполнено в сотрудничестве с н.с. ИХКГ СО РАН О.В. Чанкиной. Определение возрастного состояния особей *P. fruticosa* проведено с участием к.б.н. н.с. лаборатории интродукции лекарственных растений ЦСБС СО РАН Е.К. Комаревцевой. Принадлежность *P. fruticosa* к высотным поясам определена д.б.н. с.н.с. лаборатории экологии и геоботаники ЦСБС СО РАН Н.И. Макуниной. Статистический анализ полученных данных выполнен при содействии д.ф.-м.н. г.н.с. ИВиЭП СО РАН (г. Барнаул) В.Е. Павлова, к.т.н. И.В. Хвостова и к.г.-м.н. доцента НГУ (г. Новосибирск) А.В. Лавренчука.

Часть исследований осуществлена в рамках грантов: РФФИ № 98-03-32467, № 07-04-01414. Работа по определению элементного состава выполнена при использовании оборудования ЦКП СЦСТИ и финансовой поддержке Минобрнауки России.

**Структура и объем работы.** Диссертация изложена на 437 страницах, содержит 112 иллюстраций, 57 таблиц и состоит из введения, семи глав, выводов, списка использованной литературы и девятнадцати приложений. Список литературы включает 383 работы, из них 120 – на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность своему научному консультанту проф. д.б.н. Г.И. Высочиной за ценные советы, многочисленные дискуссии и помощь во время работы. Особую признательность выражаю н.с. ИХКГ СО РАН О.В. Чанкиной за помощь в определении элементного состава в образцах, анализе и обсуждении результатов. За многолетнее сотрудничество, помощь в работе, измерение удельной активности радионуклидов  $^{90}\text{Sr}$  и  $^{137}\text{Cs}$  искренне благодарна сотрудникам Центральной заводской лаборатории ФГУП ПО «Маяк» (г. Озерск, Челябинская обл.) к.б.н. О.В. Тарасову и инженеру Е.И. Крыловой. Искренне признательна к.б.н. с.н.с. лаборатории фитохимии Н.В. Цыбуля и к.б.н. с.н.с. лаборатории дендрологии Л.Н. Чиндяевой за совместную работу по определению антимикробной активности у

представителей рода *Pentaphylloides*, а также всем сотрудникам лаборатории фитохимии, содействовавшим выполнению диссертационной работы.

## ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ, МЕТОДОВ И РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 1.1. Таксономическое положение видов рода *Pentaphylloides* Hill

Род *Pentaphylloides* Hill относится к семейству Rosaceae Juss. и насчитывает около 15 видов, произрастающих в умеренных зонах северного полушария. На территории бывшего СССР встречается порядка 7 видов, в азиатской части России – пять, из них в Сибири – *Pentaphylloides fruticosa*, *P. parvifolia* и *P. davurica*; на Дальнем Востоке – *P. fruticosa*, *P. mandshurica*, *P. davurica* и *P. gorovoi* (Юзепчук, 1941; Курбатский, 1988; Черепанов, 1995; Якубов, 1996; Пшенникова, 2006).

Таксономическое положение *Pentaphylloides* со времен К. Линнея и до настоящего времени остается дискуссионным. Одни исследователи относят кустарниковые виды к роду *Potentilla* (Камелин, 2001; Ledebour, 1853; Wolf, 1908). Другие – выделяют в отдельный род *Pentaphylloides* (Курбатский, 1988; Якубов, 1996; Duhamel, 1755, цит. по Klackenberg 1983; Schwarz, 1949). Третьи – в самостоятельный род *Dasiphora* (Юзепчук, 1941; Rafinesque, 1838, цит. по: Wolf, 1908). В работе будем придерживаться последних сводок по флоре России и Сибири (Курбатский, 1988; Черепанов, 1995), согласно которым кустарниковые виды лапчаток отнесены к роду *Pentaphylloides*.

### 1.2. Ареал и экологическая приуроченность видов рода *Pentaphylloides*

Наиболее широко распространен в азиатской части России *P. fruticosa*. Азиатский участок ареала охватывает Алтай, Саяны, Средне-Сибирское плоскогорье, Забайкалье, горную область от Верхоянского хребта до Чукотки, Охотское побережье, Амурскую обл., Приморский край, Камчатку, Сахалин, Курильские острова (Горчаковский, 1966). По экологии *P. fruticosa* – мезофит или мезопсихрофит с мощно развитой корневой системой, холодоустойчив и способен произрастать в местах распространения вечной мерзлоты грунта (Куминова, 1960).

*P. parvifolia* произрастает, в основном, в Западной и Средней Сибири, районах Забайкалья (Соколов и др., 1980; Курбатский, 1988). По экологии *P. parvifolia* относится к ксерофитам (Соколов и др., 1980; Встовская, 1986) или психрофитам-петрофитам – растениям скальных местообитаний (Куминова, 1960).

Ареал *P. davurica* состоит из двух небольших фрагментов в Забайкалье и на Дальнем Востоке (Соколов и др., 1980; Курбатский, 1988). Среднетеневыносливый кустарник, среднезасухоустойчивый ксеромезофитный (мезофит), микротермный. Мезотроф, но переносит и бедные почвы, кальцефил (Соколов и др., 1980; Встовская, 1986).

*P. mandshurica* произрастает на российском Дальнем Востоке в Приморском крае на скалах, преимущественно известковых. Ксеромезофитный (мезоксерофит), светолюбивый кустарник, мезотроф, микромезотерм, кальцефил (Соколов и др., 1980; Коропачинский, Встовская, 2012).

*P. gorovoi* встречается на юге Приморья в Ольгинском районе на скалах Милоградовских водопадов (Пшенникова, 2006).

### **1.3. Практическое использование *Pentaphylloides fruticosa***

#### **1.3.1. Целебные свойства и химический состав *Pentaphylloides fruticosa***

Приведены литературные сведения о применении *P. fruticosa* в народной и традиционной медицине и в качестве пищевого продукта. *P. fruticosa* характеризуется высокой антиоксидантной, гипогликемической, иммуномодулирующей, антиаллергической, антимикробной, противовирусной и другими типами активности, во многом благодаря наличию фенольных соединений (Горячкина, 1994; Арьяева и др., 1999; Евстропов и др., 2002; Николаева, 2012; Tomczyc et al., 2010; Miliauskas et al., 2004). Представлена информация о биологической активности, химическом составе *P. fruticosa* и использовании его в современной фармации, пищевой промышленности и в составе биологически активных добавок.

#### **1.3.2. Декоративные свойства *Pentaphylloides fruticosa***

*P. fruticosa*, один из наиболее красивоцветущих дикорастущих кустарников, привлекает внимание своей декоративностью и широко используется в зеленом строительстве (Морякина, 1965; Встовская, 1986; Пивкин, Чиндяева, 2002; Древесные растения..., 2008; Davidson, Lenz, 1989; Innes et al., 1989). В культуре известен с 1700 г., к настоящему времени создано более 130 сортов (Александрова, 2008). Дана краткая характеристика некоторых из них.

### **1.4. Природные условия естественных местообитаний и районов интродукции растений рода *Pentaphylloides***

Дана физико-географическая характеристика естественных местообитаний и районов интродукции растений рода *Pentaphylloides*. Проанализированы основные климатические показатели районов исследования.

### **1.5. Материал и методы исследования**

Исследования проводили в период с 1993 по 2015 год на растениях пяти видов рода *Pentaphylloides* из 8 ценопопуляций (ЦП) в естественных условиях Горного Алтая, Забайкальского края, Дальнего Востока и растениях *P. fruticosa* в условиях культуры из 8 ценопопуляций (ЦП) на экспериментальных участках ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) и АФ ЦСБС СО РАН (с. Камлак, Республика Алтай).

Материалом хемотаксономических исследований служили растения рода *Pentaphylloides*, произрастающие в Сибири и на Дальнем Востоке, образцы из коллекции ЦСБС СО РАН.

Влияние техногенного загрязнения на химический состав *P. fruticosa* изучали на растениях, высаженных саженцами из ЦСБС СО РАН в городских посадках вдоль автомагистралей в разных районах г. Новосибирска, различающихся по составу и уровню загрязняющих веществ.

Экспериментальные работы по изучению действия радиации проводили на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС), сформировавшегося в 1957 г. в результате аварии на ФГУП ПО «Маяк» (г. Озерск, Челябинская обл.). В градиенте радионуклидного загрязнения выбраны 3 участка, расположенные в головной части следа, и для сравнения 2 условно «фоновых» участка в зоне наблюдения. Средняя



плотность радиоактивного загрязнения почвенного покрова заповедника, входящего в головную часть ВУРСа, с увеличением расстояния от ФГУП ПО «Маяк» снижается:  $^{90}\text{Sr}$  с 29.3 до 0.4 МБк/м<sup>2</sup>,  $^{137}\text{Cs}$  – с 0.90 до 0.02 МБк/м<sup>2</sup>, что на два – четыре порядка превышает фоновый уровень. Плотность радиоактивного загрязнения почвенного покрова  $^{90}\text{Sr}$  и  $^{137}\text{Cs}$  на периферийных участках зоны наблюдения ФГУП ПО «Маяк» соответствует региональным «фоновым» (глобальным) значениям и составляет для  $^{90}\text{Sr}$  – 2.0 кБк/м<sup>2</sup>,  $^{137}\text{Cs}$  – 4.0 кБк/м<sup>2</sup> и Pu – 0.2 кБк/м<sup>2</sup> (Отчет по экологической безопасности..., 2013). На заложенных экспериментальных участках в 2004 г. высажены трехлетние саженцы *P. fruticosa*, выращенные на экспериментальном участке АФ ЦСБС СО РАН. Объем выборки на каждом участке составлял 25-30 особей.

Для изучения качественного состава фенольных соединений (ФС) *P. fruticosa* использованы общепринятые методы разделения веществ и их идентификации. Для определения содержания ФС в водно-спиртовых экстрактах использованы хромато-спектрофотометрический метод (Минаева, 1978) и метод высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) (Юрьев и др., 2003; Сычев, 2005; Keinänen, Julkunen-Tiitto, 1998; van Beek, 2002). ВЭЖХ-анализ выполнен на жидкостных хроматографах «Agilent 1100» (Agilent Technologies, США) с УФ-спектрофотометрическим детектором и «Agilent 1200» с диодно-матричным детектором. Достоверность экспериментальных данных обеспечена использованием современных средств и методик проведения исследований, репрезентативностью выборки. Относительное стандартное отклонение повторяемости при определении фенольных компонентов составило  $\sigma_{\text{г,отн}} = 0.011$ .

Определение элементов проводили методом рентгенофлуоресцентного анализа с использованием синхротронного излучения (РФА СИ) на станции элементного анализа (накопитель ВЭПП-3) Сибирского Центра Синхротронного и Терагерцового Излучения ИЯФ СО РАН (Baryshev et al., 1991; <http://ssrc.inp.nsk.su/СКР/stations/passport/3/> обращение 10.06.2014). Предел обнаружения составляет от 10<sup>-7</sup> г/г.

Для измерения морфологических параметров применен метод компьютерного анализа изображений. С каждого побега брали нижний лист, проводили съемку цифровой камерой в режиме «макро» с последующей обработкой снимков и интерпретацией результатов с использованием программного обеспечения MapInfo и Microsoft Excel 2003 (Трубина, 2006).

Измерения удельной активности радионуклидов –  $^{90}\text{Sr}$  и  $^{137}\text{Cs}$  проводили в аккредитованной аналитической лаборатории Центральной заводской лаборатории ФГУП ПО «Маяк» стандартными методами  $\beta$  – и  $\gamma$  – спектрометрии и радиохимии (Стронций-90..., 2006; Цезий-137..., 2006).

Статистическая обработка всех данных проводилась с использованием стандартной программы «Statistica 8.0» и программного обеспечения Microsoft Excel 2010. Проверка гипотезы о нормальности распределения количественных показателей проводилась с помощью критериев Колмогорова – Смирнова (d) и Шапиро – Уилка (W). Учитывая, что этим условиям удовлетворяла лишь часть эмпирических распределений признаков, проверку гипотезы о равенстве генеральных средних во всех случаях проводили с помощью U-критерия Манна-Уитни для независимых переменных. Нулевую гипотезу отвергали при  $p < 0.05$ . В случаях приближения распределения изучаемых показателей к нормальному оценку достоверности различий средних между выборками проводили с использованием t-критерия Стьюдента. Для разделения объектов, подвергшихся разной степени облучения, использован дискриминантный анализ методом опорных векторов (Support Vector Machine).

## ГЛАВА 2. ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA*

### 2.1. Фенольные соединения и их функциональная роль в жизни растений

На основании анализа научной литературы в краткой форме излагаются современные представления о классификации, распространении в растительном мире, физиологической роли фенольных соединений в растениях. Рассматривается биологическое действие и применение фенольных соединений.

### 2.2. Фенольный состав *Pentaphylloides fruticosa*

Исследован компонентный состав фенольных соединений *P. fruticosa* в природе и культуре. Методами хроматографии - колоночной, препаративной, тонкослойной и ВЭЖХ выделены и идентифицированы по УФ-, масс- и ЯМР спектрам, путем сопоставления времен удерживания пиков веществ на хроматограммах анализируемых образцов с временами удерживания пиков стандартных образцов и литературным данным (Федосеева, 1978; Ганенко и др., 1988; Bate-Smith, 1961; Miliauskas et al., 2004) два агликона – кверцетин и кемпферол, шесть флавонолгликозидов – гиперозид, изокверцитрин, рутин, авикулярин, кверцитрин, астрагалин и эллаговые соединения – эллаговая кислота и ее гликозид (Шкель и др., 1997; Храмова, 2013) (рис.1).

