

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ**  
**ДНІПРОВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРАРНО-ЕКОНОМІЧНИЙ**  
**УНІВЕРСИТЕТ**

Кваліфікаційна наукова праця  
на правах рукопису

**БОГУСЛАВСЬКА ЛЮДМИЛА ВОЛОДИМИРІВНА**

УДК 502:581.1:631

**ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ АДАПТАЦІЇ ДО ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ**  
**(СВИНЕЦЬ, КАДМІЙ, НІКЕЛЬ) КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ РОСЛИН**  
**КУКУРУДЗИ**

Спеціальність 03.00.16 – екологія (сільськогосподарські науки)

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата сільськогосподарських наук.

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

*Богус*

\_\_\_\_\_  
Людмила Богуславська

Науковий керівник: **Голобородько Кирило Костянтинович**,  
доктор біологічних наук, доцент, головний науковий співробітник НДЛ  
наземної екології, лісового ґрунтознавства та  
рекультивациі земель НДІ біології Дніпровського національного університету  
імені Олеся Гончара

Дніпро – 2023

## АНОТАЦІЯ

*Богуславська Л.В.* «Фізіолого-біохімічні адаптації до дії важких металів (свинець, кадмій, нікель) кореневої системи рослин кукурудзи». – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата сільськогосподарських наук за спеціальністю 03.00.16 «Екологія». – Дніпровський державний аграрно-економічний університет, Дніпро, 2023.

Дисертація присвячена вивченню сумісного впливу іонів свинцю, кадмію та нікелю на ростові, цитогенетичні та фізіолого-біохімічні показники меристемних тканин кореня кукурудзи. Встановлені як загальні, так і специфічні для кожного з іонів металів ефекти токсичної дії, які проявляються в особливостях змін клітинної організації апікальної ділянки кореня та фізіолого-біохімічних змінах у зв'язку із функціональною активністю меристем.

В умовах модельного експерименту вперше проаналізовано сумісний вплив іонів важких металів на цитогенетичний апарат твірних тканин кореня кукурудзи та вивчено вихід аберантних клітин у кореневій меристемі кукурудзи за потрійної дії свинцю, кадмію та нікелю. Вперше виявлені зміни у компонентному складі водорозчинних білків меристеми за дії іонів важких металів. Дослідження специфіки білкового спектру меристеми показало, що у результаті дії іонів металів змінюються його якісні та кількісні характеристики у залежності від концентрації та тривалості дії полютанта. На тлі зменшення загальної інтенсивності синтезу білку вперше встановлено специфічні як для роздільної дії важких металів, так і їх комбінації зміни поліпептидного складу.

Вперше досліджено динаміку вмісту амінокислот у кореневих меристемах в умовах дії іонів важких металів. Встановлена спрямована зміна активності та ізоферментного складу пероксидази твірних тканин кореня кукурудзи за окремої та комбінованої дії іонів важких металів. З'ясовано

особливості активності та ізоферментного складу пероксидази за дії іонів свинцю, кадмію та нікелю.

**Ключові слова:** іони, важкі метали, меристеми, хромосомні аберації, білки, амінокислоти, пероксидаза, ізоферменти.

## SUMMARY

Boguslavskaya L.V. "Physiological and biochemical adaptations to the action of heavy metals (lead, cadmium, nickel) of the root system of corn plants." – Qualifying scientific work on manuscript rights.

The dissertation on competition of a scientific degree of the candidate of agricultural sciences on a specialty 03.00.16 «Ecology». – Dnipro State Agrarian and Economic University, Dnipro, 2023.

The dissertation is devoted to the study of the combined effect of lead, cadmium, and nickel ions on the growth, cytogenetic, and physiological-biochemical indicators of the meristem tissues of the maize root. Both general and specific effects of toxic action for each of the metal ions were established, which are manifested in the features of changes in the cellular organization of the apical part of the root and physiological and biochemical changes in connection with the functional activity of the meristem.

Under the conditions of a model experiment, the combined effect of heavy metal ions on the cytogenetic apparatus of the generative tissues of the maize root was analyzed for the first time, and the yield of aberrant cells in the root meristem of corn under the triple action of lead, cadmium, and nickel was studied. For the first time, changes in the component composition of water-soluble proteins of the meristem under the action of heavy metal ions were detected. The study of the specificity of the protein spectrum of the meristem showed that as a result of the action of metal ions, its qualitative and quantitative characteristics change depending on the concentration and duration of the action of the pollutant. Against the background of a decrease in the overall intensity of protein synthesis, changes in the polypeptide composition specific to both heavy metals and their combination were determined for the first time. For the first time, the dynamics of protein amino acid content in root meristems under the influence of heavy metal ions was investigated. A directed change in the activity and isozyme composition of peroxidase of the generative tissues of the maize root under the individual and combined action of heavy metal ions was established. The peculiarities of the

activity and isozyme composition of peroxidase under the action of lead, cadmium and nickel ions have been clarified.

**Key words:** ions, heavy metals, meristems, chromosomal aberrations, proteins, amino acids, peroxidase, isozymes.

## СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

### Монографії

Вінниченко О.М., Більчук В.С., Філонік І.О., Хромих Н.О., Шупранова Л.В., **Богуславська Л.В.**, Россихіна-Галича Г.С., Попов В.Я., Заморуєва Л.Ф. Фізіолого-біохімічні аспекти адаптації сільськогосподарських рослин до комплексної дії абіотичних факторів середовища. Дніпро : Нова ідеологія, 2011. 258 с.

### Статті у наукових фахових виданнях, що входять до міжнародних наукометричних баз даних:

1. **Богуславская Л.В.**, Тихомиров А.О. (2005). Вплив іонів важких металів на мітотичний індекс апікальної меристеми кореня кукурудзи (*Zea mays* L.) *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 40. 160-165 (**Thomson Scientific Master Journal List**) (*Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку*).
2. **Богуславська Л.В.**, Павлюкова Н.Ф. (2010) Проліферативна активність меристемних клітин коренів рослин пшениці в умовах дії іонів важких металів. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 53. 204-208 (**Thomson Scientific Master Journal List**) (*Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку*).
3. **Богуславська Л.В.**, Шупранова Л.В. (2011) Зміни амінокислотного складу меристемних клітин коренів кукурудзи за дії іонів нікелю. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 56. 250-254 (**Thomson Scientific Master Journal List**) (*Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку*).

4. **Богуславська Л.В.** (2012) Амінокислотний склад білків меристемних клітин коренів кукурудзи за дії іонів свинцю. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 60. 327–331 (**Thomson Scientific Master Journal List**) (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

5. **Bohuslavska L.V., Shupranova L.V., Holoborodko K.K.** (2022). Peroxidase activity of the growth point of maize (*Zea mays* L.) under the action of lead ions. *Agrology*. 5 (4). 105–109 (**Thomson Scientific Master Journal List**). (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

#### **Статті у фахових виданнях України:**

1. Вінниченко О.М., **Богуславська Л.В.**, Пупченко А.В. (2001) Изучение влияния ионов свинца на гетерогенность и аминокислотный состав белков в корневой меристеме *Zea mays* L. *Вісник Дніпропетровського університету. Серія Біологія, Екологія*. Т.2. Вип. 9. С. 34-38 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

2. **Богуславська Л.В.** (2002) Адаптація меристем кореня і пагона проростків кукурудзи до дії іонів нікелю. *Наукові записки. Серія: біологія*. Тернопіль. Вип. 3. С. 144-148 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

3. Вінниченко О.М., **Богуславская Л.В.** (2004) Активность пероксидазы точки роста корня кукурузы (*Zea mays* L.) при действии ионов кадмия. *Вісник Дніпропетровського університету. Серія «Біологія. Екологія»*. Вип. 12, т. 2. С. 7-11 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

4. Вінниченко О.М., Шупранова Л.В., **Богуславська Л.В.**, Глубока В.М. (2005) Вплив іонів нікелю на вміст і поліпептидний спектр альбумінів кореневої меристеми кукурудзи. *Збірник наукових праць «Живлення рослин:*

теорія і практика». Київ. С. 476-484 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

5. **Богуславская Л.В.**, Павлюкова Н.Ф., Винниченко А.Н. (2006) Цитогенетические изменения в апикальной меристеме корня кукурузы при действии ионов никеля. *Вісник Дніпропетровського університету. Серія «Біологія. Екологія»*. Вип. 14, т. 2. С. 17-20 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

6. **Богуславська Л.В.**, Вінниченко О.М., Шупранова Л.В. (2009) Цитогенетична активність меристемних клітин коренів рослин кукурудзи за роздільної та сумісної дії іонів важких металів. *Вісник українського товариства генетиків та селекціонерів*. Т.7, №1. С. 10-16 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

7. **Богуславська Л.В.**, Саркісян Н.В., Шупранова Л.В., Вінниченко О.М. (2010) Вплив нікелю різної концентрації на поділ клітин і ріст проростків кукурудзи. *Збірник наукових праць „Питання біоіндикації”*. Запоріжжя: ЗДУ. 105-113 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

8. **Богуславська Л.**, Шупранова Л., Голобородько К., Кунах О. (2022) Амінокислотний склад білків меристемних клітин коренів кукурудзи за спільної дії іонів свинцю, кадмію та нікелю. *Екологія та ноосферологія*. Т. 33, № 2. С. 68-73. <https://doi.org/https://doi.org/10.15421/032211>

9. **Богуславська Л.В.** (2023) Білкова система твірних тканин коренів кукурудзи (*Zea mays* L.) за дії іонів важких металів. *Екологічні науки*. Вип. 1(46). С.132–138 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку). DOI <https://doi.org/10.32846/2306-9716/2023.eco.1-46.22>



**Тези наукових доповідей:**

1. Вінниченко О.М., Шупранова Л.В., **Богуславська Л.В.** (2001) Влияние ионов свинца на белковый состав меристемы корня *Zea mays* L. Тези доповідей міжнародної конференції „Екологія кризових регіонів України”. Дніпропетровськ. С. 54 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).
2. **Богуславская Л.В.** (2002) Изучение влияния ионов кадмия на белковый состав меристемы корня кукурузы (*Zea mays* L.). Тези доповідей VIII конференції молодих вчених «Сучасні напрямки у фізіології та генетиці рослин». Київ. С. 80 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).
3. **Богуславская Л.В.** (2002) Влияние ионов свинца и кадмия на изоферментный спектр пероксидазы апикальной меристемы корня кукурузы. Матеріали II всеукраїнської наукової конференції студентів та аспірантів «Біологічні дослідження молодих вчених на Україні». Київ. С. 7-8 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).
4. **Богуславская Л.В.**, Винниченко А.Н. (2003) Влияние ионов никеля на активность пероксидазы апикальной меристемы корня кукурузы. Матеріали всеукраїнської науково-практичної конференції «Фізіологія рослин та екологія». Дніпропетровськ. С. 3 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).
5. **Богуславская Л.В.**, Винниченко А.Н. (2003) Адаптация меристемы корня проростков кукурузы к действию ионов никеля. Матеріали VI міжнародної конференції „Наука і освіта – 2003”. Дніпропетровськ. Т.2. Біологія. С. 11-12 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).
6. **Богуславская Л.В.**, Павлюкова Н.Ф., Споденец Е.В. (2003) Влияние ионов тяжелых металлов на митотическую активность меристемы

корня кукурузи (*Zea mays* L.). Матеріали IV Міжнародної наукової конференції «Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку». Донецьк. С. 90-91 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

7. **Богуславська Л.В.**, Вінниченко О.М. (2004) Фізіолого-біохімічні зміни показників апікальної меристеми кореня кукурудзи (*Zea mays* L.) за дії іонів нікелю. Тези II Міжнародної конференції «Онтогенез рослин у природному та трансформованому середовищі». Львів. С. 216 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

8. **Богуславська Л.В.**, Вінниченко О.М., Шупранова Л.В., Більчук В.С. (2005) Пероксидазна активність меристеми кореня кукурудзи за комбінованої дії іонів важких металів. Тези наукової конференції молодих учених «Сучасні проблеми фізіології рослин і біотехнології». Ужгород. С. 17 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

9. **Богуславська Л.В.**, Шупранова Л.В. (2005) Зміни в амінокислотному складі білків меристем коренів кукурудзи за дії іонів нікелю. Тези доповідей IX конференції молодих дослідників, присвяченої 100-річчю від дня народження академіка АН УРСР і ВАСГНІЛ П.А. Власюка «Актуальні проблеми фізіології, генетики та біотехнології рослин і ґрунтових мікроорганізмів». Київ. С. 8 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

10. **Богуславська Л.В.**, Павлюкова Н.Ф. (2005) Комбинированное влияние солей кадмия, свинца и никеля на пролиферативную активность меристематических участков корней кукурузы (*Zea mays* L.). Матеріали Всеукраїнської науково-практичної конференції до 90-річчя від дня народження професора О.Ф. Михайлова «Сучасні проблеми фізіології та інтродукції рослин». Дніпропетровськ. С.7 (Проведено експериментальні

дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

11. **Богуславська Л.В., Шупранова Л.В.** (2006) Зміни поліпептидного складу білків кореневої меристеми кукурудзи за комбінованої дії іонів важких металів. Матеріали Міжнародної наукової конференції «Довкілля – XXI». Дніпропетровськ. Т. 4. С. 11-13 (*Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку*).

12. **Богуславская Л.В., Винниченко А.Н.** (2007) Физиолого-биохимические реакции в корневых меристемах при комбинированном действии ионов свинца, кадмия и никеля. II Всеукраїнська науково-практична конференція до 80-річчя професора Долгової Л.Г. «Сучасні проблеми фізіології та інтродукції рослин». Дніпропетровськ. С. 11 (*Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку*).

13. **Bohuslavskaya L., Shupranova L., Vinnichenko A.** (2007) Adaptive properties of maize seedling meristem roots at the action of lead ions during ontogenesis. Тези доповідей III Міжнародній конференції «Онтогенез рослин у природному та трансформованому середовищі. Физиолого-біохімічні та екологічні аспекти». Львів. С. 188 (*Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку*).

14. **Богуславська Л.В.** (2007) Ензиматична активність пероксидази меристематичних тканин корені кукурудзи за дії іонів кадмію. Матеріали міжнародної конференції молодих учених-ботаніків «Актуальні проблеми ботаніки та екології». Київ. С. 199-200 (*Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку*).

15. **Bohuslavskaya L., Shupranova L., Vinnichenko A.** (2007) Isoenzyme composition of maize seedlings roots meristeme cell at the action of nickel ions.

Матеріали десятої конференції молодих вчених «Сучасний стан і пріоритети розвитку фізіології рослин, генетики та біотехнології». Київ. С. 25 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

16. **Богуславская Л.В., Шупранова Л.В.** (2007) Влияние ионов тяжелых металлов на рост растений кукурузы (*Zea mays* L.). Матеріали Першої міжнародної науково-практичної конференції «Рослини та урбанізація». Дніпропетровськ. С. 109 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

17. **Богуславская Л.В., Шупранова Л.В.** (2008) Аминокислотный состав белков корневой меристемы кукурузы в условиях действия ионов свинца. Тези доповідей науково-практичної конференції до 75-річчя Ботанічного саду Дніпропетровського національного університету «Сучасні проблеми інтродукції та акліматизації рослин». Дніпропетровськ. С. 31-32 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

18. **Богуславская Л.В., Шупранова Л.В.** (2009) Изменения содержания белковых аминокислот в меристематических клетках кукурузы в процессе прорастания при действии ионов никеля. Матеріали міжнародної конференції студентів, аспірантів та молодих учених «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології». Донецьк. С. 202-203 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

19. **Богуславська Л.В.** (2009) Зміни складу та вмісту пероксидаз кореневої меристеми кукурудзи за стресових умов. Матеріали IV Міжнародної науково-практичної конференції «Проблеми фундаментальної і прикладної екології, екологічної геології та раціонального природокористування». Кривий ріг. С. 135-138 (Проведено експериментальні

дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

20. **Богуславська Л.В.**, Шупранова Л.В., Бильчук В.С. (2009) Активність і компонентний склад пероксидази кореневої меристеми в умовах стресу. II міжнародна наукова конференція «Інтродукція, селекція та захист рослин». Донецьк. С. 211-212 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

21. **Bohuslavskaya L.V**, Shupranova L.V. (2009) Peroxidase activity and its isozyme composition of extensibility zone of maize root under xenobiotics effect. Матеріали за міжнародна научна практична конференція «Край на научному розвитку – 2009». Софія. С.49-51 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

22. **Богуславська Л.В.**, Вінниченко О.М. (2010) Зміни складу та вмісту поліпептидів твірних тканин коренів проростків пшениці за дії іонів кадмію. Матеріали III регіональної наукової конференції студентів та молодих учених «Актуальні проблеми дослідження довкілля». Суми. С. 6-8 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

23. **Богуславська Л.В.** (2010) Зміни амінокислотного складу меристемних клітин кореня кукурудзи за дії іонів кадмію. Матеріали XI конференції молодих вчених «Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин та мікроорганізмів». Київ. С. 22-24 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

24. **Богуславська Л.В.**, Павлюкова Н.Ф., Вінниченко О.М. (2012) Розподіл Cd-зв'язуючих білків у клітинах коренів кукурудзи. Тези доповідей Міжнародного науково-практичного форуму «Наука і бізнес – основа розвитку економіки». Дніпропетровськ. Дн – вськ: ДНУ. С. 188 – 189

*(Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).*

25. **Богуславська Л.В.** (2023) Морфометричні показники коренів проростків кукурудзи за окремої та комбінованої дії йонів важких металів. Матеріали XII міжнародної науково-практичної конференції «*Рослини та урбанізація*». Дніпро. С. 28 – 60 *(Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).*

### **Публікації, які додатково відображають наукові результати дисертації:**

1. **Богуславська Л.В.,** Скутаренко Д.С., Лашко В.В. (2007). Дослідження динаміки метаболічних процесів кукурудзи з різною стійкістю до холоду на ранніх стадіях проростання. Матеріали восьмої наукової конференції молодих вчених „Наукові основи збереження біотичної різноманітності”. Львів. С. 146-147 *(Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).*

2. **Богуславська Л.В.,** Садоха О.В., Шупранова Л.В. (2009). Особливості цитогенетичних показників апікальної кореневої меристеми кукурудзи за дії хімічних агентів. *Науковий Вісник Миколаївського державного університету ім. В.О. Сухомлинського*. В. 24, №4 (1). С. 32-35 *(Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).*

3. **Богуславська Л.В.,** Варданян С.В., Винниченко О.М. (2009). Реакція білкової системи зони розтягу коренів кукурудзи на дію ксенобіотиків. *Науковий Вісник Миколаївського державного університету ім. В.О. Сухомлинського*. В. 24, №4 (1). С. 35-38 *Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).*

4. **Богуславська Л.В.,** Варданян С.В., Шупранова Л.В., Антонюк С.П. (2009). Закономірності змін морфометричних та цитогенетичних ефектів за

стресових умов. Матеріали міжнародної конференції молодих учених-ботаніків «*Актуальні проблеми ботаніки та екології*». Кременець. С. 99-100 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

5. **Boguslavska L.** (2010). Protein system of root maize meristeme cells under cadmium ion and soil herbicide effect. *Materialy V Miedzynarodowej naukowi-praktycznej konferencji «Kluczowe aspekty naukowej dzialalnosci»*. Przemysl. P. 47-49 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

6. **Boguslavska L., Shupranova L.V.** (2009). Peroxidase activity and its isozyme composition of extensibility zone of maize root under xenobiotics effect. Матеріали за міжнародна научна практична конференція «*Край на научно развитие – 2009*». Софія. С.49-51 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

7. **Богуславська Л.В., Садоха О.В.** (2010). Функціональний стан твірних тканин коренів рослин кукурудзи (*Zea mays L.*) в умовах дії іонів кадмію. Матеріали Міжнародної конференції молодих учених «*Актуальные проблемы ботаники и экологии*». Ялта. С. 282-283 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

8. **Богуславська Л.В., Твердохліб Н.В.** (2010). Реакція меристемних клітин коренів проростків кукурудзи на дію іонів нікелю. Матеріали Міжнародної конференції молодих учених «*Актуальные проблемы ботаники и экологии*». Ялта. С. 296-297 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).

9. **Богуславська Л.В.** (2010). Морфометричні показники довжини коренів та пагонів проростків пшениці в умовах дії іонів кадмію. *Materialy VI mezinarodni vedecko-prakticka konference «Veda a technologie: krok do*

*budoucnosti – 2010»*. Praha. P. 57-59 (Проведено експериментальні дослідження, обробка результатів та їх аналіз, підготовка матеріалу до друку).



## ЗМІСТ

|  |    |
|--|----|
| ВСТУП.....   | 20 |
| РОЗДІЛ 1 ТОКСИЧНА ДІЯ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ НА РОСЛИНИ<br>(ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ).....   | 26 |
| 1.1. Токсична дія іонів металів на меристеми кореня.....   | 32 |
| 1.2. Зміни складу та вмісту поліпептидів у процесі адаптації до<br>несприятливих факторів середовища.....            | 39 |
| 1.3. Значення окисно-відновних ферментів у рослинних<br>організмах.....  | 43 |
| РОЗДІЛ 2 ОБ'ЄКТ, УМОВИ ПРОВЕДЕННЯ ТА МЕТОДИ<br>ДОСЛІДЖЕННЯ.....  | 50 |
| 2.1. Об'єкт та умови проведення лабораторних досліджень.....   | 50 |
| 2.2. Фіксація, мацерація матеріалу та вимірювання цитотоксичної<br>дії.....  | 51 |
| 2.3. Гістохімічне виявлення кадмію, свинцю та нікелю.....  | 52 |
| 2.4. Методи дослідження важких металів на біохімічні процеси в<br>твірних тканинах коренів проростків кукурудзи..... | 53 |
| 2.5. Статистична обробка даних.....  | 53 |
| РОЗДІЛ 3. РІСТ ПРОРОСТКІВ ТА ЦИТОГЕНЕТИЧНА<br>АКТИВНІСТЬ МЕРИСТЕМИ КОРОЕНІВ ЗА ДІЇ ІОНІВ ВАЖКИХ<br>МЕТАЛІВ.....      | 55 |
| 3.1. Зміни морфометричних показників проростків при проростанні на<br>середовищі з іонами важких металів.....        | 55 |
| 3.2. Цитогенетична активність меристематичних клітин за дії іонів<br>важких металів.....                             | 58 |
| 3.3. Гістохімічне визначення розподілу іонів важких металів у<br>меристемних клітинах кореня кукурудзи.....          | 77 |
| РОЗДІЛ 4. ЗМІНИ СКЛАДУ ТА ВМІСТУ БІЛКІВ ТВІРНИХ ТКАНИН<br>КОРОЕНЯ КУКУРУДЗИ ЗА ДІЇ ІОНІВ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ.....         | 79 |
| 4.1. Вміст білку у меристемі коренів проростків кукурудзи в умовах   |    |

|  |     |
|--|-----|
| комбінованої дії важких металів .....  | 79  |
| 4.2. Метаболізм білків рослин кукурудзи в умовах комбінованої дії важких металів.....  | 83  |
| РОЗДІЛ 5. ВМІСТ АМІНОКИСЛОТ В МЕРИСТЕМНИХ ТКАНИНАХ КОРЕНЯ КУКУРУДЗИ ЗА ДІЇ ІОНІВ СВИНЦЮ, КАДМІЮ ТА НІКЕЛЮ.....                   | 94  |
| РОЗДІЛ 6. АНТИОКИСДАНТНА СИСТЕМА РОСЛИН ЗА УМОВ ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ.....  | 129 |
| 6.1. Закономірності функціонування стресового ферменту пероксидази за дії іонів свинцю, кадмію та нікелю.....                    | 129 |
| 6.2. Ізоферментні спектри пероксидази в меристемних клітинах коренів кукурудзи за дії іонів важких металів.....                  | 135 |
| ВИСНОВКИ.....  | 154 |
| СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....  | 156 |
| ДОДАТКИ.....   | 181 |
| ДОДАТОК А АМІНОКИСЛОТНИЙ СКЛАД ВОДОРОЗЧИННИХ БІЛКІВ МЕРСИТЕМНИХ ТКАНИН КОРЕНІВ РОСЛИН КУКУРУДЗИ ЗА ДІЇ ІОНІВ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ..... | 182 |
| ДОДАТОК Б ІЗОФЕРМЕНТНІ СПЕКТРИ ПЕРОКСИДАЗИ МЕРСИТЕМНИХ ТКАНИН КОРЕНІВ РОСЛИН КУКУРУДЗИ ЗА ДІЇ ІОНІВ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ.....          | 186 |
| ДОДАТОК В АКТ ВПРОВАДЖЕННЯ У НАУКОВО-ВИРОБНИЧИЙ ПРОЦЕС РЕЗУЛЬТАТІВ РОБОТИ.....   | 190 |
| ДОДАТОК Д АКТ ВПРОВАДЖЕННЯ НАУКОВОЇ РОБОТИ.....  | 192 |

**ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ**

Ала – аланін

Арг – аргінін

Асп – аспарагінова кислота

Вал – валін

Гіс – гістидин

Глі – гліцин

Глу – глютамінова кислота

Іле – ізолейцин

Лей – лейцин

Ліз – лізин

Мет – метіонін

Про – пролін

Сер – серин

Тир – тирозин

Тре – треонін

Фен – фенілаланін

Цис – цистеїн

БТШ – білки теплового шоку

ІА – індекс аберацій

МІ, ‰ – мітотичний індекс у проміле

## ВСТУП

**Актуальність теми.** Серед сучасних проблем забруднення навколишнього середовища особливо важливою є дослідження реакції рослин на токсичну дію хімічних сполук. На сьогодні існує значна кількість досліджень з проблем адаптації рослин до впливу важких металів, у яких висвітлюють структурні та метаболічні зміни, які відбуваються у рослинах природних і штучних біотопів (Воробець, 2002; Гуральчук, 2006; Скляр та ін., 2015; Кавулич та ін., 2016; Цветкова та ін., 2016; Amari et al., 2017; Kun et al., 2019; Terrón-Camero et al., 2019; Alengebawy et al., 2021; Shen et al., 2021; Shafaqat et al., 2022), але з'ясування механізмів їх комплексної дії на різних рівнях організації рослинного організму потребує подальшого глибокого дослідження. Кінцевий результат відповіді клітин на комбіновану дію неможливо передбачити, виходячи із інформації тільки про ефект окремої дії кожного з факторів. У зв'язку з цим проблема оцінки комплексного впливу на біоту реально існуючих рівнів антропогенного забруднення в сучасній біосфері вважається однією з найбільш актуальних. На цей час основна кількість досліджень присвячена вивченню окремої дії окремих поллютантів на анатомічні, морфофізіологічні показники, хромосомний апарат клітин, систему антиоксидантного захисту деяких сільськогосподарських рослин (Терек, 2000; Довгалюк, 2001; Евсеєва, 2006), а відомості про одночасну дію двох і більше стрес-факторів на одну чи декілька фізіолого-біохімічних систем культурних рослин на ранніх етапах онтогенезу вкрай обмежені (Коршиков та ін., 1995; Глубока, 2004; Гришко та ін., 2008). Тому необхідно визначити закономірності змін деяких цитогенетичних та фізіолого-біохімічних показників рослин в умовах фітотоксичного ефекту, який індуковано комплексною дією важких металів. Проблема фітотоксичного ефекту дії кадмію, свинцю та нікелю на кореневу систему рослин останнім часом інтенсивно досліджується вченими (Гришко та ін., 2015; Гришко та ін., 2019; Dawuda et al., 2019), оскільки не менше половини всієї кількості важких металів надходить у ґрунт, але практично відкритим залишається питання

про наявність специфічних ефектів впливу різних металів як окремо, так і разом та можливості їх прояву на рівні клітинної організації ділянок кореня. Таким чином, дослідження особливостей цитогенетичних і фізіолого-біохімічних процесів та специфіки синтезу білків у зв'язку з функціональною активністю меристем в умовах дії важких металів, а особливо їх комбінації, є актуальним та науково обґрунтованим для виявлення маркерних ознак стресових механізмів стійкості рослин у техногенно забрудненому середовищі.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Робота відповідає плану науково-дослідної роботи кафедри фізіології рослин та екології Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара. Дисертація виконувалась у рамках держбюджетних тем відділу молекулярної біології НДІ біології ДНУ «Дослідження закономірностей впливу антропогенних факторів на фізіолого-біохімічні функції рослинних об'єктів у процесі онтогенетичного розвитку» (№ держреєстрації 0100U0052209), «Закономірності функціонування метаболічних систем у сільськогосподарських рослин за умов комбінованої дії гербіцидів і важких металів» (№ держреєстрації 0103U000551), «Формування системи адаптивних реакцій рослин до абіотичних факторів в умовах нестабільного середовища» (№ держреєстрації 0106U000792), «Інноваційна концепція застосування принципів і методів дистанційної екології для оцінки впливу воєнних дій на екосистемні послуги» (№ держреєстрації 0123U101547), «Концепція відновлення штучних лісових насаджень у степовій зоні України» (№ держреєстрації 0123U101557).

**Мета і завдання дослідження.** Основною метою роботи було дослідити зв'язок між впливом важких металів на цитогенетичні процеси, інтенсивністю синтезу водорозчинних білків, зміною їх поліпептидного складу та пулу амінокислот, активністю пероксидази та її ізоферментного складу в клітинах апікальної меристеми коренів кукурудзи.

Для досягнення мети було передбачено розв'язання таких завдань:

- оцінити вплив іонів важких металів на цитогенетичну активність апікальної меристеми коренів рослин кукурудзи;
- дослідити реакцію білоксинтезуючої системи на дію іонів важких металів;
- дослідити зміни пулу амінокислот у складі водорозчинних білків меристемних тканин кореня за дії свинцю, кадмію та нікелю;
- визначити особливості функціонування ферменту антиоксидантного захисту (пероксидази) та проаналізувати зміни його ізоферментного складу в апікальній меристемі кореня за дії іонів важких металів.

*Об'єкт дослідження* – відповідь твірних тканин коренів проростків кукурудзи на дію іонів свинцю, кадмію та нікелю.

*Предмет дослідження* – цитогенетичні й фізіолого-біохімічні особливості апікальної меристеми кореня кукурудзи в умовах дії іонів важких металів.

*Методи досліджень* – у роботі використані методи тимчасових давлених препаратів; фотоколориметричного визначення оптичної густини; SDS-електрофорезу; ізоелектричного фокусування (ІЕФ); визначення амінокислот; денситометрії; статистичного аналізу та математичної обробки даних.

**Наукова новизна отриманих результатів.** В умовах модельного експерименту вперше проаналізовано сумісний вплив іонів важких металів (Pb, Cd, Ni) на цитогенетичний апарат твірних тканин кореня кукурудзи та досліджено вихід аберантних клітин у кореневій меристемі кукурудзи за сумісної дії свинцю, кадмію та нікелю. Вперше виявлені зміни в компонентному складі водорозчинних білків меристеми за дії іонів важких металів. Вивчення специфіки білкового спектра меристеми показало, що в результаті дії іонів металів змінюються його якісні та кількісні характеристики залежно від концентрації та тривалості дії полютанта. На фоні зменшення загальної інтенсивності синтезу білка вперше встановлено специфічні як для роздільної дії важких металів, так і для їх комбінації зміни поліпептидного складу. Вперше досліджено динаміку вмісту зв'язаних

амінокислот в умовах сумісної дії іонів важких металів. Встановлено спрямовану зміну активності та ізоферментного складу пероксидази твірних тканин кореня кукурудзи за окремої та комбінованої дії іонів важких металів. З'ясовано особливості активності й ізоферментного складу пероксидази за дії іонів свинцю, кадмію та нікелю.

**Практичне значення отриманих результатів.** Запропоновані критерії оцінювання дії металів на ріст та фізіолого-біохімічні процеси меристеми коренів кукурудзи можуть використовуватися для індикації забрудненості середовища важкими металами в моніторингових дослідженнях техногенних територій. Вони розширюють існуючі уявлення про функціональну активність меристемних тканин кореня рослин кукурудзи в умовах дії важких металів і є маркерними ознаками стресу за дії полютантів.

Матеріали дисертаційної роботи використано в навчальному процесі Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара під час викладання дисциплін спеціальності 101 «Екологія» при вивченні дисциплін «Екологічна безпека» та «Моніторинг довкілля».

**Особистий внесок здобувача.** Здобувачкою самостійно здійснені підбір та обробка літературних даних, проведені експериментальні дослідження, аналіз, узагальнення отриманих результатів. Особистий внесок у написанні кожної наукової публікації зазначено у «Списку наукових праць за темою дисертації». Права співавторів не порушені.

**Апробація результатів дисертації.** Основні наукові результати, подані в дисертації, доповідалися на щорічних наукових конференціях професорсько-викладацького складу кафедри фізіології рослин та екології біолого-екологічного факультету ДНУ імені Олеся Гончара, на II Всеукраїнській конференції студентів та аспірантів “Біологічні дослідження молодих вчених на Україні” (Київ, 2002 р.); III Всеукраїнському з'їзді фізіологів рослин (Тернопіль, 2002 р.); VIII Конференції молодих вчених “Сучасні напрямки у фізіології та генетиці рослин” (Київ, 2002 г.); IV Міжнародній науковій конференції “Промислова ботаніка: стан та

перспективи розвитку” (Донецьк, 2003 р.); Всеукраїнській науково-практичній конференції “Фізіологія рослин та екологія” (Дніпропетровськ, 2003 р.); II Міжнародній конференції “Онтогенез рослин у природному та трансформованому середовищі. Фізіолого-біохімічні та екологічні аспекти” (Львів, 2004 р.); науковій конференції молодих вчених “Сучасні проблеми фізіології рослин і біотехнології” (Ужгород, 2005 р.); IX Конференції молодих дослідників, присвяченій 100-річчю від дня народження академіка АН УРСР і ВАСГНІЛ П. А. Власюка “Актуальні проблеми фізіології, генетики та біотехнології рослин і ґрунтових мікроорганізмів” (Київ, 2005 р.); Всеукраїнській науково-практичній конференції до 90-річчя від дня народження професора О. Ф. Михайлова “Сучасні проблеми фізіології та інтродукції рослин” (Дніпропетровськ, 2005 р.); Міжнародній науковій конференції “Довкілля – XXI” (Дніпропетровськ, 2006 р.); II Всеукраїнській науково-практичній конференції до 80-річчя професора Долгової Л. Г. “Сучасні проблеми фізіології та інтродукції рослин” (Дніпропетровськ, 2007 р.); III Міжнародній конференції “Онтогенез рослин у природному та трансформованому середовищі. Фізіолого-біохімічні та екологічні аспекти” (Львів, 2007 р.); I Міжнародній науково-практичній конференції “Рослини та урбанізація” (Дніпропетровськ, 2007 р.); Міжнародній науково-практичній конференції до 75-річчя Ботанічного саду Дніпропетровського національного університету “Сучасні проблеми інтродукції та акліматизації рослин” (Дніпропетровськ, 2008 р.); XI Конференції молодих вчених “Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин та мікроорганізмів” (Київ, 2010 р.); Матеріали XII міжнародної науково-практичної конференції «Рослини та урбанізація». (Дніпро, 2023).

