

УДК: 581.1:631.8

Стимулююча дія низьких концентрацій алюмінію на фізіологічний стан рослин гречки татарської (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.)

О.Є. Смірнов, Н.Ю. Таран, А.М. Косян, О.І. Косик

Навчально-науковий центр «Інститут біології»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка (Київ, Україна)
plantaphys@gmail.com

У статті представлено результати дослідження впливу йонів алюмінію у різних фітотоксичних концентраціях на морфологічні параметри, водний статус та вміст фотосинтетичних пігментів, як інтегральних показників фізіологічного стану організму – рослин гречки татарської (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.). Додавання 50 мкМ концентрації алюмінію до живильного середовища підвищувало індекс толерантності надземної частини рослин гречки на 11%, зафіксовано збільшення вмісту фотосинтетичних пігментів: хлорофілу *a* на 27%, хлорофілу *b* на 36% та каротиноїдів на 15%. На фоні статистично значущого збільшення обох груп хлорофілів співвідношення *chl a:chl b* знижувалось. Встановлені стимулюючі ефекти низьких фітотоксичних концентрацій алюмінію на морфологічному та фізіолого-біохімічному рівнях інтерпретовані як прояв гормезису.

Ключові слова: *Fagopyrum tataricum*, фітотоксичність алюмінію, гормезис, морфологічні параметри, водний статус, фотосинтетичні пігменти.

Стимулирующее действие низких концентраций алюминия на физиологическое состояние растений гречихи татарской (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.)

А.Е. Смирнов, Н.Ю. Таран, А.М. Косян, О.И. Косык

В статье представлены результаты исследования влияния ионов алюминия в разных фитотоксических концентрациях на морфологические параметры, водный статус и содержание фотосинтетических пигментов как интегральных показателей состояния организма – растений гречихи татарской (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.). Добавление 50 мкМ концентрации алюминия к питательной среде повышало индекс толерантности надземной части гречихи на 11%, зафиксировано увеличение содержания фотосинтетических пигментов: хлорофилла *a* на 27%, хлорофилла *b* на 36% и каротиноидов на 15%. На фоне статистически значимого увеличения обеих групп хлорофиллов соотношение *chl a:chl b* снижалось. Установленные стимулирующие эффекты низких фитотоксических концентраций алюминия на морфологическом и физиолого-биохимическом уровнях интерпретированы как проявление гормезиса.

Ключевые слова: *Fagopyrum tataricum*, фитотоксичность алюминия, гормезис, морфологические параметры, водный статус, фотосинтетические пигменты.

Challenging action of low-dose aluminium on physiological condition of Tartary Buckwheat (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.) plants

O.E. Smirnov, N.Yu. Taran, A.M. Kosyan, O.I. Kosyk

Effects of different phytotoxic concentrations of aluminium ions on morphological parameters, water status and photosynthetic pigments content as integral indicators of tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.) plants state were represented in the article. 50 μM aluminium additions to the growth medium led to rise of tolerance index by 11% in aerial part of buckwheat. Increasing of photosynthetic pigments content was observed: chlorophyll *a* by 27%, chlorophyll *b* by 36% and carotenoids by 15%. Against the background of significance increasing of both chlorophyll groups the ratio *chl a:chl b* was decreased. Fixed challenging action of phytotoxic low-dose aluminium at morphological, physiological and biochemical levels were interpreted as hormesis phenomenon.

Key words: *Fagopyrum tataricum*, aluminium phytotoxicity, hormesis, morphological traits, water status, photosynthetic pigments.

Вступ

При інтерпретації результатів експериментальних досліджень фізіологічного стану рослин за умов токсичного навантаження більшість дослідників зосереджується на визначенні прямої

(безпосередньої) дії токсиканта на окремі фізіологічні характеристики. Проте конкретний досліджуваний токсичний ефект проявляється на всіх рівнях біологічної організації, тому його треба розглядати як сукупний ефект та системну компенсаторну відповідь рослини на цей вплив і визначати як різницю між токсичною дією й можливою відповіддю організму. Динаміка відхилення токсичного ефекту від класичної у стрес-фізіології математичної моделі – дозової кривої «ефект-концентрація» може бути проілюстрована так званою горметичною кривою та пояснена феноменом стимуляції основних життєвих процесів низькими дозами токсиканта – гормезисом (Lushchak, 2014). Цей процес активно вивчався Рудольфом Арндтом, Гюго Шульцом та Фердинандом Гюппе та був введений у наукову (переважно медичну) літературу під назвою «закон Арндта-Шульца» або «правило Гюппе» (Poschenrieder, 2013). У 1943 році термін «гормезис» був використаний в журналі «Phytopathology» при описі стимулюючого ефекту біологічно активних речовин кедру на руйнівні гриби. Термін пропонувався як назва стимулюючого ефекту низьких токсичних концентрацій будь-якого ефектору на будь-який організм (Helmstädter, 2008). Феномен гормезису в фізіолого-біохімічних та екологічних дослідженнях викликає інтерес через стимулюючу дію токсичних речовин у малих дозах.