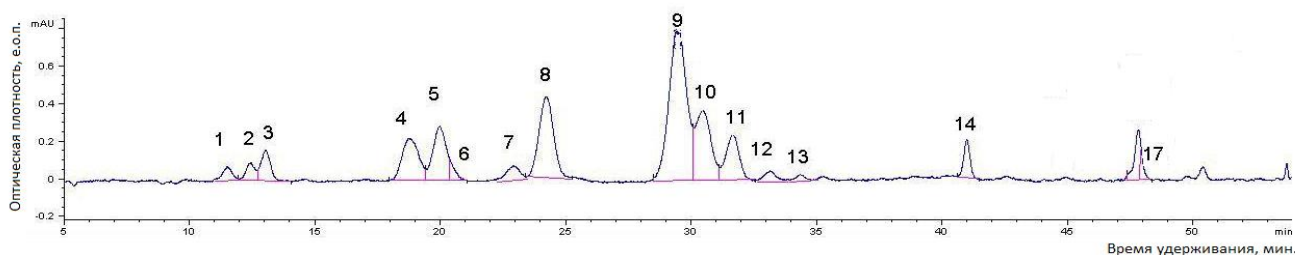


Рис.1. Хроматограмма водно-этанольного экстракта из листьев *P. fruticosa*.

Компоненты: 4 – гиперозид (Hy), 5 – изокверцитрин (Isqtr), 6 – рутин (Ru), 7 – эллаговая кислота (El), 8 – гликозид эллаговой кислоты (El-gly), 9 – авикулярин (Avic), 11 – кверцитрин (Qtr), 12 – астрагалин (Astr), 14 – кверцетин (Qu), 17 – кемпферол (Km), 1-3, 10, 13 – компоненты флавоноидной природы.

Установлено, что фенольный состав надземных органов дикорастущего и интродуцированного *P. fruticosa* идентичен.

## ГЛАВА 3. ХЕМОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВИДОВ РОДА *PENTAPHYLLOIDES* АЗИАТСКОЙ РОССИИ

### 3.1. Фенольный состав видов рода *Pentaphylloides* и его таксономическое значение

Исследование фенольного состава пяти представителей рода *Pentaphylloides* показало, что в водно-этанольных экстрактах из листьев и цветков содержится от 16 до 25 соединений в зависимости от вида. Установлены шесть флавонолгликозидов – гиперозид, изокверцитрин, рутин, авикулярин, кверцитрин и астрагалин, три агликона – кверцетин, кемпферол и рамнетин, эллаговые соединения – эллаговая кислота и ее гликозид. Остальные компоненты отнесены к флавоноидным структурам на основании УФ-спектров, зарегистрированных в режиме «on-line» в процессе хроматографирования.

Сравнительный анализ хроматограмм водно-этанольных экстрактов из листьев и цветков показал, что максимальное число компонентов обнаружено у *P. mandshurica* (по 25 соединений), наименьшее – у *P. parvifolia* (21 и 16) (табл. 1).

Таблица 1.

Фенольные соединения видов рода *Pentaphylloides*

Фенольные компоненты	<i>P. fruticosa</i>		<i>P. davurica</i>		<i>P. mandshurica</i>		<i>P. parvifolia</i>		<i>P. gorovoi</i> <sup>1</sup>
	л <sup>2</sup>	цв <sup>3</sup>	л	цв	л	цв	л	цв	л
1	0.59	0.42	0.25	0.21	0.19	0.13	0.86	0.28	0.33
2	1.38	1.05	0.31	0.52	0.14	0.19	0.28	0.33	0.43
3	0.81	0.75	0.30	0.39	0.02	0.25	0.30	0.52	–
4	– <sup>4</sup>	–	0.30	–	–	–	–	–	–
гиперозид	2.44	3.78	1.69	0.88	0.17	0.14	1.32	1.01	1.20
изокверцитрин	2.85	4.84	1.18	2.44	0.79	1.34	0.55	0.79	2.62
рутин	0.14	–	0.21	0.11	0.11	–	0.18	–	–
эллаговая кислота	2.12	1.96	3.01	2.20	0.94	2.73	6.26	12.19	2.05
гликозид эллаговой к-ты	7.5	5.55	9.47	3.95	0.44	0.96	7.93	5.11	0.15
10	0.33	0.13	–	–	–	–	–	–	–
авикулярин	4.4	1.59	0.84	0.65	1.50	0.64	0.12	0.18	2.68
12	1.29	0.70	0.77	0.40	0.68	0.43	–	–	1.27
кверцитрин	0.42	0.13	0.49	1.12	0.30	0.11	–	–	1.93
астрагалин	0.33	0.34	–	2.47	0.29	4.80	0.24	0.31	0.22
15	0.23	0.11	0.15	2.51	0.03	1.32	0.10	0.07	–
16	0.05	–	0.54	0.21	0.06	–	0.09	0.14	–
17	0.1	–	–	–	–	0.10	0.08	0.25	–
18	–	–	–	0.22	0.07	0.35	0.09	0.05	–
19	0.03	–	–	0.15	–	–	0.33	0.53	0.25
20	–	–	–	0.06	–	0.13	–	–	0.34
21	–	–	–	0.13	–	0.14	–	–	0.74
кверцетин	0.26	0.20	0.12	0.07	0.14	0.10	0.37	0.19	0.19
23	0.09	–	0.08	0.08	0.17	0.09	–	–	0.38
24	–	–	–	–	–	–	–	–	0.13
25	0.5	0.13	0.34	0.22	0.63	0.41	0.63	0.08	1.64
26	0.37	0.59	0.17	0.85	0.39	1.45	0.52	–	0.15
27	0.17	0.22	0.32	0.47	2.00	0.99	0.05	–	2.12
кемпферол	0.07	0.06	0.01	0.04	0.08	0.05	0.05	–	–
29	–	–	0.14	–	0.39	0.19	–	–	–
30	–	0.12	0.09	–	0.99	0.34	–	–	0.50
31	–	–	0.04	0.07	0.07	–	–	–	3.65
рамнетин	–	–	0.02	0.05	0.29	0.20	0.09	–	0.18
Суммарное содержание ФС	26.5	22.6	20.8	20.5	10.9	17.6	20.4	22.0	23.2

Примечание: <sup>1</sup> – по Андышевой и др., 2015; <sup>2</sup> – л (листья); <sup>3</sup> – цв (цветки); <sup>4</sup> – прочерк означает, что компонент не обнаружен;  – главный компонент ( $C \geq 1.0$  мг/г);  – минорный компонент ( $1.0 \geq C \geq 0.1$  мг/г);  – в следовых количествах ( $C \leq 0.1$  мг/г).

Наибольшее сходство по компонентному составу отмечено у видов *P. davurica* и *P. mandshurica* согласно рассчитанным коэффициентам парного сходства (РА = 88 %). Минимальное сходство по фенольному составу (57 %) найдено между *P. parvifolia* и *P. gorovoi*. Групповое сходство видов минимально у *P. gorovoi* (GA = 361 %), максимально – у *P. mandshurica* (GA = 398 %), из чего следует, что состав фенольного комплекса последнего вида и остальных исследованных видов наиболее близки.

В гидролизатах экстрактов, полученных после кислотного гидролиза, установлено три агликона: флавонолы кверцетин, кемпферол и рамнетин (7-метилкверцетин). Гликозиды кверцетина и кемпферола присутствуют во всех образцах, тогда как гликозиды рамнетина не обнаружены у *P. fruticosa*.

Для выявления сходства по содержанию агликонов в гидролизатах экстрактов листьев у растений разных видов проведен кластерный анализ по методу Уорда.

На дендрограмме для листьев разных видов выделено 2 основных кластера (рис. 2).

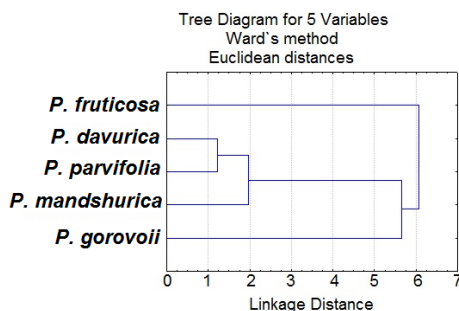


Рис. 2. Дендрограмма сходства видов рода *Pentaphylloides* по содержанию агликонов в гидролизатах экстрактов листьев

У *P. fruticosa*, вошедшего в отдельный кластер, преобладает кверцетин и не обнаружено рамнетина, у остальных видов он установлен, что является признаком более высокого эволюционного уровня таксона (Высочина, 2004; Harborne, 1977). К наиболее примитивным видам отнесен *P. fruticosa*, к более продвинутым – *P. mandshurica* и *P. gorovoi*.

### 3.2. Сравнительное изучение элементного состава представителей рода *Pentaphylloides*

В процессе эволюции у каждого вида растений генетически закрепились определенные концентрации химических элементов, что позволяет считать элементный химический состав растений важным систематическим признаком (Ильин, Сысо, 2001; Рождественская и др., 2008; Алексеева-Попова, Дроздова, 2013; Watanabe et al., 2007).

Установлено не менее 21 химического элемента в растительных и почвенных образцах методом РФА СИ. В целом элементный химический состав исследуемых растений стабилен, варьирование элементов отмечено, в основном, в цветках и в концентрациях, близких к пределу обнаружения (0.1 мг/кг).

Наибольшее суммарное содержание макроэлементов (К и Са) выявлено в листьях и цветках *P. davurica* (31 и 25 мг/г, соответственно), наименьшее – в надземных органах *P. mandshurica* (14 – 15 мг/г). Наиболее высоким содержанием К выделяются растения *P. fruticosa* (10-12 мг/г), низким – *P. parvifolia* и *P. mandshurica*. Повышенное накопление Са в растениях *P. davurica* связано, по-видимому, с его высоким содержанием в почве местообитания. При этом отмечено, что в надземных органах *P. mandshurica* из Сихотэ-алинского заповедника концентрация Са минимальна (4 – 8 мг/г) и сопоставима с накоплением данного элемента в надземных органах *P. fruticosa* (6 – 10 мг/г) из местообитаний, где содержание Са в почвах ниже в 12–19 раз, чем в почвах заповедника (208 мг/г).

Максимальное суммарное накопление микроэлементов установлено в стеблях *P. mandshurica* и *P. gorovoi* (1694 и 1581 мг/кг), а также в листьях последнего (1038 мг/кг). Растения *P. davurica* характеризуются самым низким содержанием микроэлементов в листьях и цветках (375 и 235 мг/кг, соответственно), что, возможно, обусловлено повышенным содержанием в почвах местообитаний Са – элемента, уменьшающего подвижность и доступность большинства микроэлементов (Алексеева-Попова, Дроздова, 2013). При этом количество микроэлементов в стеблях растений этого вида достаточно высокое.

Сопоставление минерального состава растений разных видов выявило

значительные различия в пределах видов, о чем свидетельствуют высокие величины стандартных отклонений средних и коэффициентов вариации ( $C_V > 30\%$ ). Наиболее низкий уровень вариабельности отмечен для Cu ( $C_V = 12-16\%$ ), содержание которой во всех проанализированных образцах находится в пределах 3 - 10 мг/кг.

При сравнении аккумулярующей способности представителей рода были выявлены виды с более высоким содержанием Mn, Zn, Y и Cr – *P. fruticosa*, *P. mandshurica* и *P. gorovoi*; Fe – *P. fruticosa*; Br – *P. mandshurica* и *P. gorovoi*; Sr – *P. mandshurica*; Pb – *P. gorovoi*; с более низким содержанием Ni – *P. mandshurica*.

Таким образом, сравнение минерального состава растений на уровне видов достоверно не выявило таксономической специфичности. Растения видов *P. fruticosa*, *P. mandshurica* и *P. gorovoi* выделяются по повышенному уровню аккумуляции ряда элементов (Mn, Fe, Zn, Cu, Br, Cr, Sr и Mo), что представляет интерес при использовании их в качестве источника микроэлементов.

## **ГЛАВА 4. ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* ПО СОДЕРЖАНИЮ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ**

### **4.1. Эндогенная и индивидуальная изменчивость *Pentaphylloides fruticosa* по содержанию фенольных соединений и морфологическим показателям**

Анализ эндогенной и индивидуальной изменчивости 11 морфологических и 16 биохимических признаков *P. fruticosa* показал, что большинство количественных признаков характеризуется высокой эндогенной изменчивостью. Наименее изменчивы ширина и длина листа, конечной доли листа и их периметров ( $C_{V_{\text{энд.}}} = 10 - 22\%$ ). Менее стабильны в пределах особи площадь листа и конечной доли, число листьев на побеге и их сырая масса ( $C_{V_{\text{энд.}}} = 34 - 40\%$ ). Из биохимических признаков наиболее стабильно «суммарное содержание ФС» ( $C_{V_{\text{энд.}}} = 23\%$ ). Остальным признакам свойственна высокая и очень высокая изменчивость, особенно выделяются отдельные компоненты.

На индивидуальном уровне наблюдается значительное снижение вариабельности изучаемых признаков ( $C_{V_{\text{энд.}}} > C_{V_{\text{инд.}}}$ ). Уровень изменчивости морфологических признаков между особями оценивается как очень низкий и низкий, за исключением площади листа и конечной доли, длины побега и количества листьев на побеге, для которых отмечена средняя вариабельность. Из биохимических признаков низкий уровень изменчивости отмечен для суммарного содержания ФС, суммы гликозидов кверцетина, содержания компонента 10 (обозначения см. на рис. 1), кверцитрина, кверцетина и кемпферола ( $C_{V_{\text{инд.}}} = 3 - 16\%$ ). Качественный состав ФС в пределах особи и между индивидами не изменяется.