**Публікації.** Основні матеріали дисертаційної роботи опубліковані у 49 наукових працях, із них 1 – монографія, 5 – у виданнях, які включені до міжнародних наукометричних баз, 9 – що входять до переліку фахових, 25 – матеріали наукових конференцій, 9 – що додатково відображають наукові результати дисертації.



**Структура та обсяг роботи.** Дисертаційна робота викладена на 193 сторінках машинописного тексту, складається із вступу, 6 розділів, загальних висновків, списку використаних джерел, 4 додатків. Робота ілюстрована 20 таблицями та 51 рисунком. Список використаних джерел містить 220 найменувань, з них 76 кирилицею та 144 латиницею.

## РОЗДІЛ 1

### ТОКСИЧНА ДІЯ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ НА РОСЛИНИ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)

Розвиток сучасних технологій у промисловості та сільському господарстві призводить до інтенсивного зростання кількості важких металів у навколишньому середовищі, яке у декілька разів перевищує фонові природні концентрації (Воробець, 2002; Гуральчук, 2006; Скляр та ін., 2015; Кавулич та ін., 2016; Цветкова та ін., 2016; Amari et al., 2017; Kun et al., 2019; Terrón-Camero et al., 2019; Alengebawy et al., 2021; Shen et al., 2021; Shafaqat et al., 2022).

Поряд із джерелами забруднення навколишнього середовища важкими металами (промисловість, металургійні заводи, гірничі виробітки, викиди шахт, транспортні магістралі, військові дії) (Гуральчук, 2006; Ревега, 2006; Гришко та ін., 2008; Міхеев та ін., 2019; Shanmugaraj et al., 2019; Terrón-Camero et al., 2019; Андрусишина та ін., 2020; Писаренко та ін., 2022) слід зазначити ще одне – це речовини, які використовуються в сільському господарстві (добрива, пестициди, вапняк) (Ревега, 2006; Міхеев та ін., 2019; Singhal et al., 2022).

Як показали дослідження, вміст деяких важких металів у рослинах протягом минулого сторіччя збільшився (Серегин и др., 1997; Kabata-Pendias, 2010; Яковишина, 2016; Edelstein et al., 2018). Сполуки металів, які надходять у навколишнє середовище з техногенними емісіями, стають більш небезпечними для екосистеми порівняно з їх природними сполуками через більшу розчинність (Бессонова, 2006; Щербаченко, 2014). Усе це вказує на необхідність ґрунтовних досліджень впливу важких металів на рослини та на найважливіші фізіолого-біохімічні процеси (Бессонова, 2006; Fernández et al., 2017).

Досить добре досліджена поведінка важких металів у системі ґрунт–рослина (Khan et al., 1983; Головач та ін., 2004; Nylun, 2005; Гуральчук, 2006;

Mleczek et al., 2009; Гришко та ін., 2012; Mundała et al., 2017; Qiao et al., 2019; Rizvi et al., 2020; Jama-Rodzeńska et al., 2012; Fernández et al., 2017; Asare et al., 2022), механізми їх надходження у корені та пересування рослиною (Lagerwerff, 1971; Кларксон, 1978; Fujimoto et al., 1979; Khan et al., 1983; Khan et al., 1984; Сех, 1997; Stroinski, 1999; Вакерич та ін., 2009; Pietrzykowski et al., 2014; El-Mahrouk et al., 2019; Rizwan et al., 2019; Leškov et al., 2020).

Найважча частина будь-яких фізіологічних досліджень – визначення саме тих змін, які пов'язані з чутливістю рослин або механізмів пошкодження та процесів, що характеризують відповідні реакції (Мусієнко та ін., 1997; Leškov et al., 2020; Zabka et al., 2021). Проте існуючі відомості не розкривають цієї проблеми повністю. Відомі роботи, у яких поставлено низку проблем, пов'язаних із толерантністю рослин (Щербаченко та ін., 2013; Gallo-Franco et al., 2020; Журавльова та ін., 2022).

Ріст та стан рослинності може слугувати критерієм забрудненості навколишнього середовища металами (Antosiewich, 1992; Arambasic et al., 1995; Halušková et al., 2010; Гришко та ін., 2019; Міхєєв та ін., 2019). Наявність іонів важких металів навіть у невеликих кількостях у субстратах, на яких рослини розвиваються, може значно пригнічувати їх життєдіяльність (Khan et al., 1983; Євсеева и др., 2006). Проте роботи такого напрямку нечисленні. Так, у працях деяких дослідників наведені характерні морфологічні ознаки фітотоксичності ряду металів (мідь, свинець, алюміній, миш'як) (Гришко та ін., 2012; Довгалюк та ін., 1998; Довгалюк та ін., 2001; Довгалюк та ін., 2001), виявлені межі токсичних концентрацій важких металів для деяких сільськогосподарських рослин (Довгалюк та ін., 2001; Asare et al., 2022) та ряди їх токсичності, хоча послідовність розташування металів у роботах окремих авторів не завжди збігається (Fiskesj, 1995; Довгалюк та ін., 2001; Kabata-Pendias, 2010; Changfeng et al., 2019; Sterckeman et al., 2020; Shaaria et al., 2022).

Встановлено, що великі концентрації металів пригнічують ріст коренів (Khan et al., 1983; Бессонова, 1991; Ernst et al., 1992; Fiskesj, 1995; Серегін и

др., 2001; Иванов и др., 2003; Терек та ін., 2000; Титов и др., 2001; Євсеева и др., 2006; Макрушин та ін., 2006; Yakymchuk, 2018; Міхєєв та ін., 2019; Çatav et al., 2020), надземних органів та процеси проростання насіння. У цілому досліджено такі метали, як Ni, Cu, Pb, Zn. Дія важких металів на клітинні механізми росту досліджена мало, хоча існують відомості про вплив надлишку свинцю на ріст через розтягнення колеоптелів пшениці (Ernst et al., 1992), а також свинцю та цинку на поділ клітин кореня (Довгалюк та ін., 1998; Довгалюк та ін., 2001; Довгалюк та ін., 2001).

Механізми токсичності важких металів дуже різноманітні (Ernst et al., 1992; иванов и др., 2003; Макрушин та ін., 2006; Серегин и др., 2001; Hasan et al., 2009; Kosakivska et al., 2021; Esfandiari et al., 2022; Shaaria et al., 2022). Діагностика забруднення рослин складна, оскільки під час вивчення дії важких металів на рослини важко відмежувати первинні токсичні ефекти від вторинних змін фізіолого-біохімічних процесів. Становище ускладнюється тим, що реакція рослин на різні види стресів може бути однаковою. Найбільш загальними, малоспецифічними ознаками стресу під час дії важких металів є зміни активності ферментів, інгібування росту коренів та пошкодження мембран, які призводять до порушення водного режиму, фотосинтезу, транспорту асимілятів, гормонального дисбалансу.

Наявність або відсутність джерела забруднення є основою діагностики, але в природній екосистемі практично неможливо відмежувати один окремо взятий фактор, найчастіше це комплекс факторів, хоча один із них може бути найбільш токсичним. Характеристика дії фактора на фоні інших є складною проблемою, тому пошук маркерних ознак стресу під час дії саме цього фактора є важливим завданням діагностики забруднення (Kosakivska et al., 2021; Shafaqat et al., 2022).

Слід зазначити, що дія важких металів на рослини починається з моменту надходження їх у клітину (Гришко та ін., 2012; Shafaqat et al., 2022).

У формуванні стійкості рослин до важких металів можуть брати участь одночасно декілька типів механізмів, які мають адаптивний характер

(Antosiewich, 1992; Коршиков и др., 1995; Коршиков, 1996; Коршиков и др., 2008; Yücel et al., 2019; Kosakivska et al., 2021; Feng et al., 2022). Проте не виключено, що генетично детермінована стійкість до металів може бути результатом посилення або модифікації одного із таких механізмів. У цілому толерантність вищих рослин до важких металів досягається двома шляхами: 1) перешкоджання надходження металів у клітину, у результаті чого рослина уникає токсичного впливу важких металів на внутрішньоклітинні процеси; 2) запускання внутрішньоклітинних механізмів детоксикації важких металів.

Під час аналізу ґрунтів Дніпропетровської області виявлено поступове збільшення їх забрудненості важкими металами як у безпосередній близькості до джерела емісій (території промислових підприємств), так і на більш віддалених територіях (санітарно-захисна, житлова зона). Останнім часом інтенсивне забруднення ґрунтів виявлено в районах транспортних магістралей (Андрусина та ін., 2015; Чайка та ін., 2018; Андрусина та ін., 2020). Фоновими концентраціями деяких важких металів на Дніпропетровщині є такі: марганець – 600 мг/кг, кадмій – 1 мг/кг, мідь – 20 мг/кг, нікель – 10 мг/кг, свинець – 10 мг/кг. Забруднення ґрунтів важкими металами призводить до різних несприятливих наслідків для тварин та рослин. Знання закономірностей надходження металів у рослини і їх розподіл по органах та тканинах є важливим аспектом під час розробок методів захисту харчових ланцюгів від проникнення металів у шкідливих концентраціях; під час дослідження реакції рослин на надлишок важких металів у середовищі; під час виявлення можливості використання рослин як біоіндикаторів забруднення середовища важкими металами. Для розуміння механізмів впливу іонів важких металів на ростові та метаболічні процеси у рослинах необхідно розглянути їх біохімічні властивості (Eskew et al., 1983; Bursynski, 1987; Kabata-Pendias, 2010).

Свинець (Nas et al., 2018; Zulfiqar et al., 2019) та кадмій (Hardiman et al., 1984; Das et al., 1997; Godzic, 1993; Liu et al., 2003; Ismael et al., 2019; Abedi et al., 2020) надходять до навколишнього середовища в особливо великих

кількостях (Скопецька та ін., 2004; Dutta et al., 2020). Акумуляція цих металів у рослинах призводить до порушень усіх фізіологічних процесів, ще до появи візуальних ознак пошкодження (Мусієнко та ін., 1997; Гуцол, 2020; Naik, 2022). Більшу токсичність кадмію (Sanita di Toppi et al., 1999; Nas et al., 2018; Huybrechts et al., 2019; Haider et al., 2021) порівняно із свинцем (Серегин и др., 1998; Zulficar et al., 2019) деякі дослідники пов'язують із більшою його рухливістю (Wojcik et al., 1999), що, можливо, спричинено меншим радіусом іона кадмію (0,095 пм для  $Cd^{2+}$  і 0,118 пм для  $Pb^{2+}$ ). Пригнічення росту рослин кадмієм відбувається під впливом концентрацій, у десятки разів нижчих порівняно із свинцем. Аналіз літературних джерел показав, що кадмій (Wong et al., 1988; Wojcik et al., 1999; Asare et al., 2022) та свинець мають високу спорідненість із сіркоутримуючими лігандами та утворюють із ними міцні сполуки (Серегин и др., 1997; Серегин и др., 2002; Серегин и др., 2003; Changfeng et al., 2019). Тому, потрапляючи у клітини, вони взаємодіють з SH-групами. Це викликає різноманітні порушення метаболізму клітин, з чим пов'язана висока токсичність важких металів. Зв'язуючись на поверхні клітин або проникаючи у них, іони кадмію та свинцю можуть як взаємодіяти із функціональними групами білків, так і заміщувати іони інших металів, пов'язаних із цими групами. У результаті виникають різні порушення метаболізму, причому не з'ясовано, які з них є первинними, а які є наслідком пошкодження інших процесів (Серегин и др., 2001; Kabata-Pendias, 2010).

Надходження нікелю в навколишнє середовище постійно зростає в результаті господарчої діяльності людини (Серегин и др., 2003; Серегин и др., 2006). Його токсичність проявляється у вигляді хлорозу (Molas, 1997) і інгібування росту кореня та пагона (Khalid et al., 1980; Barcelo et al., 1988; Mehlhorn et al., 1996; Molas, 1997; Серегин и др., 2003; Серегин и др., 2006; El-Amier et al., 2019). Але необхідність дослідження поглинання та хімічної поведінки нікелю в рослинах викликана насамперед його потенційною токсичністю для тварин та людини. Відомо, що розчинні форми нікелю

активно абсорбуються кореннями рослин (Vassouch et al., 1998; Серегин и др., 2003; Коць та ін., 2005; Серегин и др., 2006; Гришко та ін., 2012).

Серед важких металів нікель (Yang et al., 1997) займає особливе місце. На відміну від Cd, Pb, Hg, Ag і деяких інших металів, що не входять до складу ферментів у рослинах, нікель є складовою частиною ферменту уреазы й у невеликих кількостях (0,01–5 мкг Ni/г сухої маси) потрібен для деяких видів рослин. У той же час він не відіграє такої суттєвої ролі в метаболізмі, як Zn та Cu (Коць та ін., 2005; Серегин и др., 2006).

Механізм токсичної дії нікелю не зовсім зрозумілий, хоча відзначалося послаблення росту рослин та їх пошкодження за умови надлишку нікелю протягом тривалого періоду (Yang et al., 1997; Гришко та ін., 2012; Vegum et al., 2022). Найпростішою ознакою фітотоксичного впливу нікелю є хлороз, який, можливо, індукується недостатністю заліза. За умов надлишку нікелю різко знижується абсорбція поживних речовин, гальмується ріст рослин, порушується метаболізм. До появи явних симптомів гострої токсичності підвищені концентрації цього елемента в рослинних тканинах пригнічують процеси фотосинтезу та транспірації (Серегин и др., 2003; Kabata-Pendias, 2010). Техногенне забруднення сильно впливає на вміст нікелю у рослинах. Під час гістохімічного дослідження було встановлено, що він розповсюджується всіма тканинами кореня. У зв'язку з високою рухливістю нікелю в рослинах підвищені його концентрації були виявлені в ягодах та насінні (Kabata-Pendias, 2010).

Більшість рослин здатні накопичувати важкі метали. Так, нікель накопичується передусім у коренях *Zea mays* (Сергін и др., 2003), *Typha latifolia* (Yang et al., 1997), *Alyssum montanum*, *Thlaspi arvense* (Kramer et al., 1996; Kramer et al., 1997), *Glycine max* (Choi et al., 1996), *Avena sativa*, *Cyperus difformis*, *Chenopodium ambrosioides*, *Digitaria sanguinalis* (Ewais, 1997), *Triticum aestivum*, *Hordeum vulgare* (Заблоцька та ін., 2015).

### **1.1. Токсична дія іонів металів на кореневі меристеми рослин**

Класичною моделлю дослідження впливу різних факторів на механізми росту та розвитку рослин є корінь (Breckle et al., 1991; Moya et al., 1993; Titov et al., 1995; Vorboa et al., 1996; Sobotic et al., 1998; Кузьменко та ін., 2013; Naeem et al., 2017).

До останнього часу дослідження з фізіології та біохімії росту рослин присвячувалися аналізу ростової реакції рослин на дію фізичних та хімічних факторів середовища або характеризували окремі фізіолого-біохімічні процеси на різних фазах і стадіях росту та розвитку цілого організму (Hani et al., 2020; Mansoor et al., 2020). Останніми роками увагу дослідників привертає фізіологія росту, дослідження обмінних процесів, які знаходяться в основі ембріонального росту, диференціювання тканин, метаболізм первинної меристеми, зона росту. Речовини, які стимулюють або гальмують ріст, утворюються або надходять із навколишнього середовища та накопичуються в різних місцях у різних концентраціях. Вони мають деякі специфічні ознаки: прискорюють або гальмують ріст, впливають на ту чи іншу спрямованість ростових процесів у різних органах. Проте їх справжнє значення в процесах росту буде встановлено лише тоді, коли з'ясується загальна картина метаболізму в зонах росту, тобто там, де найкраще можна прослідкувати ростові процеси. Саме цей напрямок досліджень слід вважати головним у фізіології та біохімії росту рослин .

Життєдіяльність кореневої меристеми визначає активність майже всіх процесів, які відбуваються в надземних органах (Сех та ін., 1997). Її функція не обмежується забезпеченням рослин водою та елементами живлення, вона полягає в метаболічному перетворенні азоту, фосфору та інших мінеральних елементів, синтезі амінокислот, нуклеїнових кислот, нуклеотидів та нуклеопротейдів (Terzi et al., 2021), білків (Желізко та ін., 1997; Terzi et al., 2021), цитокінінів (Кулаева и др., 1984; Желізко та ін., 1997), гіберелінів (Гродзинський, 1983) та інших сполук. У літературі існують дані про високу



чутливість коренів до надлишку мікроелементів у середовищі вирощування (Жук та ін., 2003).

Надлишок важких металів, як правило, призводить до інгібування росту рослин, яке відбувається, з одного боку, через порушення метаболізму, а з іншого – у результаті більш прямої дії металів на ріст (у результаті взаємодії з полісахаридами і зниження пластичності клітинних оболонок) (Гуральчук, 2006). Важкі метали (кадмій і свинець) викликають зміни морфології коренів. За дії не надто високих концентрацій важких металів коренева система набуває більш компактного вигляду, оскільки число бокових коренів зменшується порівнянно з довжиною головного кореня (Серегин и др., 2001; Гуральчук, 2006). Щільніша коренева система виникає внаслідок того, що через зменшення довжини клітин, що припинили ріст, відстань між примордіями бокових коренів скорочується, а процес їх закладання і розвитку не змінюється за дії не надто високих концентрацій важких металів (Гуральчук, 2006).

Найбільш вразливими під час дії екстримальних факторів є меристеми вищих рослин (Гуральчук, 2006; Mansoor et al., 2020), оскільки вони мають високу чутливість до стресового впливу (Гудков та ін., 1988; Довгалюк та ін., 1998; Довгалюк та ін., 2001; Довгалюк та ін., 2001; Жук та ін., 2003; Hani et al., 2020). Разом з тим меристеми виконують настільки важливу та унікальну в житті рослин функцію, що будь-які їх відмови завдають серйозної шкоди розвитку організму (Гродзинський, 1983). Радіобіологи називають меристеми критичними тканинами, тому що їх радіочутливість у десятки та сотні разів вища, ніж чутливість диференційованих клітин. Стійкість рослин до пошкоджуючих агентів визначається стійкістю меристем (Гродзинський, 1983). Проте особливості дії важких металів на меристеми, клітинні механізми росту та метаболізм рослин досліджені недостатньо.

Встановлено, що меристеми не є автономними, а знаходяться під впливом складних взаємозв'язків всередині організму, на які в свою чергу впливають зовнішні умови. Ці взаємозв'язки визначають швидкість та

напрямок процесів, які протікають у тих чи інших ділянках тіла рослини. При цьому значне, а іноді й вирішальне значення мають такі моменти, як полярність, корелятивні зв'язки між органами, явище симетрії, вікові зміни та інше (Гродзинський, 1983).

Надзвичайна чутливість меристем до пошкодження давно відома фізіологам рослин. Але меристеми назвали критичними тканинами рослини, аби підкреслити, що саме їх пошкодження, яке виявляється в гальмуванні клітинного поділу, визначає початкові та наступні етапи ураження, які проявляються в інгібуванні процесів росту та розв'язку, пригніченні важливих фізіолого-біохімічних функцій, в'яненні та загибелі рослини, а відновлення поділу призводить до оздоровлення рослини – рекуперації (Гудков та ін., 1988; Довгалюк та ін., 1998; Довгалюк та ін., 2001; Довгалюк та ін., 2001; Демченко и др., 2005; Гуральчук, 2006). Генетично детерміновані різниці в толерантності клітинного циклу меристем до металів знаходять своє відображення в зміні тривалості окремих фаз.

Дія свинцю знижує мітотичну активність клітин меристеми в 9 разів порівняно з контрольним матеріалом. Під час обробки нікелем, кадмієм, меншою мірою свинцем спостерігається затримка мітозу та розсіювання хромосом у метафазі, що призводить до утворення каріоцитів, триполюсних анафаз, відставання в анафазі (блукаючих хромосом) і С-мітозу (Довгалюк та ін., 1998; Богуславська та ін., 2009).

Досліджено вплив іонів кадмію на поділ клітин кореневої меристеми (Мельнічук, 1990; Мельнічук та ін., 1991; Горюнова та ін., 2015). Встановлено, що проникнення в клітини кореневої меристеми іонів кадмію ставало причиною істотних цитогенетичних змін (Zhang et al., 1998). Більшість порушень, викликаних дією іонів кадмію (Мельнічук, 1990; Горюнова та ін., 2015; Shanmugaraj et al., 2019; Çatav et al., 2020), призводили до летального кінця (Hassan et al., 2021).

На мікропрепаратах кінчиків коренів цибулі, оброблених солями токсичних металів, зареєстровані численні порушення в клітинах. Усі

аномалії, що спостерігаються, умовно можна віднести до трьох основних груп: патології, пов'язані з ушкодженням хромосом; патології, пов'язані з ушкодженням мітотичного апарату; патології, що є наслідком порушення проходження фаз мітозу (Довгалюк та ін., 1998; Довгалюк та ін., 2001; Довгалюк та ін., 2001; Мельничук и др., 1991; Клименко та ін., 2006; Горюнова та ін., 2015). Під час дії усіх солей важких металів відзначені утворення фрагментів хромосом і хромосомних мостів. Зі збільшенням концентрації сполук зростала їхня здатність індукувати хромосомні ушкодження (Мельничук и др., 1991; Довгалюк та ін., 2001).

Під впливом техногенного забруднення не тільки збільшувався рівень мутацій, але й розширювався спектр перебудов хромосом. Якщо в контрольних умовах переважали поодинокі й рідко – парні фрагменти, то в міру збільшення концентрацій забруднювачів у рослинах (тобто під час збільшення техногенного пресу) спектр аберацій хромосом зміщувався в бік більш складних типів порушень – хроматидних і хромосомних мостів, множинних фрагментів (Грицан та ін., 1998; Panda et al., 2002; Куцоконь та ін., 2003; Клименко та ін., 2006).

Досліджено хромосомні аберації, що виникають після дії середовища, забрудненого важкими металами. Встановлено, що у разі сумісної дії металів їхній мутагенний може як зростати, так і знижуватися, при цьому збільшується частка одних порушень та зменшується інших. Дослідження кількості хромосомних аберацій у листових зачатках й апікальних меристемах ряду трав'янистих і деревних рослин, що ростуть на територіях з різним рівнем забруднення важкими металами, показало залежність рівня мутацій від ступеня забрудненості навколишнього середовища та нагромадження металів у тканинах (Бессонова, 1991).

Досліджено зміни клітинної організації меристеми коренів за наявності іонів різних металів (Semenova et al., 2019). За дії іонів свинцю спостерігалась інтенсивна вакуолізація клітин меристеми первинної кори і корової групи клітин центру, що спочіває; лігніфікація периферичних шарів клітин

апикальної меристеми; порушення процесів злущування клітин чохла, їх вакуолізація і відмирання з утворенням разом із лігніфікованими клітинами меристеми своєрідного «захисного» чохла. За наявності іонів кадмію встановлено зміну напрямку поділів клітин на межі корової і стелярної частин меристеми навколо центра спокою й активізація поділу корової групи клітин центра спокою, в результаті чого утворювалася зона активного поділу в відцентровому напрямку клітин на значній площі навколо центру спокою (Мельничук и др., 1991).

Токсичну дію важких металів чітко видно на прикладі інгібування росту (Терек та ін., 2000; Титов и др., 2001; Yakymchuk, 2018; Kul et al., 2020), що широко застосовується для тестування їх наявності в навколишньому середовищі. Гальмування росту відбувається, з одного боку, через порушення метаболізму і, з іншого боку, в результаті більш прямої дії металів на ріст, наприклад, внаслідок взаємодії з полісахаридними стінками, що призводило до зниження пластичності клітинних стінок. Ріст кореня більш чутливий до важких металів, ніж ріст пагона, це корелює з переважним нагромадженням важких металів у коренях (Вакерич та ін., 2009). Важкі метали впливають на тривалість мітозу й всього циклу, можуть викликати порушення в проходженні мітозу та хромосомні аберації (поява мікроядер, хромосомних мостів, злипання хромосом й інші їхні ушкодження). Механізм дії металів на поділ клітин може бути різним (Серегин и др., 2001). Поки ще не з'ясовано, наскільки суттєвою є безпосередня взаємодія металів з ДНК. Можливість прямої взаємодії  $Cd^{2+}$  з ДНК показана (Гуральчук, 2006), але не ясно, чи досягають іони  $Cd^{2+}$  ядра за невеликих концентрацій. Проте, крім реакції важких металів з ДНК, інгібування мітозів може бути наслідком взаємодії їх із сульфгідрильними групами білків, порушення метаболізму клітин, роботи АГ та інших причин (Серегин и др., 2001).

За дії  $Cd^{2+}$  спостерігалось стимулювання поділу клітин спочиваючого центру під час гальмування поділу ініціалій чохла, які примикають до спочиваючого центру, та інших клітин. Це призводило до „відкриття

меристеми”, яка полягає в зміні орієнтації поділу клітин спочиваючого центру таким чином, що їх похідні утворюють загальну для первинної кори та кореневого чохла ініціальну групу клітин (Мельничук и др., 1991). У подальшому ріст кореня прискорювався після первинного початкового гальмування. Аналогічне стимулювання поділів клітин спочиваючого центру під час гальмування поділів клітин більшої частини меристеми описане за дії різних факторів, в тому числі іонізуючого випромінювання. Тому неясно, цей ефект обумовлений прямою дією  $\text{Cd}^{2+}$  на клітини центру спокою чи гальмуванням інших поділів клітин меристеми (Серегин и др., 2001).

$\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$  гальмує ріст кореня кукурудзи за рахунок як інгібування поділів клітин, так і зменшення довжини росту клітин, які завершили ріст (Obroucheva et al., 1998; Серегин и др., 2001; Semenova et al., 2019).

У розчинах солей Cd і Pb ріст кореня починав уповільнюватися вже в перші години після початку інкубації (Wierzbicka et al., 1993; Wierzbicka, 1997; Hani et al., 2020). Якщо речовина вибірково інгібує поділи клітин у корені, то його ефект на ріст завжди виявляється тільки через деякий час, рівний тривалості двох мітотичних циклів, після початку інкубації (Khan et al., 1984). Отже, швидке гальмування росту коренів також є свідченням дії металів на розтягування клітин. Крім того, у розчинах  $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$  ( $7,5 \times 10^{-3}$  мМ) на коренях цибулі виникали бульбоподібні потовщення, що є свідченням змін полярності росту клітин (Wierzbicka, 1997).

Таким чином, зниження швидкостей як поділу, так і розтягнення клітин за дії важких металів здійснюється за рахунок різних механізмів: прямого зв'язування з ДНК, метал-індукованих аберацій, подовження мітотичного циклу, порушення формування мікротрубочок, зниження пластичності клітинних оболонок, а також зменшення пулу глутатіону. Інгібування процесів поділу та розтягнення описано для найрізноманітніших речовин. У цьому випадку неможливо виявити суттєву різницю в чутливості поділу та розтягненні клітин (Wierzbicka, 1997; Серегин и др., 2001). Токсична дія іонів Cd і Pb на поділ та розтягування клітин типова для дії інших металів, тоді як

за дії інших стрес-факторів спостерігаються інші мітотичні порушення (Серегин и др., 2001).

Механізм інгібування росту та розвитку рослин за дії  $\text{Ni}^{2+}$  ще мало досліджений. Зокрема, відомо, що під час загального порушення метаболізму важкі метали викликають зниження пластичності клітинних стінок, можливо, за рахунок прямого зв'язування з пектинами і стимуляції активності пероксидаз клітинних стінок та міжклітинного простору, які відіграють важливу роль у лігніфікації та формуванні зв'язків між екстенсином та полісахаридами, які містять ферулову кислоту (Pandolfini et al., 1992).

Іншим механізмом дії важких металів на ріст є порушення поділу клітин (Демченко та ін., 2005; Клименко та ін., 2006; Гришко та ін., 2012; Kastori et al., 2022). Хлорид  $\text{Ni}^{2+}$  (1,5-5 мМ) викликав зниження мітотичного індексу в коренях *Vicia faba* (Серьогін та ін., 2003), а в концентрації 60 мкМ – в коренях *Zea mays* (Серьогін та ін., 2006). За дії концентрації 0,1 мМ  $\text{NiSO}_4$  припиняли поділ клітини ризодерми, екзодерми, середніх шарів кори, окрім дистальних клітин рядів цих тканин, а також периферичні клітини калиптрогена материнського кореня *Triticum aestivum* (Демченко та ін., 2005; Kastori et al., 2022). Інгібування поділу клітин часто супроводжувалося порушенням організації ядерних структур. Так, під час інкубації *Cajanus cajan* за наявності 1,5 мМ  $\text{NiSO}_4 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$  у клітинах кінчиків кореня спостерігалася поява двох ядерець, а також конденсація хроматину та розрив ядерної мембрани (Серегин и др., 2006). Важкі метали можуть спричинювати порушення у проходженні мітозу та хромосомні аберації. У клітинах меристеми кореня *Allium cepa*  $\text{Ni}^{2+}$  ( $10^{-4} - 10^{-5}$  М) стимулювалося утворення різних типів хромосомних аберації: С-метафаз, злипання хромосом, хромосомних містків. В інтерфазних клітинах були виявлені мікроядра. Крім того, за більших концентрації  $\text{Ni}^{2+}$  у розчині ( $10^{-3} - 10^{-2}$  М), ядерний матеріал був виявлений в цитоплазмі, а в ядрі спостерігалися ядерця неправильної форми (овальні, видовженні та гантелеподібні).

Таким чином, інгібування росту за дії іонів нікелю та інших важких металів відбувається, з одного боку, через загальне порушення клітинного метаболізму, а з іншого, – за рахунок прямої дії іонів металу на поділ клітин.

Важливим біохімічним параметром мітотичного циклу є процес біосинтезу білків різного біологічного функціонального навантаження. Білки, необхідні для здійснення мітозу, в основному утворюються в премітотичній фазі G<sub>2</sub>. Припускають, що існує специфічний білок поділу клітин, який індукує мітоз; біосинтез його закінчується за декілька хвилин до початку поділу клітини. Біосинтез білків відбувається протягом всього клітинного циклу, але уповільнюється в мітозі, тому що протягом мітозу синтез РНК не спостерігається, утворення білка, можливо, відбувається на попередніх РНК. Таким чином, дослідження вмісту та складу білків меристемних тканин коренів проростків рослин є недостатньо ґрунтовними та молочисленими та актуальними.

## **1.2. Зміни складу та вмісту поліпептидів у процесі адаптації до несприятливих факторів середовища**

Стрес виникає тоді, коли зміна умов середовища ставить перед організмом нові вимоги та задачі й вимагає від нього перебудови (Колупаєв, 2001; Косаківська, 2003; Макрушин та ін., 2006; Косаковская, 2008). Адаптація до несприятливих факторів супроводжується змінами обміну речовин, а також структурними та функціональними перебудовами клітин рослин. Деякі дослідники вважають, що в процесах адаптації головна роль належить цитокінінам та іншим фітогормонам (Желізко та ін., 1997). Інші відмічають, що зміни в навколишньому середовищі сприяють швидкій біодеградації макромолекул (Колупаєв, 2001). Поширеною є точка зору, що процеси біодеградації макромолекул спрямовані не тільки на руйнування аномальних або нежиттєздатних, але й на забезпечення необхідних для створення пулу низькомолекулярних сполук, які входять до складу макромолекул. Крім того, існує можливість створення регуляторних

інтермедіатів у процесі біодеградації високомолекулярних сполук. Таким чином, одночасне використання біохімічних, фізіологічних та молекулярно-біологічних підходів для дослідження адаптації дозволить не тільки зрозуміти молекулярні аспекти первинної реакції-відповіді рослинного організму на дію стрес-фактора, а й визначити закономірності формування адаптаційного процесу у стійких та нестійких рослин (Колупаєв, 2001; Metwally et al., 2005).

Відомо, що в процесі адаптації до різноманітних біотичних та абіотичних впливів відбуваються суттєві якісні та кількісні зміни в білковій системі рослин (Сех, 1997; Косаківська, 2003; Гуральчук, 2006; Косаковская, 2008; Kosakivska et al., 2021). Загальним явищем для всіх живих організмів є синтез специфічних стресових білків, які асоціюються з розвитком стійкості. Синтез стресових білків спостерігається на фоні практично повного припинення синтезу білків, характерних для нормальних умов (Колупаєв, 2001; Косаківська, 2003; Косаковская, 2008; Kosakivska et al., 2021). Серед стресових білків є універсальні, тобто ідентифіковані у широкого спектру організмів під час різноманітних стресів (Keltjens et al., 1998). Детально досліджені білки теплового шоку, але в останні роки з'явилося багато робіт, присвячених особливостям білкового синтезу за умов водного, осмотичного, хімічного й інших видів стресу. Встановлено, що в умовах стресу відбувається синтез *de novo* стресових поліпептидів у клітинах меристеми коренів бобів та гороху (Колупаєв, 2001; Косаківська, 2003; Косаковская, 2008; Kosakivska et al., 2021).

Іони важких металів у малих дозах можуть регулювати різні фізіологічні процеси нормального функціонування рослинних та тваринних клітин, тобто є життєво необхідними в межах їх індивідуальної фізіологічної концентрації. Підвищені концентрації таких металів є токсичними та викликають значні порушення функціонального стану клітин.

Загальним механізмом, який забезпечує повну реалізацію захисно-адаптаційних реакцій клітини, є диференційована зміна активності



генетичного апарату, що супроводжується відповідними корективами в біосинтезі. Важкі метали, зокрема кадмій, індукують значні зміни в експресії рослинного геному, що проявляється у частковому інгібуванні загального синтезу стресових білків. Так, кадмій інгібує синтез білка у коренях та пагонах кукурудзи, особливо за високих концентрацій. Важкі метали можуть зв'язуватися з білковими молекулами, змінюючи їх конформацію. Саме із цим пов'язані зміни в електрофоретичних спектрах білків (Колупаєв, 2001).