Залежність ефекту токсичних речовин від зростання їхньої концентрації (рис. 1) ілюструється кривою (А), що містить порогову точку (1), яка відповідає критичній концентрації токсиканта, за дії якої відбувається порушення гомеостазу та пригнічення метаболічних процесів в організмі ($[C]_{\text{крит}_1}$). Феномен гормезису проілюстрований горметичною кривою (Б). Вона має двохфазний характер. Перша – фаза стимуляції з точкою максимального стимулюючого ефекту (2), що відповідає концентрації максимального ефекту ($[C]_{\text{мс}}$) та друга – пригнічення з пороговою точкою (3), що відповідає критичній концентрації ($[C]_{\text{крит}_2}$). Цю точку в англійській літературі називають «no observable adverse effect level» (NOAEL) – концентрація токсиканта, при якій не зафіксовані негативні ефекти.

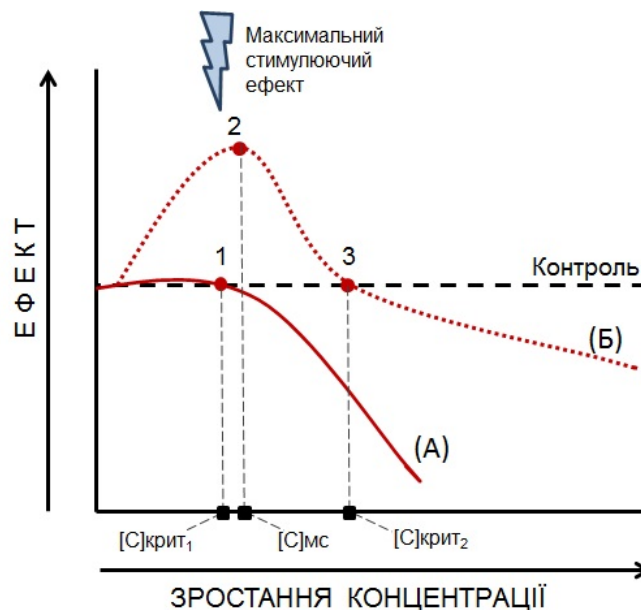


Рис. 1. Залежність токсичного ефекту від зростання концентрації токсиканту (авторська компіляція наявних в літературі даних (Calabrese, 2009; Poschenrieder, 2013; Lushchak, 2014))

Примітки: (А) – порогова крива залежності «ефект-концентрація», 1 – критична концентрація; (Б) – горметична крива залежності «ефект-концентрація», 2 – максимальний стимулюючий ефект і відповідна концентрація, 3 – критична концентрація.

Калабрезе зі співавторами (Calabrese, 2005), проаналізувавши понад трьох тисяч публікацій, в яких зафіксовано стимулюючу дію низьких доз ефекторів різної природи, створили базу з відповідними апіорними критеріями. За цими критеріями мінімальний стимулюючий ефект становить 10% від контролю, а максимальний – знаходиться в межах 30-60%. Особливу увагу в таких дослідженнях приділяють впливу токсичних металів. Стимулюючі ефекти низьких концентрацій були зафіксовані при обробці рослин кадмієм, хромом, плумбумом (Calabrese, 2009).

Такі ефекти – стимуляція росту і розвитку рослин низькими концентраціями фітотоксичного алюмінію були описані для стійких до алюмінію видів і генетично модифікованих сортів рослин (Poschenrieder, 2013). Токсична дія іонів алюмінію на кислих ґрунтах (алюмокислий стрес) – одна з основних причин недобору врожаю цінних сільськогосподарських культур у світі (Zheng, 2010). Загальні втрати врожаю від алюмокислого стресу можуть сягати понад 50% (Gupta, 2013). У нейтральному або слабкокислому ґрунтовому середовищі алюміній існує у вигляді органо-мінеральних комплексів. У міру підкислення ґрунту алюміній переходить в токсичну для рослин форму — $[Al(H_2O)_6]^{3+}$. Відомо, що алюміній у солюбілізованій формі негативно впливає на рослинний організм, порушуючи основні структури й гомеостатичні процеси рослинної клітини: клітинну стінку, склад та фізико-хімічні властивості плазматичної мембрани, поглинання іонів Ca^{2+} , підтримання кальцієвого балансу, сигнальні системи, динамічні зміни цитоскелета, мітози і структуру ДНК (Смірнов, 2013). Але існують види рослин, які характеризуються високою стійкістю до фітотоксичної дії алюмінію – алюморезистентністю. Поєднуючи складні механізми зовнішньої і внутрішньої детоксикації металу рослини не проявляють ознак фітотоксичності і навіть акумулюють метал у вегетативній масі за рахунок депонування комплексів алюмінію з органічними хелаторами у вакуолях (Zheng, 1998).