### **4.2. Межпопуляционная изменчивость *Pentaphylloides fruticosa* по содержанию фенольных соединений**

#### **4.2.1. Изменчивость в высотно-поясном градиенте**

В Горном Алтае хорошо выражена высотная поясность и выделены, в широком понимании, четыре растительных пояса – степной, лесостепной, лесной и высокогорный, для каждого из которых характерен особый комплекс природных условий (Куминова, 1960; Седельников, 1988). *P. fruticosa* встречается во всех поясах (Соколов и др., 1980). Оставаясь мезофитом, *P. fruticosa* в высотно-поясном ряду приобретает некоторые ксероморфные черты, приспособляясь таким образом к условиям обитания, – утолщение стенки эпидермиса, развитие столбчатой ткани,

увеличение числа трихом, повышение удельной поверхностной плотности листа и др., что объясняется более суровыми экологическими условиями в высокогорьях, аридизацией, повышением инсоляции (Триль и др., 2008).

Наибольшее суммарное содержание ФС в надземных органах имеют растения степного и высокогорного поясов (рис. 3). Минимальное содержание ФС отмечено у *P. fruticosa* лесостепного пояса.

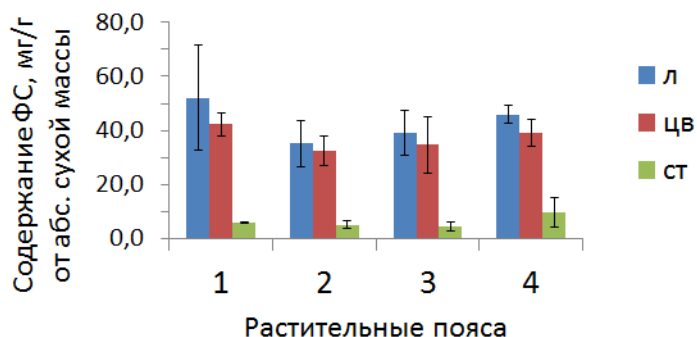


Рис. 3. Содержание ФС в листьях (л), цветках (цв) и стеблях (ст) *Pentaphylloides fruticosa* в высотном поясном градиенте. 1 – степной, 2 – лесостепной, 3 – лесной, 4 – высокогорный.

Содержание гликозидов кверцетина в листьях *P. fruticosa* возрастало до максимума в растениях степного пояса (28.1 мг/г), в высокогорном поясе их количество снижалось до 23.8 мг/г на фоне трехкратного повышения свободного кверцетина до 3.12 мг/г. Минимум гликозидов и агликонов отмечен в листьях растений лесостепного и лесного поясов.

Сравнительный анализ отдельных фенольных компонентов в надземных органах *P. fruticosa* выявил различия в их накоплении в зависимости от поясности (рис. 4).

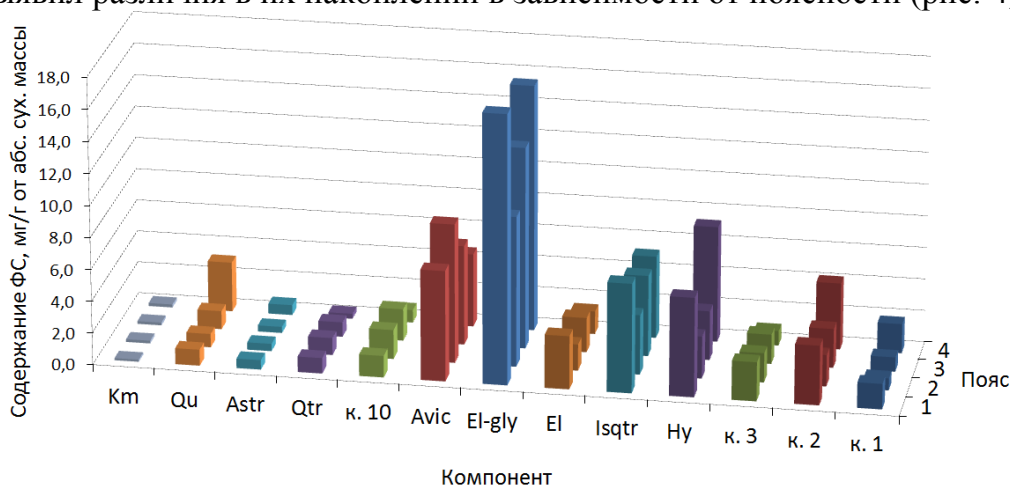


Рис. 4. Содержание фенольных компонентов в листьях *Pentaphylloides fruticosa* в зависимости от растительного пояса: 1 – степной, 2 – лесостепной, 3 – лесной, 4 – высокогорный. (Обозначения компонентов см. на рис. 1).

Так, в листьях *P. fruticosa* высокогорного и степного поясов доминировали гиперозид, изокверцитрин и гликозид эллаговой кислоты, отмечено повышенное содержание астрагалина. В листьях растений лесостепного и лесного поясов, напротив, одним из главных компонентов в ряду флавонолгликозидов являлся авикулярин, возрастало количество кверцитрина и компонента 10. В цветках и стеблях отмечена аналогичная зависимость содержания отдельных компонентов от поясности. Уровень вариабельности в листьях и цветках *P. fruticosa* по отдельным компонентам оценивается



как высокий и аномально высокий ( $C_V > 41\%$ ), при этом происходит снижение по суммарному признаку – содержанию ФС, который классифицируется как средний ( $C_V = 25\%$ ).

Установлено, что у растений, произрастающих в высокогорном и степном поясах, хорошо освещенных, менее прогреваемых и с недостатком влаги, суммарное содержание ФС и отдельных компонентов выше, чем в лесостепных и лесных ценозах, за исключением авикулярина и кверцитрина.

#### 4.2.2. Изменчивость по широтному градиенту

С продвижением вида на север растения испытывают воздействие комплекса неблагоприятных факторов, среди которых наибольшее значение для их жизнедеятельности имеют недостаток тепла, короткий вегетационный период, бедность почв (Головко, 2009). Для изучения изменчивости содержания ФС в растениях отобраны образцы *P. fruticosa* из десяти географически отдаленных местообитаний в диапазоне географических координат  $43.13^\circ - 62.08^\circ$  с.ш., четыре из которых находились на российском Дальнем Востоке, четыре – в Забайкальском крае (Восточная Сибирь) и два – в Хакасии (Южная Сибирь).

Максимальное число компонентов обнаружено в листьях *P. fruticosa* тунгоконченской популяции из Восточной Сибири (22 компонента), наименьшее – магаданской и тындинской популяций (по 16 компонентов).

Суммарное содержание ФС в листьях *P. fruticosa* варьирует от 13.5 мг/г в самых южных приморских экземплярах до 28.7 мг/г в растениях из наиболее северных местообитаний (Восточная Сибирь и Магаданская обл.). Уровень варибельности при этом в листьях *P. fruticosa* по содержанию ФС составляет  $C_V = 27\%$ , а по индивидуальным компонентам – более 40%.

Максимальное содержание гиперозида, изокверцитрина, астрагалина, кверцетина и кемпферола обнаружено в листьях растений из наиболее высоких широт - Магаданской обл. (рис. 5). В листьях растений из более низких широт выше содержание авикулярина и кверцитрина. Показано, что в зависимости от условий произрастания происходит перераспределение и смена преобладающих компонентов.

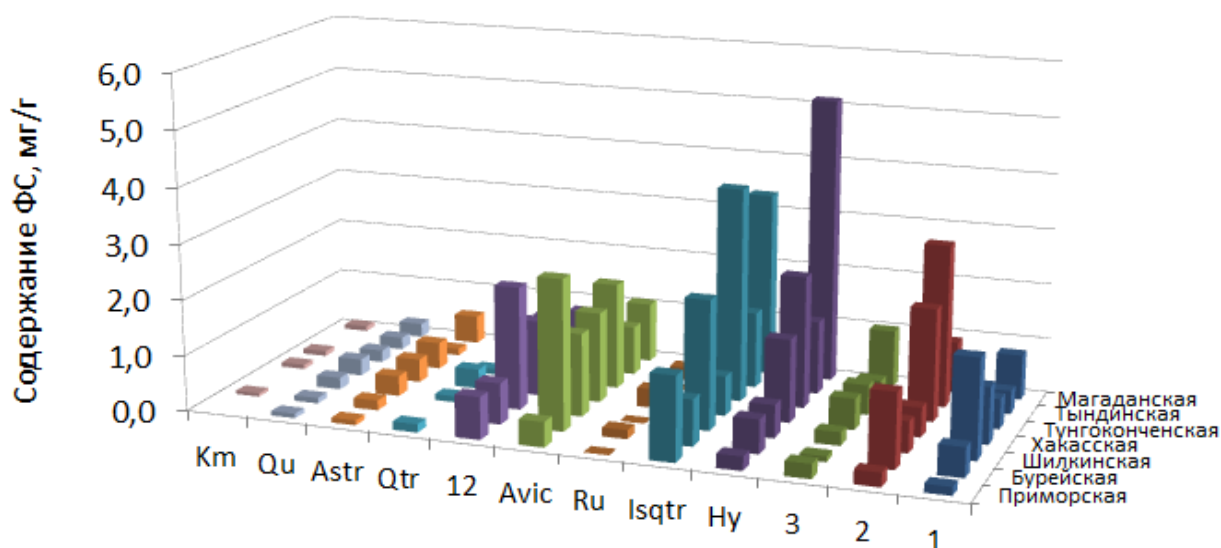


Рис. 5. Содержание фенольных компонентов в листьях *Pentaphylloides fruticosa* по широтному градиенту. По оси X – популяции; по оси Z – компоненты; по оси Y – содержание флавоноидов, мг/г от абс. сух. массы.

Для выделения наиболее важных факторов использовался метод главных компонент. В качестве факторов выбраны: сумма температур выше 10° С, коэффициент увлажнения, продолжительность солнечного сияния за год и количество осадков за период с апреля по октябрь. Выделено два общих фактора: фактор 1 отвечает за тепло - и влагообеспеченность, фактор 2 – за продолжительность солнечного сияния.

С продвижением вида на север суммарное содержание ФС и содержание отдельных компонентов *P. fruticosa* возрастает, а авикулярина, напротив, падает на фоне снижения тепла, увеличения аридности и солнечного сияния. Таким образом, ответная реакция растений с продвижением вида на север аналогична таковой в высотном градиенте.

#### 4.2.3. Изменчивость при интродукции *Pentaphylloides fruticosa*

Анализ биохимических признаков *P. fruticosa* разного эколого-географического происхождения в условиях культуры показал значительную внутри- и межпопуляционную изменчивость. Изучены растения, интродуцированные в ЦСБС из низкогорных (лугово-степная усть-канская, луговая теректинская, заболоченно-луговая семинская), высокогорных (лугово-степная курайская, субальпийская луговая, остепенно-луговая) и лесной (иркутской) популяций.

Все исследуемые выборки *P. fruticosa* имеют большой размах изменчивости по содержанию флавонолов (в сумме, по группам и отдельным компонентам). По отдельным компонентам внутри выборки уровень варибельности составляет  $C_V = 22 - 43 \%$ , по суммарным признакам он ниже и классифицируется как средний ( $C_V = 15 - 26 \%$ ). В целом, уровень индивидуальной изменчивости по содержанию флавонолов у *P. fruticosa* превышает уровень межпопуляционной изменчивости ( $C_{V \text{ инд.}} > C_{V \text{ экол.-геогр.}}$ ) Проведено разделение фенотипической изменчивости по биохимическому признаку на генотипическую и средовую компоненты, используя коэффициент наследуемости ( $H^2$ ) (Драгавцев, 1964; Лунева, 1997). Исходя из полученных данных, можно заключить, что в одинаковых условиях культуры растения *P. fruticosa* разной экологической природы сохраняют различия по комплексу биохимических признаков, что подтверждается достаточно высоким коэффициентом наследуемости по содержанию флавонолов в листьях ( $H^2 > 0.6$ ), свидетельствующим о более весомом вкладе генотипической компоненты по сравнению со средовой.

#### 4.3. Сезонные изменения фенольного состава *Pentaphylloides fruticosa*

Исследована динамика накопления ФС (в сумме, по группам и отдельным компонентам) в надземных органах *P. fruticosa* семи ценопопуляций (ЦП) разного эколого-географического происхождения в течение вегетационного сезона 2005 г. с периодичностью отбора образцов через каждые две недели, начиная с периода набухания почек и заканчивая периодом опадения листьев. В фазе вегетации: 24 апреля – в период набухания почек (стадия I), 15 мая – в период разворачивания первых 3-5 листочков листовой пластинки, обособления листьев (II), 31 мая – в период полного обособления листьев, когда листовые пластинки приняли присущую им форму, но не достигли нормального размера (III), 14 июня – продолжения роста листьев и побега (IV). В фазе бутонизации: 29 июня – в период полного обособления, бутонизации (V). В фазе цветения: 17 июля в период завершения роста и вызревания листьев, начала цветения, завершения роста побега (VI), 30 июля – в период зрелого состояния листьев и



массового цветения кустарников (VII). В фазе плодоношения: 14 августа – в период окончания цветения, появления незрелых плодов и созревания плодов (VIII), 4 сентября – в период созревания плодов (IX), 2 октября – в период побурения листьев (X) (Методика..., 1975).