Значний прогрес, досягнутий останнім часом у вивченні механізмів пристосувальних реакцій, здійснюється завдяки розвитку досліджень синтезу та розпаду макромолекул в умовах стресу. Процеси, які відбуваються на рівні транскрипції та посттранскрипції, деградації біополімерів та взаємодії між різними компарментами клітини, достатньо чутливі до змін життєдіяльності.

Вперше про реакцію генетичного апарату на зміни умов середовища (БТШ) під впливом високих температур стало відомо в 60-х роках минулого сторіччя (Косаківська, 2003; Косаковская, 2008; Kosakivska et al., 2021). Виявилось, що специфічні поліпептиди, яких немає в нормі, синтезуються у відповідь на зміни різних факторів ( $t$  °C, вологість, засолення, вплив важких металів, кисню). Такі білки мають назву стресових, причому стало зрозуміло, що потенційна можливість їх біосинтезу – явище загальнобіологічне.

Доведено, що експресія генів, як і характер синтезу білків у стресових умовах, аналогічна іншим організмам (Косаковская, 2008; Rombel-Bryzek et al., 2018; Kosakivska et al., 2021; El-Okkiah et al., 2022). Експресія генів у цих умовах є достатньо швидкою реакцією організму: вже декількох хвилин перебування в несприятливих умовах достатньо для перебудови стану генетичного апарату, щоб забезпечити інформаційну можливість синтезу стресових білків. Одночасно з цим частково або повністю пригнічується транскрипція сумарної популяції мРНК, потрібна для синтезу білків у звичайних для життєдіяльності умовах. Слід зазначити, що стресові білки синтезуються у незначній кількості від вмісту білків, які утворюються в нормі (до 2%).

Синтез стресових білків має тимчасовий характер, він спостерігається протягом декількох годин від моменту дії несприятливого фактора й найчастіше відбувається в два етапи: спочатку утворюються так звані ранні білки, потім – пізні (Косаківська, 2003; Косаковская, 2008; Kosakivska et al., 2021). Єдина відмінність у реалізації експресії геному у вищих рослин від інших організмів полягає в тому, що тільки в них виявлена група поліпептидів з відносно невисокою молекулярною масою 15–18 кД. Характер утворення поліпептидів залежить від тривалості дії стресового фактора, різкості та швидкості його змін. Цікаво, що синтез стресових білків може визначатися й природою несприятливого впливу. Так, серед стресових білків, які синтезуються під час підвищення  $t$  °C та водного дефіциту, виявлені білки, характерні для одного зі стресових станів (Косаківська, 2003; Косаківська, 2008).

Із групи білків, виявлених у відповідь на дію різноманітних стресових факторів, слід назвати поліпептид з молекулярною масою 70 кД, ген якого характеризується значною еволюційною консервативністю. Незалежно від природи стресового фактора синтезовані *de novo* білки ідентифіковані в усіх компарментах клітини. Вважають, що стресові білки в період свого недовготривалого існування, можливо, виконують визначну захисну або пристосувальну функцію. Процеси транскрипції, таким чином, досить чутливо реагують на зміни середовища й особливо, процеси, пов'язані з синтезом та подальшою долею мРНК. Припускають, що її частина, яка не брала участі в трансляції, як і частина трансльованих мРНК, можливо зберігається у вигляді так званих стресових гранул – рибонуклеопротейдів (Косаківська, 2003; Косаковская, 2008).

Одна із загальних властивостей клітин усіх типів живих організмів полягає в репрограмуванні геному під час стресу, що призводить до синтезу специфічних стресових білків, які допомагають пережити екстримальні впливи. Будь-який стрес викликає синтез специфічних для нього білків. Разом з тим існують білки, які індукуються під час різноманітних стресів.

Так, арсеніт та солі кадмію індукують у рослин повний спектр БТШ, діючи не ті регуляторні елементи генів БТШ, що ТШ. Вочевидь, у процесі еволюції виникла здатність цих генів відповідати на різні несприятливі впливи та забезпечувати захисні реакції клітин. Це дозволяє очікувати поряд зі специфічними механізмами стійкості клітин до несприятливих впливів і наявність загальних механізмів.

Виходячи зі сказаного, проблема дослідження дії важких металів є досить актуальною під час визначення ролі білкових компонентів у процесі адаптації.

### **1.3. Роль окисно-відновних ферментів у рослинних організмах**

Дослідження впливу стресових факторів навколишнього середовища на процеси метаболізму в рослинному організмі та його ферментних системах дозволяють показати роль ензимів у формуванні стійкості до екзогенного стресу (Brewbaker et al., 1985; Noctor et al., 1998; Гришко та ін., 2012; Kandziora-Ciupaet al., 2016; Rombel-Bryzek et al., 2018; Гришко та ін., 2016; Dawuda et al., 2019; Gantayat et al., 2020; El-Okkiah et al., 2022). При цьому великий інтерес викликають оксидоредуктази, зокрема пероксидаза, яка бере участь у забезпеченні стійкості рослин до несприятливих факторів середовища (Mäder. 1998; Baycu et al., 1999; Мельничук и др., 2003; Malecka et al., 2012; El-Amier et al., 2019; Giannakoula et al., 2021; Kandziora-Ciupaet et al., 2022). Пероксидази широко розповсюджені в рослинному царстві (Chibbar et al., 1984; Mehlhorn et al., 1996; Jimenez et al., 1997).

Пероксидази (1.11.1.7) беруть участь в окисно-відновних процесах, у регуляції росту та диференціюванні клітин рослин, трансдукції сигналів та реакції на вторгнення патогенів (Chibbar et al., 1984; Shaw, 1995; Jimenez et al., 1997; Malecka et al., 2012), відповідають на дію стресових факторів хімічної природи, індуковану підвищеними концентраціями солей іонів нікелю, плюмбуму, кадмію, а однією із важливих рис металіндукованої зміни метаболізму клітин є зміна активності ряду ферментів (El-Mahrouk et al.,

2019). Пероксидазі належить важливе значення в формуванні стійкості рослин до різних несприятливих факторів. Активація антиоксидантних ферментів є характерною реакцією, яка має свій прояв на різних об'єктах та за різних типів екзогенних факторів. Підвищення активності пероксидази є універсальним індикатором впливу промислових емісій на рослину. Відхилення в активності пероксидази можуть бути використані не тільки для характеристики метаболічного стану рослини, але й для оцінки ступеня забрудненості середовища. Зміни в загальній активності пероксидази є сумарним відбиттям різноспрямованості змін у питомій активності окремих ізоензимів ферменту (Shupranova et al., 2019).

Пероксидаза є гемутримуючим глікопротеїдом. Фермент виявляє широку специфічність до різноманітних за будовою субстратів та має два активних центри. Цей фермент винятково тонко реагує на будь-які впливи на рослинний організм. Іони свинцю та кадмію, взаємодіючи з ферментами, зазвичай інгібують їх активність. У більшості випадків під впливом іонів цих металів інактивація ферментів обумовлена взаємодією металів з SH-групами ферментів (Zhang et al., 2007). На сьогодні відомо більш ніж 100 ферментів, активність яких може блокуватися під час зв'язування SH-груп. Іони кадмію та свинцю взаємодіють як із SH-групами в реакційному центрі ферменту, так і з групами, які відповідають за стабілізацію третинної структури, в результаті чого змінюється конформація ферменту (Gutierrez-Martínez et al., 2020). Ці метали підвищують активність ряду ферментів. Проте, доки не вивчено, визначається цей ефект прямою дією іона метала на фермент або іншими причинами (синтезом ферменту, зв'язуванням його інгібіторів та ін.). Встановлено, що кадмій та свинець стимулюють утворення в клітинах активних форм кисню. У відповідь на окислювальний стрес зростає активність антиоксидантних ферментів (каталази, пероксидази, супероксиддисмутази), що призводить до нейтралізації вільних радикалів та пероксидів. Проте, активність антиоксидантних ферментів залежить від

стадії розвитку рослини (Prasann et al., 2018), під час короткотривалого впливі вона може зменшуватися (Stroinski, 1999).

Один й той самий фермент у різних видів може бути в різному ступені стійким до дії важких металів (Гришко та ін., 2019). Активність більшості ферментів знижується за дії кадмію та свинцю, що певною мірою визначає множинну дію цих металів на різні сторони метаболізму клітин. Інгібуюча дія кадмію та свинцю не є специфічною та характерна для інших катіонів з близькою спорідненістю до функціональних груп білків. Про це свідчить близькість рядів гальмуючої дії металів на фермент та розчинність відповідних сульфідів. З іншого боку, важкі метали можуть підвищувати активність ряду ферментів. Доки ще немає достатніх підстав припускати, що активація ферментів обумовлена прямою дією металів на іммобілізовані ферменти (наприклад, пероксидаза хрому), так як під час короткотривалого впливу їх активність знижується. Крім того, всі ці ферменти є металоферментами, активність яких може знижуватися внаслідок витіснення відповідного металу (Фенік та ін., 1995; Tsuji et al., 2000; Srivastava et al., 2015). Вочевидь, що підвищення активності “ферментів стресу” індукується окисним стресом і пов’язано передусім із підвищенням вмісту вільних радикалів та пероксидів. Стійкість окремих систем, що відповідають за стрес-метаболізм, може бути однією з можливих причин нечутливості рослин до надлишку важких металів (Tsuji et al., 2000; Prasann et al., 2018).

У механізмах адаптації рослин до навколишніх впливів важливу роль відіграють множинні молекулярні форми різних ферментів. Їх гетерогенність є маркером фізіологічного стану рослин і, ймовірно, може слугувати показником метаболічних змін (Karataglis et al., 1991; Tsuji et al., 2000). Встановлено, що кількісні переваги деяких форм ферментів у клітинах окремих органів та якісні їх відмінності, які виявляються в їх електрофоретичній рухливості, не випадкові. Це свідчить про тонку спадкову регуляцію деяких універсальних біохімічних функцій, які мають деякі особливості в різних органах рослин. Виконання біохімічних функцій за

допомогою складного набору ізоферментів відкриває великі можливості для їх регулювання в рослинному організмі (Haluškova et al., 2010; Shupranova et al., 2019).

Вибіркове проявлення ферментів (наприклад, пероксидази, естерази, дегідрогеназ яблучної та глутамінової кислот) дає можливість порівнювати та вивчати розподіл в органах рослини цілком визначених білків зі специфічною біохімічною функцією (Van den Berg et al., 1981; Van den Berg et al., 1983; Brewbaker et al., 1985; Casano et al., 1999; Prasann et al., 2018). Визначено, що всі наявні ферменти представлені в усіх органах кількома компонентами з різною електрофоретичною рухливістю, які каталізують однакову специфічну реакцію (ізоферментами). Розподіл ізоферментів у електрофоретичних спектрах білків різних органів рослин гороху був неоднаковим: відмінності спостерігалися не тільки у величині електрофоретичної рухливості, але й у кількості ізоферментів (пероксидаза у дорослих рослин гороху показана дуже характерними аніонними ізоферментами, різними для кожного органа) (Haluškova et al., 2010; Shupranova et al., 2019).

Різні ізоферменти одного й того ж ферменту відрізняються не тільки спорідненістю з субстратом, тобто значенням константи Міхаеліса для різних субстратів, але й відношенням до ряду інших факторів: температурного оптимуму, оптимуму рН, відношення до концентрації солей, до деяких інгібіторів та рядом інших властивостей. Біологічне значення ізоферментів полягає у більшій адаптації, більшому пристосуванні рослин до навколишніх умов їх вирощування. Одночасна наявність у клітинах множинних молекулярних форм одного й того ж ферменту, різних за кінетичними та іншими властивостями, поряд з іншими механізмами регуляції сприяє узгодженості процесів обміну речовин у клітині та швидкій адаптації рослин до постійних змін умов навколишнього середовища. Вивчення ізоферментного складу рослин дає можливість глибше зрозуміти та пояснити причини підвищеної стійкості рослин до несприятливих зовнішніх впливів.

Пероксидази широко розповсюджені в рослинному царстві (Chibbar et al., 1984; Gaspar et al., 1991; Mehlhorn et al., 1996; Changfeng et al., 2019). Загальні хімічні реакції пероксидази – відновлення пероксиду водню за допомогою більшої кількості його донорів. Велика кількість фізіолого-біохімічних процесів пов'язана з активністю пероксидази: опадання квіток та листя, старіння й апікальне домінування, стійкість до холоду, перехід у стан спокою, розвиток плодів, проростання та ранній розвиток, реакції та стійкість до паразитів (Фенік та ін., 1995; Вакерич та ін., 2009). У пероксидази велика кількість різних ізоформ (більше ніж 60 в арабідопсиса), які найчастіше мають однакові каталітичні властивості (Penel et al., 2000; Міка et al., 2003; Clemente, 2022). Вважають, що така кількість молекулярних форм пероксидази може бути корисною завдяки таким властивостям: 1) каталітична різноманітність; 2) різний контроль генної експресії; 3) ряд відмінностей у субклітинній локалізації. Більшість ізопероксидаз знайдено в апопласті (Mäder et al., 1998), деякі пов'язані з плазматичною мембраною (Penel et al., 2000; Clemente, 2022), інші переміщуються вільно у позаклітинному просторі (розчинні пероксидази) або більш-менш тісно пов'язані з компонентами клітинної стінки (іоно- чи ковалентнозв'язані пероксидази). На сьогодні не з'ясовано кореляцій між категорією, до якої належить пероксидаза, та її можливою функцією.

Активність ізозимів пероксидази, локалізованої у хлоропластах, збільшується за надпродукції АФК (Prasann et al., 2018). У соняшника за дії іонів кадмію та дії озону активність пероксидази також зростала (Gallego et al., 1996; Di Cango et al., 2001). Важливо, що знайдені всюди пероксидази, мають вищу спорідненість до  $H_2O_2$ , ніж каталаза клітини (Jimenez et al., 1997). Але пероксидаза потребує наявності відновника, щоб відновити  $H_2O_2$  до  $H_2O$ . У рослинних клітинах найбільш важливим відновним субстратом для детоксикації  $H_2O_2$  є аскорбат (Nakano et al., 1981; Nakano et al., 1987; Mehlhorn et al., 1996).

Пероксидаза – індукцибельний фермент, індуктором якого можуть бути різноманітні фізичні, хімічні та біологічні фактори, в тому числі фітогормони (Malecka et al., 2012; Gantayat et al., 2020). Доведена участь пероксидази в утворенні ауксину й етилену, відновленні нітратів і нітритів, тобто в азотному обміні, ростових та дихальних процесах. Висловлювалося припущення, що фізіолого-біохімічна роль пероксидази клітинної стінки полягає в розпаді ІУК, яка може змінювати фізіологічний стан клітини (Yakymchuk, 2018). Пероксидаза прискорює гідроксилювання проліну, який входить до складу клітинних стінок, що впливає на їх здатність до розтягування, в результаті чого регулюється проникність клітинних мембран (Shaw, 1995; Gantayat et al., 2020). Значних відмінностей не було помічено в активності пероксидази в голках сосни та в голках *Cedrus libani* з незабруднених територій, а у вирощених на забруднених важкими металами ґрунтах в голках 1- та 2-річних сосен відмічалася висока активність ферменту (Başcı et al., 1999).

Активация антиоксидантних ферментів є характерною реакцією, яка має свій прояв на різних об'єктах та за різних типів екзогенних факторів. Підвищення активності пероксидази є універсальним індикатором впливу промислових емісій на рослини. Відхилення в активності пероксидази можуть використовуватися для оцінки ступеня забрудненості середовища. Зміни в загальній активності пероксидази є сумарним відбиттям окремих ізоензимів ферменту (Shupranova et al., 2019).

Функціонування пероксидазної системи в меристемах до цього часу практично не досліджувалося. На відміну від СОД, пероксидаза є мультифункціональним ферментом. На додаток до антиоксидантної функції пероксидазна система бере участь у забезпеченні протікання великої кількості інших біохімічних реакцій, які використовують  $H_2O_2$  як окисник. Значна частина цих реакцій пов'язана з процесами біосинтезу та „зміцнення” клітинної стінки, які грають важливу роль в осморегуляції за дії на рослини абіотичних стресорів.



Останніми роками утворення й швидка дифузія через клітинні мембрани  $H_2O_2$  розглядається як прояв її сигнальної функції, а саме як прояв вторинних месенджерів під час трансдукції стресового сигналу. Вплив іонів важких металів і їх комбінованої дії на активність пероксидази та її ізоферментний склад меристематичних клітин коренів практично не досліджені, а тому є досить актуальною проблемою.

У літературі існує дуже обмежена кількість робіт, присвячених дослідженню відповіді меристемних клітин на комплексну дію важких металів і виявленню взаємних змін цитоморфологічних і фізіолого-біохімічних процесів на ранніх етапах онтогенезу. Але для більш повного розуміння особливостей комбінованого впливу важких металів вважаємо цілком доцільним дослідити спочатку питання відповіді клітин, що ростуть, на окрему дію іонів важких металів.

## РОЗДІЛ 2

### ОБ'ЄКТ, УМОВИ ПРОВЕДЕННЯ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

#### 2.1. Об'єкт та умови проведення лабораторних досліджень

У лабораторних експериментах об'єктами дослідження були рослини гібриду кукурудзи (*Zea mays* L.) Дніпровський-310 (середньостиглий). Для постановки модельного експерименту відбирали неушкоджені зерна кукурудзи в кількості 100–150 зерен на кожний зі зразків. Зерно обробляли розчином перманганату калію, замочували протягом 4 годин, потім пророщували у термостаті ( $t = + 27 \text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ) протягом двох діб у проточній воді до появи коренів. Після цього проростки пересаджували на досліджувані середовища з іонами нітратів свинцю ( $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ ), кадмію ( $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ ) та нікелю ( $\text{Ni}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ ). Досліджувані концентрації металів підбирали шляхом їх максимально наближених доз у навколишньому середовищі, а також тих концентрацій, вплив яких викликає у рослин видимий токсичний ефект, але в цілому рослинний організм здатен розвиватися надалі. Були обрані нітрати, тому що ці сполуки містять звичну для рослин форму азоту.

Досліджувані варіанти:

1. Контроль (дистильована вода);
2.  $\text{Pb}^{2+} - 2 \cdot 10^{-3} \text{ моль} \cdot \text{л}^{-1}$ ;
3.  $\text{Pb}^{2+} - 2 \cdot 10^{-4} \text{ моль} \cdot \text{л}^{-1}$ ;
4.  $\text{Pb}^{2+} - 2 \cdot 10^{-5} \text{ моль} \cdot \text{л}^{-1}$ ;
5.  $\text{Cd}^{2+} - 2 \cdot 10^{-3} \text{ моль} \cdot \text{л}^{-1}$ ;
6.  $\text{Cd}^{2+} - 2 \cdot 10^{-4} \text{ моль} \cdot \text{л}^{-1}$ ;
7.  $\text{Cd}^{2+} - 2 \cdot 10^{-5} \text{ моль} \cdot \text{л}^{-1}$ ;
8.  $\text{Ni}^{2+} - 1 \cdot 10^{-4} \text{ моль} \cdot \text{л}^{-1}$ ;
9.  $\text{Ni}^{2+} - 1 \cdot 10^{-5} \text{ моль} \cdot \text{л}^{-1}$ ;
10.  $\text{Ni}^{2+} - 3,4 \cdot 10^{-6} \text{ моль} \cdot \text{л}^{-1}$ .
11.  $\text{Cd}^{2+} - 2 \cdot 10^{-4} \text{ моль} \cdot \text{л}^{-1} + \text{Pb}^{2+} - 2 \cdot 10^{-3} \text{ моль} \cdot \text{л}^{-1} + \text{Ni}^{2+} - 1 \cdot 10^{-4} \text{ моль} \cdot \text{л}^{-1}$ .

Під час проростання рослин із кожного досліджуваного варіанта проводили відбір коренів проростків кукурудзи на 5-ту, 7-му та 9-ту доби проростання. Отриманий рослинний матеріал аналізувався на визначення компонентного складу водорозчинних білків, вмісту білків та амінокислотного складу, цитогенетичних змін меристеми кореня кукурудзи, визначення активності ферменту пероксидази та її ізоферментного складу.

## **2.2. Методи дослідження впливу важких металів на біохімічні процеси в твірних тканинах коренів проростків кукурудзи**

Фіксація, мацерація, приготування тимчасових давлених препаратів для визначення меристемної активності та рівня аберантних клітин проводилися за загальноприйнятими методиками (Паушева, 1988).

Було зафіксовано кінчики коренів довжиною 2 см. Як фіксатор використовувався видозмінений фіксатор Карнуа (75 мл етилового спирту та 25 мл крижаної оцтової кислоти). Фіксація проводилася протягом 24 годин. Досліджувані зразки зберігали в холодильнику за температури +4 °С. Як барвник використовувався ацетоорсеїн: 1 мг орсеїну розчиняли в 45 мл гарячої крижаної оцтової кислоти і додавали 55 мл дистильованої води, кип'ятили на водяній бані 3 год та охолоджували. Після фільтрації розчин був готовий до використання. Після забарвлення об'єкту проводилася мацерація тканин: корені з барвником підігривали доводячи до легкого кипіння (приблизно 45 сек). Після цього готували тимчасові давлені препарати. Корінь поміщали на предметне скло в краплю 45%-процентного розчину оцтової кислоти, відокремлювали конус наростання, накривали покривним склом і фільтрувальним папером, постукаючи зверху сірником, щоб вкласти клітини конуса наростання у вигляді монослою.

Особливості цитотоксичної дії солей металів оцінювали за змінами мітотичного індексу, індексу аберацій, відсотків пікнотичних ядер на тимчасових давлених препаратах за Паушевою (Паушева, 1988) та Довгалюком (Довгалюк та ін., 1998). Мітотична активність – це відношення

кількості клітин, що перебувають на стадіях мітозу, до загальної кількості клітин досліджуваної тканини. Її можна виразити через показник, що називається мітотичним індексом. Частіше мітотичний індекс виражають у проміле, тобто кількості мітозів на тисячу клітин тканини. Для цього на давлених препаратах підраховували кількість мітозів у певній кількості зрізів. Окремо враховувалася і загальна кількість клітин на цих же зрізах. Для підрахунку кінчик кореня з зоною поділу клітин після фіксації, мацерації і фарбування накривали покривним склом, роздавлюючи на предметному склі так, щоб клітини розташувалися в один шар, і розглядали під мікроскопом з великим збільшенням. Особливості цитотоксичної дії солей металів оцінювали за змінами мітотичного індексу, індексу аберацій, відсотків пікнотичних ядер на препаратах. Згадані цитологічні параметри визначали за допомогою наступних формул:

$$MI = \frac{P + M + A + T}{(P + M + A + T) + I} \times 1000 \text{‰},$$

де П, М, А, Т, І – кількість клітин у профазі, метафазі, анафазі, телофазі та інтерфазі;

‰ – проміліе

$$\text{Індекс аберації} = 100\% \times \frac{\sum \text{мітотичних аберацій}}{\sum \text{клітин на стадіях мітозу}};$$

$$\text{Відсоток пікнозу} = 100\% \times \frac{\sum \text{клітин з пікнотичними ядрами}}{\sum \text{меристемних клітин}}.$$

### 2.3. Гістохімічне виявлення кадмію, свинцю та нікелю

Гістохімічне виявлення іонів важких металів проводили за методикою Серьогіна та Іванова (Серегин и др., 1997). Дитизон має високу чутливість до кадмію і свинцю. Він є чорно-фіолетовими кристалами, що більшою чи меншою мірою розчиняються в багатьох органічних розчинниках і

утворюють за наявності досліджуваних металів нерозчинні солі – дитизонати, пофарбовані в червоний колір. Дитизон і дитизонати практично нерозчинні в нейтральному і кислому водянному розчинах. Як реагент для гістохімічного виявлення нікелю використовували диметилглюксим, що утворює з нікелем пофарбований у червоно-бурий колір комплекс – диметилглюксимін-нікель. У дослідах використовувався 1-відсотковий розчин диметилглюксиму в 1,5-процентному розчині NaOH, виготовлений на 0,05 М розчині бури ( $\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$ ), рН 9,8-1,4. Цей розчин не викликає деструкцію тканин і може зберігатися не менше ніж тиждень.

#### **2.4. Методи дослідження важких металів на біохімічні процеси в твірних тканинах коренів проростків кукурудзи**

Для екстракції водорозчинних білків наважку 0,1 г гомогенізованого матеріалу заливали 1 мл дистильованої води, центрифугували протягом 15 хв зі швидкістю 15 000 об/хв. Отриманий супернатант зливали у пробірки для подальшого дослідження. Визначення вмісту білка проводили за методом Бредфорд (Bradford, 1976).

Поліпептидний склад фракцій водорозчинних білків клітин меристеми кореня вивчали за допомогою електрофорезу в поліакриламідному гелі з градієнтом 10-20%, за наявності 0,1 % додецилсульфату натрію у системі Лемлі (Laemmli, 1970). Перед нанесенням зразки витримували протягом 5 хв за температури 100 °С, та наносили по 80 мкл під буфер на гелієву пластинку. Електрофорез проводили за температури + 20 °С. Сила струму становила 40 мА протягом перших 1,5 год, а потім 60 мА протягом 2,5 год. Гелі забарвлювали кумасі діамантовим блакитним R250 в суміші етанол – вода – оцтова кислота у співвідношенні 10 : 5 : 1. Маркерами слугували такі білки: альбумін яєчний ( $M_r$  45 000), рибонуклеаза ( $M_r$  14 000), бичій сироватковий альбумін ( $M_r$  67 000). Денситометрію проводили за допомогою програми Електрофор-менеджер, 2004 р.

Для визначення амінокислотного складу зразки гідролізували протягом 24 год 5,7 н НСІ за температури 110 °С у вакуумі. Амінокислотний склад меристемних білків проводили на автоматичному аналізаторі амінокислот Т-399 (ЧССР).

Визначення активності ферменту пероксидази. Метод заснований на вимірюванні часу, за який досліджуваний розчин досягає визначеної оптичної щільності (Gregory, 1966). Як субстрат використовується бензидин, у результаті окислювання якого утворюється сполука синього кольору. Для вимірювання краще брати такі розведення витяжки, у яких зміна забарвлення відбувалася за 10-60 с.

Ізоелектричне фокусування білків в ПААГ проводилося за Остерманом (Shupranova et al., 2019). Для співставлення результатів фракціонування білків, їх ідентифікації та визначення значень рІ після закінчення ізоелектрофокусування здійснювали вимірювання рН вздовж градієнта шляхом екстрагування водою шматочків гелю (1x1 см) і побудову кривої фактичного градієнта рН.

## **2.5. Статистична обробка даних**

Цитологічні дослідження виконані у 6–8 повторностях, а біохімічні – у трьох повторностях.

Отримані цифрові дані обробляли за допомогою t–критерію Стьюдента на 95 % рівні значень (Калінін та ін., 2000). Денситометрування здійснювали за допомогою програми „Електрофор-менеджер 2.0”, розробленої відділом якості продукції та радіологотоксикологічних досліджень ДПТЦ „Облдержродючість”. Статистична обробка всіх результатів аналізів проводилася за допомогою стандартних комп’ютерних програм у Excel 2000/XP.

### РОЗДІЛ 3

## РІСТ ТА ЦИТОГЕНЕТИЧНА АКТИВНІСТЬ МЕРИСТЕМ КОРЕНІВ ЗА ДІЇ ІОНІВ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

### 3.1. Зміни морфометричних показників проростків під час проростання на середовищі з іонами важких металів

Токсична дія металів чітко простежується за інгібуванням росту, що широко застосовується для тестування їх наявності в навколишньому середовищі (Arduini et al., 1994; Воробець та ін., 2000). Аналіз даних показав, що характер реакції проростків кукурудзи на дію іонів важких металів був однотипним і полягав у гальмуванні росту коренів, ступінь якого залежав від виду важкого металу та його концентрації. За дії іонів свинцю спостерігався дозозалежний ефект на довжину коренів. Найзначніше абсолютне зниження довжини відмічалось за концентрації  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> протягом усього терміну проростання (рис. 3.1). Найбільш суттєве зниження відносного приросту відбувалося за дії цієї концентрації під час порівняння 7-ої та 9-ої діб.

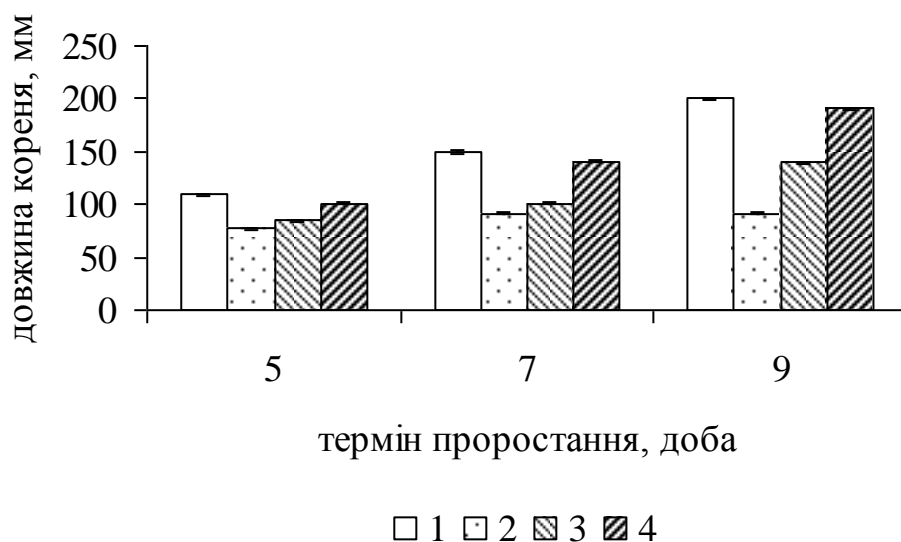


Рис. 3.1. Довжина кореня кукурудзи за дії іонів свинцю: 1 – контроль; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

За дії іонів кадмію суттєве зниження абсолютної довжини кореня спостерігалось за найбільшої концентрації –  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>, а відносний приріст був мінімальним на 5-ту та 7-му доби проростання за дози  $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>, а на 7-му і 9-ту доби – за  $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>. Концентрація  $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> викликала достовірне збільшення довжини кореня порівняно з результатами контролю на 5-ту та 7-су доби, але загальний приріст був мінімальним (рис. 3.1).

Концентрація нітрату нікелю  $1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> знижувала як абсолютну довжину коренів, так і гальмувала їх ріст. Концентрації  $1 \cdot 10^{-5}$  та  $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup> мали деяку активуючу дію на ріст коренів, збільшуючи їх довжину та ріст порівняно з контролем.

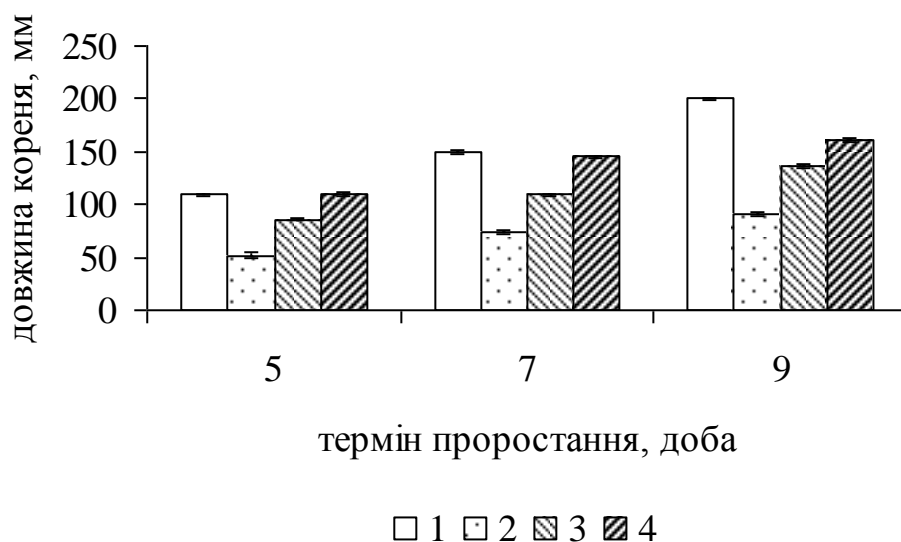


Рис. 3.2. Довжина кореня кукурудзи за дії іонів кадмію: 1 – контроль; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

За дії іонів нікелю в низькій концентрації відмічалось активування росту кореня, а високої – інгібування.

Таким чином, під впливом іонів свинцю, кадмію спостерігалась загальна тенденція до зміни довжини коренів проростків кукурудзи (поступове зменшення довжини протягом всього терміну проростання).