Гречка (*Fagopyrum* Mill.) здатна накопичувати до 15 грам алюмінію на кілограм сирої маси (Ma, 1997). Високу алюморезистентність гречки можна розглядати з огляду на горметичні ефекти, які нелінійні та залежать від специфічних адаптивних змін в організмі на дозу екзогенного токсичного агента. З огляду на представлену інформацію дослідження впливу низьких фітотоксичних концентрацій алюмінію (25, 50, 75, 100 мкМ) на інтегральні показники росту і розвитку рослин гречки татарської (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.) – приріст підземної і надземної частин рослин, сиру біомасу, водний статус та вміст фотосинтетичних пігментів дозволять охарактеризувати стан рослин в умовах алюмокислого стресу та пояснити механізм алюморезистентності.

Методика

В роботі використовували 17-денні проростки гречки татарської (*Fagopyrum tataricum* Gaertn. cv Himalaicum). Насіння пророщували в чашках Петрі на змоченому дистильованою водою фільтрувальному папері при температурі 25°C. На другу добу пророщене насіння пересаджували в ємності (300 мл) зі стерилізованим піском та переносили в контрольовані умови: температура – 25°C, фотоперіод – 16 годин, щільність квантів світлового потоку – близько 80 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Рослини підживлювали 50% розчином Кнопа, який вносили по 200 мл на ємність.

Моделювання алюмокислого навантаження проводили, додаючи до піщаної культури алюміній в концентрації 25–100 мкМ ($Al_2(SO_4)_3 \cdot 18H_2O$) на 7 добу росту проростків. Розчин оновлювали кожного дня для підтримання кислотності середовища – рН 4,5. Контролем слугували рослини, вирощені на 50% розчині Кнопа. Вивчали дозозалежний вплив токсиканта на інтегральні показники стану рослин – морфометричні параметри підземної та надземної частин рослин та вміст фотосинтетичних пігментів на 10 добу після внесення алюмінію.

Відносний приріст та сиру біомасу рослин вимірювали за загальноприйнятими методами. Рівень стійкості 17-денних проростків гречки в умовах алюмінієвої токсичності перевіряли використовуючи тест Вілкінса (Wilkins, 1978). Індекс толерантності розраховували у відсотках як відношення середньої довжини коренів рослин, які росли на середовищі з алюмінієм до середньої довжини коренів контрольних рослин. Водний статус рослин оцінювали за показниками водного дефіциту та відносної тургесцентності коренів та листків. Залишковий водний дефіцит – за кількістю води, якої не вистачає до повного насичення нею тканин; відносну тургесцентність – за фактичним вмістом води у відсотках від кількості води, що забезпечує повний тургор (Новикова, 2011). Вміст хлорофілів *a* і *b* та загальної суми каротиноїдів визначали за методом Гавриленко (Гавриленко, 1975).

Статистичну обробку результатів проводили шляхом дисперсійного однофакторного аналізу з використанням *t*-критерію Стьюдента за $p \leq 0,05$ і програми «Microsoft Excel 2010».

Результати та обговорення

Ріст є інтегральним показником фізіологічного стану рослин, тому інгібування ростових процесів виступає ознакою стресового стану. За алюмінієвої токсичності ріст клітин кореня розтягненням припиняється вже протягом хвилини експозиції рослин у середовищі з металом, поділ клітин – через 6–24 години. Зв'язуючись з пектиновими речовинами клітинної стінки клітин коренів, алюміній витісняє йони кальцію, що пригнічує розтягнення клітинної стінки (Кошкин, 2010).

В ході експерименту було зафіксовано, що рослини, оброблені алюмінієм в концентрації 25 та 50 мкМ, не відзначалися зниженням довжини кореневої системи порівняно з контролем. При цьому додавання алюмінію у концентрації 75 мкМ зменшило довжину кореневої системи на 3,5%, обробка рослин 100 мкМ концентрацією – на 6,5%. Аналіз даних щодо довжини надземної частини рослин, оброблених алюмінієм в концентраціях 25 та 50 мкМ, вказує на збільшення пагонів на 2,5 та 11% відповідно. Додавання алюмінію в концентрації 75 мкМ не викликало змін у довжині надземної частини, а при обробці рослин 100 мкМ алюмінієм спостерігався рістінгбувальний ефект токсиканту – довжина пагонів зменшилася на 13% (табл. 1). На основі отриманих даних були розраховані відповідні індекси толерантності.