Установлено до 25 фенольных компонентов в надземных органах *P. fruticosa* в течение вегетации. В зависимости от фазы вегетации хроматографический профиль (число пиков, их относительное расположение на хроматограмме) изменялся незначительно. Гиперозид, изокверцитрин, рутин, авикулярин, кверцитрин, астрагалин, кверцетин, кемпферол, эллаговая кислота, ее гликозид и компоненты 1 – 3, 10, 24 свойственны всем образцам вне зависимости от места происхождения и органа растения. По мере развития растений фенольный состав в листьях усложнялся до периода бутонизации-цветения, а затем снова беднел. Однако выявленные в этот период компоненты зачастую присутствовали в минорных количествах и, возможно, содержание этих соединений в образцах, собранных в другие периоды развития, находилось ниже предела их обнаружения. Из полученных данных следует, что фенольный состав *P. fruticosa* достаточно лабилен, но при этом качественный состав основного фенольного комплекса *P. fruticosa* вне зависимости от экологической природы, стадии вегетации и органа растения остается сходным. Варьирование состава происходит, в основном, за счет минорных компонентов.

В сезонной динамике отмечено два максимума накопления ФС в листьях: первый – весной, после распускания почек, в период начала роста листа и побега; второй – в конце лета к периоду окончания цветения и начала плодоношения. В цветках суммарное содержание ФС находилось практически на одном уровне (26.5–30.0 мг/г), затем резко снижалось в плодах до 4.8 мг/г (рис. 6).

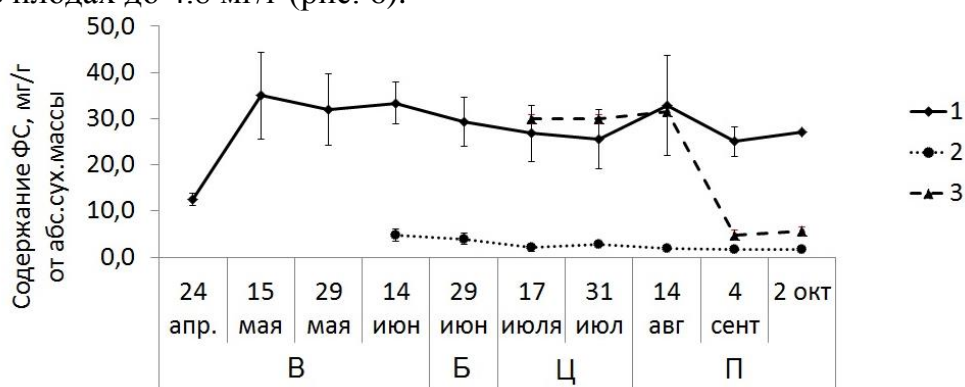


Рис. 6. Содержание ФС в надземных органах *P. fruticosa* в течение вегетации 2005 г. (среднее значение  $\pm$  стандартное отклонение). 1 – листья, 2 – стебли, 3 – репродуктивные органы. Фазы вегетации: В – вегетация; Б - бутонизация; Ц – цветение; П – плодоношение.

Наибольшие отличия по содержанию ФС между выборками наблюдались в период окончания цветения – начала плодоношения ( $C_V = 33\%$ ), что, возможно, связано с различиями в характере феноритмов развития *P. fruticosa* высокогорных и низкогорных популяций. Более широкий диапазон сезонных изменений обнаружен в листьях особей луговой (теректинской), субальпийской луговой и остепненно-луговой выборок по сравнению с остальными образцами. Первый максимум (весенне-летний) в листьях растений из всех выборок отмечен в фазе вегетации, за исключением лесного иркутского образца, у которого он сдвинут к фазе бутонизации, достигая при этом максимального значения. Второй (летне-осенний) максимум установлен в период конца цветения-начала плодоношения. В листьях остепненно-луговой выборки дополнительно

отмечен максимум в период начала цветения, субальпийской луговой выборки – осенью в период побурения листьев перед уходом растений в состояние покоя. В листьях высокогорных и лесной (иркутской) выборок суммарное содержание ФС, как правило, возрастало перед уходом растения в состояние покоя (период побурения и опадения листьев), тогда как в низкогорных образцах, напротив, оно снижалось. Полученные результаты согласуются с данными В.М. Триль с соавторами (2008) о сохранении феноритмов развития *P. fruticosa* высокогорных популяций в культуре.

В осуществлении физиологических функций ФС в растениях важную роль играют взаимопревращения их гликозилированных и негликозилированных форм. Гликозиды преимущественно накапливались в начале сезона, агликоны – в конце (рис. 7).

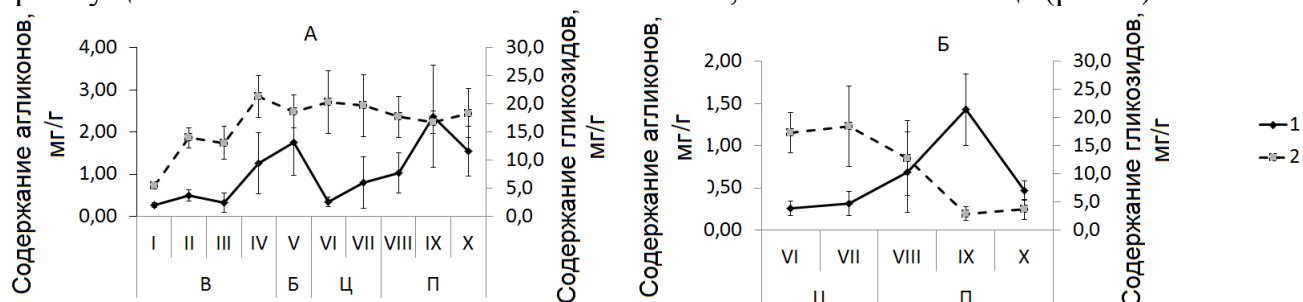


Рис. 7. Динамика накопления суммы агликонов (1) и суммы гликозидов (2) в листьях (А) и репродуктивных органах (Б) *P. fruticosa* (среднее значение  $\pm$  стандартное отклонение): В – вегетация; Б – бутонизация; Ц – цветение; П – плодоношение. Даты сбора образцов: I (24.04), II (15.05), III (29.05), IV (14.06), V (29.06), VI (17.07), VII (31.07), VIII (14.08), IX (04.09), X (02.10).

Установлены факты несовпадения динамики накопления агликонов и их гликозидов – повышение уровня агликонов на фоне снижения гликозидов в фазах бутонизации и массового плодоношения. Резкое снижение количества агликонов в период цветения может свидетельствовать о том, что при общем падении содержания флавонолов их свободные формы расходуются в большей степени, чем гликозилированные. В репродуктивных органах и стеблях отмечена та же зависимость.

Выявлены различия в сезонных колебаниях содержания кверцетина и его гликозидов в листьях *P. fruticosa* в зависимости от эколого-географического происхождения растений. В фазе бутонизации содержание свободного кверцетина в 1.6 – 3.7 раза выше в листьях *P. fruticosa* высокогорных и лесного (иркутского) ценозов, чем низкогорных. В фазе плодоношения наблюдалась противоположная картина: количество кверцетина резко возрастало в 1.3 – 4 раза в листьях луговой (теректинской), заболоченно-луговой (семиинской) и лесной (иркутской) выборок по сравнению с высокогорными и лугово-степной (усть-канской). В листьях растений высокогорных и лесной (иркутской) выборок максимумы накопления гликозидов кверцетина и их особенно резкие количественные колебания наблюдались, как правило, на 2 недели позже в начале вегетации и на 2 – 4 недели раньше в конце сезона, чем у низкогорных образцов. По-видимому, у растений из высокогорья в ходе эволюции выработался ряд приспособительных признаков, таких как накопление флавонолов, в основном кверцетина и его производных, для защиты от избыточного УФ-облучения.

Состав гликозидов оставался постоянным, но в зависимости от возраста листа изменялось содержание его отдельных компонентов (рис. 8).

На ранних стадиях развития листа повышено содержание изокверцитрина и рутин (в сумме), гиперозида, компонента 24, на более поздних – доминировали авикулярин, кверцитрин, астрагалин и компоненты 1, 10, 13. Остальные производные были незначительными составляющими во время всего развития листа.

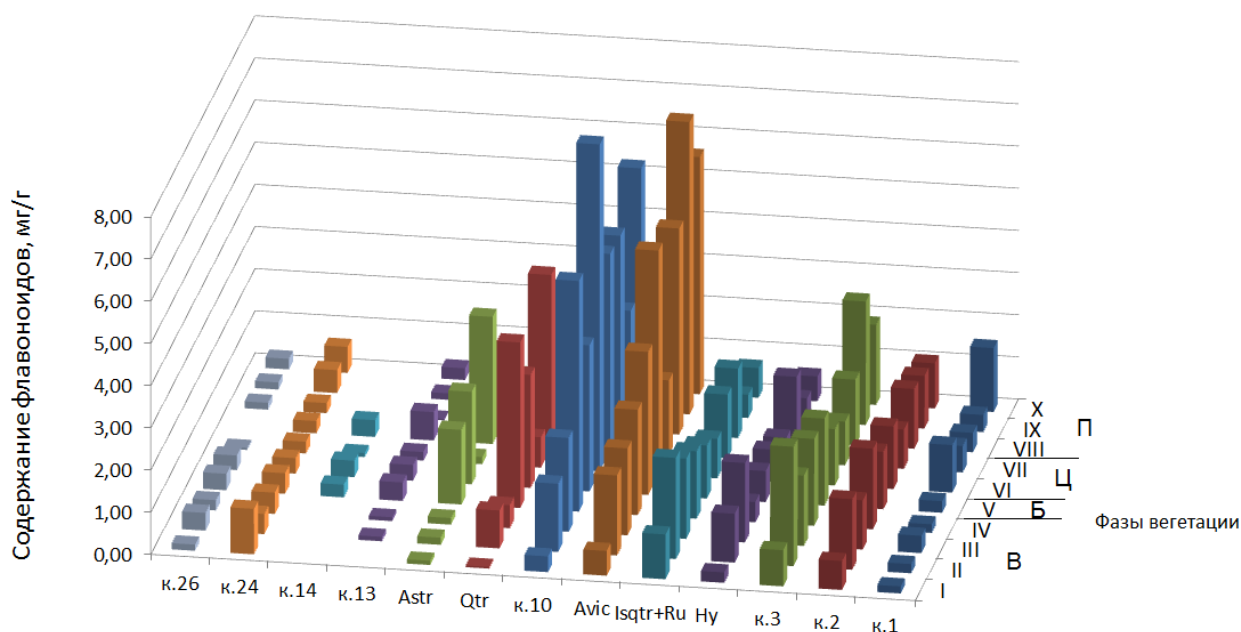


Рис. 8. Динамика накопления гликозидов флавоноидов в листьях *P. fruticosa*. По оси X – фенофазы: В – вегетация, Б – бутонизация, Ц – цветение, П – плодоношение и периоды сбора образцов; по оси Z – компоненты; по оси Y – содержание флавоноидов, мг/г от абс. сух. массы.

Заметны отличия по количеству отдельных гликозидов в листьях в процессе вегетации в связи с эколого-географическим происхождением растений. Как правило, содержание авикулярина, компонента 10, гиперозида, изокверцитрина и рутина выше, а кверцитрина ниже в молодых листьях растений из высокогорных и лесной (иркутской) выборок, чем в таковых из низкогорных выборок. В отличие от остальных соединений, компонент 24 преимущественно накапливался в почках, в наибольшей мере у низкогорных растений.

Максимальное накопление эллаговой кислоты и ее гликозида наблюдалось в молодых распускающихся листьях и в зрелых листьях в период конца цветения.

Сезонные изменения в распределении и количестве фенольных соединений у *P. fruticosa* указывают на чрезвычайную лабильность фенольного состава в надземных органах, в особенности листьях и репродуктивных органах. Широкая амплитуда вариабельности отдельных компонентов, характер их распределения и сохранение при этом стабильности суммарного содержания ФС в процессе вегетации свидетельствуют о сбалансированности процессов обмена и о том, что фенольный состав является, по-видимому, одной из сторон приспособительных изменений химического состава растений в процессе онтогенеза.

#### 4.4. Суточные колебания в накоплении фенольных соединений

Изучена суточная динамика ФС в надземных органах *P. fruticosa* для выяснения метаболической роли ФС. Образцы отбирали каждые 3 часа с 00.00 по 24.00 (9.08.08 г.).

Суммарное содержание ФС в листьях снижалось с 0 до 12 часов дня с 28 до 21 мг/г при небольшом повышении в 9 часов до 25 мг/г. Затем содержание ФС увеличивалось и достигало максимума (29 мг/г) в 21 час, после чего следовал спад до 24 мг/г. В цветках динамика накопления ФС в периоды с 0 до 9 часов и с 15 до 24 часов, в основном, аналогична таковой в листьях. Однако в интервале с 9 до 15 часов кривые накопления для цветков имели прямо противоположный характер по сравнению с листьями:

максимальное содержание ФС (42 мг/г) в цветках наблюдалось в 12 часов при минимальном значении в листьях в это же время. В целом, колебания в суммарном содержании ФС *P. fruticosa* выражены незначительно, уровень вариабельности содержания ФС в течение суток оценивался как низкий для листьев и цветков ( $C_V = 10-11\%$ ). Качественный состав надземных органов в течение суток не изменялся.

При общем взгляде на суточную динамику гликозилированных и негликозилированных форм в листьях *P. fruticosa* отчетливо просматривается 3 стадии накопления (рис. 9).