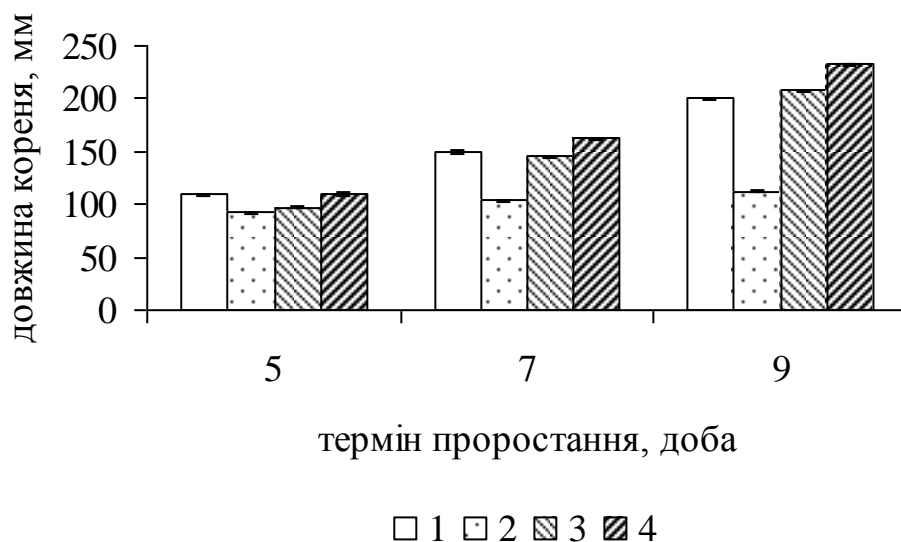


Рис. 3.3. Довжина кореня кукурудзи за дії іонів нікелю: 1 – контроль; 2 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Ni^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>

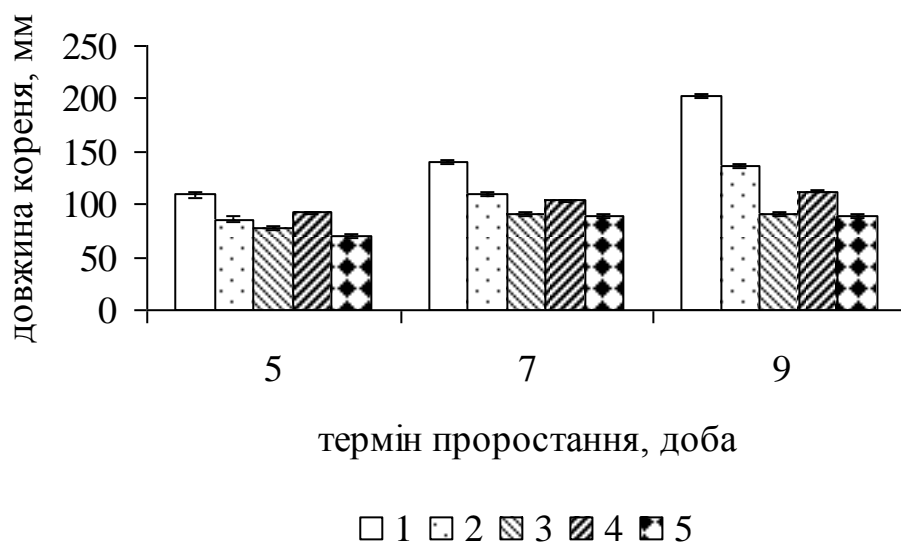


Рис. 3.4. Довжина кореня кукурудзи за роздільної та комбінованої дії іонів важких металів: 1 – контроль; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 5 –  $Cd^{2+} + Pb^{2+} + Ni^{2+}$

Показник сили впливу іонів  $Cd^{2+}$  (за Снедекором), який дорівнює 88,2; 93,9; 94,5%, іонів  $Pb^{2+}$  – 86,4; 96,0; 95,3%, для іонів  $Ni^{2+}$  – 60,7; 91,3; 91,5% відповідно до терміну проростання, свідчить про наявність пролонгованого ефекту впливу іонів кадмію, свинцю та нікелю, що

негативно відбивається на фізіологічних характеристиках росту на більш пізніх етапах проростання.

Таким чином, через дві доби впливу найбільше інгібування (44%) викликали іони свинцю, найменше – іони нікелю (15,4%). Іони кадмію займали середню позицію (21%), яка зберігалася і на 7-му добу. На 9-ту добу проростання інгібування росту кореня зростала в 1,5 рази. Зміни росту кореня за дії іонів свинцю зазнали більшого впливу порівняно з іншими металами: на останньому етапі встановлено 56% інгібування росту кореня. За дії іонів нікелю характерним було підвищення фітотоксичності на 7-му добу (в 1,7 разу), а на 9-ту добу – в 1,7 разу порівняно з 7-ю добою. Сумісна дія важких металів на 5-ту і 7-му доби ставала причиною гальмування росту коренів на 36%, а на 9-ту добу їхня токсичність підвищувалась у 1,6 разу. Із рисунка 3.4 видно, що ступінь інгібування росту визначається в суміші іонами свинцю. Встановлено, що зі збільшенням часу експозиції тип комбінованої дії металів, розрахований за Говингом, змінюється з антагонізму (5-та доба) на синергізм (7-ма і 9-та доби).

### **3.2. Цитогенетична активність меристематичних клітин за дії іонів важких металів**

Стійкість рослин до агентів, які їх пошкоджують, обумовлена стійкістю меристем та полягає у здатності зберігати постійний вміст клітин та підтримувати нормальні темпи їх розмноження. Вважається, що значне зростання рівня важких металів у навколишньому середовищі призводить до зниження інтенсивності клітинних поділів у коренях, а також до збільшення відносної кількості профаз (Гродзинский, 1983; Zhang et.al., 1994; Куцоконь та ін., 2003).

Оскільки ріст кореня в довжину залежить від інтенсивності поділу клітин і їх переходу до розтягнення та збільшення розмірів, аналіз цих процесів під час впливу токсичних агентів дозволяє зрозуміти причини пригнічення росту кореня (Євсеева и др., 2006). Відомо, що за наявності

надлишку важких металів у середовищі пророщування знижується інтенсивність розтягування клітин, які припинили ріст у зоні елонгації. Довжина клітин, які припинили ріст, за дії важких металів суттєво зменшується порівняно з контрольними клітинами (Сех, 1997). Проте, вплив надмірних кількостей цих елементів на мітотичну активність клітин апікальної меристеми кореня вивчено недостатньо (Zhang et. al., 1994; Куцоконь та ін., 2003). Наші дослідження показали зниження значень мітотичного індексу меристемних клітин коренів кукурудзи після обробки нітратами свинцю, кадмію й нікелю та появу мітотичних порушень, що призводило до зменшення кількості всіх фаз мітозу.

За дії важких металів мітотична активність клітин у кореневій меристемі кукурудзи зазнала суттєвих змін (табл. 3.1). У варіанті з концентрацією іонів свинцю  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> спостерігалось пригнічення мітотичної активності до 53% контролю. Навіть у невеликій концентрації ( $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>) встановлено зниження мітотичної активності твірної тканини. Іони кадмію знижують кількість мітозів від 5 до 60% відносно контролю протягом всього терміну проростання. У найбільшій концентрації –  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> – незалежно від терміну проростання на препаратах не вдалося знайти жодної ана- або телофазної клітини, серед мітотичних клітин були тільки клітини у фазі профазі, а більшість ядер на стадії інтерфазі були пікнотичними. Як видно із таблиці 3.1, активність меристематичних клітин коренів кукурудзи за дії іонів нікелю у концентрації  $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup> залишалася практично на рівні контролю, в той час як значення індексу аберації (ІА) та відсоток пікнозу зростали. Найбільш токсичною є концентрація  $1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>, за якої рівень зниження мітотичної активності становив до 40% від контролю.

Отже, найбільше пригнічення протягом усього періоду проростання за цим показником викликали іони свинцю, інгібуюча дія яких становила від 38 до 53%. Приблизно однаковий ступінь гальмування мітотичної активності показали іони кадмію і свинцю (21-30%).

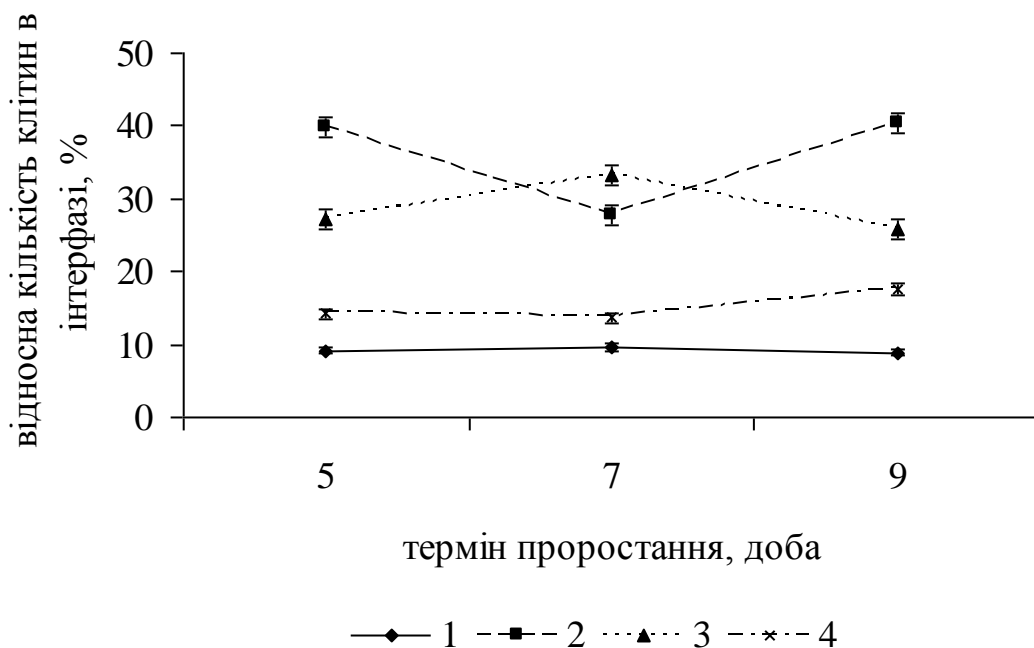
Таблиця 3.1.

**Мітотична активність апікальних клітин кореня кукурудзи за дії іонів свинцю, кадмію та нікелю**

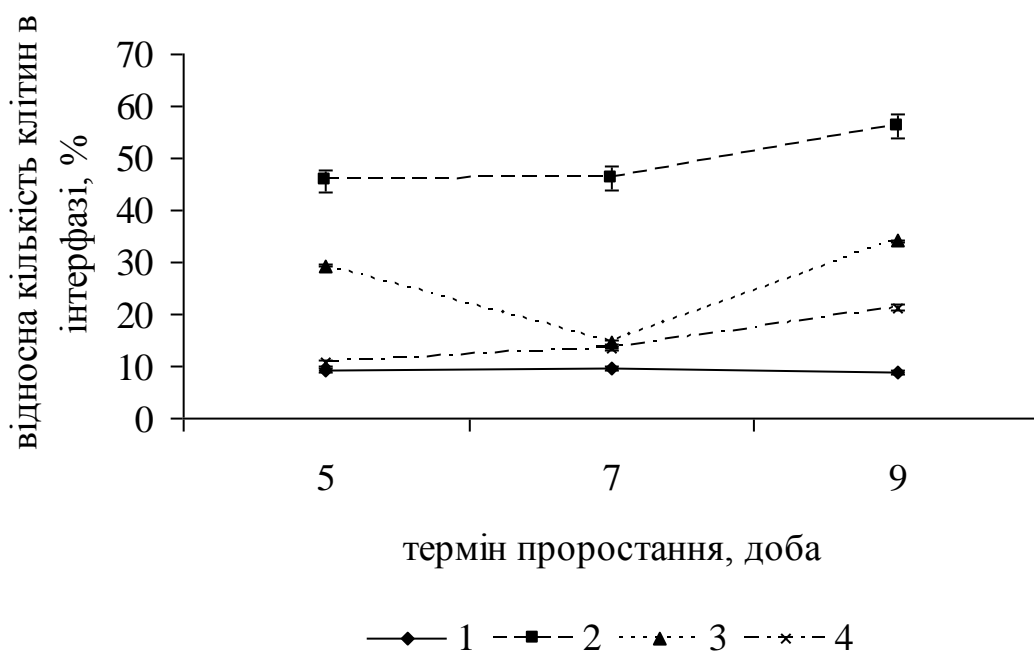
| Концентрації важких металів, моль·л <sup>-1</sup>    | Мітотичний індекс, ‰ |           |           |
|--|----------------------|-----------|-----------|
|  | 5-та доба            | 7-та доба | 9-та доба |
| Контроль   | 906±1,5              | 907±1,2   | 910±0,8   |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-3</sup>                | 559±1,4              | 543±2,4   | 431±1,4   |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-4</sup>                | 739±0,6              | 647±1,1   | 621±2,2   |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-5</sup>                | 897±2,1              | 865±1,5   | 847±2,0   |
| Cd <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-3</sup>                | 542±1,1              | 535±1,3   | 388±1,4   |
| Cd <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-4</sup>                  | 701±1,7              | 670±1,6   | 650±2,3   |
| Cd <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-5</sup>                  | 864±1,2              | 855±2,0   | 821±1,4   |
| Ni <sup>2+</sup> 1 · 10 <sup>-4</sup>                | 719±2,0              | 712±2,0   | 635±0,4   |
| Ni <sup>2+</sup> 1 · 10 <sup>-5</sup>                | 864±1,8              | 854±1,7   | 823±1,5   |
| Ni <sup>2+</sup> 3,4 · 10 <sup>-6</sup>              | 900±1,0              | 897±1,2   | 849±1,9   |
| Pb <sup>2+</sup> +Cd <sup>2+</sup> +Ni <sup>2+</sup> | 759±1,9              | 651±1,5   | 542±1,0   |

Одночасна дія іонів металів виявила менш токсичний ефект на процес поділу клітин, особливо на першому етапі спостереження (5-та доба), де значення МІ були найбільшими порівняно з окремою дією металів. У подальшому інгібуюча дія суміші підвищувалася, але мала нижчі показники впливу іонів свинцю на 20-26%.

У досліджених варіантах спостерігалось зменшення кількості усіх фаз мітозу в клітинах порівняно з контролем. Встановлено значне підвищення частини клітин, які знаходяться на стадії інтерфази на 5-ту добу вирощування на середовищі з іонами важких металів. На 7-му добу кількість інтерфазних клітин зменшувалася порівняно з 5-ю добою, а на 9-ту добу знову підвищувалася, причому досить суттєво (у 4-8 разів).



1 – контроль; 2 –  $\text{Pb}^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $\text{Pb}^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
4 –  $\text{Pb}^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

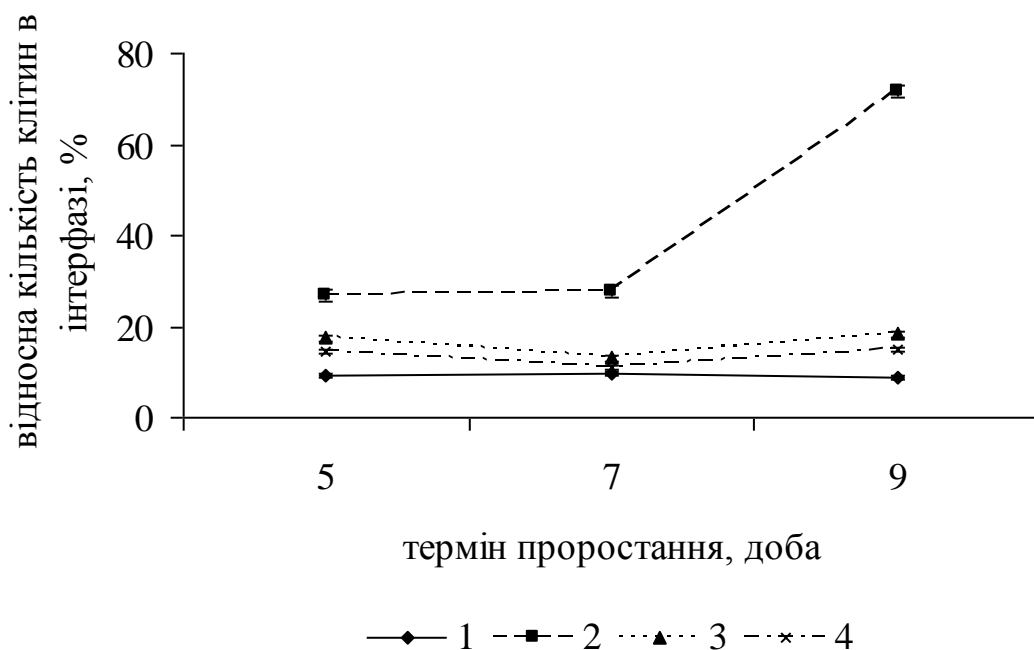


1 – контроль; 2 –  $\text{Cd}^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $\text{Cd}^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
4 –  $\text{Cd}^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

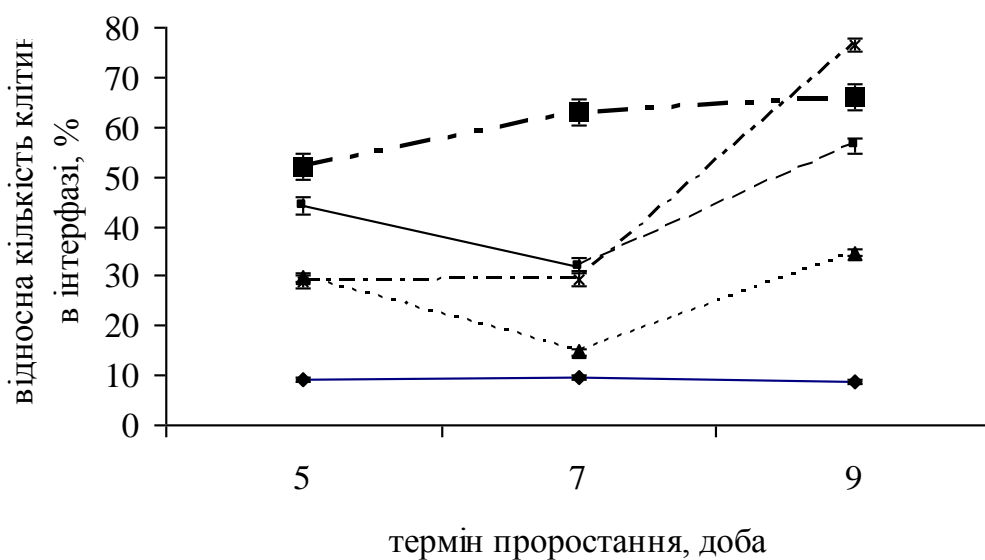
Рис. 3.5. Динаміка відносної кількості клітин на стадії інтерфази протягом проростання (%)

Для іонів свинцю на 7-му добу проростання кількість інтерфазних клітин зменшувалася порівняно з 5-ою добою, окрім концентрацій

$Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> та  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> де спостерігалось їхнє збільшення, а на 9-ту добу підвищення інтерфазних клітин (окрім  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>).



1 – контроль; 2 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
4 –  $Ni^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>



1 – контроль; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
4 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 5 –  $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$

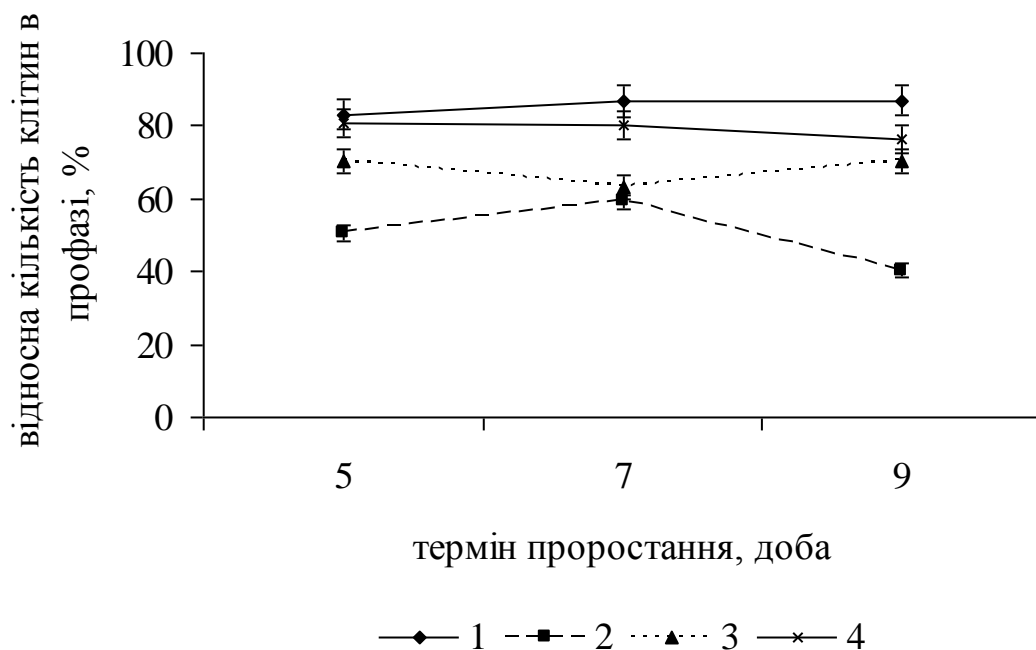
Рис. 3.6. Динаміка відносної кількості клітин на стадії інтерфази протягом проростання (%)

За дії іонів кадмію в концентрації  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> протягом проростання кількість інтерфазних клітин майже не змінювалася, а на 9-ту добу спостерігалось їх незначне підвищення (рис. 3.5). Для середньої концентрації протягом проростання відбувалося зниження (7-ма доба), а потім підвищення кількості інтерфаз. Найменша концентрація цього металу протягом всього періоду проростання викликала поступове збільшення інтерфазних клітин.

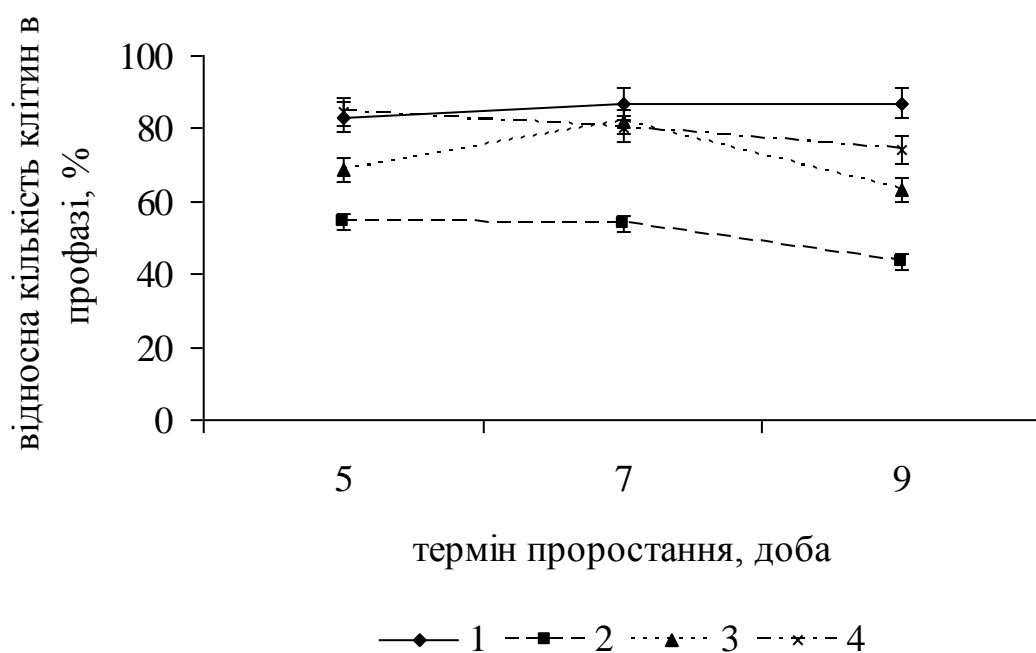
Для іонів нікелю на 7-му добу порівняно з 5-ю добою виявлено підвищення кількості інтерфаз для концентрації  $1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>, а для двох інших – зниження. У період з 7-ї по 9-ту доби відбувалося збільшення інтерфазних клітин для всіх досліджених концентрацій металу (рис. 3.6). Особливо значна затримка на стадії інтерфази у цей період спостерігалась у варіанті саме з іонами нікелю (72% всіх клітин).

Суміш ксенобіотиків спричинила суттєве збільшення інтерфазних клітин (у 5,8 разу) вже на першій стадії відбору меристеми й далі зростала на 16 і 22% (7-ма і 9-та доба відповідно) (рис. 3.6). У цілому за комбінованої дії важких металів кількість інтерфаз підвищилася порівняно з контролем у 5,8-7,3 разу.

На 5-ту добу інкубації з іонами важких металів більшість клітин знаходилася на стадії профаз, але їх кількість була меншою порівняно з контролем (рис. 3.7, 3.8). За дії іонів свинцю у концентрації  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> на 5-ту добу проростання спостерігалось збільшення кількості клітин на стадії профаз на 39,2%, на 7-му збільшення на 21,9% порівняно з 5-ю добою, але порівняно з контролем їх кількість залишалася меншою. На наступному етапі росту (9-та доба) спостерігалось зниження частки профаз. Для двох інших концентрацій цього металу також визначено зниження профазних клітин, але незначне порівняно з контролем. Іони кадмію на 5-ту добу в середній концентрації зменшували кількість профаз на 17,4 %, а на 7-му – збільшували на 18% порівняно з 5-ю добою, але менше, ніж у контролі.



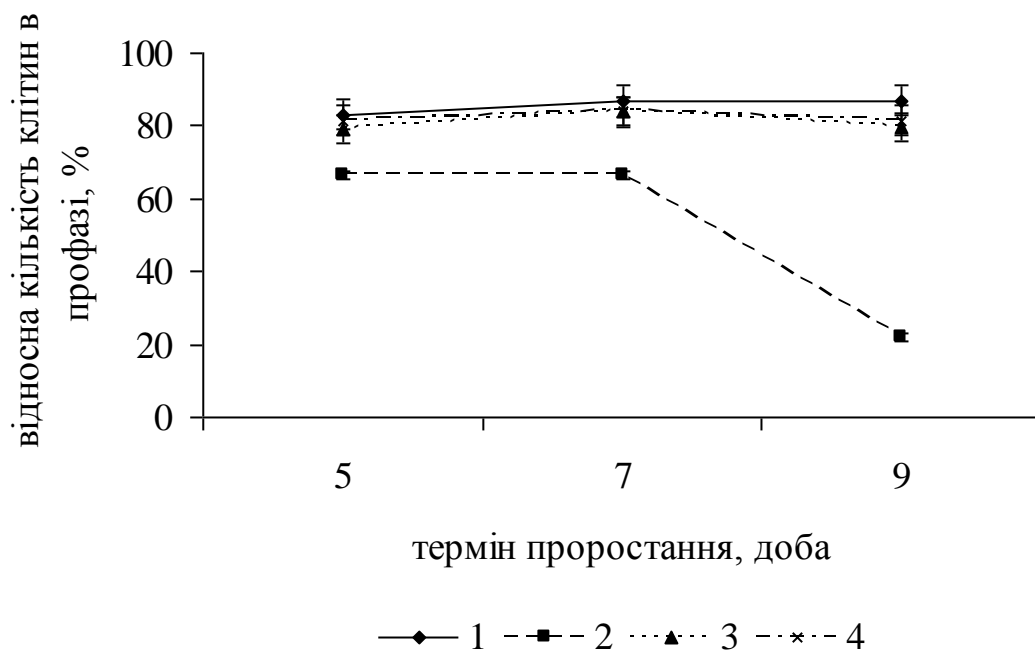
1 – контроль; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
4 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>



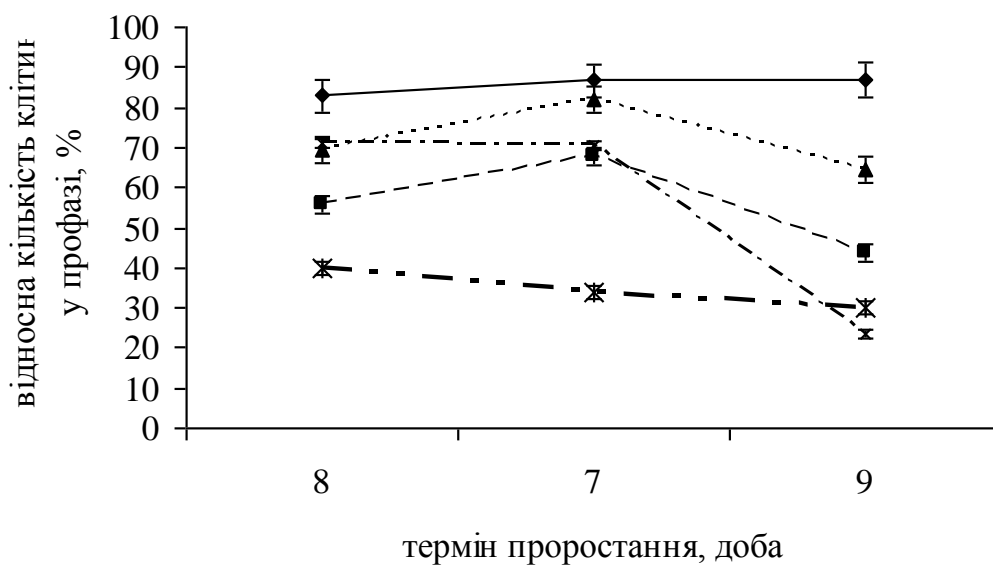
1 – контроль; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
4 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

Рис. 3.7. Динаміка відносної кількості клітин на стадії профазі протягом проростання (%)





1 – контроль; 2 – Ni<sup>2+</sup> 1 · 10<sup>-4</sup> моль·л<sup>-1</sup>; 3 – Ni<sup>2+</sup> 1 · 10<sup>-5</sup> моль·л<sup>-1</sup>;  
4 – Ni<sup>2+</sup> 3,4 · 10<sup>-6</sup> моль·л<sup>-1</sup>



1 – контроль; 2 – Pb<sup>2+</sup> 2 · 10<sup>-3</sup> моль·л<sup>-1</sup>; 3 – Cd<sup>2+</sup> 2 · 10<sup>-4</sup> моль·л<sup>-1</sup>;  
4 – Ni<sup>2+</sup> 1 · 10<sup>-4</sup> моль·л<sup>-1</sup>; 5 – Pb<sup>2+</sup> + Cd<sup>2+</sup> + Ni<sup>2+</sup>

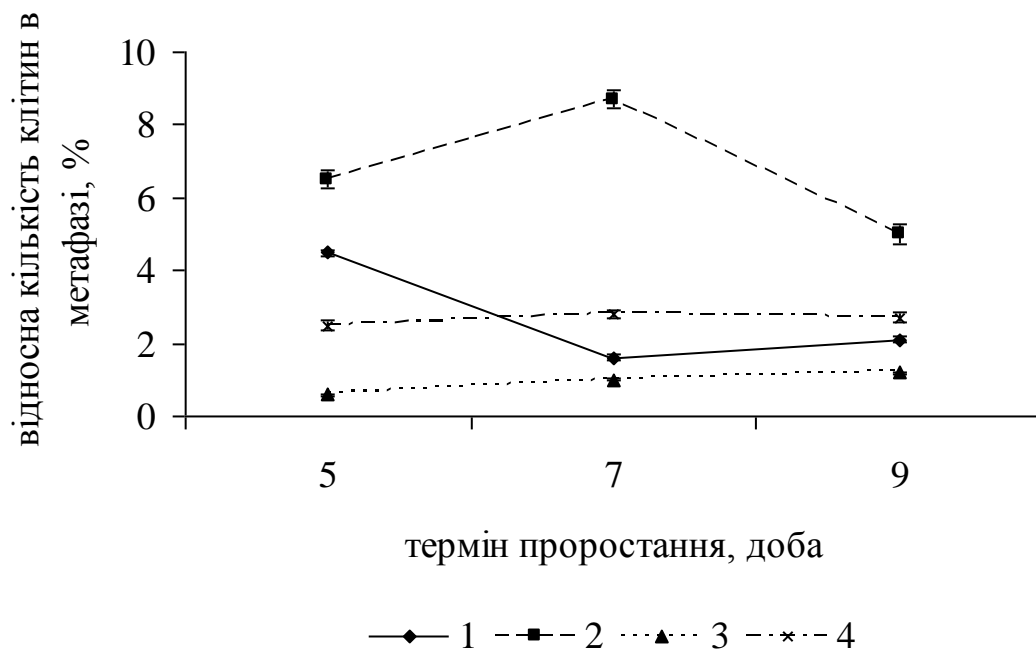
Рис. 3.8. Динаміка відносної кількості клітин на стадії профазі протягом проростання (%)

Для зразків з іонами кадмію на 9-ту добу характерною залишалася більшість профаз, але вона була нижчою на 36%, ніж у контролі. Найбільша концентрація кадмію поступово знижувала частку профаз у мітозі протягом всього періоду проростання на 50-63% відповідно до контролю. Концентрація  $\text{Cd}^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> також знижувала кількість профазних клітин, але порівняно з контролем несуттєво. За кількістю профаз іони нікелю в концентрації  $1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> на 5-ту добу становили 20% від контролю, на 7-му кількість профаз залишалася практично на рівні дії 5-ї доби (рис. 3.8). У варіанті з іонами нікелю на останньому етапі проростання спостерігалось зниження частки профаз у 7,2 разу. Як і для іонів кадмію, дві інші концентрації іонів нікелю не ставали причиною суттєвих відмінностей із контролем.

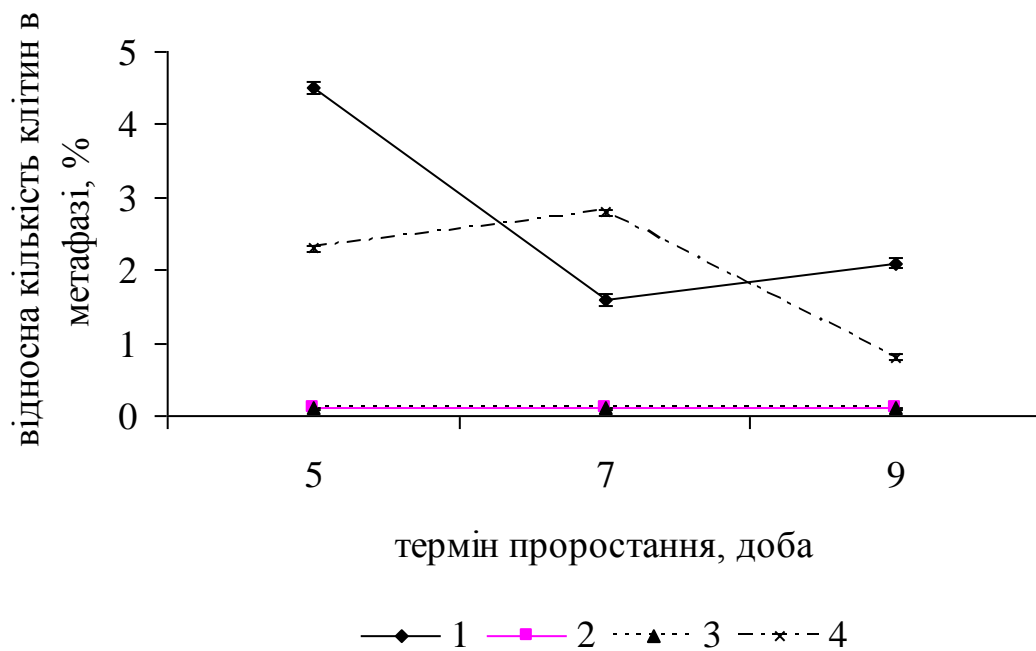
У досліджених варіантах значно змінювалась кількість метафаз, анафаз і телофаз (рис. 3.9-3.12), причому динаміка змін кількості клітин у часі для кожного виду металу була різною. Характерною особливістю дії іонів свинцю було підвищення кількості метафаз (у 1,4 -5,4 разу) (рис. 3.9), телофаз (у 1,2-3,5 разу) (рис. 3.10) протягом всього періоду вирощування проростків кукурудзи. Іони кадмію спричиняли зниження кількості анафаз й, особливо, метафаз порівняно з контролем протягом всього періоду спостереження, а за дії найвищої концентрації ана- та телофазні клітини не спостерігалися. Кількість телофаз була підвищеною (у 5 разів) тільки на 7-му добу дії іонів кадмію, анафаз – на 7-му і 9-ту доби впливу ксенобіотика. За дії іонів нікелю також спостерігалися всі фази мітозу. Порівняно з контролем була підвищеною кількість метафаз й анафаз (на 5-ту і 7-му доби), найвища кількість телофаз зареєстрована на 7-му добу (в 1,8 разу), а на 9-ту вона виявилася різко зниженою (у 6 разів) порівняно з контролем.