Таблиця 1.
Морфометричні показники рослин гречки татарської (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.) за дії алюмінію в різних концентраціях ($M \pm m$), $n=30$

Концентрація алюмінію (мкМ)	Морфометричні показники			
	довжина, см		сиря біомаса, мг	
	корені	пагони	корені	пагони
0	8,20±0,10	6,89±0,07	58,31±1,82	81,20±2,52
25	8,28±0,14	7,03±0,09	56,70±1,78	80,07±2,43
50	8,27±0,10	7,37±0,08*	56,35±1,89	79,15±2,12
75	7,99±0,09*	6,94±0,07	48,98±1,69*	78,56±1,98
100	7,74±0,08*	6,06±0,07*	48,83±1,76*	70,12±1,94*

Примітка: * — різниця порівняно з контролем статистично значуща за $p \leq 0,05$.

Аналіз індексів толерантності вказує на стимулюючий ефект алюмінію у концентрації 50 мкМ для пагонів гречки татарської та характерну горметичну криву залежності «ефект-концентрація». Критичною для надземної частини була концентрація 75 мкМ алюмінію. Коренева система, як частина рослини, що першою контактує з токсикантом виявилася більш чутливою – критична концентрація складала 50 мкМ алюмінію у живильному середовищі, що відобразалося у вигляді порогової кривої (рис. 2).

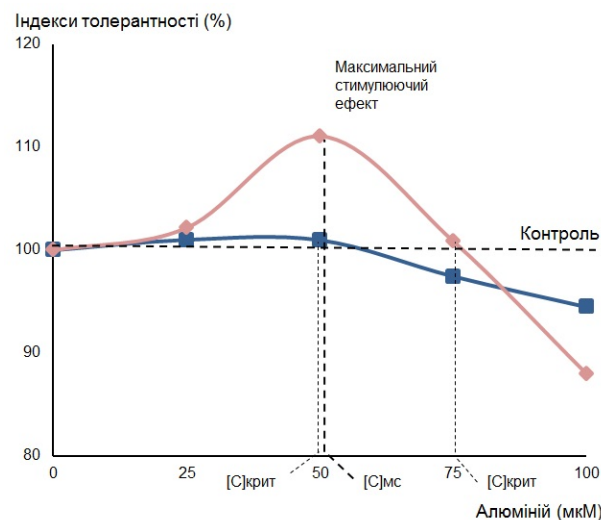


Рис. 2. Індекси толерантності підземної та надземної частин рослин гречки татарської (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.) за дії різних концентрацій алюмінію

Примітка: ■ – корені, ■ – пагони; [C]крит – точки критичної концентрації, [C]мс – точка максимальної стимуляції.

Дослідження індексів толерантності на інших культурах показало сильний рістінгбувальний ефект алюмінію концентрацією 50 мкМ: довжина коренів дослідних рослин знижувалась на 65% в

алюмочутливого сорту пшениці (*Triticum aestivum* L. cv Scout 66). Ефекти затримки росту кореневої системи в межах від 25% до 50% зафіксовані у двох сортів ріпаку (*Brassica rapus* L. cvs 94008 та H166), двох сортів вівса (*Avena sativa* L. cvs Tochiyutaka та Heoats) та алюмотолерантного сорту пшениці (cv Atlas 66) (Zheng, 1998). Розраховані нами індекси толерантності і спостережуване незначне інгібування росту кореня та пагона рослин вказують на високий рівень алюморезистентності гречки татарської.

Інтенсифікація або пригнічення приросту у довжину має тісний зв'язок з накопиченням біомаси. Рослинна біомаса – один з інтегральних показників при вивченні функціонального стану рослинного організму, на основі даних про приріст біомаси розраховуються первинна продуктивність та вивчаються темпи росту рослин в онтогенезі (Niklas, 2002).

Отримані дані (див. табл. 1) вказують на статистично значуще зниження сирової біомаси при додаванні до поживного середовища алюмінію у концентрації 75 мкМ тільки для коренів – на 8%. Сира біомаса коренів і пагонів при додаванні 100 мкМ алюмінію знижувалась на 17% та 14% відповідно.

В ході експерименту було виявлено, що 50 мкМ концентрація алюмінію була критичною для коренів рослин гречки татарської, для пагонів критичною виявилась 75 мкМ концентрація алюмінію. Збільшення концентрації токсиканту негативно впливало на накопичення біомаси. Вплив токсиканту відобразився у вигляді порогової кривої (рис. 3).