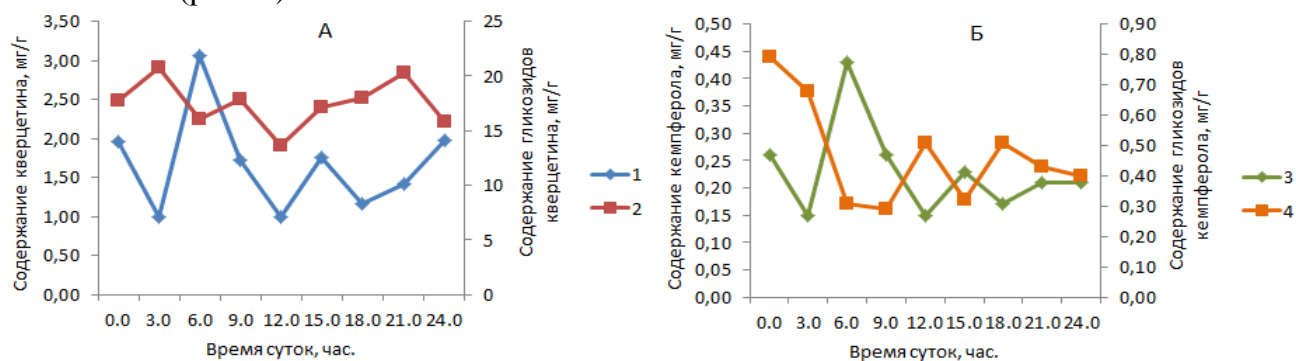


Рис. 9. Суточная динамика накопления агликонов и их гликозидов в листьях *P. fruticosa*. А – кверцетин (1) и гликозиды кверцетина (2); Б – кемпферол (3) и гликозиды кемпферола (4).

В интервале с 3.00 до 9.00 часов наблюдалось снижение содержания флавонолгликозидов на фоне значительного повышения свободных агликонов, что указывает на то, что образование флавоноидов тесно связано с фотосинтезом (Сарапуу, Кефели, 1968; Запрометов, 1974).

В интервале с 12 до 15 часов установлено повышение уровня агликонов и их гликозидов в листьях растений. Полученные результаты поддерживают точку зрения об экофизиологической роли флавоноидов в экссудате для защиты растений от вредного воздействия УФ-облучения, поскольку известно, что основным индуктором повышения секреции флавоноидов является УФ-облучение, синергически дополненное высокими температурами на фоне пониженной влажности (Chaves et al., 1997).

В третьем периоде отмечено снижение свободных агликонов и гликозидов кверцетина в интервале 15-18 часов, затем возрастание гликозилированных форм флавонолов к 21 часу и падение к концу суток на фоне плавного повышения агликонов к 24 часам.

Колебания в накоплении флавонолов в течение суток, возможно, связаны с выполнением ими различных функций в растении – запасного энергетического материала в темное время суток и защиты от вредного воздействия УФ-облучения в дневное время.

#### 4.5. Изменчивость содержания фенольных соединений в онтогенезе

При изучении возрастных особенностей накопления ФС было установлено, что молодые растения, за исключением проростков, и старые генеративные особи *P. fruticosa* характеризуются бóльшим суммарным накоплением ФС, в том числе гликозидов кверцетина (рис.10).

Содержание свободных агликонов в отличие от гликозилированных увеличивалось с возрастом растений, достигая максимума у средневозрастных генеративных особей (рис. 11).

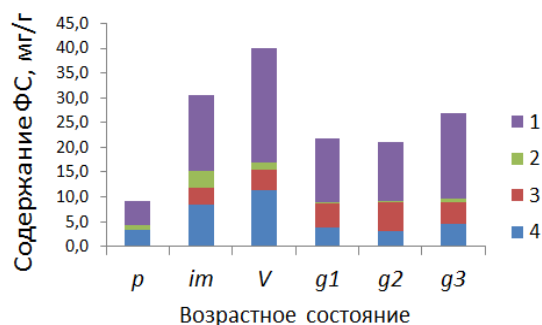


Рис. 10. Содержание фенольных соединений в листьях *Pentaphylloides fruticososa* в онтогенезе. 1 –гликозиды кверцетина, 2 –гликозиды кемпферола, 3 – сумма агликонов, 4 – сумма эллаговых соединений, *p* - проростки, *j* - ювенильные, *im* - имматурные, *v* - виргинильные, *g<sub>1</sub>* - молодые генеративные, *g<sub>2</sub>* - взрослые генеративные, *g<sub>3</sub>* - старые генеративные растения.

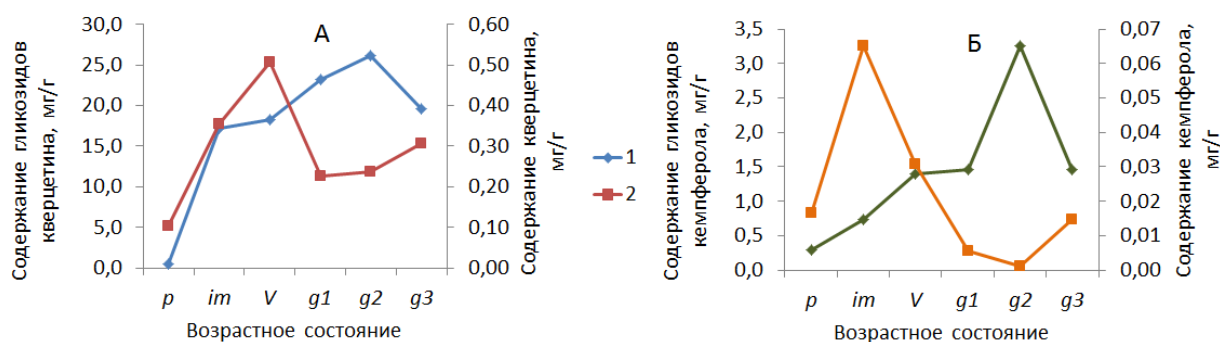


Рис. 11. Содержание агликонов и их гликозидов в листьях *P. fruticososa* в онтогенезе. А – кверцетин (1) и гликозиды кверцетина (2); Б – кемпферол (3) и гликозиды кемпферола (4).

При сравнении содержания индивидуальных гликозидов в листьях *P. fruticososa*, находящихся в разных возрастных состояниях, установлено: максимум их наблюдается у молодых, в основном, виргинильных особей, затем содержание резко снижается в молодых генеративных растениях и снова возрастает в старых генеративных. Свободные агликоны – кверцетин и кемпферол, напротив, преимущественно накапливались в генеративном периоде по сравнению с прегенеративным у средневозрастных особей.

#### 4.6. Сравнительный анализ состава и содержания фенольных соединений *Pentaphylloides fruticososa* в природе и культуре

Исследован состав и содержание фенольного комплекса листьев, цветков и стеблей *P. fruticososa* в природной популяции и в культуре. Использовали растения, произрастающие в окрестностях с. Бичикту-Бом (Республика Алтай) (исходный материал) и выращенные из семян исходного материала на экспериментальных участках ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) и АФ ЦСБС СО РАН (с. Камлак, Республика Алтай).

Сравнительный анализ образцов *P. fruticososa* из природных и интродукционных популяций показал, что состав фенольного комплекса не изменился. Суммарное содержание ФС в 6-летних растениях в условиях культуры ниже в 1.3 – 1.5 раза по сравнению с природной популяцией. Содержание компонента 3, гиперозида, изокверцитрина, рутина и авикулярина выше в цветках, чем в листьях вне зависимости от условий произрастания, количество кверцетина и кемпферола, напротив, превалировало в листьях. Изменения в содержании ФС в растениях *P. fruticososa* в культуре более заметны в условиях г. Новосибирска по сравнению с Алтаем.



## ГЛАВА 5. ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA*

### 5.1. Состав и содержание макро- и микроэлементов в растениях *Pentaphylloides fruticosa* из природных ценопопуляций Горного Алтая

Содержание макроэлементов (К и Са) у *P. fruticosa* из Горного Алтая достигало 31–32 мг/г. Наивысшая концентрация этих элементов отмечена у растений из Кош-Агачского района Юго-Восточного Алтая (ЦП 53, 55 и 56).

Суммарное содержание микроэлементов у *P. fruticosa* варьировало от 266 мг/кг до 1094 мг/кг. Максимум установлен в листьях растений, произрастающих на Семинском перевале (Онгудайский район, ЦП 10), минимум в цветках и листьях растений (266 мг/кг и 418 мг/кг, соответственно) из Улаганского района (ЦП 54). Наибольшее суммарное содержание микроэлементов отмечено в листьях, за исключением растений, произрастающих на субальпийском лугу (ЦП 55), в стеблях которых содержание микроэлементов выше (569 мг/кг), чем в листьях и цветках (517 мг/кг и 383 мг/кг, соответственно).

Установлено, что *P. fruticosa* аккумулирует в значительных количествах К, Са, Мп, Zn, Ti, Ni, Cu, Fe и не накапливает As, Hg, Nb и Cr. Различия в содержании отдельных элементов в растениях связаны, вероятно, с условиями их местообитания: марганца – с режимом увлажнения, меди – с высотой произрастания над уровнем моря. Накопление К, Са, Мп и Мо происходит преимущественно в листьях, Ti, Zn, Sr и Вг – в стеблях, Cu – в цветках. *P. fruticosa* является перспективным источником лекарственного и пищевого сырья, обогащенного Мп, Zn, Cu, Fe и другими элементами.

### 5.2. Элементный состав в листьях *Pentaphylloides fruticosa* разных возрастных состояний

В процессе онтогенеза содержание макроэлементов (К и Са) постепенно возрастало от *im* до *g<sub>3</sub>* растений. В накоплении микроэлементов такой зависимости не наблюдалось. Растения в прегенеративном периоде онтогенеза (*im* и *V*) отличались наиболее интенсивным накоплением микроэлементов по сравнению с растениями в генеративном периоде (*g<sub>1</sub>*, *g<sub>2</sub>*, *g<sub>3</sub>*). Наибольшее количество микроэлементов (1311 мг/кг) выявлено в виргинильных растениях. При переходе в ранневозрастное генеративное состояние отмечен резкий спад в содержании микроэлементов в листьях молодых генеративных растений (560 мг/кг). Затем содержание микроэлементов повышалось в средневозрастных и старых генеративных растениях.

Изменения в содержании отдельных элементов на протяжении онтогенеза в основном укладывались в двухвершинную кривую, максимумы которой для большинства элементов приходились на *V* и *g<sub>3</sub>*. Для некоторых элементов этот показатель смещался в сторону молодых и средневозрастных состояний.

Наибольшее содержание Ti, Fe, Co, As, Zr и Pb обнаружено в листьях виргинильных растений, Са, V, Мп и Zn — в листьях старых генеративных особей. Максимум Cr, Ga, Se и Mo отмечен в молодом генеративном состоянии, а К, Ni, Cu, Вг и Rb — в средневозрастном генеративном. Содержание Sr в процессе развития растения постепенно уменьшалось в диапазоне от *im* до *g<sub>3</sub>* на 40%.

Содержание элементов в листьях *P. fruticosa* на протяжении онтогенеза значительно варьировало, их содержание изменялось в 2–9 раз. Так, количество Fe в листьях виргинильных особей достигало 762 мг/кг, а в старых генеративных растениях снижалось в пять раз до 154 мг/кг. У растений в диапазоне от виргинильного до старого

генеративного состояния содержание Pb и Zr уменьшилось в 9 и 6 раз, в отличие от Rb, количество которого возросло в 6 раз. В меньшей степени в листьях *P. fruticosa* изменились концентрации Mn, Ni, Cu, Br, Zn и K. Таким образом, каждое возрастное состояние *P. fruticosa* характеризовалось определенным, только ему свойственным содержанием минеральных элементов.

### 5.3. Элементный состав *Pentaphylloides fruticosa* при интродукции

В условиях интродукции изучены растения семи популяций *P. fruticosa*, выращиваемых на интродукционном участке ЦСБС (г. Новосибирск).

Установлено, что растения *P. fruticosa* интродукционной популяции аккумулируют K, Ca, Mn, Ti, V, Sr, Ni и не накапливает As, Nb, Cr. Содержание потенциально токсичных элементов (Ni, Hg, Pb) находится в пределах фоновых значений. Особенности накопления химических элементов растениями *P. fruticosa* различных экотипов в одинаковых условиях интродукции, по-видимому, связано с эколого-географическими условиями их естественного произрастания.

### 5.4. Обобщенная модель распространенности ряда химических элементов у *Pentaphylloides fruticosa*

Предпринята попытка установления общих связей распределения некоторых химических элементов по концентрациям в зависимости от органа, фазы развития и местообитания *P. fruticosa*. Были рассмотрены вопросы: в какой мере распределение ряда элементов по концентрациям носит сходный характер в различных органах растения; каков характер связи содержания элементов в образцах *P. fruticosa*, собранных в разные фазы развития; какова степень корреляции между концентрациями элементов у *P. fruticosa* из разных мест обитания; как выглядит обобщенная модель распределения элементов по концентрациям для всех исследованных образцов по вышеперечисленным критериям.

Проанализированы 10 элементов: K, Ca, Mn, Fe, Ni, Cu, Br, Rb, Zn и Sr. В результате, для трех точек на Урале, семи – в Горном Алтае, двух – в Новосибирске, по одной – в Майкопе и Кузнецком Алатау, географически удаленных друг от друга, достоверно выведены среднегеометрические значения концентраций элементов и дисперсии их логарифмов одновременно для всех органов растения (табл. 2).