Таким чином, досліджувані іони металів істотно впливали на співвідношення фаз мітозу. За сумісної дії важких металів анафаз та телофаз не спостерігалось, але суттєво збільшеною була кількість метафаз порівняно з контролем (у 1,6-4,3 разу). Збільшення кількості клітин у метафазі та

відсутність ана- та телофаз може свідчити про наявність метафазного блоку й порушення функціонування веретена поділу.

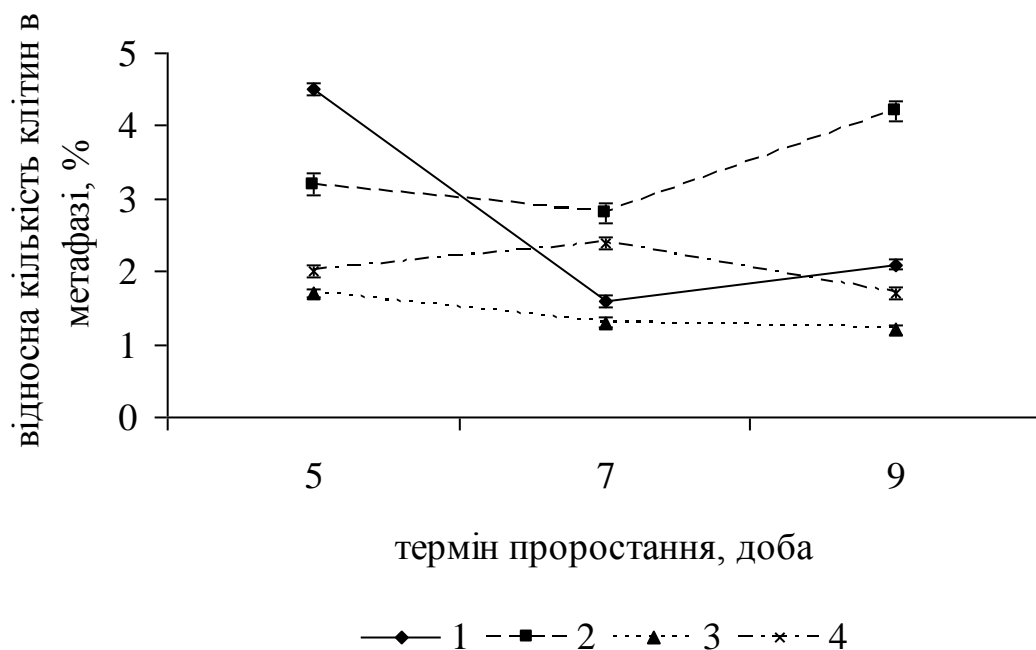


1 – контроль; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
4 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

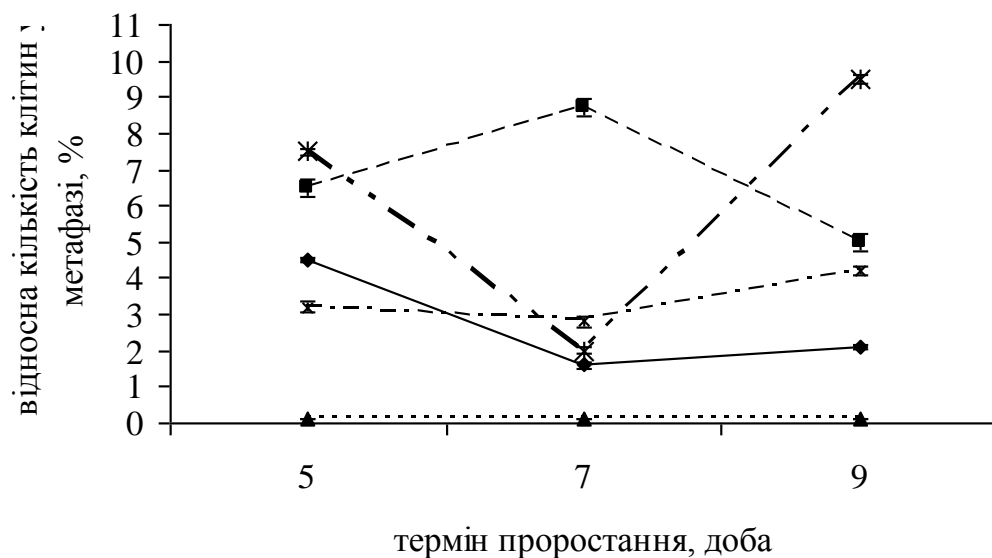


1 – контроль; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
4 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

Рис. 3.9. Динаміка відносної кількості клітин на стадії метафази протягом проростання (%)

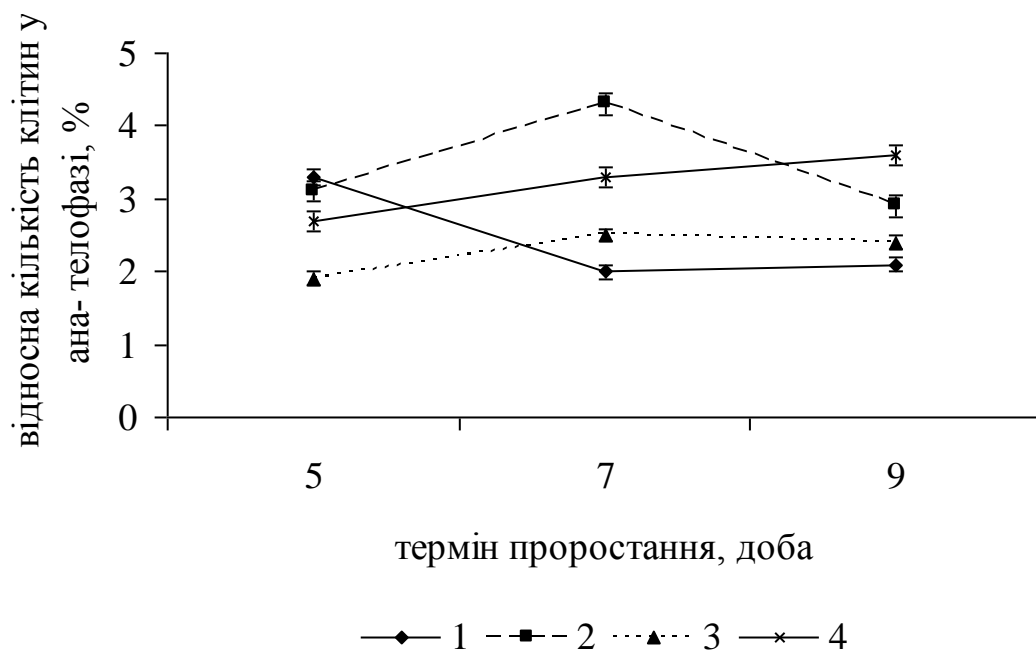


1 – контроль; 2 –  $\text{Ni}^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $\text{Ni}^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
4 –  $\text{Ni}^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>

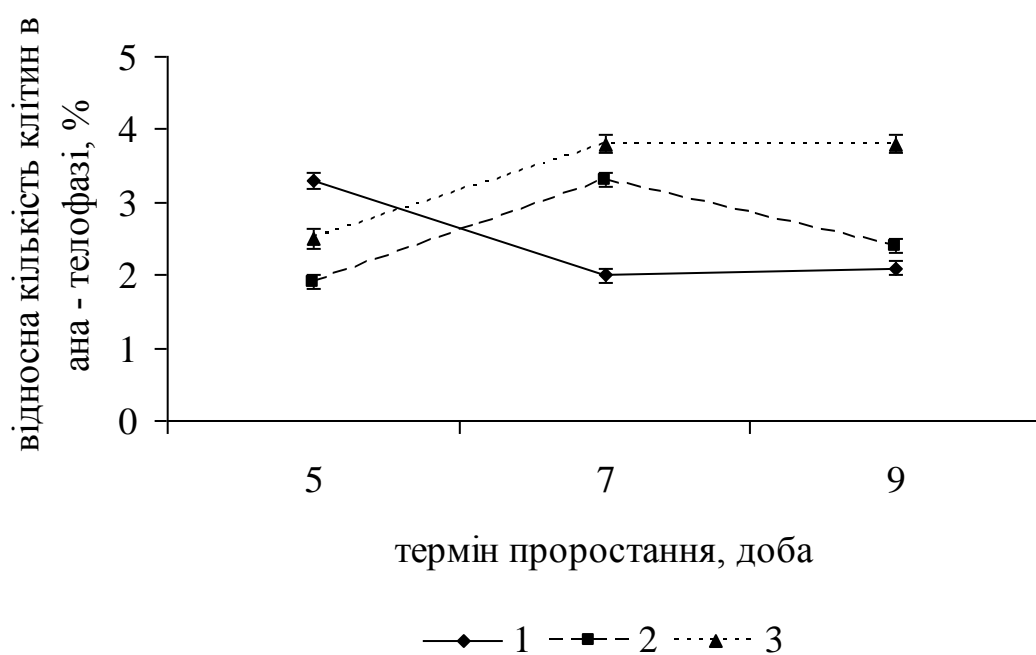


1 – контроль; 2 –  $\text{Pb}^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $\text{Cd}^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
4 –  $\text{Ni}^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 5 –  $\text{Pb}^{2+} + \text{Cd}^{2+} + \text{Ni}^{2+}$

Рис. 3.10. Динаміка відносної кількості клітин на стадії метафази протягом проростання (%)

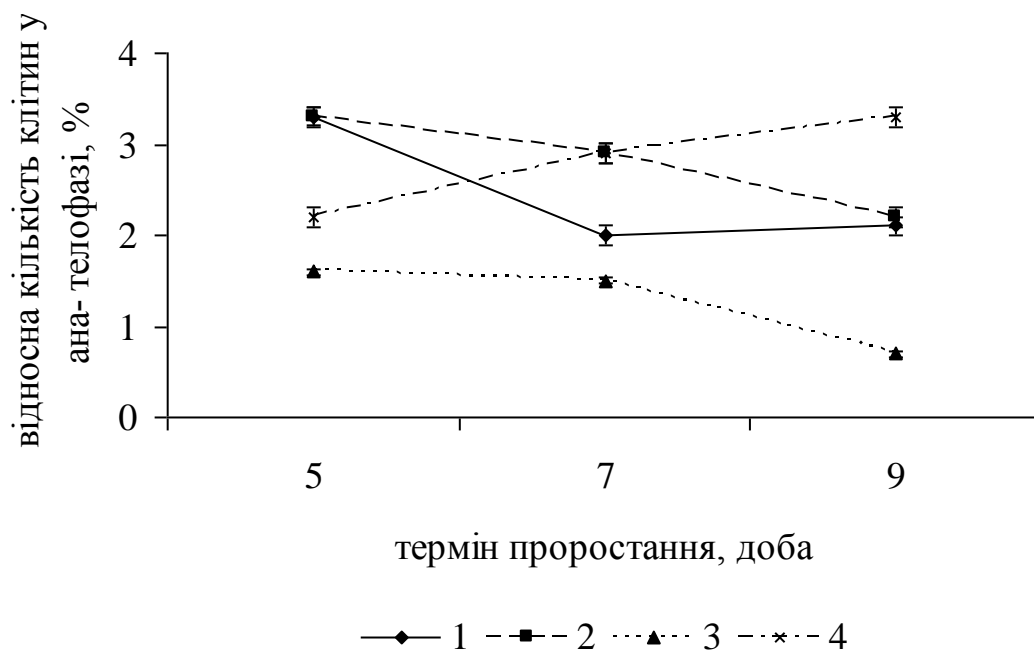


1 – контроль; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
4 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>



1 – контроль; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
4 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

Рис. 3.11. Динаміка відносної кількості клітин на стадії ана-телофази протягом проростання (%)



1 – контроль; 2 –  $\text{Ni}^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л $^{-1}$ ; 3 –  $\text{Ni}^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л $^{-1}$ ;  
4 –  $\text{Ni}^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л $^{-1}$

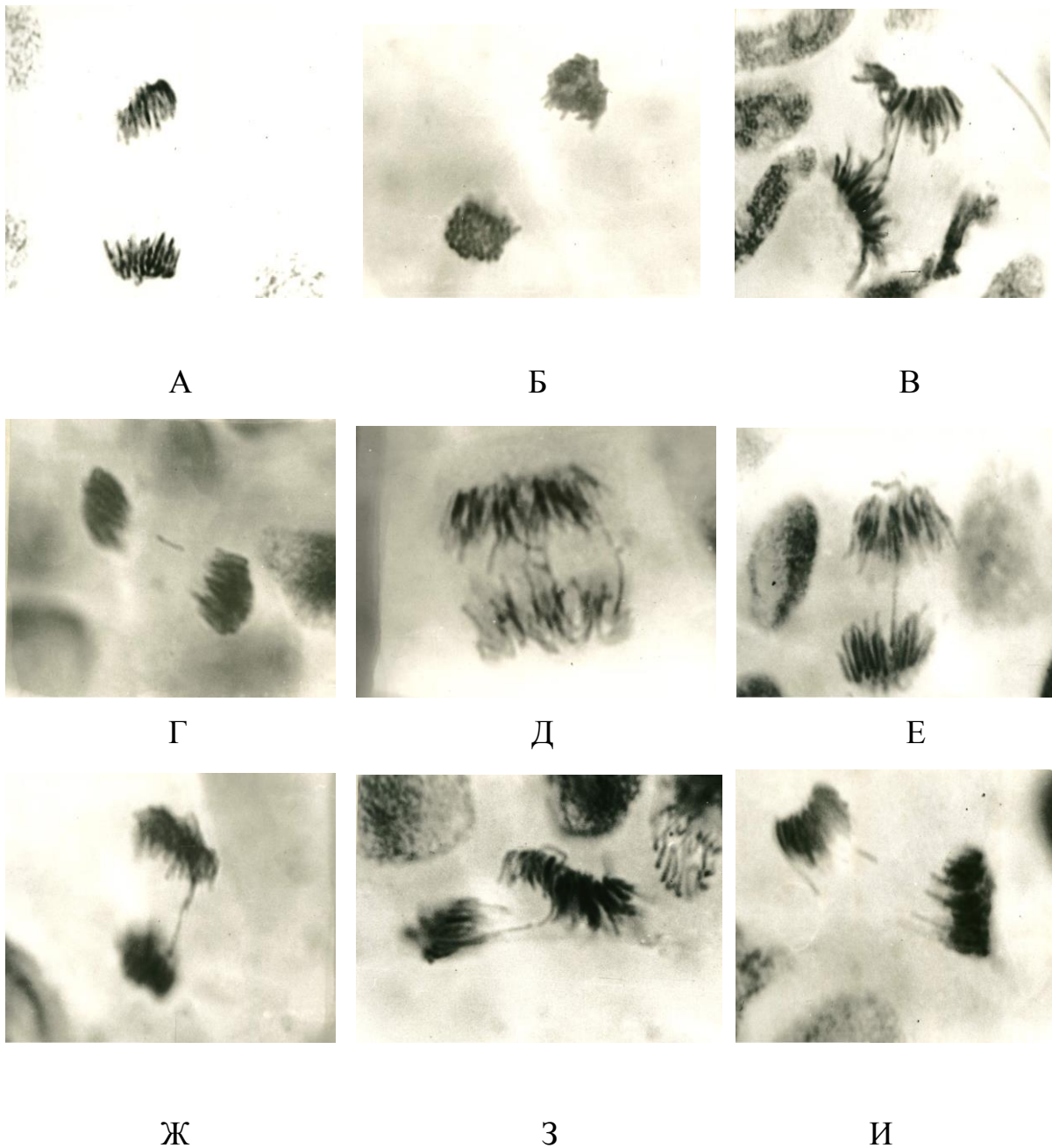
*Рис. 3.12. Динаміка відносної кількості клітин на стадії ана-телофази протягом проростання (%)*

У зв'язку із забрудненням навколишнього середовища генотоксичними факторами важливого значення набуває аналіз хромосомної нестабільності. Показником хромосомної нестабільності виступає частота аберантних клітин, кількість яких залежала від природи і дози мутагену, умов обробки, а також чутливості меристематичних клітин коренів кукурудзи до мутагенної дії (Мельничук, 1991; Wierzbicka, 1997; Panda et al., 2002; Куцоконь та ін., 2003; Демченко та ін., 2005; Feng et al., 2022). На тимчасових давлених препаратах кінчиків коренів проростків кукурудзи, що росли на розчинах важких металів та їх суміші, нами зареєстровані пошкодження мітозу: за дії всіх досліджуваних металів відмічалось утворення фрагментів хромосом та хромосомних мостів (фото 3.9, табл. 3.1-3.4). За дії іонів свинцю на твірні тканини коренів кукурудзи кількість хромосомних мостів та фрагментів дозозалежно збільшувалась (табл. 3.2). За всіх концентрацій на 5-ту добу

проростання значення ІА збільшувалося порівняно з контролем у 4-10 разів.

Характерною особливістю дії іонів свинцю було підвищення кількості метафаз (у 1,4-5,4 разу), телофаз (у 1,2-3,5 разу) протягом всього періоду вирощування проростків кукурудзи. Іони кадмію викликали зниження кількості анафаз і, особливо, метафаз порівняно з контролем протягом всього періоду спостереження, а за дії найвищої концентрації ана- та телофазні клітини не спостерігалися. Кількість телофаз була підвищеною (у 5 разів) тільки на 96 год дії іонів кадмію. Вплив нікелю на рівень хромосомних аберацій був більшим, ніж вплив плюмбуму й кадмію, незважаючи на значно нижчий його вміст у середовищі вирощування. Порівняно з контролем за дії іонів нікелю значення ІА збільшувалося у 13 разів на 5-ту добу, у 8,8 разу на 7-му й у 5,5 разу на 9-ту доби.

Таким чином, найбільший вплив на індукцію хромосомних аберацій мали іони нікелю (табл. 3.4), значно менший вплив на початкових стадіях дії важких металів виявив плюмбум (табл. 3.2). Це підтверджує висновок, зроблений у роботі Євсєєвої (Євсєєва и др., 2006): перевищення гранично допустимих концентрацій в абіотичному середовищі не означає, що саме ці фактори визначають величину біологічних ефектів. За комбінованої дії іонів свинцю, кадмію та нікелю відмічався значний відсоток пікнотичних ядер, що свідчить про загибель клітин (табл. 3.5).



*Рис. 3.13.* Нормальна анафаза (А) і телофаза (Б); два хроматидних мости (В) і фрагмент хромосом (Г) після обробки іонами кадмію; множинні порушення (Д) після обробки іонами нікелю; хроматидні мости (Е, Ж) після обробки іонами свинцю; хроматидні мости (З) та одинарні фрагменти (И) після обробки іонами нікелю в меристемній клітині апікальної меристеми кореня кукурудзи



Таблиця 3.2.

**Частота різних типів порушень у мітотичних клітинах кореня кукурудзи  
за дії іонів свинцю, %**

| Концентрації<br>важких металів,<br>моль·л <sup>-1</sup> | Хромосомні дефекти, % |           | Індекс<br>аберації, % | Пікнотичні<br>ядра, % |
|---|-----------------------|-----------|-----------------------|-----------------------|
|   | хромосомні<br>мости   | фрагменти |                       |                       |
| 5-та доба   |                       |           |                       |                       |
| Контроль  | 0,7±0,02              | 0,3±0,01  | 1,0±0,07              | –                     |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-3</sup>                   | 3,0±0,19              | 3,0±0,46  | 10,3±1,95             | 4,8±1,1               |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-4</sup>                   | 1,4±0,01              | 2,6±0,13  | 9,6±0,16              | 7,3±1,4               |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-5</sup>                   | 3,0±0,12              | 3,0±0,09  | 4,6±0,50              | 0,6±0,1               |
| 7-ма доба   |                       |           |                       |                       |
| Контроль  | 1,0±0,20              | 0,6±0,15  | 1,6±0,20              | –                     |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-3</sup>                   | 4,0±0,16              | 5,7±0,31  | 12,0±1,02             | 51,2±6,7              |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-4</sup>                   | 1,2±0,05              | 1,8±0,01  | 11,0±1,95             | 16,7±2,4              |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-5</sup>                   | 3,5±1,02              | 2,3±0,04  | 9,6±0,18              | 1,0±0,3               |
| 9-та доба   |                       |           |                       |                       |
| Контроль  | 2,0±1,58              | 1,2±0,14  | 3,3±0,19              | –                     |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-3</sup>                   | 9,0±1,23              | 2,6±0,11  | 14,3±1,25             | 57,4±4,6              |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-4</sup>                   | 1,7±0,15              | 2,5±0,11  | 11,6±0,84             | 29,6±2,1              |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-5</sup>                   | 2,0±0,10              | 6,8±0,54  | 11,6±0,92             | 1,7±0,8               |

\* Кількість аберації на 300 мітотичних клітин

Таким чином, за дії зазначених концентрацій важких металів спостерігалось інгібування росту коренів проростків кукурудзи, причому за дії нітратів кадмію і свинцю ступінь інгібування росту з часом мало змінювався (на 11-12%), у той час як за впливу іонів нікелю зростав майже в 3 рази. За комбінованої дії ступінь інгібування росту коренів визначався в суміші іонами свинцю.

Таблиця 3.3.

**Частота різних типів порушень у мітотичних клітинах кореня кукурудзи  
за дії іонів кадмію, %**

| Концентрації<br>важких металів,<br>моль·л <sup>-1</sup> | Хромосомні дефекти, % |            | Індекс<br>аберації, % | Пікнотичні<br>ядра, % |
|---|-----------------------|------------|-----------------------|-----------------------|
|   | хромосомні<br>мости   | фрагменти  |                       |                       |
| 5-та доба   |                       |            |                       |                       |
| Контроль  | 0,7±0,02              | 0,3±0,01   | 1,0±0,07              | –                     |
| Cd <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-3</sup>                   | –                     | –          | –                     | 36,4±2,1              |
| Cd <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-4</sup>                   | 6,3 ±0,15             | 3,7 ± 0,65 | 10,0±1,2              | 13,7±1,9              |
| Cd <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-5</sup>                   | 5,0±0,10              | 5,0±0,16   | 4,6±0,12              | 8,6±1,1               |
| 7-ма доба   |                       |            |                       |                       |
| Контроль  | 1,0±0,20              | 0,6±0,15   | 1,6±0,20              | –                     |
| Cd <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-3</sup>                   | –                     | –          | –                     | 49,0±2,6              |
| Cd <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-4</sup>                   | 6,0 ±0,22             | 5,7 ± 0,52 | 11,6±1,03             | 21,5±1,3              |
| Cd <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-5</sup>                   | 3,3±0,04              | 2,4±0,02   | 9,3±0,15              | 15,4±1,0              |
| 9-та доба   |                       |            |                       |                       |
| Контроль  | 2,0±1,58              | 1,2±0,14   | 3,3±0,19              | –                     |
| Cd <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-3</sup>                   | –                     | –          | –                     | 77,3±6,2              |
| Cd <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-4</sup>                   | 7,6 ±1,00             | 5,3 ± 0,20 | 13,0±0,92             | 21,5±1,3              |
| Cd <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-5</sup>                   | 1,5±0,01              | 3,2±0,11   | 11,7±0,87             | 16,2±0,4              |

\* Кількість аберації на 300 мітотичних клітин

Мутагенні ефекти за дії досліджених важких металів відрізнялися за рівнем хромосомних пошкоджень. Найбільшу частоту абераційних клітин викликали іони нікелю, найменшу – іони свинцю. За комбінованої дії важких металів ана- та телофаз не виявлено, значення мітотичного індексу вищі, ніж окремо дії кожного з компонентів суміші.

Таблиця 3.4.

**Частота різних типів порушень у мітотичних клітинах кореня кукурудзи  
за дії іонів нікелю, %**

| Концентрації<br>важких металів,<br>моль·л <sup>-1</sup> | Хромосомні дефекти, % |            | Індекс<br>аберації, % | Пікнотичні<br>ядра, % |
|---|-----------------------|------------|-----------------------|-----------------------|
|   | хромосомні<br>мости   | фрагменти  |                       |                       |
| 5-та доба   |                       |            |                       |                       |
| Контроль  | 0,7±0,02              | 0,3±0,01   | 1,0±0,07              | –                     |
| Ni <sup>2+</sup> 1 · 10 <sup>-4</sup>                   | 8,7 ±0,23             | 4,6 ± 0,50 | 13,3±1,07             | 1,7±0,80              |
| Ni <sup>2+</sup> 1 · 10 <sup>-5</sup>                   | 1,0±0,12              | 1,8±0,05   | 12,0±0,92             | 0,9±0,08              |
| Ni <sup>2+</sup> 3,4 · 10 <sup>-6</sup>                 | 5,2±0,04              | 3,4±0,09   | 5,0±0,12              | 0,3±0,01              |
| 7-ма доба   |                       |            |                       |                       |
| Контроль  | 1,0±0,20              | 0,6±0,15   | 1,6±0,20              | –                     |
| Ni <sup>2+</sup> 1 · 10 <sup>-4</sup>                   | 11,0 ±0,92            | 3,0 ±0,19  | 14,0±1,12             | 1,9±0,50              |
| Ni <sup>2+</sup> 1 · 10 <sup>-5</sup>                   | 1,0±0,11              | 1,4±0,02   | 12,3±0,98             | 1,8±0,60              |
| Ni <sup>2+</sup> 3,4 · 10 <sup>-6</sup>                 | 3,1±0,30              | 3,3±0,05   | 8,3±0,22              | 1,5±0,60              |
| 9-та доба   |                       |            |                       |                       |
| Контроль  | 2,0±1,58              | 1,2±0,14   | 3,3±0,19              | –                     |
| Ni <sup>2+</sup> 1 · 10 <sup>-4</sup>                   | 11,4 ± 1,00           | 6,7 ± 0,19 | 18,0±0,90             | 6,5±0,40              |
| Ni <sup>2+</sup> 1 · 10 <sup>-5</sup>                   | 0,4±0,01              | 0,5±0,06   | 13,0±0,96             | 3,3±0,70              |
| Ni <sup>2+</sup> 3,4 · 10 <sup>-6</sup>                 | 1,5±0,21              | 2,3±0,50   | 11,0±1,89             | 2,4±0,80              |

\* Кількість аберації на 300 мітотичних клітин

Суміш важких металів протягом усього періоду проростання затримувала клітини меристеми на стадії інтерфази (53-65% всіх клітин), що може свідчити про їх вплив на процес синтезу ДНК і гальмування переходу до клітинного поділу, в той час як у контролі більшість клітин знаходилася на стадії профазі (82-87%).

Таблиця 3.5.

**Частота різних типів порушень у мітотичних клітинах кореня кукурудзи  
за комбінованої дії іонів важких металів, %**

| Концентрації<br>важких металів,<br>моль · л <sup>-1</sup> | Хромосомні дефекти, %   |            | Індекс<br>аберації, % | Пікнотичні<br>ядра, % |
|---|-------------------------|------------|-----------------------|-----------------------|
|   | хромосомні<br>мости     | фрагменти  |                       |                       |
| 5-та доба   |                         |            |                       |                       |
| Контроль  | 0,7±0,02                | 0,3±0,01   | 1,0±0,07              | –                     |
| Cd <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-4</sup>                     | 6,3 ± 0,15              | 3,7 ± 0,65 | 10,0 ± 1,95           | 13,7 ± 1,90           |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-3</sup>                     | 3,0 ± 0,19              | 3,0 ± 0,46 | 4,6 ± 0,16            | 4,8 ± 1,10            |
| Ni <sup>2+</sup> 1 · 10 <sup>-4</sup>                     | 8,7 ± 0,23              | 4,6 ± 0,50 | 13,3 ± 1,03           | 1,7 ± 0,80            |
| Суміш   | ана-, телофази відсутні |            |                       | 63,2 ± 4,80           |
| 7-ма доба   |                         |            |                       |                       |
| Контроль  | 1,0±0,20                | 0,6±0,15   | 1,6±0,20              | –                     |
| Cd <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-4</sup>                     | 6,0 ± 0,22              | 5,7 ± 0,52 | 11,6 ± 1,03           | 21,5 ± 1,30           |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-3</sup>                     | 4,0 ± 0,16              | 5,7 ± 0,31 | 9,6 ± 0,18            | 51,2 ± 6,70           |
| Ni <sup>2+</sup> 1 · 10 <sup>-4</sup>                     | 11,0 ± 0,92             | 3,0 ± 0,19 | 14,0 ± 1,25           | 1,9 ± 0,50            |
| Суміш   | ана-, телофази відсутні |            |                       | 65,4 ± 5,3            |
| 9-та доба   |                         |            |                       |                       |
| Контроль  | 2,0 ± 1,58              | 1,3 ± 0,14 | 3,3 ± 0,19            | -                     |
| Cd <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-4</sup>                     | 7,6 ± 1,00              | 5,3 ± 0,20 | 13,0 ± 0,92           | 29,1 ± 1,60           |
| Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-3</sup>                     | 9,0 ± 1,23              | 2,6 ± 0,11 | 11,6 ± 0,84           | 57,4 ± 4,60           |
| Ni <sup>2+</sup> 1 · 10 <sup>-4</sup>                     | 11,4 ± 1,00             | 6,7 ± 0,19 | 18,0 ± 0,90           | 6,5 ± 0,40            |
| Суміш   | ана-, телофази відсутні |            |                       | 66,3 ± 5,00           |

\* Кількість аберації на 300 мітотичних клітин

Значна затримка на стадії інтерфази (9-та доба) спостерігалася для іонів свинцю (52%) і, особливо, для іонів нікелю (72%). За комбінованої дії важких металів протягом проростання зростав пікноз ядерного матеріалу (від 63 до

66 %), що обумовлено впливом нітрату свинцю.

### **3.3. Гістохімічне визначення розподілу іонів важких металів у меристемних клітинах кореня кукурудзи**

Завдяки гістохімічному аналізу ми з'ясували як розподіляються плумбум, кадмій та нікелю у тканинах коренів кукурудзи.

На 5-ту добу проростання, незалежно від концентрації, кадмій та свинець були виявлені насамперед у клітинних оболонках ризодерми. Велику концентрацію цих металів спостерігали в зовнішніх шарах клітин кореневого чохла й у слизу, що оточує корінь. Характер розподілу кадмію та свинцю по меристемним клітинам кореня був однаковий у всіх випадках. Однак за концентрації  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> забарвлення було яскравішим, що свідчить про сильніше накопичення даних металів. Слабке забарвлення цитоплазми спостерігали тільки в клітинах ризодерми. На 7-му добу пророщування вже було чітко видно симптоми глибокого пошкодження коренів, а на зрізах таких коренів – те, що кадмій та свинець у великій кількості відкладається у клітинних стінках всіх тканин кореня. Забарвлення цитоплазми було менш інтенсивним, ніж клітинних стінок. Особливо велика кількість кадмію та свинцю спостерігалася в клітинах ризодерми, екзодерми та ендодерми, а в центральному циліндрі концентрація цих металів була значно меншою. Інтенсивне забарвлення давали клітинні стінки кореневого чохла, менш інтенсивне – провідні тканини, центр, що спочиває. На 9-ту добу росту, незалежно від концентрації, кадмій та свинець були виявлені в усіх тканинах кореня.

На 5-ту добу інкубації, незалежно від концентрації, нікель був виявлений у всіх тканинах кореня, причому кількість кристалів диметилглюксиміна нікелю в протопласті була більшою, ніж у клітинних стінках. Розподіл нікелю по тканинах був нерівномірним. На 7-му та 9-ту доби після початку росту коренів кукурудзи кількість іонів нікелю в меристемних тканинах кореня значно збільшувалася, про що свідчило більш

інтенсивне забарвлення клітин. В апікальній частині кореня (0-3 мм) нікель був знайдений головним чином у протопластах клітин внутрішньої кори й ендодерми.

Таким чином, за окремого впливу іонів кадмію, свинцю та нікелю цитотоксичний ефект підвищувався протягом всього періоду проростання і найбільше він був виражений для іонів кадмію та свинцю у найвищих концентраціях. Найбільший мутагенний ефект мали іони нікелю, що виявилось у більшій кількості аберантних клітин протягом усього терміну проростання. Аналіз клітин з пікнотичними ядрами дає підставу стверджувати, що іони свинцю, кадмію, нікелю та їх спільна дія призводять до загибелі 40% клітин.

Експерименти показали, що всі досліджені іони важких металів інгібували ріст коренів у результаті множинних порушень структури ядерного матеріалу клітин. У періоді  $G_1$  у клітинах здійснювали ростові процеси та накопичення попередників для синтезу ДНК і ферментів, які забезпечують реплікацію, в період  $S$  – синтез ДНК і білків, у період  $G_2$  – підготовчі процеси, пов'язані з формуванням мітотичного веретена та накопиченням енергії. Відмінності у токсичності різних важких металів обумовлені насамперед спорідненістю їх іонів із SH-групами білків. Отже, цитогенетичні зміни, що відбуваються в клітинах апікальної меристеми кореня кукурудзи, мають впливати на синтез та поліпептидний склад водорозчинних білків.

## РОЗДІЛ 4

### ЗМІНИ СКЛАДУ ТА ВМІСТУ БІЛКІВ ТВІРНИХ ТКАНИН КОРЕНЯ КУКУРУДЗИ ЗА ДІЇ ІОНІВ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

Виходячи із цитогенетичних змін апікальної меристеми та показників росту за умов дії важких металів, доцільним є дослідження зміни вмісту та складу білків.