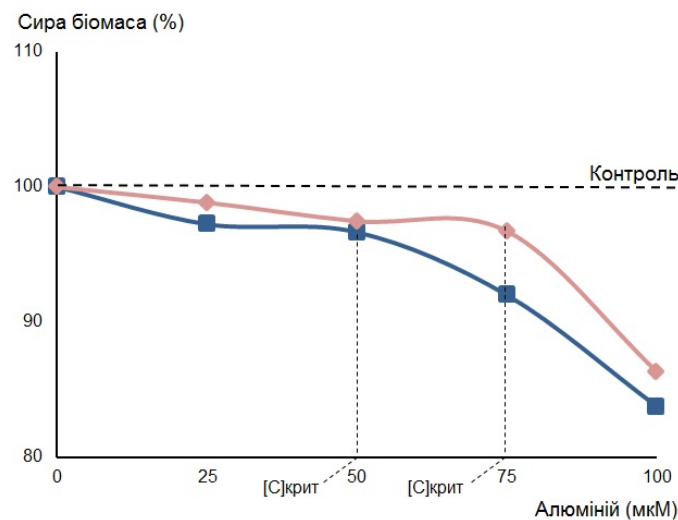


Рис. 3. Сира біомаса підземної та надземної частин рослин гречки татарської (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.) за дії різних концентрацій алюмінію

Примітка: ■ – корені, ■ – пагони; [С]крит – точки критичної концентрації.

Тенденція зниження накопичення біомаси з підвищенням концентрації токсиканту може бути пов'язана з водоутримуючою здатністю тканин підземної і надземної частин рослини. Водоутримуюча властивість рослин є інформативним показником водного обміну рослин, пластичності адаптому та стійкості до несприятливих умов навколишнього середовища. Чим вища водоутримуюча здатність, тим рослина стійкіша. Нестача води в рослинній клітині, або водний дефіцит, що не перевищує 10%, характеризується як нормальне явище. Водний дефіцит на рівні більшому ніж 25% призводить до в'янення листків, закриття продихів, зниження інтенсивності росту, порушення енергетичного обміну й синтетичної активності клітин (Казнина, 2011).

Дослідження цих показників вказує на розвиток незначного водного дефіциту у рослин гречки татарської, прояв якого зростає зі збільшенням концентрації токсиканту у живильному середовищі (табл. 2). При додаванні 25 та 50 мкМ алюмінію не зафіксовано різниці між дослідними і контрольними зразками підземної і надземної частин рослин. При додаванні 100 мкМ алюмінію спостерігалася найменша відносна тургесцентність в тканинах кореня і пагона. Отримані дані характеризують водний статус рослин в умовах алюмінієвої токсичності та вказують на розвиток водного дефіциту в умовах стресу.

Таблиця 2.

Показники водного статусу рослин гречки татарської (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.) за дії алюмінію в різних концентраціях

Концентрація алюмінію (мкМ)	Показники водного статусу			
	водний дефіцит, %		відносна тургесцентність, %	
	корені	листки	корені	листки
0	7,30	7,00	92,70	93,03
25	8,12	8,85	90,76	91,15
50	9,40	9,40	90,54	90,58
75	16,12	12,53	83,78	87,43
100	26,78	23,97	72,17	75,87

Наведені характеристики водного статусу можуть бути ознакою зменшення водоутримуючої здатності клітин кореня і пагона та співпадають з даними про зменшення сирової біомаси рослин за дії токсиканту.

При вивченні адаптивного потенціалу рослин одним з найбільш інформативних показників, що характеризує стан рослинного організму в умовах токсичності є склад пігментного комплексу. Абсолютні значення вмісту пігментів та їхнє співвідношення – параметри, що можуть значно варіювати в залежності від екологічних умов зростання, впливу антропогенних та інших факторів. Так було показано, що до збільшення вмісту хлорофілів *a* і *b*, а також суми каротиноїдів призводила обробка рослин гречки алюмінієм у концентрації 25 та 50 мкМ (рис. 4).

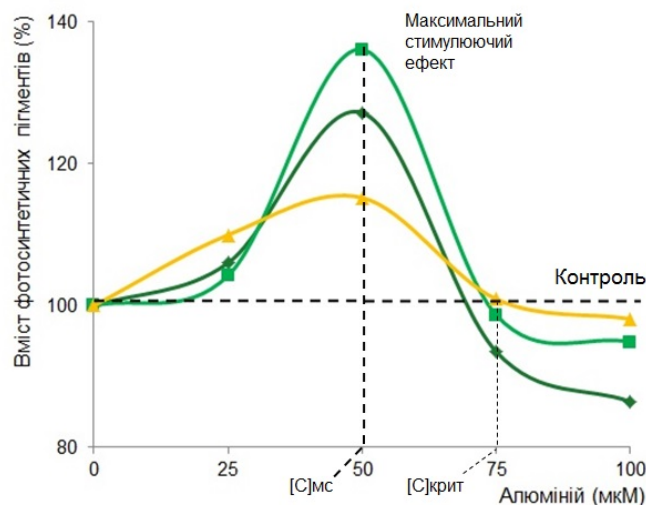


Рис. 4. Зміни вмісту фотосинтетичних пігментів в листках гречки татарської (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.) за дії різних концентрацій алюмінію

Примітка: ■ – хлорофіл *a*, ■ – хлорофіл *b*, ■ – каротиноїди; [C]крит – точка критичної концентрації, [C]мс – точка максимальної стимуляції.