Таблица 2.

Среднегеометрические значения концентраций элементов  $\bar{C}$  (мг/кг от возд.-сух. массы), их логарифмы  $\lg \bar{C}$  и дисперсии  $\Delta \lg \bar{C}$  у *P. fruticosa*, произрастающего в разных местообитаниях

Элементы	г. Новосибирск			Все обследованные точки сбора		
	$\bar{C}$	$\lg \bar{C}$	$\Delta \lg \bar{C}$	$\bar{C}$	$\lg \bar{C}$	$\Delta \lg \bar{C}$
K	17700	4.25	0.17	13000	4.11	0.23
Ca	10700	4.03	0.25	12000	4.08	0.23
Mn	136	2.13	0.23	138	2.14	0.33
Fe	130	2.11	0.20	180	2.25	0.31
Ni	16	1.19	0.35	5.6	0.75	0.42
Cu	8.7	0.94	0.22	8.7	0.94	0.20
Zn	31	1.49	0.17	33	1.52	0.16
Br	7.4	0.87	0.31	4.8	0.68	0.51
Rb	7.0	0.84	0.25	4.7	0.67	0.40
Sr	49	1.69	0.18	40	1.60	0.34

Среднегеометрические значения содержания элементов в надземных органах *P. fruticosa*, а также дисперсии их логарифмов на изученных территориях достаточно близки, свойственны виду, могут применяться при сравнительном анализе *P. fruticosa* с другими растениями и быть включены в базу данных уровня содержания элементов.

## **ГЛАВА 6. ТЕХНОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ НА БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA***

### **6.1. Влияние промышленно-транспортного загрязнения на растения *Pentaphylloides fruticosa***

#### **6.1.1. Макро- и микроэлементный состав *Pentaphylloides fruticosa* в условиях промышленно-транспортного загрязнения**

Выявлены особенности накопления элементов в течение вегетационного периода в различных органах *P. fruticosa*, высаженных вдоль автомобильной магистрали по ул. Фабричной в Железнодорожном районе (городские условия) и произрастающих на интродукционном участке ЦСБС (Академгородок) (фоновые условия). В надземной части *P. fruticosa* из уличной посадки обнаружены Cr, As, Y, Nb, Bi и Th, а в контроле их нет. В листьях и цветках содержание Fe, Co, Ti, Zr и Pb возросло в 20 – 50 раз, в стеблях Pb – в 26 раз. Содержание Ni, Cu и Zn в городских растениях выше в 1.2 – 3.6 раз по сравнению с контролем. Напротив, количество Mo выше в контрольных растениях. Сравнивая содержание элементов в различных органах растений в уличной посадке, следует отметить, что наибольшее количество Ca, Mn, Fe, As, Br, Sr и Pb обнаружено в листьях, Ti, Cr, Fe, Co, Ni, Zr и Nb - в плодах, Cu – в бутонах, Zn – в стеблях и репродуктивных органах.

По мере прохождения фаз вегетации с июня по сентябрь накопление отдельных элементов растениями в городских и фоновых условиях идет по-разному. Так, содержание Ni, Cu, Zn, Rb и Ga в листьях *P. fruticosa* из контрольного места произрастания снижается, а Br повышается по мере старения растений, тогда как в растениях из уличной посадки наблюдается противоположная тенденция. Минимум содержания Fe в различных органах контрольных растений соответствует фазе цветения, а городских – фазе бутонизации. Количество Mn в листьях городских растений снижается от фазы бутонизации к фазе плодоношения, в стеблях практически не изменяется, в репродуктивных органах возрастает, а в контрольных растениях наблюдается незначительное снижение в период цветения во всех органах и повышение во время плодоношения. Выявлено нарушение соотношения Fe/Mn в пользу Fe для городских растений. Его величина для листьев в фазе цветения и плодоношения составила 14.2.

Показано, что в городских условиях наибольшее содержание микроэлементов, за исключением Mn и Mo, наблюдается в фазы цветения и плодоношения. Элементный состав *P. fruticosa* может быть использован для фитоиндикации загрязнения среды тяжелыми металлами и мышьяком.

#### **6.1.2. Состав и содержание фенольных соединений *Pentaphylloides fruticosa* в условиях промышленно-транспортного загрязнения в течение вегетационного сезона**

Содержание ФС в листьях городских растений значительно ниже по сравнению с фоновыми условиями в течение всего вегетационного сезона. При этом изменяется



характер динамики накопления фенольных соединений в листьях растений из уличной посадки по сравнению с контролем. Наибольшее количество ФС в листьях растений в городских условиях установлено в фазе бутонизации (11.5 мг/г), затем наблюдается постепенное их снижение до 6.4 мг/г к фазе плодоношения в отличие от контрольных растений, у которых максимум ФС обнаружен в фазе цветения (22.8 мг/г) (рис. 12).

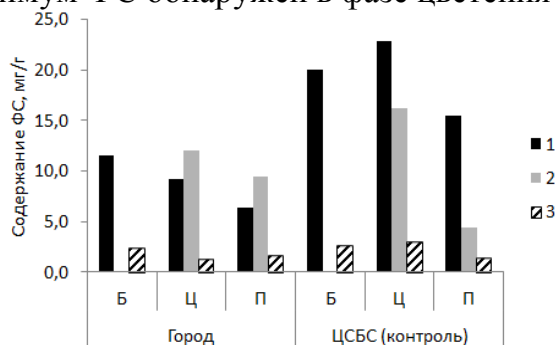


Рис. 12. Содержание ФС в листьях (1), репродуктивных органах (2) и стеблях (3) *P. fruticosa* из городских и контрольных условий произрастания в течение вегетационного сезона. Фазы вегетации: Б – фаза бутонизации, Ц – фаза цветения, П – фаза плодоношения

Содержание агликонов в листьях растений в городских посадках на порядок ниже по сравнению с растениями в фоновых условиях, наибольшая разница между ними отмечена в фазе цветения.

Сравнительный анализ содержания отдельных компонентов в разных органах *P. fruticosa* выявил разные тенденции. Содержание эллаговой кислоты и кверцетина в листьях растений из уличной посадки ниже по сравнению с контролем на протяжении всего периода вегетации; гиперозида, изокверцитрина, гликозида эллаговой кислоты, астрагалина – только в фазах бутонизации и цветения. Содержание рутина, авикулярина, напротив, выше в листьях растений из уличной посадки по сравнению с контролем в фазе бутонизации и цветения, но ниже – в фазе плодоношения.

Оценка влияния примесей-загрязнителей атмосферы на растения методом корреляционного анализа показала, что наиболее сильное воздействие на содержание ФС в листьях *P. fruticosa* в городских условиях оказывают избыточные концентрации тяжелых металлов, аммиака, формальдегида и диоксида азота.

### 6.1.3. Интегральная оценка влияния промышленно-транспортного загрязнения на морфологические и биохимические показатели

Исследованы изменения морфологических и биохимических показателей листа растений *P. fruticosa*, произрастающих вдоль автомобильной магистрали по ул. Шамшурина. В условиях города площадь листовой пластинки и конечной доли листа сократилась в 2 раза, их периметры – на 70 и 25 %, длина и ширина листа – на 50 % и 40 %, соответственно, длина и ширина конечной доли – в 1.5 и 2 раза, длина черешка снизилась на 50 %, длина годовичного побега – на 60 %, количество листьев на побеге – на 22 % по сравнению с контролем (Луговская и др., 2014).

Одним из подходов к анализу стабильности системы морфологических признаков является метод определения флуктуирующей асимметрии (ФА). Сравнительный анализ ФА выявил достоверные отличия в оценке стабильного развития листа *P. fruticosa* в условиях промышленно-транспортного загрязнения. Показатель ФА в городе составил 0.182, что по балльной шкале (Кузнецов, Голышкин, 2008) соответствует критическому

загрязнению, а в контрольных условиях  $\Phi A=0.047$ , что оценивается как норма (Луговская и др., 2014).

Суммарное содержание ФС в листьях растений в уличной посадке снизилось в 2 раза относительно контроля, что может свидетельствовать об угнетении физиологических механизмов, снижающих токсическое воздействие компонентов промышленно-транспортных выбросов. В листьях городских растений содержание гликозидов кверцетина и кемпферола уменьшилось в 1.4 – 1.5 раз по сравнению с контролем. Содержание отдельных компонентов в листьях городских растений уменьшилось в 1.1 – 4.9 раза по сравнению с контролем, за исключением гиперозида, концентрация которого, напротив, возросла на 30%.

Таким образом, загрязнение среды промышленно-транспортными выбросами оказывало влияние на морфологические и биохимические показатели листьев *P. fruticosa*. В условиях техногенного стресса установлено уменьшение площади листовой пластинки, длины годичного побега и черешка, снижение суммарного содержания ФС, в том числе содержания отдельных компонентов, характера их распределения, и изменение сезонной динамики накопления.

## 6.2. Влияние радиационного воздействия на растения *Pentaphylloides fruticosa*

### 6.2.1. Особенности накопления фенольных соединений в условиях радионуклидного загрязнения

На территории ВУРСа выбраны пять участков, три из которых расположены в головной части следа (импактные) и два – в промежуточной зоне, принятые за «условно» фоновые, радиационная характеристика которых приведена в таблице 3.

Таблица 3

Радиационная характеристика участков зоны ВУРСа

Характеристика	Участки зоны ВУРСа			
	1	2	3	4
Средняя плотность загрязнения по $^{90}\text{Sr}$ , МБк/м <sup>2</sup>	133.5±53.2 <sup>1</sup>	17±7	0.07±0.03	н.д. <sup>2</sup>
Средняя плотность загрязнения по $^{137}\text{Cs}$ , кБк/м <sup>2</sup>	8400±2520	900±270	160±48	н.д.
Мощность эквивалентной дозы на уровне почвы, мкЗв/ч	3.1±0.8	1.26±0.29	0.16±0,04	0.11±0.04
Плотность потока β-частиц на поверхности почвы, частиц/мин.см <sup>2</sup>	2180±150	820±270	9±3	4± 2

Примечание: <sup>1</sup> - среднее значение ± стандартное отклонение; <sup>2</sup> - н.д. – нет данных

Изучение радиационного воздействия на растения *P. fruticosa* показало снижение фотосинтезирующей поверхности, прироста годичного побега и длины черешка листа, причем с увеличением облучения по большинству критериев различия увеличивались по сравнению с фоновыми условиями.

Суммарное содержание ФС в фазе плодоношения растений максимально в листьях, меньше – в плодах и минимально – в стеблях вне зависимости от уровня облучения (рис. 13).

Содержание ФС в листьях растений, произрастающих на импактных и «условно» фоновых участках, изменяется незначительно. Наибольшее количество ФС (29.8 мг/г) установлено в листьях растений из фонового участка 4, наименьшее (21.3 мг/г) – из наиболее загрязненного участка 1. В плодах, напротив, наблюдается иная тенденция: максимум накопления ФС (14.8 мг/г) обнаружен у *P. fruticosa* из участка 1, а минимум – из контрольного участка 5 (7.6 мг/г). В накоплении флавонолов отмечена сходная

тенденция. При этом выявлена нелинейная динамика зависимости накопления ФС от уровня облучения.

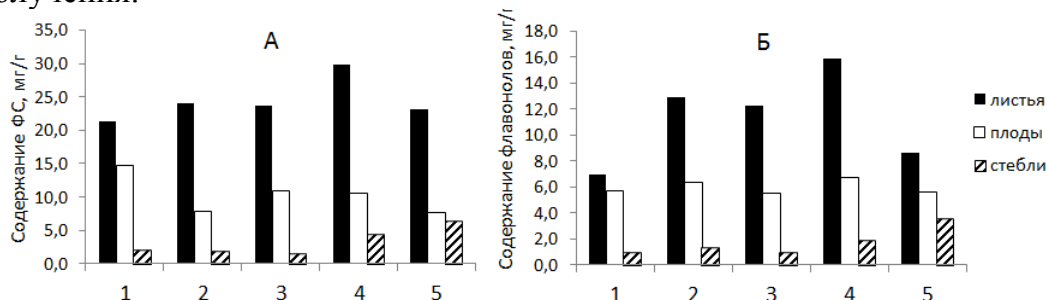


Рис. 13. Содержание суммы ФС (А) и суммы флавонолов (Б) в надземных органах *P. fruticosa* из импактных (1, 2, 3) и «условно» фоновых (4, 5) участков

Сравнительный анализ содержания отдельных компонентов в надземных органах *P. fruticosa* в исследуемых выборках выявил разные тенденции в отношении к радиационному фактору: снижение, повышение их количества, нелинейность в градиенте либо индифферентность к воздействию малых доз радиации.

### 6.2.2. Анализ влияния радиационного фактора на содержание фенольных соединений и морфометрические показатели в градиенте радионуклидного загрязнения

Для выявления влияния хронического действия радиации на изменчивость биохимических и морфологических показателей растений *P. fruticosa*, выращенных в градиенте радионуклидного загрязнения, отобраны образцы с каждого растения в каждом из трех участков в фазе бутонизации. Анализ морфологических признаков *P. fruticosa* из участков 1-3 при нормальном распределении показал статистически значимое уменьшение поверхности листа и конечной доли, их длины и ширины, прироста годичного побега и длины черешка листа у растений с наиболее загрязненного участка 1 по сравнению с двумя другими (2 и 3). Минимальное количество листьев на годичном побеге отмечено у растений с участка 1. У растений из выборок 2 и 3 по мере снижения радиационной нагрузки наблюдалась тенденция к возрастанию поверхности конечной доли листа, ее периметра, длины и ширины, увеличению длины годичного побега и черешка листа, но различия между исследованными признаками статистически незначимы ( $t < 0.77$ ,  $df_{2-3} = 53$ ,  $p > 0.4$ ), за исключением длины годичного побега. Следовательно, гипотеза о равенстве средних не принимается между выборками 1 и 2, 1 и 3 для всех морфологических показателей, за исключением показателя «количество листьев на побеге», и принимается в выборках 2 и 3, исключая длину годичного побега.