Загальним принципом відповіді клітини на стрес є синтез специфічних стресових білків, які допомагають клітині пережити екстримальні умови (Колупаєв, 2001; Косаківська, 2003; Behbody et al., 2004; Косаковская, 2008). У рослин виявлена велика кількість білків, синтез яких індукується важкими металами. Так, у *Zea mays* L. 18% іонів кадмію зв'язується з білками, подібними до металтеонеїнів з молекулярною масою (Mr) 11 – 35 кД (Трахтенберг та ін., 2016). Встановлено, що у кукурудзи субтоксичні концентрації кадмію (20 мкМ) та цинку (0,1 М) індуюють синтез білків з Mr 18, 23, 33, 76, 84 і 89 кД (Терек та ін., 1997). Виявлено також білки, які синтезуються у відповідь на дію Cu, Mo, W, Hg (Косаковская, 2008). Вважають, що їх захисна дія полягає у зв'язуванні іонів важких металів (Терек та ін., 2000). Даних з вивчення ролі стресових білків у розвитку толерантності рослинних організмів до комбінуючої дії іонів важких металів недостатньо. У зв'язку з цим необхідно дослідити комбінований вплив іонів свинцю, кадмію та нікелю на поліпептидний склад водорозчинних білків кореневої меристеми проростків кукурудзи в онтогенезі.

#### **4.1. Вміст білку у меристемі коренів проростків кукурудзи в умовах комбінованої дії важких металів**

Ріст проростків кукурудзи у розчинах нітратів свинцю, кадмію та нікелю супроводжувалося змінами у вмісті альбумінів кореневої меристеми: їх кількість знижувалася протягом проростання (рис. 4.1 – 4.4).

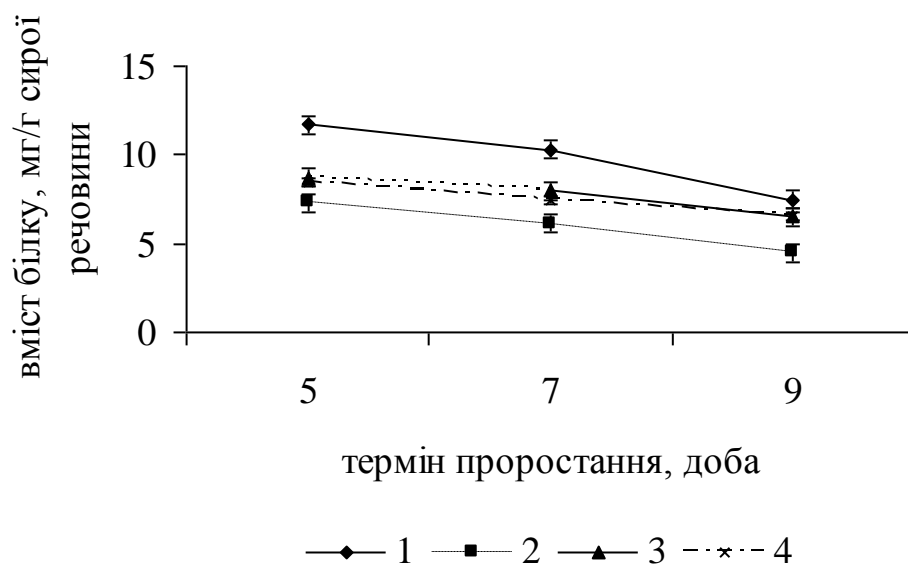


Рис. 4.1. Вміст водорозчинних білків у кореневій меристемі проростків кукурудзи за дії іонів свинцю: 1 – контроль; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

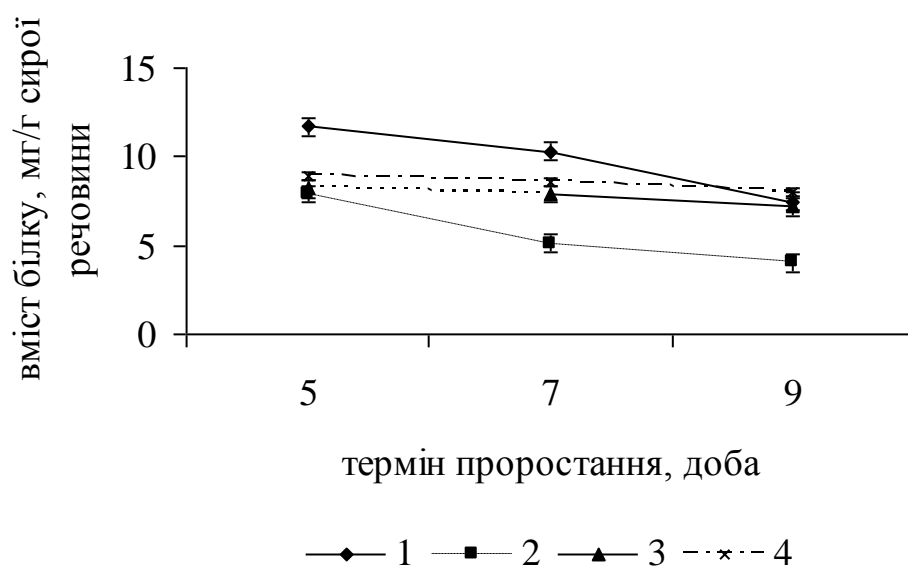


Рис. 4.2. Вміст водорозчинних білків у кореневій меристемі проростків кукурудзи за дії іонів кадмію: 1 – контроль; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>



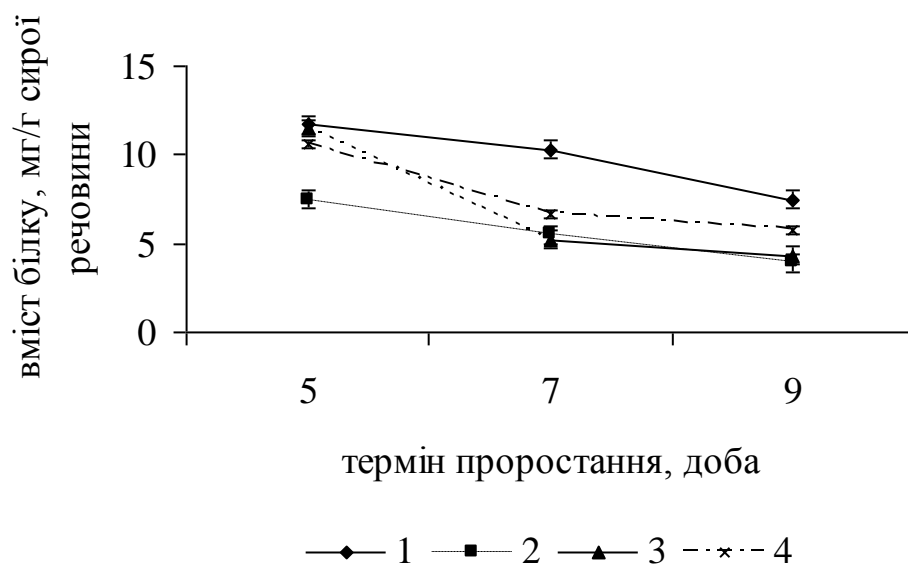


Рис. 4.3. Вміст водорозчинних білків у кореневій меристемі проростків кукурудзи за дії іонів нікелю: 1 – контроль; 2 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Ni^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>

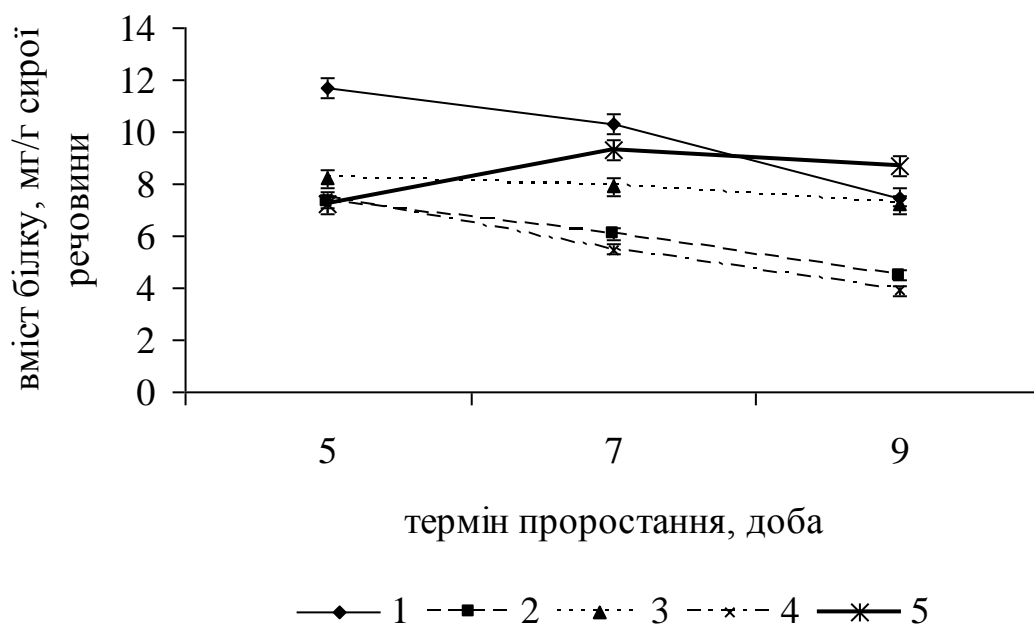


Рис. 4.4. Вміст водорозчинних білків у кореневій меристемі проростків кукурудзи за дії іонів важких металів: 1 – контроль; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 5 –  $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$

Слід зазначити, що протягом проростання в контролі також відбувалося гальмування накопичення білка, але меншою мірою, ніж у дослідних варіантах.

Встановлено, що протягом проростання в нормі здійснюється гальмування накопичення білку, але меншою мірою, ніж у дослідних варіантах. За окремої дії іонів важких металів показник вмісту водорозчинних білків на 5-ту добу зменшувався порівняно з контролем для свинцю на 37,6%, для кадмію на 29,9%, для нікелю на 35,9%. На 7-му добу проростання спостерігається подібна тенденція: зниження показника вмісту білків на 40,8% для іонів свинцю, на 23,3% для кадмію та для нікелю – на 46,6%.

Таблиця 4.1.

**Вміст водорозчинних білків у кореневій меристемі рослин кукурудзи за комбінованої дії іонів важких металів**

| Тестовані сполуки важких металів, моль·л <sup>-1</sup> | 5 доба            |                      | 7 доба            |                      | 9 доба            |                      |
|--|-------------------|----------------------|-------------------|----------------------|-------------------|----------------------|
|  | вміст білку, мг/г | відсоток до контролю | вміст білку, мг/г | відсоток до контролю | вміст білку, мг/г | відсоток до контролю |
| Контроль   | 11,7±0,5          | –                    | 10,3±0,4          | –                    | 7,5±0,2           | –                    |
| Pb <sup>2+</sup> ·2·10 <sup>-3</sup>                   | 7,3±0,7           | 37,6                 | 6,1±0,7           | 40,8                 | 4,5±0,8           | 40,8                 |
| Cd <sup>2+</sup> ·2·10 <sup>-4</sup>                   | 8,2±0,3           | 29,9                 | 7,9±0,8           | 23,3                 | 7,2±0,5           | 4,0                  |
| Ni <sup>2+</sup> ·1·10 <sup>-4</sup>                   | 7,5±0,7           | 35,9                 | 5,5±0,5           | 46,6                 | 3,9±0,4           | 48,0                 |
| Pb <sup>2+</sup> +Cd <sup>2+</sup> +Ni <sup>2+</sup>   | 7,2±0,9           | 38,4                 | 9,3±0,4           | 9,7                  | 8,7±0,4           | 16,0                 |

Для 9-ої доби проростання було характерним суттєве зниження вмісту альбумінів на 40,8% для іонів свинцю, на 48,0% - для іонів нікелю. За дії іонів кадмію вміст легкокорозчинних білків був практично на рівні контролю. За комбінованої дії іонів свинцю, кадмію та нікелю (табл. 4.1) спостерігається інша тенденція: на 5-ту та 7-му доби відмічається зменшення

вмісту альбумінів на 38,4% і 9,7% відповідно, а на 9-ту добу визначається підвищення вмісту білку на 16% у порівнянні з контролем.

Таким чином, відповідь рослини на стрес полягала в зменшенні інтенсивності експресії синтезу білка. Фізіологічне значення гальмування синтезу білка полягає в тому, що на стадії трансляції, крім збереження самого білоксинтезуючого апарату, може зменшуватись енергетичне навантаження на клітину, відбуватися гальмування ймовірності метаболічного самоушкодження клітин. Паралельно із пригніченням білкового синтезу спостерігалися й зміни якісного складу білків, що синтезуються. Активувалося накопичення стресових білків (Колупаєв, 2001; Косаківська, 2003; Косаковская, 2008; Shanmugaraj et al., 2019). Подібна картина спостерігалася в інших варіантах наших досліджень під час дослідження як окремого, так і комбінованого впливу іонів свинцю, кадмію та нікелю на білки апікальної меристеми кореня.

#### **4.2. Метаболізм білків рослин кукурудзи в умовах комбінованої дії важких металів**

Одночасно зі зниженням вмісту водорозчинних білків спостерігалися й активні перебудови в їх компонентному складі.

У результаті досліджень поліпептидного складу водорозчинних білків на 5-ту добу проростання в кореневій меристемі контрольних зразків зареєстровано 37 компонентів, на 7-му добу – 36, на 9-ту добу – 40. Їх значення  $M_r$  знаходились у діапазоні від 10,3 до 148 кД. Зміни поліпептидного складу водорозчинних білків апікальної меристеми проростків кукурудзи як за роздільним впливом важких металів, так і за комбінованим, наведені в таблицях 4.2-4.5. Як показали результати досліджень, активні зміни в поліпептидному складі водорозчинних білків відмічались для всіх досліджених важких металів. Зміни в поліпептидному складі водорозчинних білків апікальної меристеми кореня кукурудзи за дії іонів свинцю ( $2 \cdot 10^{-3}$  моль  $\cdot$  л $^{-1}$ ) показані в таблиці 4.2.

Як показав порівняльний аналіз, за дії іонів свинцю характерними були множинні зміни по всьому електрофоретичному спектру водорозчинних білків, які спостерігалися протягом всього періоду проростання. Якщо для 5-ї та 7-ї діб відмічалася поява нових поліпептидів із родин БТШ 60 і 100 кД, то для 9-ї доби характерною була індукція поліпептидів із родин БТШ 16–40 кД (13,2, 14,5, 16,3, 40,8, 50,2) на додаток до поліпептидів із родин БТШ 60 і 100 кД. На 5-ту і 7-му доби проростання стабільно експресувався поліпептид із  $M_r$  115 кД. Для значної кількості білкових компонентів відмічалася зниження їх вмісту, особливо для 5-ї та 7-ї діб проростання кукурудзи.

Таблиця 4.2.

**Зміни у поліпептидному складі водорозчинних білків апікальної меристеми кореня кукурудзи за дії іонів свинцю ( $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>)**

| Термін проростання | Поява поліпептидів, кД  | Зникнення поліпептиді в, кД               | Підвищення вмісту білка в зоні, кД                | Зниження вмісту білка в зоні, кД  |
|--------------------|---|---|---|---|
| 5 доба             | 57,6; 66,2;<br>115,0  | 28,2; 45,8;<br>50,2; 52,5;<br>74,2; 108,0 | 60,3; 63,1;<br>64,6; 79,5;<br>81,3; 85,2;<br>97,8 | 30,2; 30,9; 33,9;<br>36,4; 37,2; 41,7;<br>42,7; 46,5; 53,7;<br>70,8; 95,5 |
| 7 доба             | 53,7; 83,2;<br>115,0  | 70,8; 79,5;<br>108,0                      | 19,5; 26,3;<br>56,3; 64,6                         | 17,8; 20,5; 28,2;<br>30,9; 52,5; 55,0;<br>67,7; 87,1                      |
| 9 доба             | 13,2; 14,5;<br>16,3; 40,8;<br>50,2; 57,6;<br>69,2; 72,5;<br>102,0 | 21,9; 23,5;<br>24,6; 63,1                 | 56,3  | 42,7; 49,0; 53,7;<br>126,0  |

Іони кадмію також викликали зміни в компонентному складі білків протягом всього періоду проростання (табл. 4.3). Для кожної стадії розвитку (5-та, 7-ма й 9-та доби) характерним був свій пул білків. De novo індукувалися поліпептиди, в основному з високою молекулярною масою. Для 5-ї доби характерним було підвищення вмісту білка в електрофоретичних зонах та поява нових білків, а для 7-ї доби – зникнення або зниження накопичення білків з визначеними значеннями  $M_r$ . Для всіх періодів проростання відмічена поява нового поліпептиду з  $M_r$  91,2 кД, зникнення компонента з  $M_r$  32,0 кД, підвищення накопичення білка з  $M_r$  47,9 кД (табл. 4.4).

Таблиця 4.3.

**Зміни у поліпептидному складі водорозчинних білків апікальної меристеми кореня кукурудзи за дії іонів кадмію ( $2 \cdot 10^{-4}$  моль  $\cdot$  л $^{-1}$ )**

| Термін проростання | Поява поліпептидів, кД             | Зникнення поліпептидів, кД                          | Підвищення вмісту білка в зоні, кД                | Зниження вмісту білка в зоні, кД   |
|--------------------|------------------------------------|---|---|--|
| 5 доба             | 52,5; 89,2;<br>91,2                | 37,2  | 34,7; 36,5;<br>47,9; 55,0;<br>57,6; 60,3;<br>72,5 | 19,4; 39,0; 97,8   |
| 7 доба             | 69,2; 79,5;<br>81,3; 91,2          | 28,2; 52,5;<br>60,3; 72,5;<br>85,3; 118,0;<br>121,0 | 47,9  | 19,5; 20,9; 22,4;<br>23,5; 36,5; 39,0;<br>42,7; 44,7; 57,6;<br>63,1; 64,6; 66,1;<br>74,2; 77,7; 95,5 |
| 9 доба             | 21,5; 70,8;<br>83,2; 87,1;<br>91,2 | 19,5; 24,4  | 34,7; 47,9;<br>72,5                               | 23,5; 39,0; 126,0  |

Вивчення впливу іонів нікелю на індукцію синтезу білків (табл. 4.4) показало, що на 5-ту добу проростання в складі фракції водорозчинних білків з'являються 6 поліпептидів, які були характерними для всіх дослідних варіантів: 10,2; 11,4; 15,5; 18,7; 36,4; 51,4 кД.

Таблиця 4.4.

**Зміни у поліпептидному складі водорозчинних білків апікальної меристеми кореня кукурудзи за дії іонів нікелю ( $1 \cdot 10^{-4}$  моль  $\cdot$  л $^{-1}$ )**

| Термін проростання | Поява поліпептидів, кД                   | Зникнення поліпептидів, кД                              | Підвищення вмісту білка в зоні, кД   | Зниження вмісту білка в зоні, кД  |
|--------------------|--|---|--|---|
| 5 доба             | 10,2; 11,4;<br>15,5; 18,7;<br>36,4; 51,4 | 14,8; 15,2;<br>19,5; 20,5;<br>44,7; 47,8;<br>55,0; 64,6 | 10,0; 10,2;<br>13,2; 15,5;<br>16,6; 23,5;<br>30,9; 33,3;<br>43,7; 47,9;<br>51,4; 129,0;<br>142,0                               | 11,0; 11,4; 12,1;<br>16,3; 17,4; 18,2;<br>21,9; 25,2; 37,2;<br>42,7; 58,9 |
| 7 доба             | 28,2; 30,9;<br>30,9; 42,7                | 46,8  | 14,8; 18,2;<br>18,7; 27,6;<br>28,2; 36,4;<br>51,4; 129,0   | 37,2; 39,0; 42,7;<br>43,6; 43,7; 52,5;<br>142,0; 148,0                    |
| 9 доба             | 10,1                                     | –   | 11,0; 11,3;<br>12,9; 14,8;<br>15,2; 16,3;<br>16,6; 17,8;<br>18,2; 19,1;<br>25,2; 30,9;<br>33,2; 42,7;<br>43,7; 129,0;<br>142,0 | 28,2; 37,2; 38,1;<br>52,5   |

Вони не зареєстровані в контролі. На 7-му добу залежно від концентрації металу виявлено від 2 до 5 нових компонентів, причому для всіх варіантів досліду характерними були поліпептиди з  $M_r$  28,2 і 30,9 кД.

Для зразків, вирощених із додаванням іонів нікелю в концентрації  $1 \cdot 10^{-4}$  моль  $\cdot$  л $^{-1}$ , відмічалася поява високомолекулярних компонентів 93,4 і 97,8 кД. Найвище накопичення білка спостерігалось в зоні з  $M_r$  97,8 кД. На 9-ту добу для всіх варіантів досліду характерною була поява поліпептида з  $M_r$  10,1 кД. Встановлено, що за наявності хімічного стресу підсилюється експресія білкових компонентів із низькими та середніми значеннями  $M_r$  (5-та та 7-ма доби) і низьких, середніх та високомолекулярних поліпептидів (9-та доба). Слід відзначити, що іони нікелю викликають експресію білків, які були характерні для контрольних зразків на інших стадіях розвитку проростків кукурудзи. Так, поліпептиди з молекулярною масою 10,2; 11,4; 36,4 кД з'являються в результаті дії іонів нікелю на 5-ту добу проростання. У той же час ці білки зареєстровані в контролі на 7-му добу, а в дослідних зразках інтенсивність їх накопичення зростає. Таким чином, кожний етап розвитку проростків кукурудзи супроводжувався як якісними, так і кількісними перебудовами фракції водорозчинних білків меристеми кореня в результаті токсичної дії іонів нікелю. Для іонів нікелю характерними були зміни в області низькомолекулярних білків, причому це стосується як індукції, так і гальмування процесу синтезу білків. Основні зміни у спектрі функціональних білків спостерігалися на 5-ту добу проростання. Відмічалася поява 6 нових поліпептидів, зникнення 8 компонентів та значне зниження накопичення білка 11 компонентів. У той же час у значної кількості компонентів (13) спостерігалось підвищення рівня їх експресії.

На 7-му добу проростання кукурудзи основні зміни у спектрі водорозчинних білків стосувалися рівня накопичення білків в електрофоретичних зонах (підвищення/зниження). Відмічалась індукція поліпептидів тільки з сімейства БТШ 16 – 40 кД. Для 9-ї доби основні зміни відбувалися в області гальмування процесу синтезу білка (вміст білка у

17 компонентів був знижений). Крім того, відмічалась поява одного поліпептиду з  $M_r$  10,1 кД та підвищення вмісту білка в чотирьох компонентах із середньою молекулярною масою.

Зміни в поліпептидному складі водорозчинних білків апікальної меристеми кореня кукурудзи за комбінованої дії важких металів представлені в табл. 4.5. Дослідження комбінованого впливу іонів важких металів на склад водорозчинних білків на 5-ту добу показало відсутність поліпептиду з  $M_r$  148 кД, синтез якого на 7-му добу знов активувався, а на 9-ту добу – загальмувався. На 5-ту добу проростання спостерігалось зниження/підсилення експресії білків із середньою молекулярною масою. Відбувалося підсилення синтезу поліпептидів сімейств БТШ 60 і 90 кД. На 7-му добу виявлено зниження накопичення поліпептиду з високою молекулярною масою 121 кД.

Таблиця 4.5.

**Зміни у поліпептидному складі водорозчинних білків апікальної меристеми кореня кукурудзи за сумісної дії іонів важких металів**

| Термін проростання | Поява поліпептидів, кД | Зникнення поліпептидів, кД | Підвищення вмісту білка в зоні, кД       | Зниження вмісту білка в зоні, кД  |
|--------------------|------------------------|----------------------------|--|---|
| 5 доба             | –                      | 148,0                      | 52,5; 67,7;<br>74,3                      | 27,6; 56,3; 58,9;<br>63,1; 79,5; 124,0  |
| 7 доба             | 148,0                  | –                          | –  | 121,0   |
| 9 доба             | –                      | 10,3; 11,0;<br>148,0       | 50,2; 55,0;<br>63,1; 70,8;<br>79,6; 87,1 | 12,4; 13,5; 15,2;<br>18,3; 20,0; 21,4;<br>23,0; 24,0; 25,8;<br>26,3; 39,9; 44,7;<br>57,6; 61,7; 66,1;<br>69,2; 74,2; 81,4;<br>97,8; 113,0; 121,0;<br>126,0; 129,0 |



Поліпептидний склад 9-ї доби за сумісної дії важких металів характеризувався загальним зниженням рівня накопичення білка по всьому спектру водорозчинних білків (від низько- до високомолекулярних компонентів білків), та відсутністю двох поліпептидів з низьким значенням  $M_r$  (10,3; 11,0 кД) і одного з  $M_r$  148 кД.

Таким чином, отримані результати показали, що за дії іонів кадмію протягом всього періоду проростання токсична дія важкого металу зменшувалася за показником вмісту водорозчинних білків клітин апікальної меристеми кореня. Знижувалася також інгібуєча дія іонів нікелю, але на 9-ту добу вона ще була значною. Токсична дія свинцю з часом підсилювалася. За спільної дії на останній стадії розвитку проростків встановлено стимулювання процесу синтезу водорозчинних білків, що свідчить про антагоністичний характер взаємодії трьох важких металів у вивчених концентраціях. Зміни загального їх вмісту супроводжувалися активними перебудовами компонентного складу (табл 4.6 – 4.8). Якщо за дії кадмію протягом усього періоду проростання та за дії свинцю на 5-ту та 7-му доби характерними були зміни в компонентному складі білків із високомолекулярної області значень  $M_r$ , то за дії нікелю на всіх стадіях проростання та для свинцю на 9-ту добу спостерігалася індукція білків із родини БТШ 16 – 40 кД, найбільш динамічної системи яка, можливо, забезпечує виконання процесів, пов'язаних із детоксикацією фітотоксикантів. Комбінований вплив важких металів на поліпептидний склад водорозчинних білків суттєво відрізнявся від їх окремої дії. Так, загальним проявом спільного впливу іонів свинцю, кадмію та нікелю були зміни в накопиченні білків: відмічалось інгібування синтезу білків по всьому електрофоретичному спектру водорозчинних білків кореневої меристеми, причому цей процес підсилювався протягом проростання. Синтез *de novo* поліпептиду з  $M_r$  148 кД був помітний тільки на 7-му добу проростання. Зареєстрована також значна активація накопичення поліпептидів із високою молекулярною масою.

Таблиця 4.6.

**Вміст водорозчинних білків апікальної меристеми кореня кукурудзи за сумісної дії іонів важких металів на 5-ту добу проростання**

| $M_r$ , кД | Контроль | $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$ |
|------------|----------|-------------------------------|
| 168,0      | 0,79     | –                             |
| 155,0      | 0,70     | 0,98                          |
| 139,0      | 0,57     | –                             |
| 132,0      | 1,11     | –                             |
| 108,0      | 8,85     | 12,57                         |
| 105,0      | 1,69     | 0,03                          |
| 87,1       | 1,15     | 0,33                          |
| 81,3       | –        | 3,66                          |
| 74,2       | 14,48    | 14,76                         |
| 69,2       | 3,16     | –                             |
| 64,6       | 2,60     | –                             |
| 63,1       | 5,01     | 1,88                          |
| 58,9       | 1,47     | 0,33                          |
| 56,3       | 5,93     | 3,70                          |
| 46,8       | 7,31     | 12,19                         |
| 40,8       | 5,64     | 7,89                          |
| 36,4       | 3,34     | –                             |
| 33,9       | 8,02     | 19,56                         |
| 29,6       | 0,08     | –                             |
| 28,2       | –        | 0,85                          |
| 27,6       | 0,27     | –                             |
| 25,3       | 5,70     | 4,60                          |
| 22,4       | 0,95     | 0,97                          |
| 20,0       | 1,25     | 2,67                          |
| 14,2       | 1,22     | 0,51                          |
| 12,9       | –        | 0,83                          |
| 12,4       | 7,80     | 0,80                          |
| 11,3       | 3,06     | 1,84                          |
| 10,9       | –        | 5,99                          |
| 10,2       | 2,68     | –                             |
| 10,1       | 5,16     | 3,05                          |

Таблиця 4.7.

**Вміст водорозчинних білків апікальної меристеми кореня кукурудзи за сумісної дії іонів важких металів на 7-му добу проростання**

| $M_r$ , кД | Контроль | $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$ |
|------------|----------|-------------------------------|
| 168,0      | 0,01     | 0,65                          |
| 155,0      | 0,11     | 0,44                          |
| 139,0      | 0,35     | 1,40                          |
| 124,0      | 0,12     | 0,39                          |
| 108,0      | 0,45     | –                             |
| 89,2       | 8,18     | 6,14                          |
| 81,3       | 5,23     | 5,15                          |
| 70,8       | 1,25     | 0,96                          |
| 69,2       | –        | 0,46                          |
| 67,7       | 1,77     | –                             |
| 63,1       | 2,87     | 0,98                          |
| 56,3       | –        | 3,10                          |
| 53,7       | 5,03     | –                             |
| 52,5       | 12,07    | 10,33                         |
| 46,8       | 7,56     | 6,42                          |
| 41,7       | 1,40     | 2,11                          |
| 39,9       | 0,16     | 0,63                          |
| 39,0       | –        | 0,01                          |
| 37,2       | 1,40     | 2,09                          |
| 36,4       | 1,96     | 0,38                          |
| 33,9       | 0,88     | –                             |
| 30,2       | 10,76    | 14,11                         |
| 27,6       | 1,53     | –                             |
| 25,3       | 8,48     | 14,63                         |
| 22,4       | 0,03     | 0,98                          |
| 20,0       | 3,71     | 1,00                          |
| 19,5       | 1,94     | –                             |
| 16,6       | 3,63     | –                             |
| 15,5       | 9,94     | 12,54                         |
| 14,8       | 6,25     | 6,59                          |
| 14,2       | 1,39     | 2,96                          |
| 11,3       | 1,02     | –                             |
| 10,9       | 0,65     | 0,51                          |
| 10,2       | 0,33     | 0,64                          |
| 10,1       | 0,51     | 0,16                          |

Таблиця 4.8.

**Вміст водорозчинних білків апікальної меристеми кореня кукурудзи за сумісної дії іонів важких металів на 9-ту добу проростання**

| $M_r$ , кД | Контроль | $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$ |
|------------|----------|-------------------------------|
| 168,0      | 2,12     | 2,19                          |
| 155,0      | 0,22     | –                             |
| 124,0      | 0,57     | 0,49                          |
| 108,0      | 4,03     | 4,42                          |
| 105,0      | 4,52     | 5,91                          |
| 91,2       | 4,18     | 2,28                          |
| 83,2       | 0,87     | 0,32                          |
| 74,2       | 1,37     | 1,49                          |
| 69,2       | 11,86    | 9,82                          |
| 64,6       | –        | 1,07                          |
| 61,7       | 0,84     | 0,95                          |
| 56,3       | 0,08     | 0,51                          |
| 53,7       | –        | 0,04                          |
| 49,0       | 5,06     | 5,75                          |
| 46,8       | 1,59     | 0,95                          |
| 40,8       | 12,36    | 14,56                         |
| 36,4       | 9,93     | 11,02                         |
| 31,7       | 0,17     | 10,38                         |
| 29,6       | 4,92     | 3,08                          |
| 25,3       | 3,33     | 0,99                          |
| 22,4       | 3,43     | 0,18                          |
| 21,4       | 6,74     | 3,83                          |
| 19,5       | 3,44     | 3,08                          |
| 17,8       | 0,98     | 0,52                          |
| 16,6       | 0,55     | –                             |
| 15,2       | 0,55     | 0,35                          |
| 13,9       | 0,97     | 0,96                          |
| 12,4       | –        | 0,55                          |
| 11,3       | 11,29    | 3,63                          |
| 10,9       | –        | 1,16                          |
| 10,2       | –        | –                             |
| 10,1       | 4,04     | 9,55                          |

Таким чином, за дії важких металів, як окремо, так і сумісно, крім зменшення/підвищення наявної кількості білків відбувається активація/гальмування накопичення ряду нових білків. Незважаючи на далеко не повне з'ясування функції стресових білків та білків адаптації,

виявлено значний ряд захисних функцій, серед яких гальмування активного метаболізму клітин, захист біомакромолекул та структур від пошкоджень, заміна нестабільних білків, участь у процесах репарації (Yücel et al., 2019).

Зміни у вмісті білків та їхньому складі відбиваються на змінах пулу амінокислот та біохімічно активних сполук – ферментів, що проявляється у варіюванні активності та перебудовах в їх ізоферментному складі.

## РОЗДІЛ 5

### ВМІСТ АМІНОКИСЛОТ У МЕРИСТЕМНИХ ТКАНИНАХ КОРЕНЯ КУКУРУДЗИ ЗА ДІЇ ІОНІВ СВИНЦЮ, КАДМІЮ ТА НІКЕЛЮ

Одним із важливих факторів, які забезпечують біохімічну адаптацію організмів до змін навколишнього середовища, є метаболізм амінокислот (Brown et al., 1991; Терек та ін., 2000; El-Shintinawy et al., 2000; Косаківська 2003; Федосов та ін., 2017; Terzi et al., 2021). Вміст білкових амінокислот у меристемі характеризувався значним варіюванням, пов'язаним як з кількісними, так і з якісними змінами складу водорозчинних білків у процесі проростання.

Серед діамінокарбонових кислот аспартат має більший діапазон коливань вмісту за дії іонів свинцю (рис. 5.1, додаток А–В) порівняно з глутаматом. На 5-ту добу проростання рівень вмісту Асп був вищим, ніж контроль за середньої і найвищої його концентрації, на 7-му добу – за всіх досліджених концентрацій плюмбуму, а на 9-ту добу відмічалось різке зниження вмісту цієї амінокислоти за найменшої та середньої концентрації (на 30 і 23% відповідно). За концентрації іонів свинцю  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> спостерігався підйом вмісту аспартату на 48%. Як видно з рис. 5.1, вміст глутамату протягом всього періоду проростання практично за всіх концентрацій токсиканта був вищим, ніж того, контроль і рівень якого знаходилися в межах від 9 до 15%. Серед основних амінокислот (лізину, аргініну, гістидіну) найбільший рівень коливань вмісту виявив аргінін (рис. 5.2, додаток А–В). За концентрації іонів свинцю  $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> і  $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> на 5-ту добу проростання спостерігалось суттєве зниження вмісту аргініну в середньому на 40%, а  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> – на 12%. На 7-му добу спостереження за середньої та високої концентрації свинцю продовжувалось зниження вмісту аргініну, а за найменшої його концентрації – підвищення на 16%. На 9-ту добу за невисокої та середньої концентрації іонів свинцю вміст

аргініну підвищувався на 30 і 22% відповідно, а за високої – знижувався на 56,6%.