Найбільш стимулюючий (горметичний) ефект був зафіксований за впливу 50 мкМ алюмінію: вміст хлорофілу *a* збільшився на 27%, хлорофілу *b* – на 36%, загальної суми каротиноїдів – на 15%. Обробка рослин більш високими концентраціями токсиканту (75-100 мкМ) призводила до поступового зниження вмісту всіх груп пластидних пігментів.

Статистично значуще збільшення вмісту каротиноїдів та співвідношення суми хлорофілів і каротиноїдів при обробці алюмінієм у концентраціях 25 та 50 мкМ (табл. 3) може свідчити про активацію захисних механізмів в умовах алюмінієвої токсичності, оскільки однією з функцій каротиноїдів є захист фотосинтетичного апарату в умовах стресу (Strzałka, 2003). Каротиноїди виступають у ролі скавенджерів активних форм кисню у хлоропластах (Sharma, 2012).

Таблиця 3.
Загальний вміст пластидних пігментів в листках гречки татарської (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.) за дії алюмінію у різних концентраціях ($M \pm m$; $n=30$)

Концентрація алюмінію (мкМ)	Хлорофіл а (мг/г сух.реч.)	Хлорофіл b (мг/г сух.реч.)	Каротиноїди (мг/г сух.реч.)	$\Sigma a+b$	a:b	$\Sigma a+b/\text{каротиноїди}$
0	8.63±0,46	3.27±0,09	1.87±0,03	11.90	2.63	6.36
25	9.15±0,43*	3.40±0,12*	2.03±0,04*	12.55	2.69	6.18
50	10.98±0,57*	4.44±0,16*	2.15±0,10*	15.42	2.47	7.17
75	8.07±0,39*	3.22±0,12	1.88±0,09	11.29	2.50	6.00
100	7.46±0,32*	3.10±0,10*	1.83±0,04	10.56	2.40	5.77

Примітка: * — різниця порівняно з контролем статистично значуща за $p \leq 0,05$.

Хлорофіл а – компонент корових комплексів та периферичної антени фотосистеми I (ФС I) та фотосистеми II (ФС II), тоді як хлорофіл b – лише компонент периферичної антени двох фотосистем, він входить до кладу світлозбиральних білково-пігментних комплексів (СЗК I та СЗК II). Співвідношення хлорофілів a:b зазвичай варіює в діапазоні 2.2–4.0 і використовується як маркер фізіологічного стану рослинного організму. Зміни у співвідношенні хлорофілів a:b можуть свідчити про порушення стехіометрії між комплексами реакційних центрів фотосистем і СЗК (Еремченко, 2014), а певне співвідношення хлорофілу a і b є характеристикою нормального функціонування фотосинтетичного апарату. Пігментний апарат СЗК II складається з трьох молекул ксантофілу, двох молекул лютеїну, однієї молекули неоксантину, 7–8 молекул хлорофілу a та 5–6 молекул хлорофілу b зі співвідношенням хлорофілів a:b 1,4 (Eggkink, 2001). Співвідношення хлорофілів a:b характерне для СЗК I було вираховано Кроц зі співавторами (Croce, 2002) і складало 3,8 для *Zea mays* та 3,3 для *Arabidopsis thaliana*.

При зниженні цього показника спостерігається найменший вміст хлорофілу в гранах хлоропластів. При підвищенні співвідношення спостерігається зменшення ступіню агрегації тилакоїдів у мембранах хлоропластів (Кобилецька, 2012). Тим не менш, літературні дані про структурні і функціональні наслідки зміни цього показника залишаються суперечливими (Eggkink, 2001).

Результати серії дослідів з різними концентраціями алюмінію вказують на зниження співвідношення хлорофілів a:b на фоні зростання вмісту обох груп пігментів (табл. 3), що може свідчити про підвищення частини хлорофілів у білкових СЗК та стабілізацію пігмент-білкових комплексів тилакоїдів і мембранної структури хлоропластів (Бухов, 1998).