С ростом радионуклидного загрязнения содержание индивидуальных фенольных компонентов – изокверцитрина и кемпферола в листьях *P. fruticosa* повышалось, а эллаговой кислоты, напротив, снижалось. Содержание остальных ФС с увеличением облучения изменялось нелинейно. При этом статистически значимое различие касалось только содержания компонентов 1, астрагалина и кверцетина между выборками 2 и 3, содержания изокверцитрина между выборками 1 и 3, содержания изокверцитрина и кверцетина между выборками 1 и 2. Уровень изменчивости остальных признаков между исследованными выборками статистически не значим, что позволяет принять для них гипотезу о равенстве средних.

Изменения суммарного содержания ФС в листьях растений с ростом уровня загрязнения также статистически не значимы. Таким образом, полученные результаты

показывают недостаточность оценки лучевого эффекта на уровне популяций по средним величинам.

Отмечено, что вариабельность морфометрических показателей и содержания ФС (в сумме и по группам) изменяется нелинейно, при этом, практически во всех вариантах значения  $C_V$  суммарных признаков ниже в выборке с наибольшим радиационным фоном. Изменчивость большинства отдельных фенольных компонентов, напротив, с ростом облучения увеличивается.

Вариационные кривые распределения морфологических и биохимических признаков из выборок с более высоким радиационным фоном отличаются асимметричностью, эксцессивностью, смещенными модами и появлением бимодальности, что свидетельствует об адапционных процессах, индуцированных облучением. Возможно, это связано с тем, что в основе ответных реакций живых организмов на различные воздействия лежат генетически закрепленные механизмы, возникшие на ранних этапах эволюции, при этом устойчивость системы и возможности их адаптации к изменяющимся условиям внешней среды проявляется в расширении диапазона изменчивости разных признаков и свойств (Позолотина, 2003).

Для разделения объектов, подвергшихся разной степени облучения, использован дискриминантный анализ методом опорных векторов (Support Vector Machine). Выявлено, что по совокупности морфометрических и биохимических параметров выборки с разной степенью облучения существенно различаются. Показано, что объекты, принадлежащие к группам с разной степенью облучения, разделены широкими пустыми полосами (рис. 14).

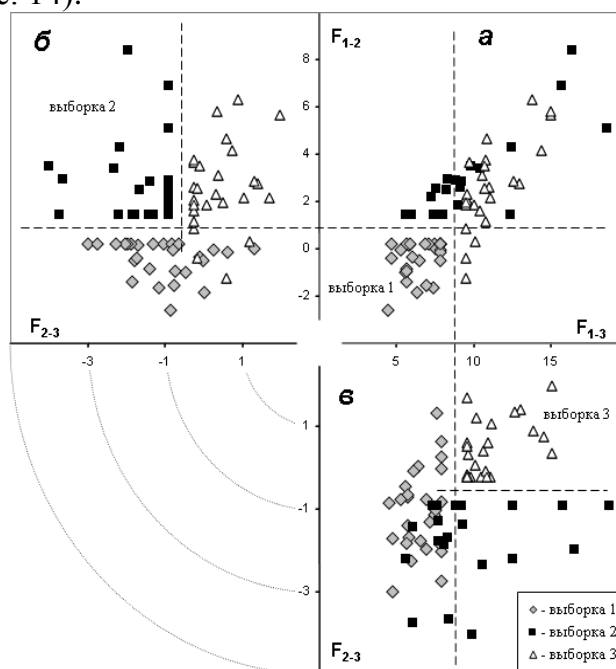


Рис. 14. Разделение выборок *Pentaphylloides fruticosa* с разным уровнем облучения методом опорных векторов. Пунктирная линия соответствует гиперплоскости (классификатору), построенному так, чтобы максимизировать расстояние между множествами (а – выделена выборка 1, б – выборка 2, в – выборка 3). По осям отложены дискриминантные функции, разделяющие выборки 1 и 2 ( $F_{1-2}$ ), 1 и 3 ( $F_{1-3}$ ) и 2 и 3 ( $F_{2-3}$ ). Дуги соединяют одинаковые значения дискриминантной функции  $F_{2-3}$ , использованной на рисунках б и в.

В зависимости от уровня облучения выборки различаются по комплексу биохимических и морфометрических показателей, и по комплексу этих признаков возможно определение принадлежности каждой особи к определенной выборке.

Таким образом, повышение variability содержания фенольных компонентов в сочетании с уменьшением морфометрических параметров, нелинейность в изменении их количества в листьях *P. fruticosa* в градиенте радиационного воздействия отражают в определенной мере адаптационные изменения в растениях, индуцированные облучением, что находит подтверждение в литературных данных, полученных для ольхи кустарниковой (Журавская и др., 2006, 2009).

### **6.2.3. Особенности накопления химических элементов в условиях радионуклидного загрязнения**

Выявлены особенности накопления элементов в различных органах растений *P. fruticosa* в условиях радиационного воздействия: снижалось содержание S, Mn, Mo, Ag и I и возрастало количество Ti, V, Ni, Cu, Zn, Br и Ba. Наибольшее содержание большинства микроэлементов наблюдалось в листьях и стеблях растений из загрязненного радионуклидами участка 2 по сравнению с таковыми из условно «фонового» участка 4. Отмечены изменения в соотношении между отдельными элементами: выявлен сдвиг в соотношении Cu/Zn в листьях *P. fruticosa* из импактного участка в пользу Zn; величина отношения Ba/Ca в 1.7 раза выше в листьях импактных растений, чем у фоновых; соотношение K/Rb в 2.2 раза ниже в стеблях импактных особей. Таким образом, элементный состав *P. fruticosa* может быть использован для фитоиндикации загрязнения среды радионуклидами.

## **ГЛАВА 7. ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РАСТЕНИЙ РОДА *PENTAPHYLLOIDES***

### **7.1. Использование *Pentaphylloides fruticosa* в пищевой и фармацевтической промышленности**

Приведены литературные данные по использованию *P. fruticosa* в пищевой и фармацевтической промышленности, а также запатентованный в соавторстве способ получения пищевого продукта - концентрата заменителя чая. Новый пищевой продукт, полученный предложенным способом, обладает противоаллергическим действием, проявляет бактерицидные свойства, предназначен для широкого использования для лечения дисбактериоза.

### **7.2. Антимикробная активность некоторых видов рода *Pentaphylloides***

Исследована сезонная антимикробная активность летучих соединений облиственных побегов представителей рода *Pentaphylloides* из коллекции ЦСБС СО РАН – *P. fruticosa*, *P. davurica* и гибрида *P. mandshurica* × *P. sp.* с использованием методики «опарения» летучими выделениями листьев штриховых посевов микробных тест-культур (Делова, 1967). Тест-микробами служили грамположительные бактерии *Staphylococcus epidermidis*, грамотрицательные бактерии *Escherichia coli* и дрожжеподобные грибы *Candida albicans*. Максимальная антимикробная активность исследованных видов отмечена в июле в период массового цветения растений. По силе воздействия на микроорганизмы летучие соединения побегов *P. fruticosa* и гибрида *P. mandshurica* × *P. sp.* характеризуются умеренной, а побегов *P. davurica* – низкой степенью активности либо ее отсутствием (Храмова и др., 2013).

## ВЫВОДЫ

1. В результате многолетнего исследования азиатских представителей родового комплекса *Pentaphylloides* Hill установлено, что состав фенольных соединений представлен 30 компонентами, относящимися к классу флавоноидов и эллаговых соединений. Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии обнаружено, что растения каждого вида содержат определенный, только ему свойственный набор фенольных соединений, то есть фенольный профиль специфичен на видовом уровне и может быть использован при уточнении таксономической принадлежности растений. При изучении агликоновой структуры флавонолгликозидов установлено, что растениям *P. mandshurica*, *P. davurica*, *P. parvifolia* и *P. gorovoi* свойственны три агликона – кверцетин, кемпферол и рамнетин, а *P. fruticosa* только два – кверцетин и кемпферол, что выделяет этот вид среди остальных. Наличие метилированного соединения (рамнетина) является признаком более высокого эволюционного уровня таксонов. К наиболее примитивным отнесен *P. fruticosa*, к более продвинутым – *P. mandshurica* и *P. gorovoi*.
2. Методом рентгенофлуоресцентного анализа с использованием синхротронного излучения (РФА СИ) установлено, что элементный состав растений рода *Pentaphylloides* представлен 21 элементом, он характеризуется относительной стабильностью, при этом сравнение минерального состава растений на уровне видов не выявило таксономической специфичности. Растения видов *P. fruticosa*, *P. mandshurica* и *P. gorovoi* выделяются по повышенному уровню аккумуляции ряда элементов (Mn, Fe, Zn, Cu, Br, Cr, Sr и Mo), что представляет интерес при использовании их в качестве источника микроэлементов.
3. Показано, что, несмотря на чрезвычайную лабильность фенольных соединений *P. fruticosa* в процессе развития растений, качественный состав основного фенольного комплекса, вне зависимости от места обитания, экологической природы, онтогенетического состояния, стадии вегетации, времени суток и органа растения остается сходным, при этом варьирование качественного состава происходит, в основном, за счет минорных компонентов.
4. Количественные признаки (морфометрические показатели листа, длина побега и черешка, содержание отдельных компонентов) характеризуются высокой изменчивостью на эндогенном уровне, на индивидуальном уровне их вариабельность снижается. Из биохимических признаков наиболее стабилен «суммарное содержание фенольных соединений», коэффициент вариации которого оценивается как низкий и средний.
5. При изменении условий произрастания в высотном и широтном градиенте, усилении инсоляции на фоне снижения тепло- и влагообеспеченности ответная реакция *P. fruticosa* была аналогичной: содержание фенольных соединений возросло, за исключением авикулярина, содержание которого, напротив, снижалось, что может свидетельствовать об однотипной адаптационной стратегии *P. fruticosa* к различным природным факторам. Уровень вариабельности суммарного содержания фенольных соединений в листьях *P. fruticosa* оценивался как средний, отдельных компонентов – как высокий и аномально высокий, что дает основание говорить о пластичности вида и о высокой приспособляемости к различным условиям обитания.
6. Показано, что в ходе онтогенеза, в процессе вегетации, в течение суток изменчивость проявляется в колебаниях суммарного содержания фенольных соединений и в соотношении индивидуальных компонентов. Высокое содержание фенольных соединений и наиболее резкие количественные изменения наблюдались в периоды наибольшей напряженности жизненных функций растений: в возрастном

аспекте это относится к молодым (зрелым) экземплярам; в процессе вегетации – после распускания почек, в период начала роста листа и к периоду генеративного развития; в течение суток – в вечернее время в листьях и в середине дня в цветках.

7. Показано, что характер изменений фенольных соединений *P. fruticosa* и их связь с эколого-географическими условиями произрастания, периодом развития, климатическими факторами окружающей среды, высокая изменчивость содержания отдельных компонентов и особенности их распределения при сохранении стабильности суммарного содержания свидетельствуют о том, что фенольные соединения играют существенную роль в сложном процессе приспособления организма к конкретной экологической обстановке.

8. Вычислены среднегеометрические значения содержания химических элементов в образцах *P. fruticosa*, которые могут применяться при сравнительном анализе *P. fruticosa* с другими растениями и быть включены в базу данных уровня содержания элементов в растениях.

9. Выявлена специфичность ответной реакции растений *P. fruticosa* на разные типы техногенного воздействия. В ответ на транспортно-промышленное и радионуклидное загрязнение наблюдается сокращение размеров ассимиляционных органов, длины годичных побегов и черешка листа. В условиях транспортно-промышленного влияния снижается содержание фенольных соединений в листьях и изменяется сезонная динамика их накопления. В градиенте радиационного воздействия возрастает изменчивость биохимических показателей *P. fruticosa*.

10. Анализ представителей рода *Pentaphylloides* из коллекции ЦСБС СО РАН показал наличие антимикробной активности облиственных побегов *P. fruticosa* и гибрида *P. mandshurica* × *P. sp.*, что может быть обоснованием для дальнейшего исследования этих видов. Результаты изучения закономерностей накопления фенольных соединений могут быть полезными при использовании *P. fruticosa* как сырья.

## СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в журналах, входящих в международные реферативные базы и системы цитирования

1. **Khramova, E. P.** Trace Elements in Different *Pentaphylloides fruticosa* Ecotypes / E. P. Khramova, K. P. Koutzenogij, G. A. Kovalskaya, O. V. Chankina // Trace & Microprobe Technique. – 2003. – V. 21. – P.133 – 145. – DOI:10.1081/TMA-120017905.
2. Chankina, O. V. SRXRF for investigation of plants in conditions of radioactive contamination / O. V. Chankina, **E. P. Khramova**, K. P. Koutsenogii, E. I. Krylova, O. V. Tarasov, S. Ya. Syeva // Nuclear Instruments & Methods in Physics Research A. – 2007. – V. 575. – P. 210–213. – DOI:10.1016/j.nima.2007.01.070.
3. **Храмова, Е. П.** Использование РФА СИ в ботанических исследованиях / Е. П. Храмова, О. В. Чанкина, К. П. Куценогий // Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейтронные исследования. – 2010. – № 8. – С.75-78. // **Khramova, E. P.** Application of X-Ray Fluorescence Analysis Using Synchrotron Radiation in Botanic Studies / E. P. Khramova, O. V. Chankina, K. P. Kutsenogii / Journal of Surface Investigation. X-ray, Synchrotron and Neutron Techniques. – 2010. – V. 4. – No. 4. – P. 687–690. – DOI: 10.1134/S1027451010040282.