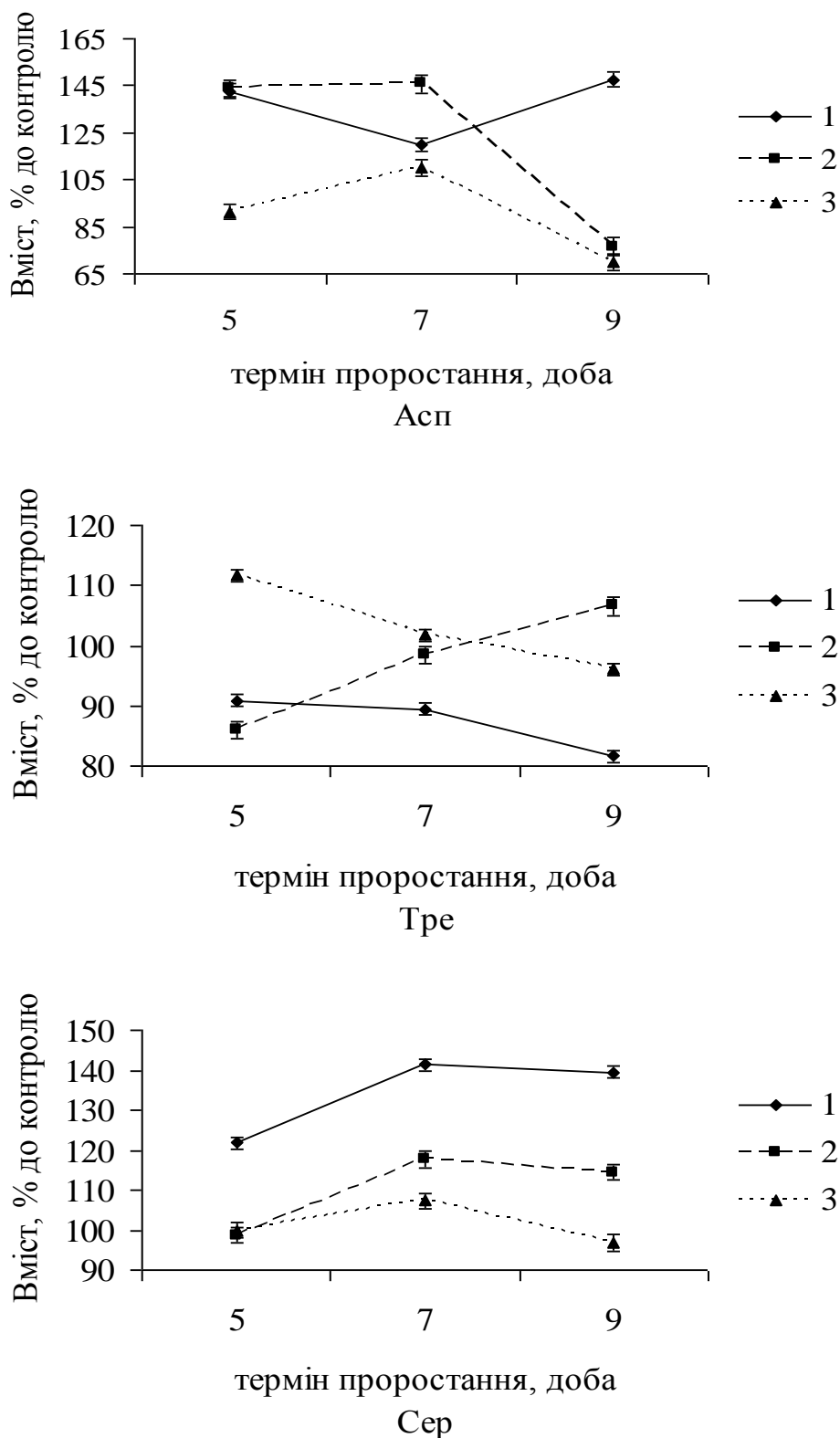


Рис. 5.1. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів свинцю: 1 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

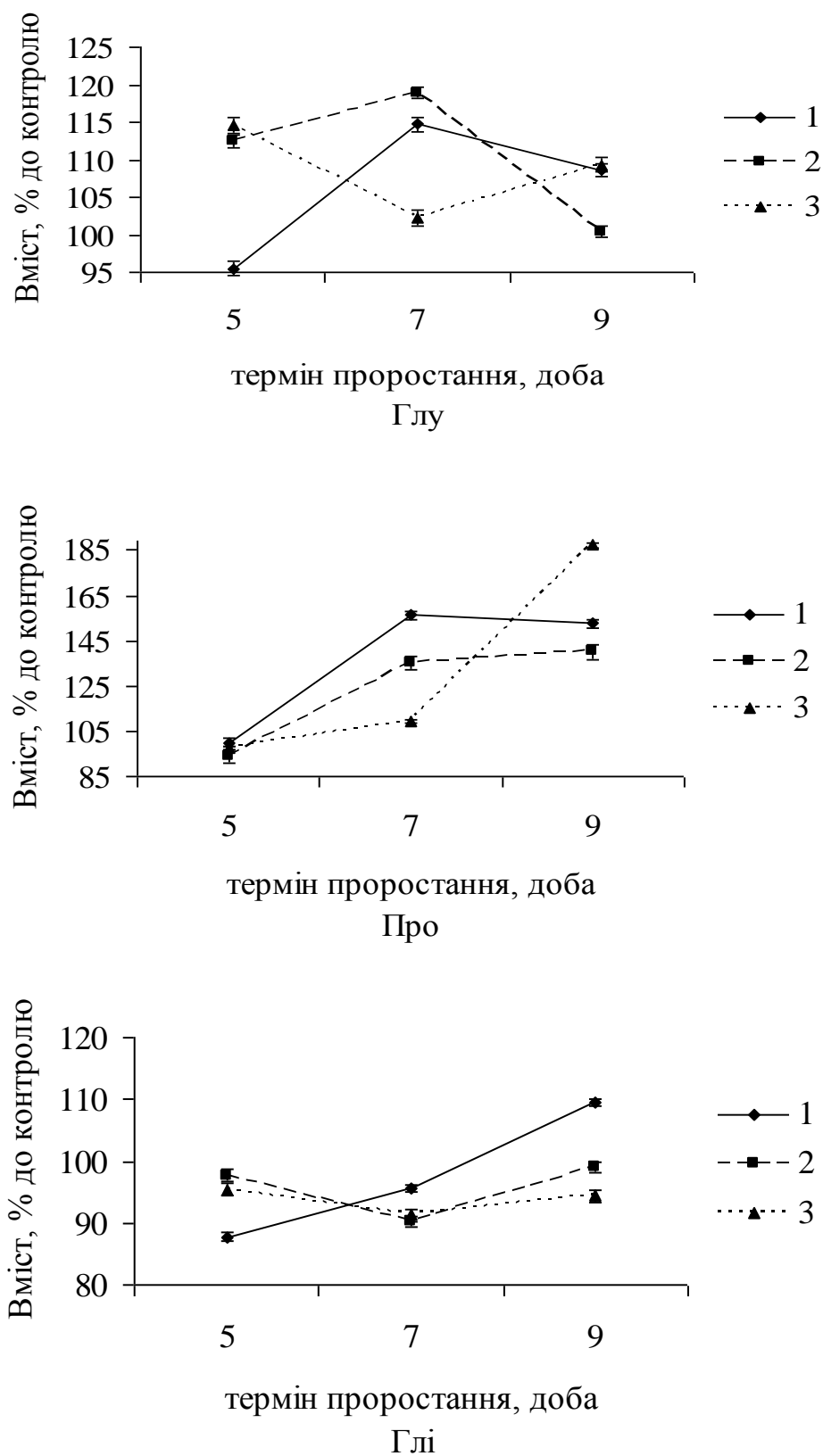


Рис. 5.2. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів свинцю: 1 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>



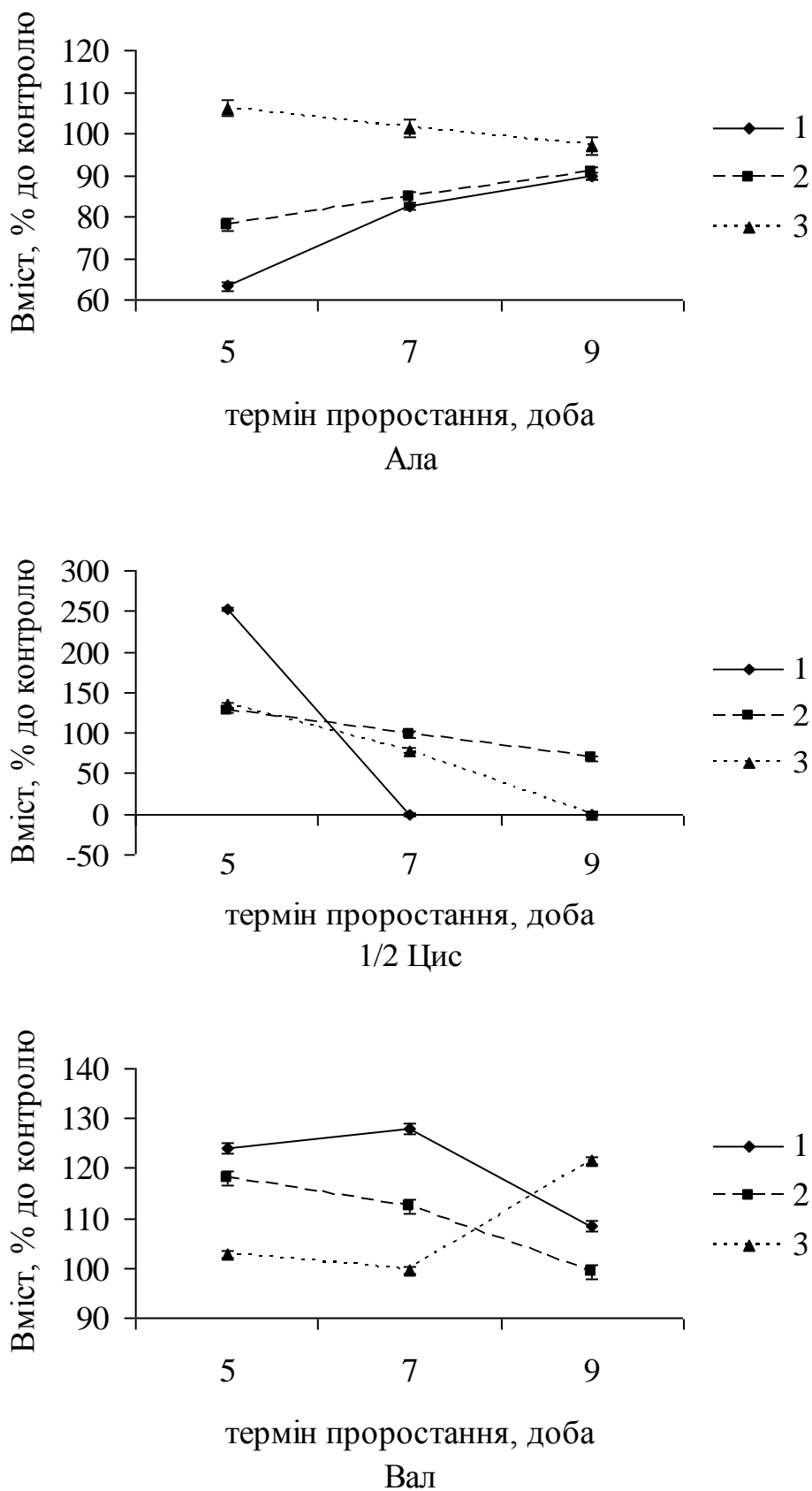


Рис. 5.3. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів свинцю: 1 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

За дії високої концентрації іонів свинцю зареєстровано зниження вмісту лізину протягом всього періоду проростання порівняно з контролем. Якщо концентрація невисока рівень лізину зменшується під час проростання, але залишається вищим, ніж контроль.

Неоднакова дія іонів свинцю протягом проростання встановлена і для вмісту гістидину.

Особливий інтерес становить вивчення вмісту таких амінокислот, як серин, цистеїн, тирозин, які містять додаткові групи  $-OH$  і  $-SH$ . Це збільшує кількість реакцій, на які здатні ці амінокислоти, зокрема, взаємодії білка, до складу яких вони входять, з іншими речовинами.

Як показали результати наших досліджень, за всіх концентрацій іонів свинцю і виключно на 5-ту добу його дії підвищувався вміст сірковмісних амінокислот цистеїну та метіоніну. Найбільший вміст зареєстровано для цистеїну (в 2,5 рази порівняно з контролем). На наступних стадіях проростання спостерігалось зниження його вмісту. За невисокої та середньої концентрацій іонів свинцю вміст метіоніну знижувався, у той час як для концентрації  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> навпаки спостерігалось його поступове підвищення протягом проростання (зд 31 до 49%). Серину також притаманне підвищення вмісту протягом проростання (з 22 до 39%) і тільки за дії високої концентрації. Вплив іонів свинцю на вміст тирозину в основному виявився гальмуючим. Виняток становили низька й висока концентрації токсиканта, за яких вміст тирозину підвищувався на 9-ту добу (12 і 36% відповідно).

Дослідження динаміки зміни вмісту проліну (рис. 5.1, додаток А-В) за всіх концентрацій іонів свинцю показало, що на першій стадії спостереження (5-та доба) його вміст був практично на рівні контролю, але у подальшому різко підвищувався і досяг найвищого рівня на 9-ту добу за концентрації ксенобіотика  $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> (187%).

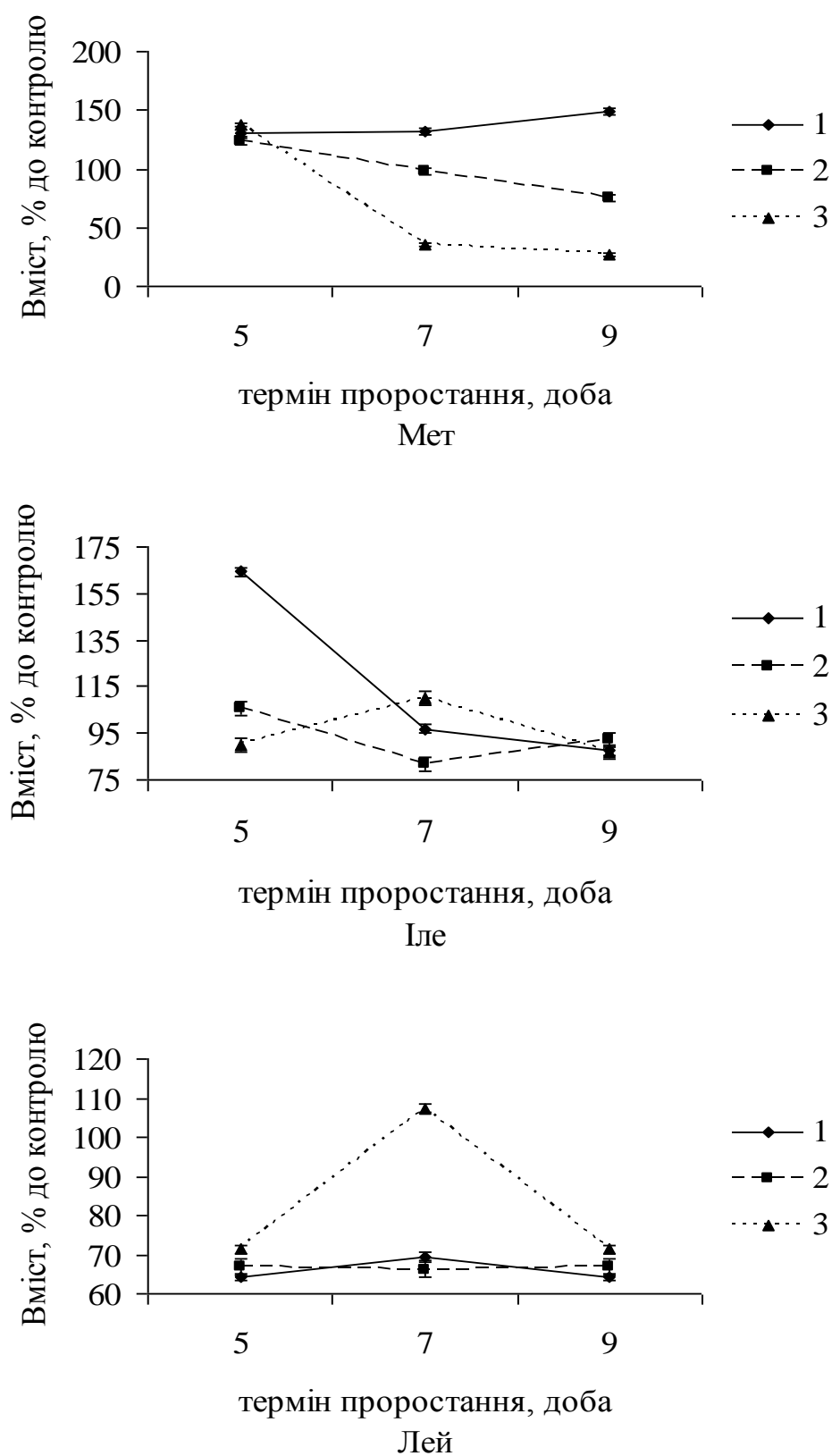


Рис. 5.4. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів свинцю: 1 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

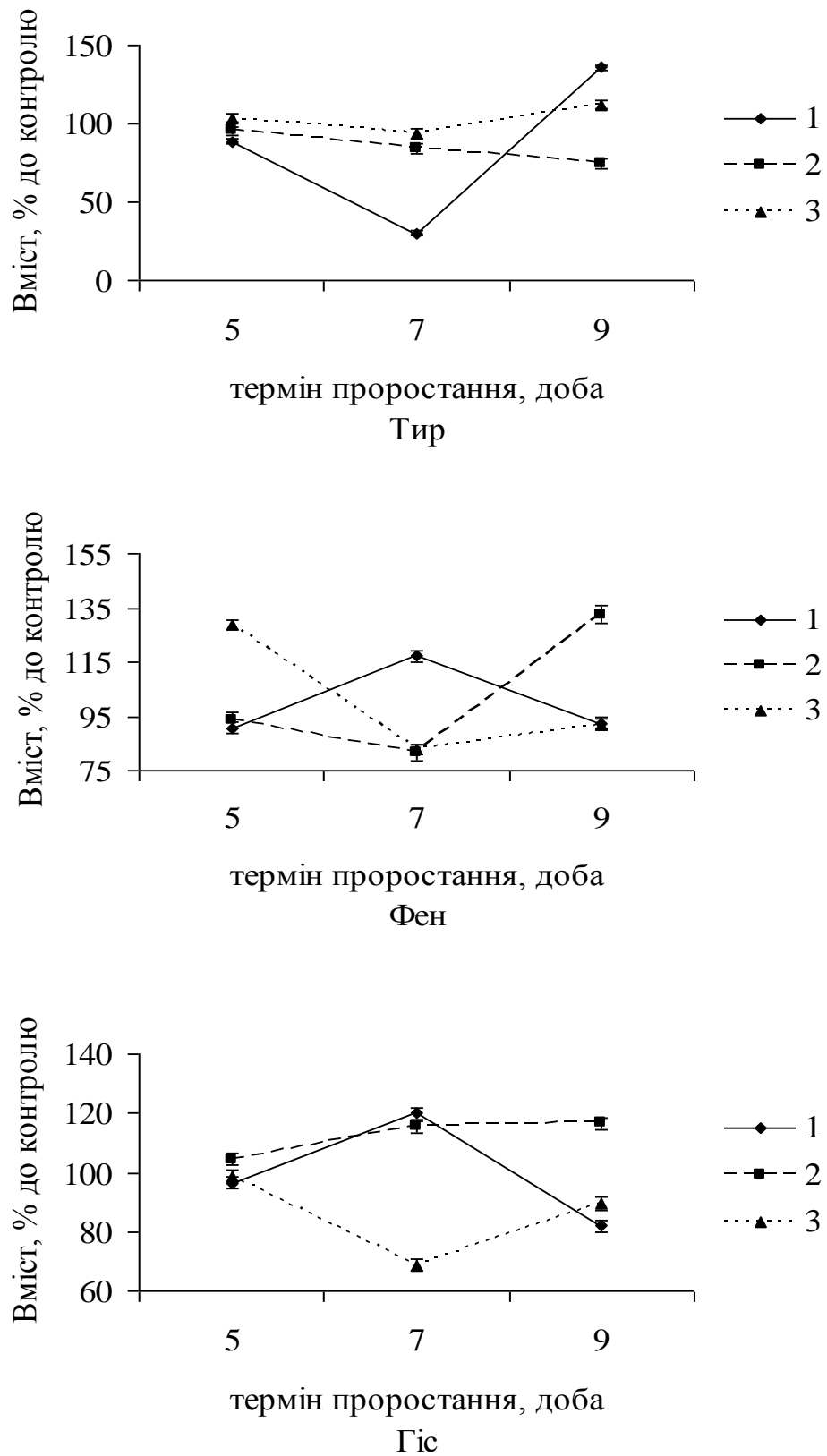


Рис. 5.5. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів свинцю: 1 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

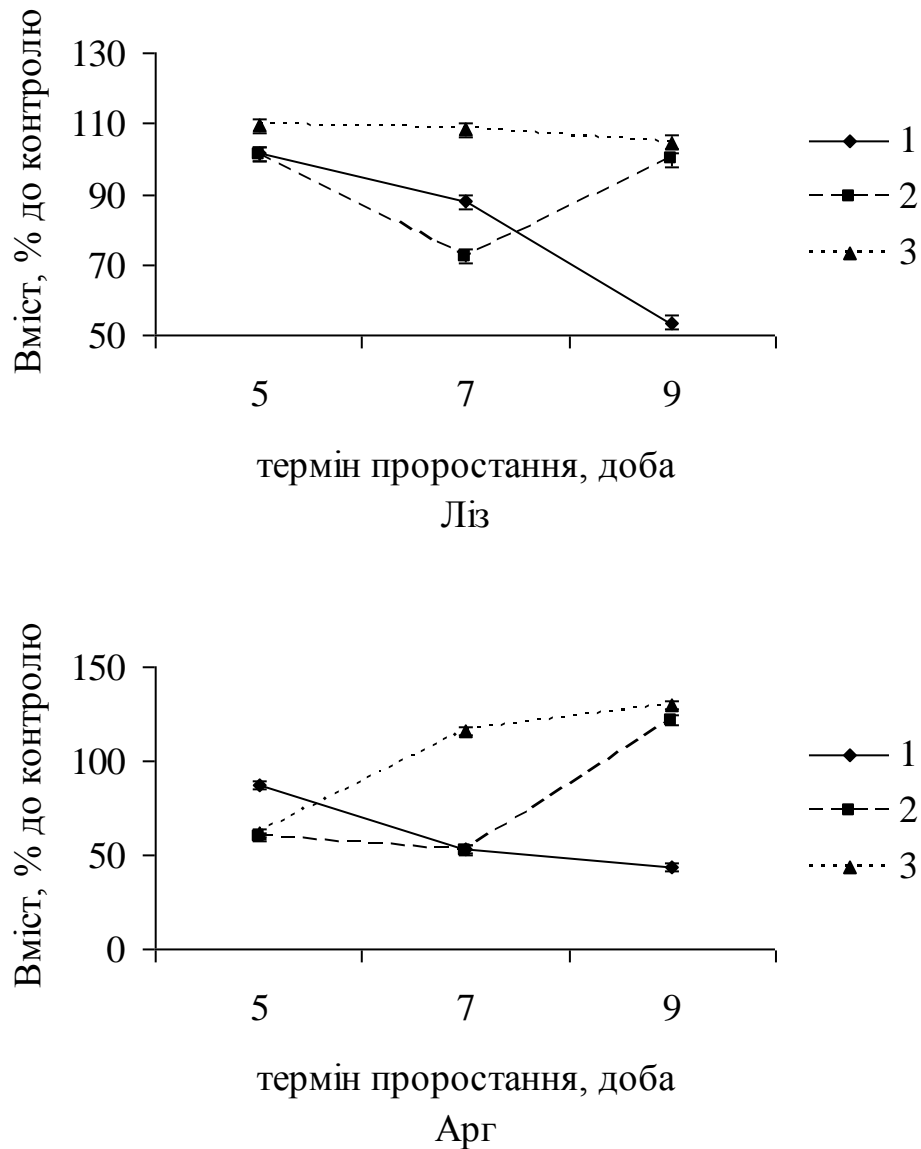


Рис. 5.6. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів свинцю: 1 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

Практично за всіх концентрацій свинцю й на всіх стадіях спостереження відмічалось зниження вмісту лейцину, аланіну, ізолейцину, треоніну, гліцину (рис. 5.1 і 5.2, додаток А-В). Виняток становив ізолейцин, вміст якого був значно підвищеним (на 64%) порівняно з контролем тільки на 5-ту добу дії токсиканту. Вміст валіну залежав від тривалості дії іонів свинцю та їх концентрації: зниження вмісту цієї амінокислоти за дії невисокої концентрації іонів свинцю на першій і другій стадіях

спостереження було на рівні контролю, різке підвищення відбувалося на останній (на 22%). Крива динаміки вмісту валіну за середньої та високої концентрацій плюмбуму мали подібний характер: підвищення на першій і другій стадіях відбору та зниження на 9-ту добу.

Залежність вмісту від концентрації іонів свинцю виявили на 5-ту добу проростання такі амінокислоти, як глютамін, аланін, валін, ізолейцин, лейцин; на 7-му добу – треонін, серин, пролін, аланін, валін, метіонін, тирозин, гістидин; на 9-ту добу – аспарат, серин, гліцин, метіонін, лізин, аргінін.

Загальною закономірністю впливу іонів свинцю було підвищення практично на всіх стадіях проростання вмісту проліну, серину, валіну та зниження кількості лейцину, аланіну та гліцину. Вміст цистеїну підвищувався тільки на початковій стадії впливу ксенобіотика.

На перших двох стадіях спостереження відмічався неоднаковий вплив іонів кадмію на вміст аспартату (рис. 5.3, додаток А-В). Так, у концентрації  $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> на 5-ту добу відмічалось достовірне підвищення його вмісту до 32%. У концентрації  $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> цей показник був нижчим ніж контроль, на 25 %, а у високій концентрації – близьким до контролю. На 7-му добу проростання підвищувався вміст аспартату, що було притаманне тільки кадмію в концентрації  $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>. На 9-ту добу дії іонів кадмію всіх концентрацій зареєстровано зниження вмісту аспартату з 38 до 40%. Вміст глютамату за дії кадмію в низькій концентрації був практично на рівні контролю, а в середній і високій – знижений з 8 до 21%.

Вміст амінокислот, що мають лужні властивості (рис. 5.4, додаток А-В) (лізин, аргінін, гістидін) змінювався дуже суттєво, його рівень залежав від тривалості дії й концентрації кадмію. Динаміка зміни вмісту лізину була однаковою для всіх досліджених концентрацій важких металів: підвищення на 5-ту, зниження на 7-му й знову підйом на 9-ту добу, але значення були нижчими, ніж контроль, або на його рівні.

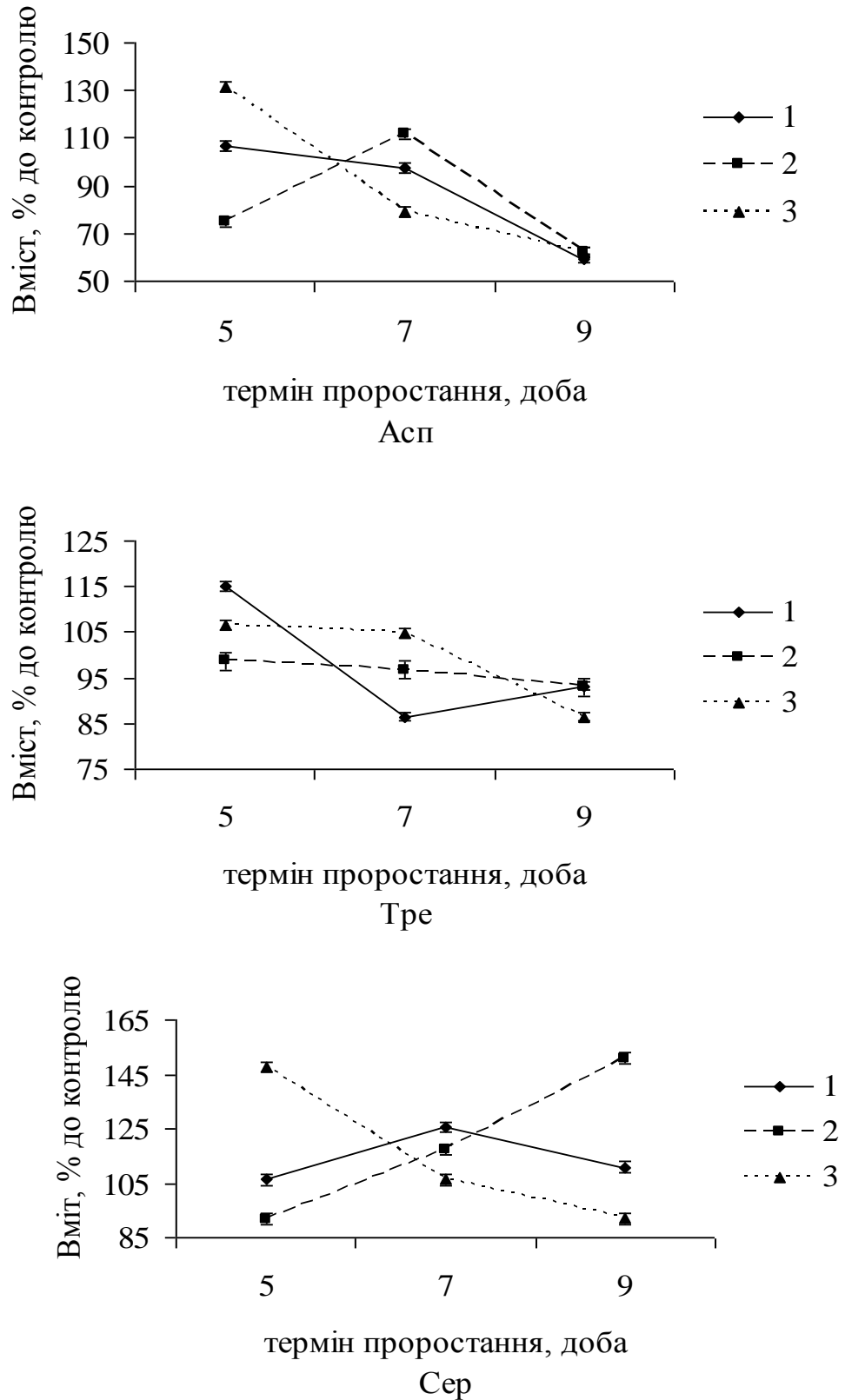


Рис. 5.7. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів кадмію: 1 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

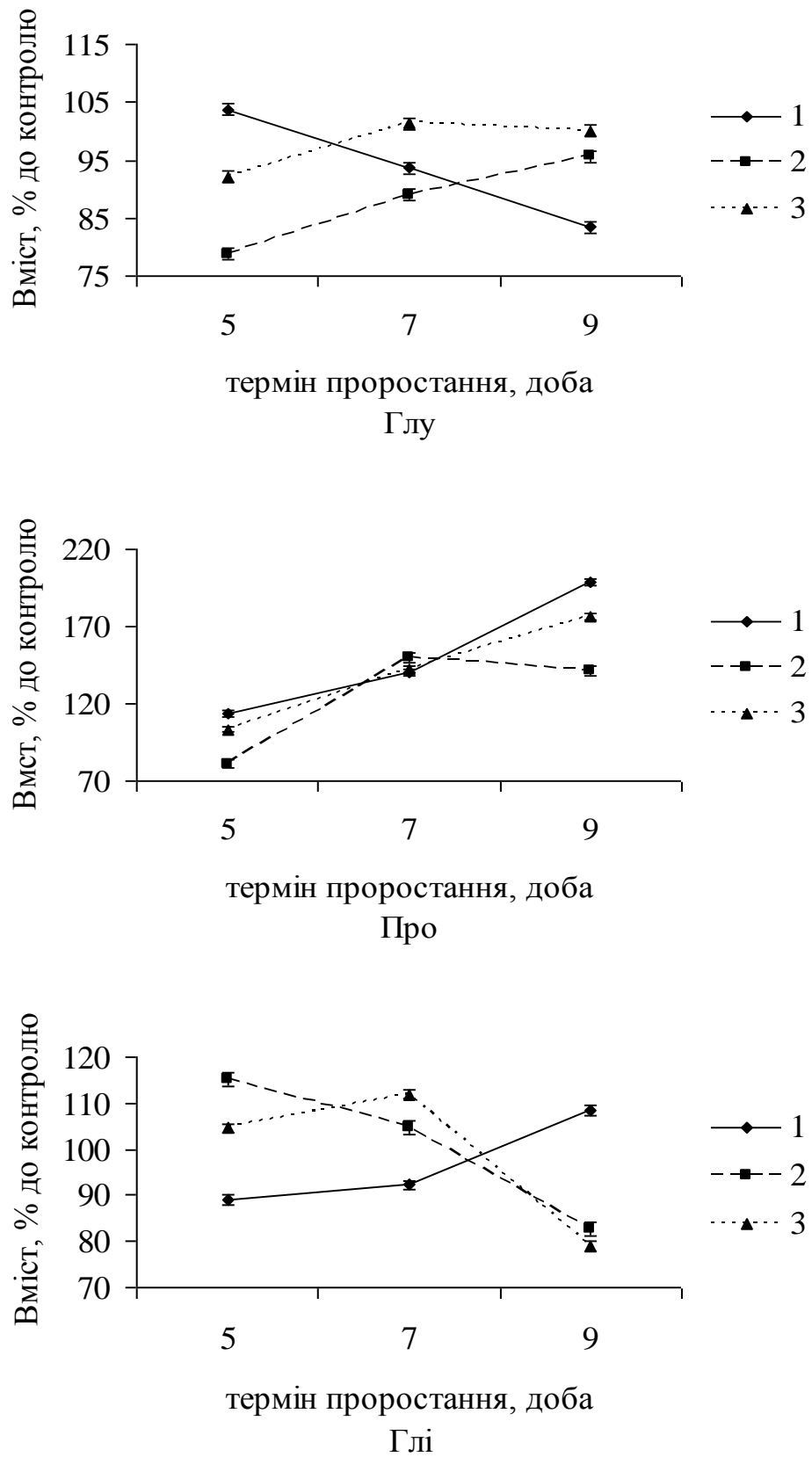


Рис. 5.8. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів кадмію: 1 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>



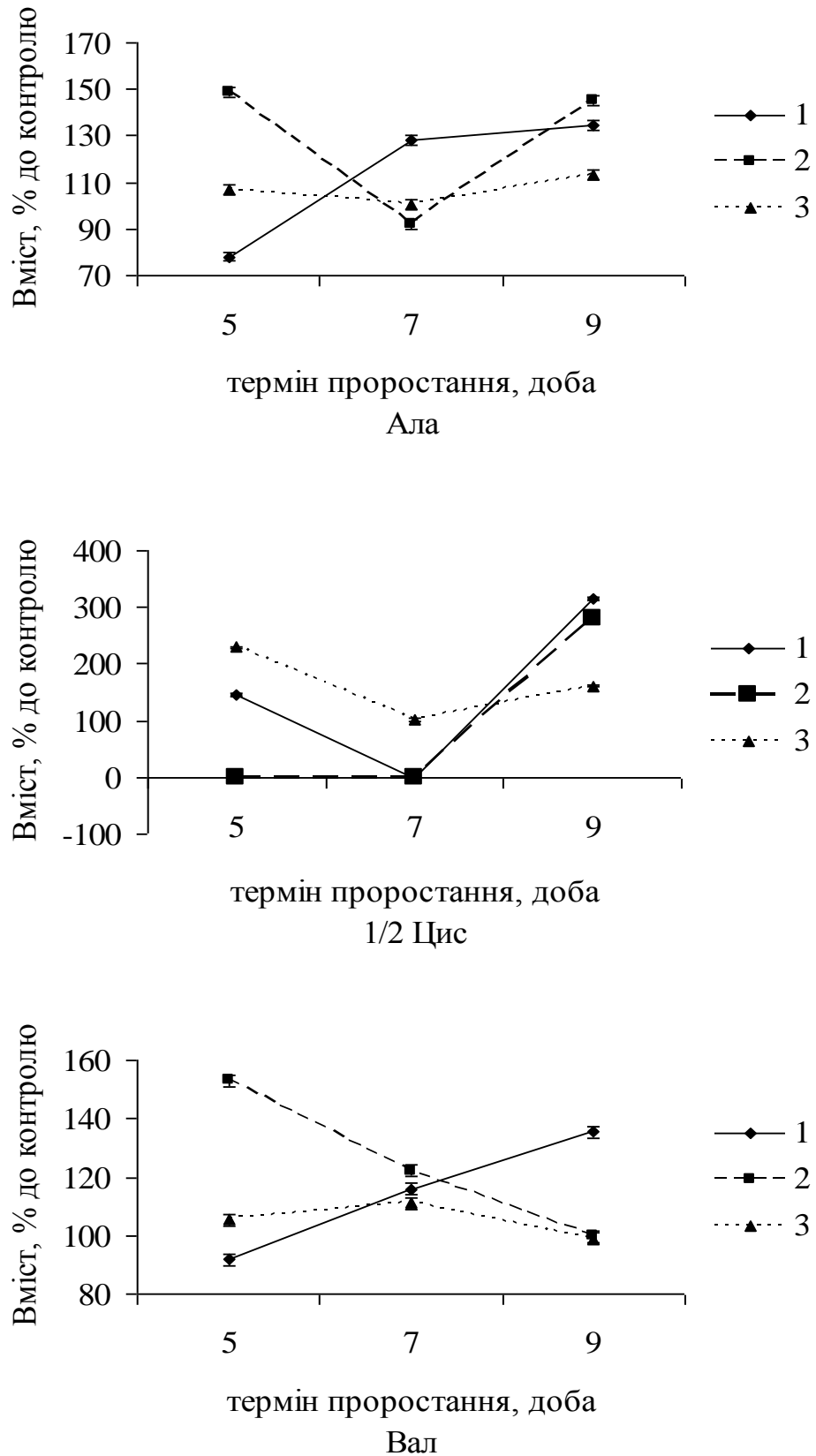


Рис. 5.9. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів кадмію: 1 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

Динаміка вмісту аргініну й гістидину мала протилежний характер: вміст аргініну був знижений за всіх концентрацій іонів кадмію протягом всього періоду спостереження, а гістидину – підвищений.