Деякі автори вказують на те, що зниження цього показника може свідчити про збільшення адаптивного потенціалу рослин в умовах стресу та характеризувати стійкість рослин (Eckhardt, 2004; Соханьчак, 2013). Наприклад, при підвищенні температури повітря та ґрунту, при надлишковій сонячній радіації у рослин збільшується вміст хлорофілу b, такий ефект знижує імовірність перегріву. Відбувається зсув максимуму поглинання у короткохвильовий діапазон, де кванти світла при збільшеній енергії мають менший тепловий ефект (Еремченко, 2014). Крім цього результати отримані Клейма зі співавторами (Kleima, 1999) в дослідженнях з відтворенням СЗК II дозволяють припустити про можливість заміни молекул хлорофілу a в складі СЗК II на молекули хлорофілу b без деструктивних порушень комплексу.

Висновки

На підставі проведених досліджень можна стверджувати, що обробка рослин гречки татарської (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.) низькими концентраціями фітотоксичного алюмінію викликає стимулюючі ефекти на морфологічному та фізіолого-біохімічному рівнях. Високі індекси толерантності підземної і надземної частин рослин за дії алюмінію та підвищення вмісту фотосинтетичних пігментів при додаванні до живильного середовища 50 мкМ концентрації алюмінію можуть бути проявом адаптивного потенціалу рослин в умовах алюмокислого стресу і вказувати на високий рівень алюморезистентності даного виду рослин. Отримані результати можуть бути інтерпретовані як прояв гормезису – стимулювання окремих ланок рослинного метаболізму при обробці низькими концентраціями фітотоксичного алюмінію.

Список літератури

- Бухов Н.Г., Бондарь В.В., Дроздова И.С. Действие низкоинтенсивного синего и красного света на содержание хлорофиллов а и б и световые кривые фотосинтеза у листьев ячменя // Физиология растений. – 1998. – 45(4). – С. 507-512. / Buhov N.G., Bondar V.V., Drozdova I.S. Deystvie nizkointensivnogo sinego i krasnogo sveta na sodержanie hlorofillov a i b i svetovyye krivyye fotosinteza u listev yachmenya // Fiziologiya rasteniy. – 1998. – 45(4). – S. 507-512.
- Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. – М., 1975. – 397 с. / Gavrilenko V.F., Ladygina M.E., Handobina L.M. Bolshoy praktikum po fiziologii rasteniy. – M., 1975. – 397 s.
- Еремченко О.З., Кусакина М.Г., Лузина Е.В. Содержание пигментов в растениях *Lepidium sativum* в условиях хлоридно-натриевого засоления и ощелачивания // Вестник Пермского университета. Серия: Биология. – 2014. – 1. – С. 30-37. / Eremchenko O.Z., Kusakina M.G., Luzina E.V. Soderzhanie pigmentov v rasteniyah *Lepidium sativum* v usloviyah hloridno-natrievogo zasoleniya i oschelachivaniya // Vestnik Permskogo universiteta. Seriya: Biologiya. – 2014. – 1. – S. 30-37.
- Казнина Н.М., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф., Батова Ю.В. Влияние кадмия на водный обмен растений ячменя // Труды. Карельского научного центра РАН. – 2011. – 3(1). – С. 57–61. / Kaznina N.M., Titov A.F., Laydinen G.F., Batova Yu.V. Vliyanie kadmiya na vodnyiy obmen rasteniy yachmenya // Trudy. Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. – 2011. – 3(1). – S. 57–61.
- Кобилецька М., Маленька У. Вплив саліцилової кислоти на вміст фотосинтетичних пігментів у рослинах кукурудзи за дії кадмій хлориду // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2012. – 58. – С. 300–308. / Kobylets'ka M., Malen'ka U. Vplyv salitsylovoyi kysloty na vmist fotosyntetychnykh pihmentiv u roslynakh kukurudzy za diyi kadmiy khlorydu // Visnyk L'vivs'koho universytetu. Seriya biolohichna. – 2012. – 58. – S. 300–308.
- Кошкин Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. – М.: «Дрофа», 2010. – 610 с. / Koshkin E.I. Fiziologiya ustoychivosti selskohozyaystvennykh kultur. – M.: «Drofa», 2010. – 610 s.
- Новикова Н.Е., Фенин Д.М. Влияние морфотипа листа у гороха на показатели водного обмена, влияющие на устойчивость к засухе // Вестник ОрелГАУ. – 2011. – 3(30). – С. 13-17. / Novikova N.E., Fenin D.M. Vliyanie morfotipa lista u goroha na pokazateli vodnogo obmena, vliyayuschie na ustoychivost k zasuhe // Vestnik OrelGAU. – 2011. – 3(30). – S. 13-17.
- Смірнов О.Є, Таран Н.Ю. Фітотоксичні ефекти алюмінію та механізми алюморезистентності вищих рослин // Физиология растений и генетика. – 2013. 45(4). – С. 281-289. / Smirnov O.Ye, Taran N.Yu. Fitotoksychni efekty alyuminiyu ta mekhanizmy alyumorezystentnosti vyshchykh roslin // Fyziolohyya rastenyy u henetyka. – 2013. 45(4). – S. 281-289.
- Соханьчак Р., Лобачевська О., Бешлей С. Сезонні зміни у пігментному комплексі моху *Campylopus introflexus* (Hedw). Brid. на вершині відвалу шахти «Надія» // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2013. – 62. – С. 180–187. / Sokhan'chak R., Lobachevs'ka O., Beshley S. Sezonni zminy u pihmentnomu kompleksi mokhu *Campylopus introflexus* (Hedw). Brid. na vershyni vidvalu shakhty «Nadiya» // Visnyk L'vivs'koho universytetu. Seriya biolohichna. – 2013. – 62. – S. 180–187.
- Calabrese E.J., Blain R. The occurrence of hormetic dose responses in the toxicological literature, the hormesis database: an overview // Toxicology and Applied Pharmacology. – 2005. – 202. – P. 289–301.
- Calabrese E.J., Blain R.B. Hormesis and plant biology // Environmental Pollution – 2009. – 157. – P. 42–48.
- Croce R., Morosinotto T., Castelletta S., Bretonc J., Bassi R. The Lhca antenna complexes of higher plants photosystem I // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics. – 2002. – 1556. – P. 29-40.
- Eckhardt U., Grimm B., Hörtensteiner S. Recent advances in chlorophyll biosynthesis and breakdown in higher plants // Plant Mol. Biol. – 2004. – 56. – P. 1–14.
- Eggink L. L., Park H., Hooper Y. K. The role of chlorophyll b in photosynthesis: hypothesis // BMC Plant Biol. – 2001. – 1. P. 11–17.
- Gupta N., Gaurav S.S., Kumar A. Molecular basis of aluminium toxicity in plants: A review // American Journal of Plant Sciences. – 2013. – 4(12). – P. 21-37.
- Helmstädter A. Is there a tonic in the toxin? The Arndt–Schulze law as an explanation for non-linear dose–response relationships, in: V. Balz, A. Schwerin, H. Stoff, B. Wahrig (Eds.), Precarious Matters. The history of dangerous and endangered substances in the 19th and 20th Centuries, Max Planck Institut für Wissenschaftsgeschichte, Berlin, 2008, pp. 29–37.
- Kleima F.J., Hobe S., Calkoen F., et al. Decreasing the chlorophyll a/b ratio in reconstituted LHCII: structural and functional consequences // Biochemistry. – 1999. – 38. – P. 6587-6596.
- Lushchak V.I. Dissection of the hormetic curve: analysis of components and mechanisms // Dose-Response. – 2014. – 12(3). – P. 466-479.
- Ma J., Zheng S., Matsumoto H., Hiradate S. Detoxifying aluminum with buckwheat. // Nature. – 1997. – 390. – P. 569–570.