4. Храмова, Е. П. РФА СИ для исследования растений в зоне геологической неоднородности / Е. П. Храмова, И. Г. Боярских, О. В. Чанкина, К. П. Куценогий // Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейтронные исследования, 2012. № 5. С. 86-89. // **Khramova, E. P.** SR XRF Analysis for Studying Plants in an Area of Geological Heterogeneity // E. P. Khramova, I. G. Boyarskikh, O. V. Chankina, K. P. Kutsenogii // Journal of Surface Investigation. X-ray, Synchrotron and Neutron Techniques. – 2012. – V. 6. – No. 3. – P. 454 – 457. – DOI: 10.1134/S1027451012050096.
5. Храмова, Е. П. Влияние радиационного фактора на содержание флавоноидов и морфометрические показатели на примере *Pentaphylloides fruticosa* / Е. П. Храмова, О. В. Тарасов, Е. И. Крылова, А. В. Лавренчук // Сиб. экол. журн. – 2013. – № 2. – С. 259–270. // **Khramova, E. P.** Effect of the Radiation Factor on Flavonoid Content and Morphometric Indices Using *Pentaphylloides fruticosa* as an Example / E. P. Khramova, O. V. Tarasov, E. I. Krylova, A. V. Lavrenchuk // Contemporary Problems of Ecology. – 2013. – V.6. – No. 2. – P. 203 – 212. – DOI: 10.1134/S1995425513020078.
6. Храмова, Е. П. Использование метода РФА СИ в хемотаксономических исследованиях сибирских видов рода *Pentaphylloides* Hill / Е. П. Храмова, О. В. Чанкина, К. П. Куценогий // Известия РАН. Серия физическая. – 2013. – Т. 77. – № 2. – С. 198 – 200. // **Khramova, E. P.** Using Synchrotron Radiation X-Ray Fluorescence Analysis in a Chemotaxonomic Study of Some Siberian Species of the Genus *Pentaphylloides* Hill. / E. P. Khramova, O. V. Chankina, and K. P. Koutzenogii // Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Physics. – 2013. – Vol. 77. – No. 2. – P. 176 – 178. – DOI: 10.3103/S1062873813020147.
7. Храмова, Е. П. Элементный состав видов рода *Pentaphylloides* (Rosaceae) Дальнего Востока / Е. П. Храмова, О. В. Чанкина, Е. В. Андышева, Я. В. Ракшун, Д. С. Сороколетов // Известия РАН. Серия физическая. – 2015. – Т. 79. – № 1 – С. 77–83. // **Khramova, E. P.** Elemental Composition of Species of the Genus *Pentaphylloides* (Rosaceae) in the Russian Far East // E. P. Khramova, O. V. Chankina, E. V. Andysheva, Ya. V. Rakshun, D. S. Sorokoletov // Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Physics. – 2015 – V. 79. – No. 1. – P. 68–74. – DOI: 10.3103/S1062873815010177.

#### Статьи в журналах, рекомендованных ВАК

8. Шкель, Н. М. Фенольные соединения *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz при интродукции / Н. М. Шкель, Е. П. Храмова, Е. В. Кузаков, Т. А. Волхонская, В. М. Триль // Химия в интересах устойчивого развития. – Т. 5. – № 1. – 1997. – С.123-127. // Shkel N. M. Phenolic Compounds in *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz under Introduction / N. M. Shkel, Е. P. Khramova, E. V. Kuzakov, T. A. Volkhonskaya, V. M. Tril // Chemistry for Sustainable Development. – 1997. – V. 5. – № 1. P. 117 – 120.
9. Храмова, Е. П. Эколого-биохимические особенности пятилистика кустарникового при интродукции / Е. П. Храмова, Н. М. Шкель // Сиб. экол. журн. – 1999. – № 3. – С. 237 – 244.
10. Храмова, Е. П. Динамика содержания флавонолов в надземных органах *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz различных экотипов, выращиваемых в Новосибирске // Раст. ресурсы. – 1999. – Т. 35. – В. 4. – С. 31 – 38.
11. Храмова, Е. П. Элементный состав *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz, произрастающего в Горном Алтае / Е. П. Храмова, К. П. Куценогий, Н. М. Шкель, Г. А. Ковальская, О. В. Чанкина // Раст. ресурсы. – 2000. – Т. 36. – Вып. 4. – С. 59–67.



12. Храмова, Е. П. Элементный состав листьев и цветков *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz различных экотипов, выращиваемых в Новосибирске / Е. П. Храмова, К. П. Куценогий, Г. А. Ковальская, О. В. Чанкина // Раст. ресурсы. – 2002. – Т.38. – Вып. 2. – С.85–92.
13. Храмова, Е. П. Сравнительное изучение элементного состава современных и ископаемых (энеолит) образцов *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) / Е. П. Храмова, В. П. Седельников, К. П. Куценогий, Г. А. Ковальская, О. В. Чанкина // Бот. журн. – 2002. – Т. 87. – № 8. – С.124-130.
14. Стальная, М. И. Элементный состав *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz при интродукции в Адыгее / М. И. Стальная, Е. П. Храмова // Известия ВУЗов. Северо-кавказский регион. Естественные науки. – 2002. – № 4. – С. 64 – 66.
15. Храмова, Е. П. Анализ внутривидовой изменчивости в экотипах *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz / Е. П. Храмова // Сиб. экол. журн. – 2003. – № 1. – С. 71–77.
16. Храмова, Е. П. Особенности накопления флавонолов *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz в условиях радиоактивного загрязнения / Е. П. Храмова, О. В. Тарасов, Е. И. Крылова, С. Я. Сыева // Вопросы радиационной безопасности. – 2006. – № 4. – С.13–21.
17. Храмова, Е. П. Макро- и микроэлементный состав *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в условиях техногенного загрязнения в г. Новосибирске / Е. П. Храмова, К. П. Куценогий, О. В. Чанкина // Раст. ресурсы. – 2007. – Т.43. – Вып.1. – С. 102–111.
18. Храмова, Е. П. Биохимические механизмы адаптации растений в условиях радиационного воздействия / Е. П. Храмова, Г. И. Высочина, О. В. Тарасов, К. П. Куценогий, Е.И. Крылова, Л. К. Трубина, С. Я. Сыева // Химия в интересах устойчивого развития. – 2008. – № 16. – С. 259 – 267.
19. Храмова, Е. П. Изменчивость флавоноидного состава листьев *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) разных возрастных состояний в условиях Горного Алтая / Е. П. Храмова, Е. К. Комаревцева // Раст. ресурсы. – 2008. – Т. 44. – В. 3. – С. 96 – 102.
20. Храмова, Е. П. Элементный состав и содержание флавонолов *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz в связи с возрастом растений / Е. П. Храмова, Е. К. Комаревцева, К. П. Куценогий, Г. А. Ковальская, О. В. Чанкина // Сиб. экол. журн. – 2008. – № 4. – С. 639–644 // Khramova, E. P. Elemental Composition and Flavonol Content of *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz in Connection with Plant Age / E. P. Khramova, E. K. Komarevtseva, K. P. Kutsenogii, G. A. Koval'skaya, O. V. Chankina // Contemporary Problems of Ecology. – 2008. – V. 1. – No. 4. – P. 491–495.
21. Павлов, В. Е. Обобщенная модель распространенности ряда химических элементов в *Pentaphylloides fruticosa* / В. Е. Павлов, Е. П. Храмова, И. В. Хвостов, Г. А. Ковальская, К. П. Куценогий, О. В. Чанкина, Н. М. Ковалевская // Химия раст. сырья. – 2008. – №3. – С.163–168.
22. Храмова, Е. П. Состав и содержание флавоноидов в *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) в условиях техногенного загрязнения в г. Новосибирске / Е. П. Храмова, Г. И. Высочина // Раст. ресурсы. – 2010. – Т. 46. – Вып. 2. – С. 74 – 86.
23. Храмова, Е. П. Изменчивость морфологических параметров и содержания флавоноидов в *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz (Rosaceae) в условиях культуры / Е. П. Храмова, Г. И. Высочина // Химия раст. сырья, – 2010. – № 3. – С. 135 – 141.
24. Храмова, Е. П. Исследование элементного состава растений в зоне геологической неоднородности / Е. П. Храмова, И. Г. Боярских, О. В. Чанкина, К. П. Куценогий // Растительный мир Азиатской России. – 2011. – № 2. – С. 104–107.
25. Храмова, Е. П. Состав и содержание флавоноидов *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) в градиенте радионуклидного загрязнения / Е. П. Храмова, О. В. Тарасов, Е. И. Крылова,

В. Е. Павлов, И. В. Хвостов // Вопросы радиационной безопасности. – 2012. – № 1. – С. 37-48.

26. Храмова, Е. П. Антимикробная активность в связи с составом и содержанием флавоноидов у сибирских видов рода *Pentaphylloides* Hill / Е. П. Храмова, Н. В. Цыбуля, Л. Н. Чиндяева // Раст. ресурсы. – 2013. – Т. 49. – В. 4. – С. 598 – 610.

27. Храмова, Е. П. Хемотаксономическое исследование сибирских видов рода *Pentaphylloides* Hill / Е. П. Храмова // Turczaninowia. – 2013. – Т. 16. – № 4. – С. 55 – 62.

28. Храмова, Е. П. Состав и содержание флавоноидов *Pentaphylloides fruticosa* в природе и культуре / Е. П. Храмова // Химия раст. сырья. – 2014. – № 1. – С. 185–193.

29. Луговская А. Ю. Оценка влияния транспортно-промышленного загрязнения на морфологические и биохимические показатели *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) / А. Ю. Луговская, Е. П. Храмова, Л. К. Трубина // Растительный мир Азиатской России. – 2014. – № 1 (13). – С. 71-76.

30. Храмова, Е. П. Сравнительное изучение фенольных соединений *Pentaphylloides fruticosa* Дальнего Востока и Забайкальского края / Е. П. Храмова, Е. В. Андышева // Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии. – 2014. – № 4. – С. 68.

31. Андышева, Е. В. Состав и содержание фенольных соединений *Pentaphylloides fruticosa* из Амурской области / Е. В. Андышева, Е. П. Храмова // Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии. – 2014. – № 4. – С. 38.

32. Храмова, Е. П. Фенольные соединения видов рода *Pentaphylloides* (Rosaceae) Дальнего Востока / Е. П. Храмова, Е. В. Андышева // Растительный мир Азиатской России. – 2014. – № 2 (14). – С. 65–70.

33. Храмова, Е. П. Фенольные соединения надземной части *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae), произрастающего в Горном Алтае / Е. П. Храмова // Раст. ресурсы. – 2014. – Т. 50. – В. 4. – С. 123 – 135.

34. Андышева, Е. В. Сравнительное изучение фенольных соединений сортов *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) / Е. В. Андышева, Е. П. Храмова // Растительный мир Азиатской России. – 2015. – № 2(18). – С. 27 – 31.

35. Храмова, Е. П. Состав и содержание фенольных соединений *Pentaphylloides parvifolia* (Rosaceae) в связи с условиями произрастания в Центральном Алтае / Е. П. Храмова, С. Я. Сыева // Растительный мир Азиатской России. – 2015. – № 4 (20). – С. 71–78.

36. Луговская, А. Ю. Оценка изменения морфологических показателей *Potentilla fruticosa* в условиях радиационного воздействия / А. Ю. Луговская, Е. П. Храмова, О. В. Тарасов, Е. И. Крылова // Вопросы радиационной безопасности. – 2015. – № 4. – С. 66-72.

### Статьи в других журналах

37. Храмова, Е. П. Влияние радиационного фактора на изменчивость биохимических показателей на примере *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz / Е. П. Храмова, О. В. Тарасов, Е. И. Крылова // Растительный мир Азиатской России. – 2009. – № 2 (4). – С. 72-78.

### Монографии

38. Сыева, С. Я. Пятилистники Горного Алтая / С. Я. Сыева, Е. П. Храмова, О. В. Дорогина / отв. ред. Г. И. Высочина. – Новосибирск: Изд-во СО Россельхозакадемии. – 2013. – 180 с.

39. Седельников, В. П. Курильский чай из археологических комплексов пазырыкской культуры / В. П. Седельников, Е. П. Храмова // Феномен алтайских мумий. / Отв. ред.

А.П. Деревянко, В. И. Молодин.– Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН. – 2000. – С. 255 – 257.

40. **Храмова, Е. П.** Флавоноиды в адаптации растений к условиям среды (на примере *Potentilla fruticosa*) / **Е. П. Храмова** // Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты / Отв. ред. Н. В. Загоскина, Е. Б. Бурлакова.– М.: Научный мир. – 2010. – С. 236 – 248.

#### **Патенты**

41. Патент 2053678 РФ. А 23 F 3/34. Способ получения концентрата заменителя чая / Шкель Н. М., Триль В. М., Волхонская Т. А., **Храмова Е. П.** (Россия). № 5064165/13; Заявлено 24.06.1992; Опубл. 10.02. – 1996. – Бюл. № 4.