- Ma J., Hiradate S. Form of aluminium for uptake and translocation in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench.). // *Planta*. – 2000. – 211. – P. 355-360.
- Niklas K.J., Enquist B.J. On the vegetative biomass partitioning of seed plant leaves, stems, and roots // *The American Naturalist*. – 2002. – 159. – P. 482-497.
- Poschenrieder C., Cabot C., Martos S., Gallego B., Barceló J. Do toxic ions induce hormesis in plants? // *Plant Science*. – 2013. – 212. – P. 15-25.
- Sharma P., Jha A.B., Dubey R.S., Pessarakli M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions // *Journal of Botany* (Hindawi Publishing Corporation). – 2012. – 1. – P. 1-26.
- Strzałka K., Kostecka-Gugała A., Latowski D. Carotenoids and environmental stress in plants: significance of carotenoid-mediated modulation of membrane physical properties // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2003. – 50(2). – P. 168-173.
- Wilkins D.A. The measurement of tolerance to edaphic factors by means of root growth // *New Phytologist*. – 1978. – 80(3). – P. 623-633.
- Zheng S.J., Ma J.F., Matsumoto H. High aluminium resistance in buckwheat. Al-induced specific secretion of oxalic acid from root tips. // *Plant Physiol*. – 1998. – 117(3). – P. 745–751.
- Zheng S.J. Crop production on acidic soils: overcoming aluminium toxicity and phosphorus deficiency // *Annals of Botany*. – 2010. – 106(1). – P. 183–184.

Представлено: О.К. Золотарьова / Presented by: O.K. Zolotariova

Рецензент: В.Ю. Джамсєв / Reviewer: V.Yu. Dzhameev

Подано до редакції / Received: 12.10.2014