Основною закономірністю впливу кадмію першого і третього варіантів досліду виявилось підвищення вмісту цистеїну на 5-ту й 7-му добу спостереження. У другому варіанті досліду ( $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>) вміст був підвищеним тільки на третьому етапі відбору. Вміст метіоніну був значно підвищений на 5-ту добу за низької та середньої концентрацій важкого металу. На останній стадії відбору частка цієї сірковмісної амінокислоти різко знижувалася на 51-66%. Для серину характерним в основному було підвищення вмісту за дії іонів кадмію. Під час вивчення впливу ксенобіотика на вміст тирозину було помічено, що криві змін цього показника для кожної концентрації відрізнялися. На першому етапі спостереження (5-та доба) всі три концентрації кадмію вплинули негативно на вміст тирозину особливо за концентрації  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>. Найсуттєвіший вплив на накопичення цієї амінокислоти виявила концентрація кадмію  $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>, за якої вміст тирозину різко підвищувався в 1,7 разу.

Серед моноамінокарбонових кислот (рис. 5.3 і 5.4, додаток А-В), зокрема, валіну, аланіну, серину, цистеїну, спостерігалось в основному підвищення їх вмісту за дії цієї чи іншої концентрації іонів кадмію. Ксенобіотики за всіх концентрацій знижували вміст лейцину. Вміст інших амінокислот цієї групи (ізолейцину, треоніну, гліцину) за дії іонів кадмію показав як підвищення, так і зниження цього показника протягом проростання.

Серед циклічних амінокислот (фенілаланіну, тирозину, гістидину) тільки гістидин показав однозначно підвищений вміст за умов дії іонів кадмію протягом всього періоду проростання.

Слід відмітити, що за умов дії іонів кадмію характерним було підвищення вмісту проліну практично на всіх стадіях проростання.

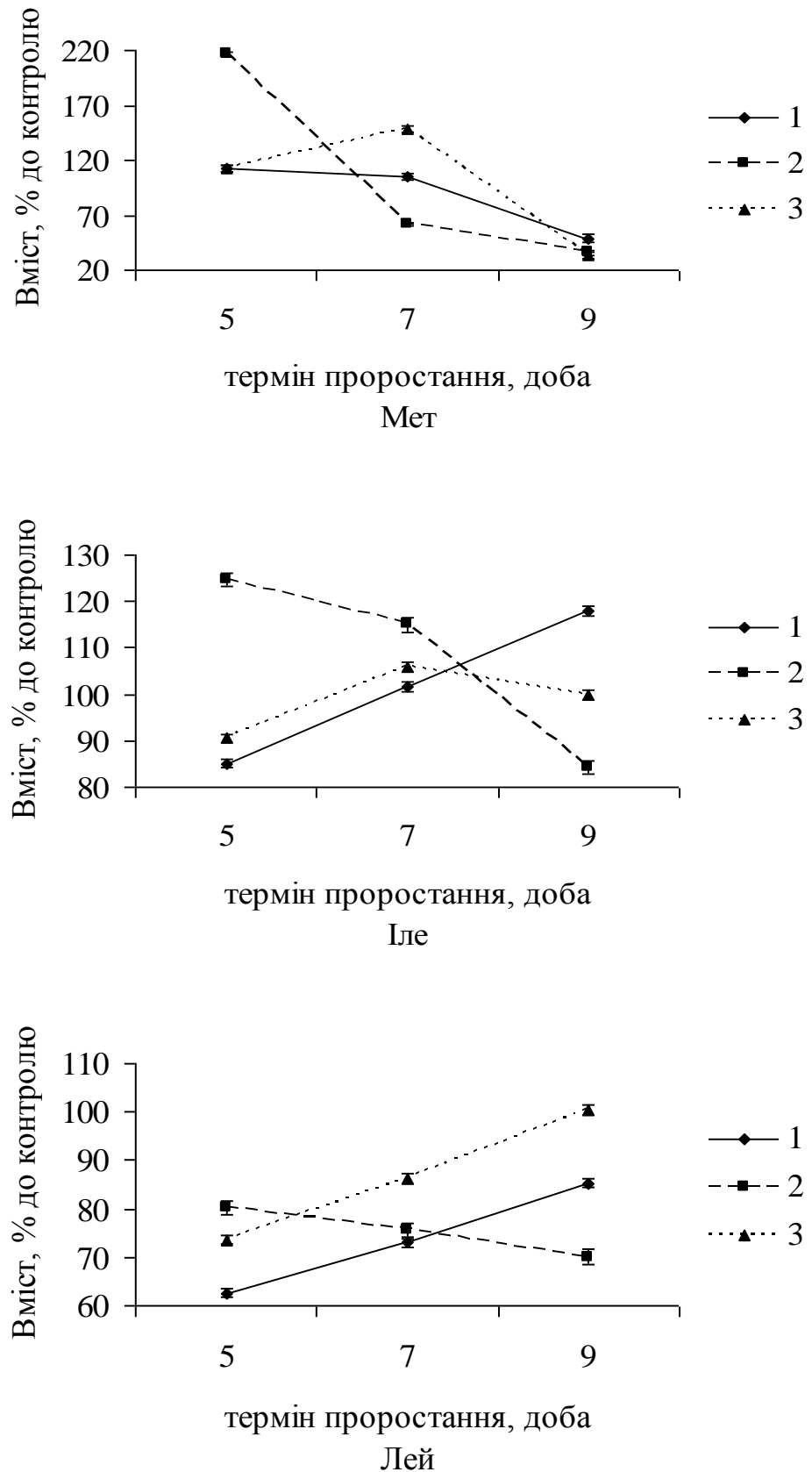


Рис. 5.10. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів кадмію: 1 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

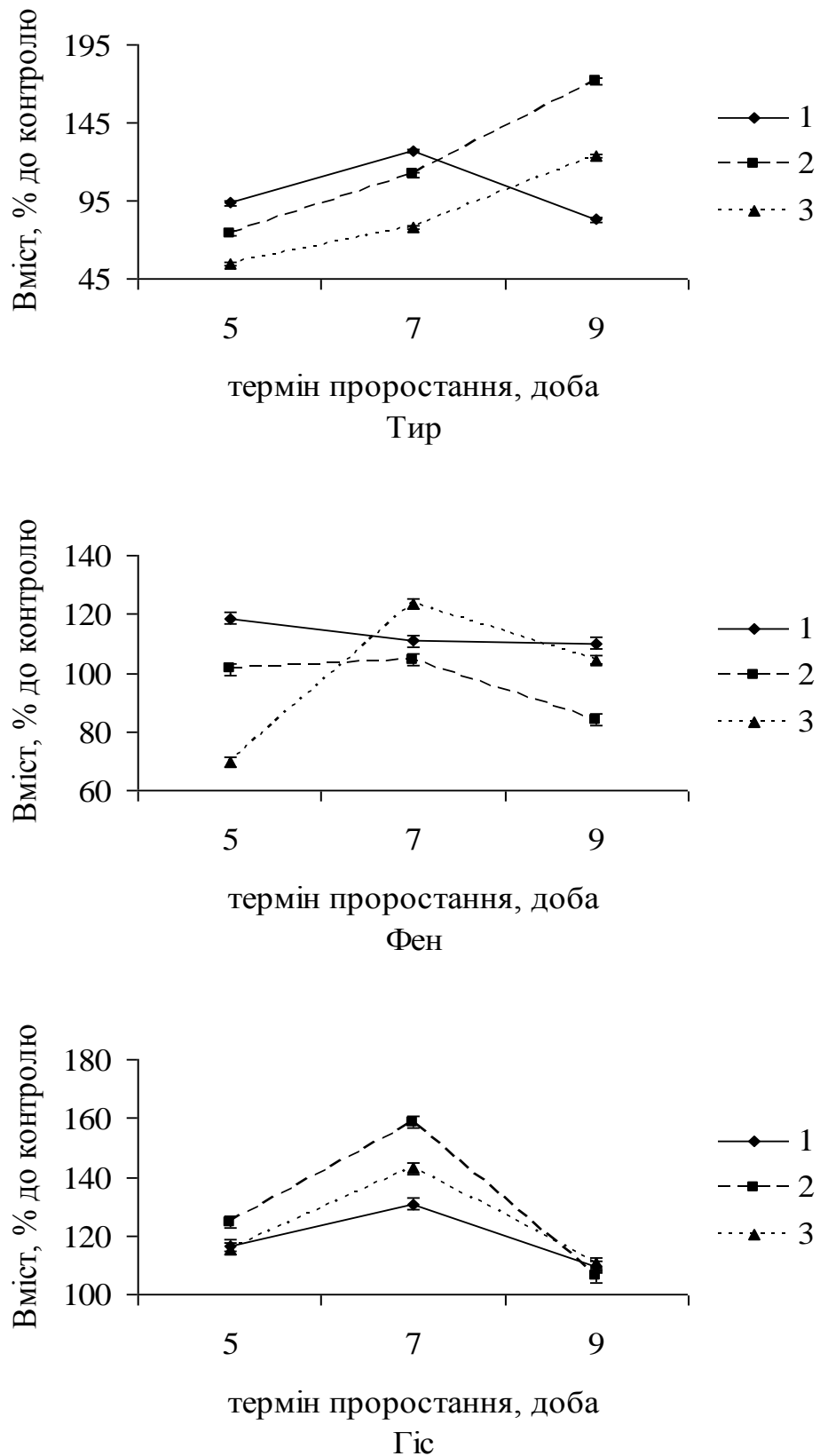


Рис. 5.11. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів кадмію: 1 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

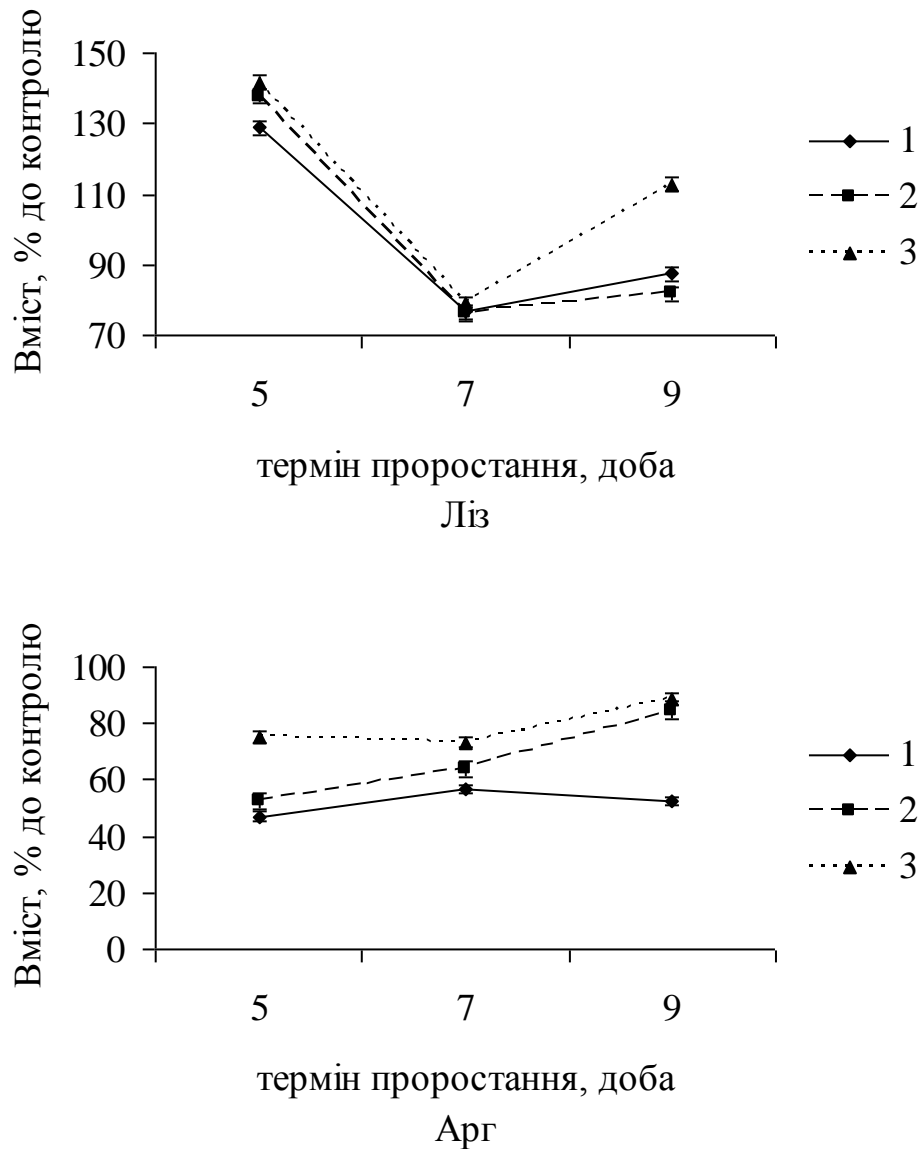


Рис. 5.12. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів кадмію: 1 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

Таким чином, для дії іонів кадмію характерним було зниження вмісту аргініну й лейцину та підвищення вмісту гістидину, цистеїну, аланіну, серину, проліну й валіну. Вплив цього ксенобіотику на інші амінокислоти виявився неоднозначним, що відбилось як у зниженні, так і в підвищенні цього показника.

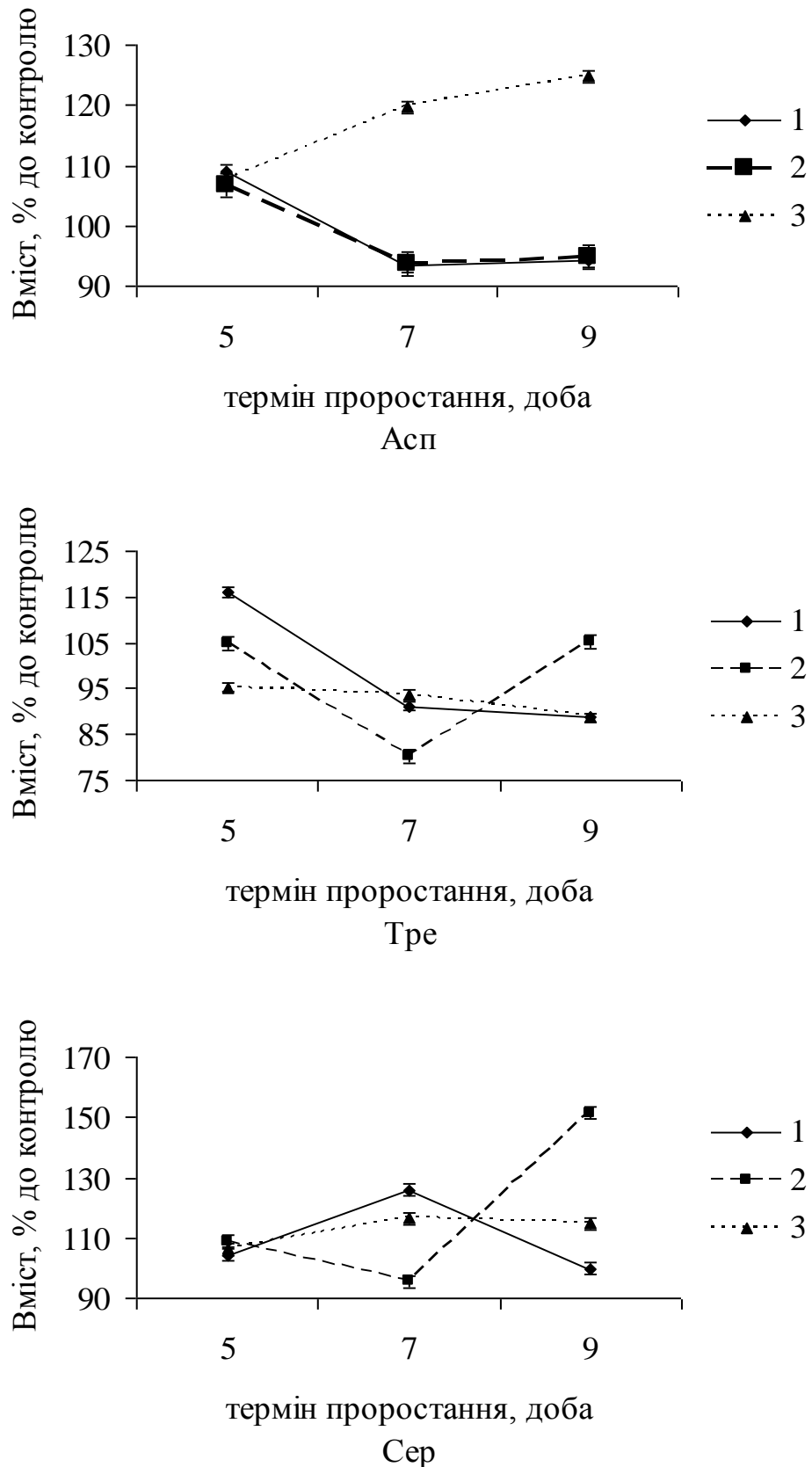


Рис. 5.13. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів нікелю: 1 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>

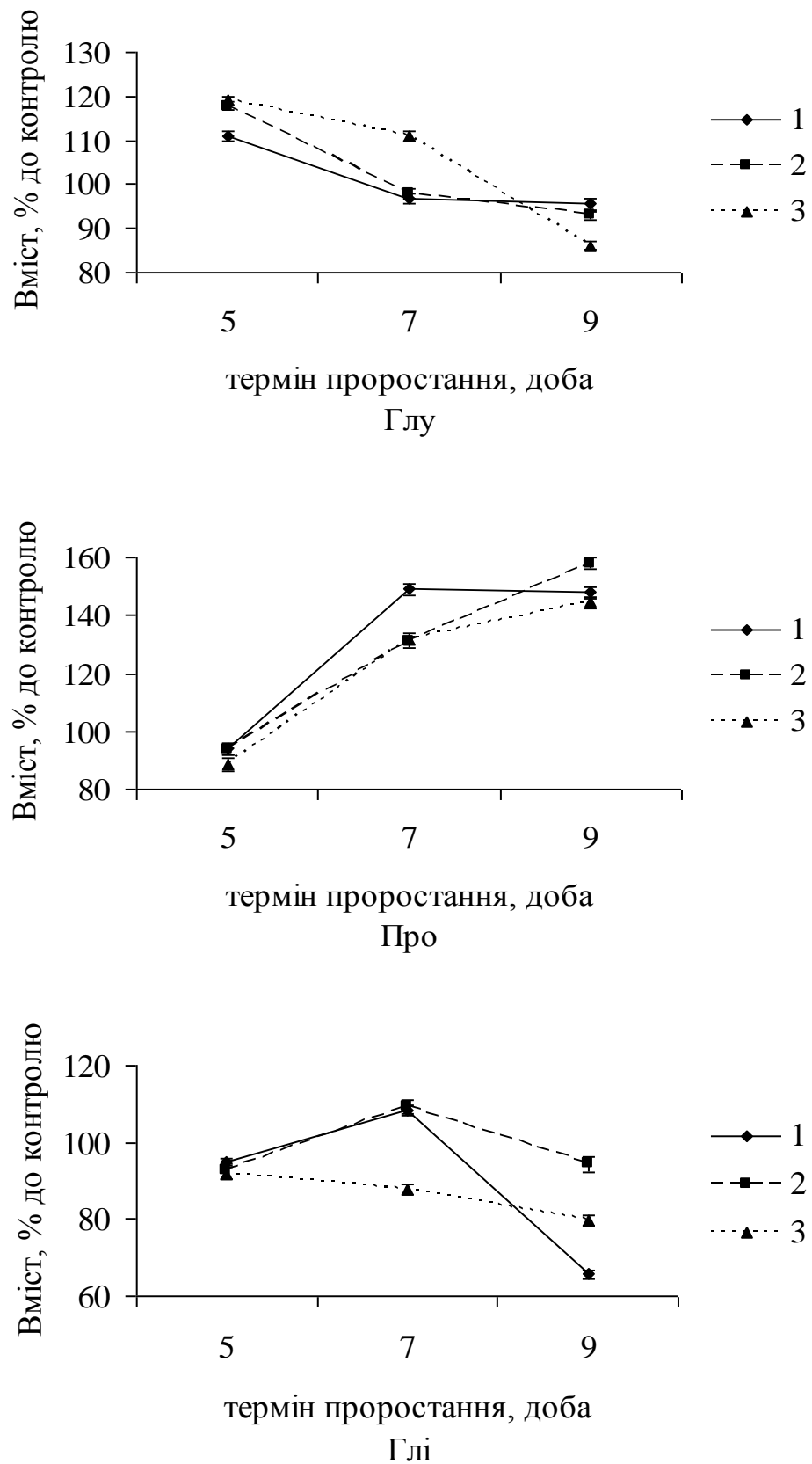


Рис. 5.14. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів нікелю: 1 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>

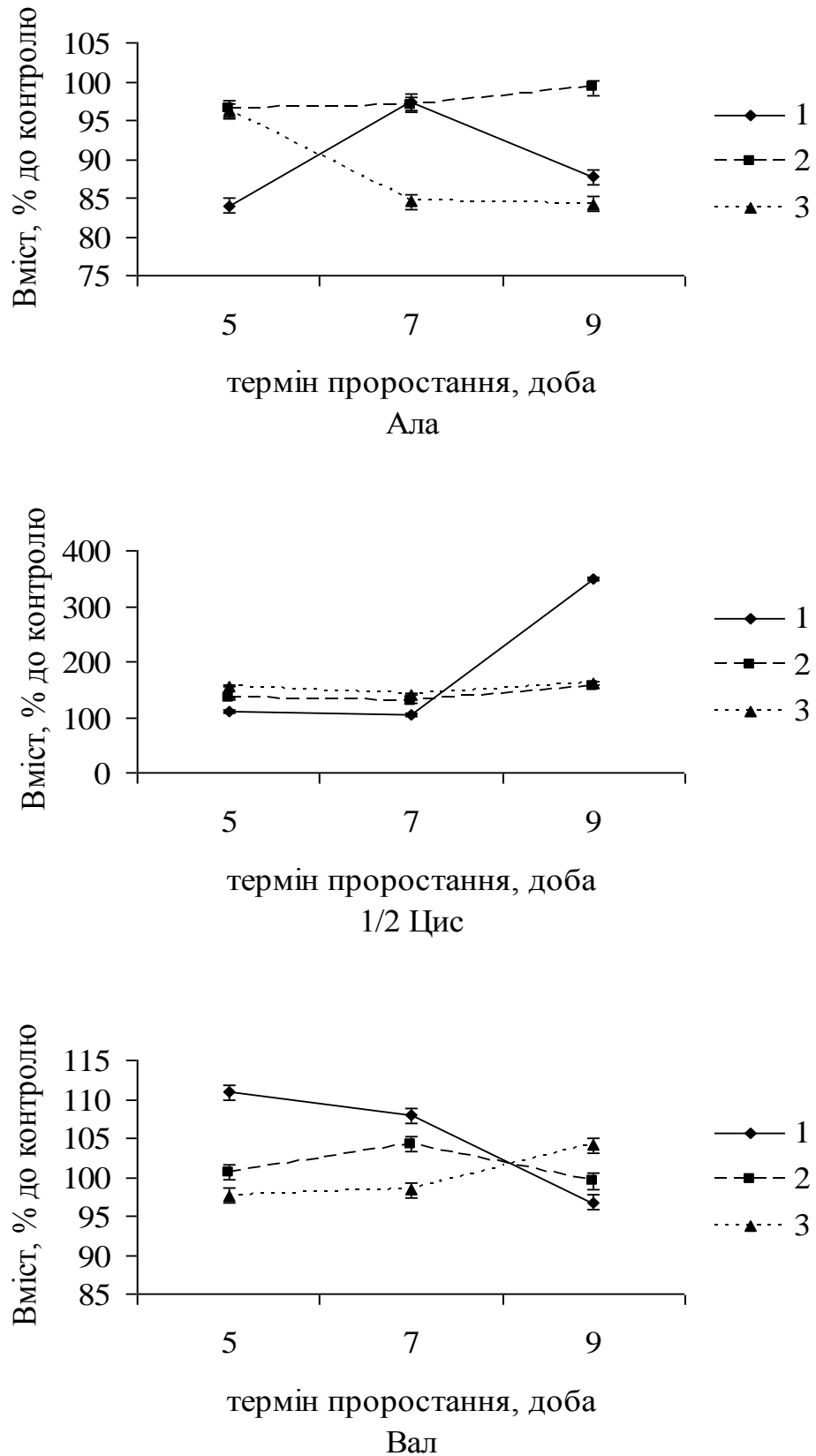


Рис. 5.15. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів нікелю: 1 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>



Слід зазначити, що криві залежності вмісту амінокислот від стадії проростання за дії високої концентрації, як правило, різко відрізнялися від кривих за дії низької та середньої концентрації кадмію.

Аналіз отриманих даних також свідчить про неоднаковий вплив різних концентрацій нікелю на форму кривих залежності вмісту амінокислот від тривалості дії металу (рис. 5.5, 5.6, додаток А–В).

Так, динаміка зміни вмісту дикарбонових амінокислот (аспартату, глутамату) за низької концентрації нікелю мала протилежний характер, а за середньої та високої – однаковий. Дія іонів нікелю проявлялась як у підвищенні, так і в зменшенні вмісту основних амінокислот (лізину, гістидину, аргініну). Характер динаміки змін вмісту лізину за дії нікелю у концентраціях  $1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> та  $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>: підвищення на 5-ту добу (на 12 і 16% відповідно), зниження на 7-му добу (на 15 і 9% відповідно) і знову підвищення на 9-ту добу (на 11 і 14% відповідно). За дії високої концентрації нікелю вміст лізину був зменшений на всіх стадіях проростання кукурудзи в межах 5-17%.

Для аргініну характерним було суттєве зменшення його вмісту на початкових стадіях росту (на 18-34%) і підвищення на останній (на 6-11%).

Підвищення вмісту гістидину в апікальній меристемі кореня кукурудзи зареєстроване за середньої та високої концентрацій іонів нікелю протягом всього періоду спостереження, а за концентрації  $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup> – тільки на 5-ту добу. Відомо, що гістидин активно включається в синтез білків, входить до складу ферментативних та гідрофільних білків, а також цитохромів с мітохондрій, і бере участь в утворенні енергоносіїв типу АТФ під час окислювального фосфорилування. Крім того, молекули гістидину входять в активні центри ферменту глутамінсинтетази, яка бере участь у біосинтезі глютаміну. У процесі ферментативної реакції молекули гістидину беруть участь у зв'язуванні двох субстратів – глутамату й АТФ.

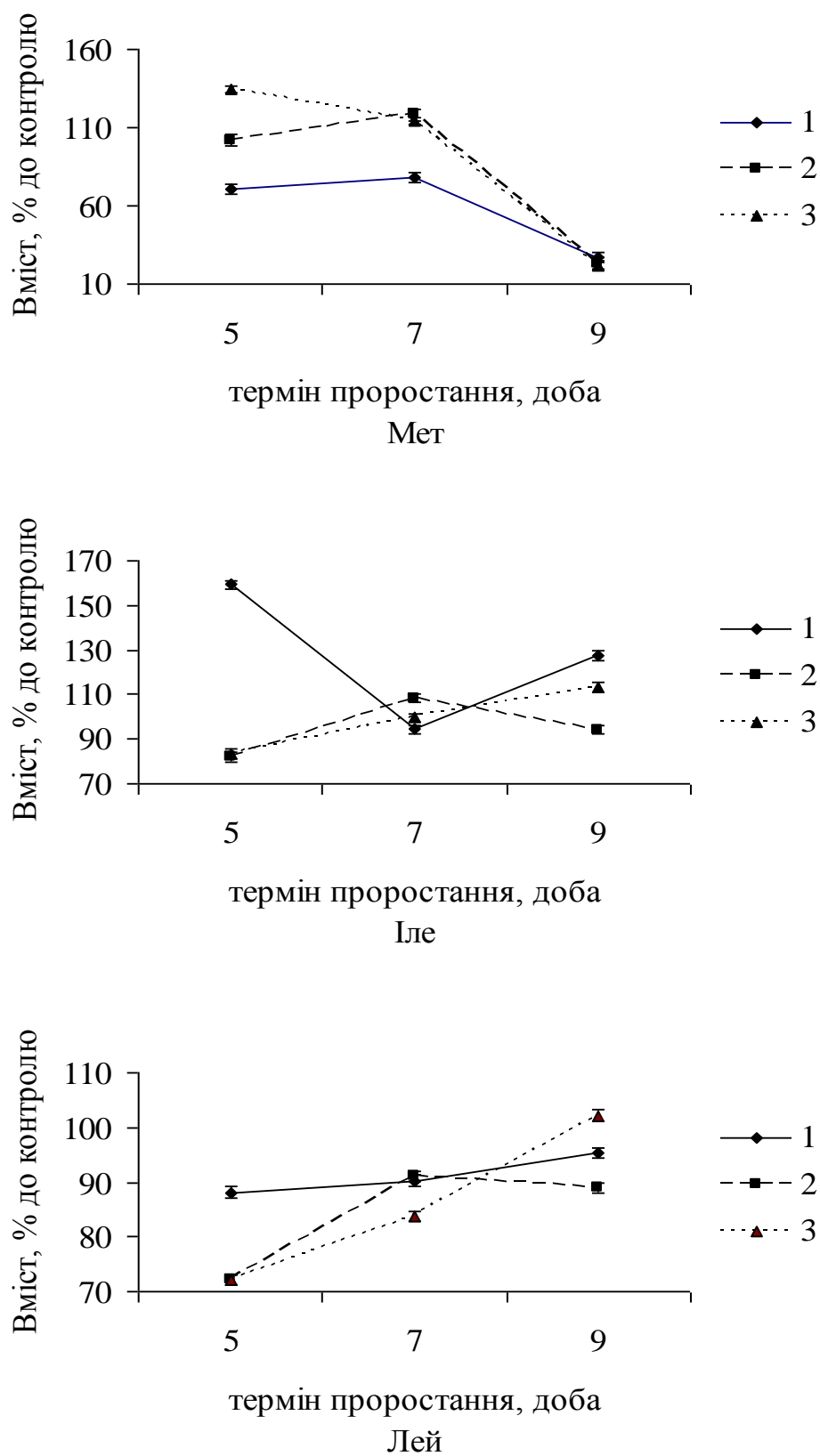


Рис. 5.16. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів нікелю: 1 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>

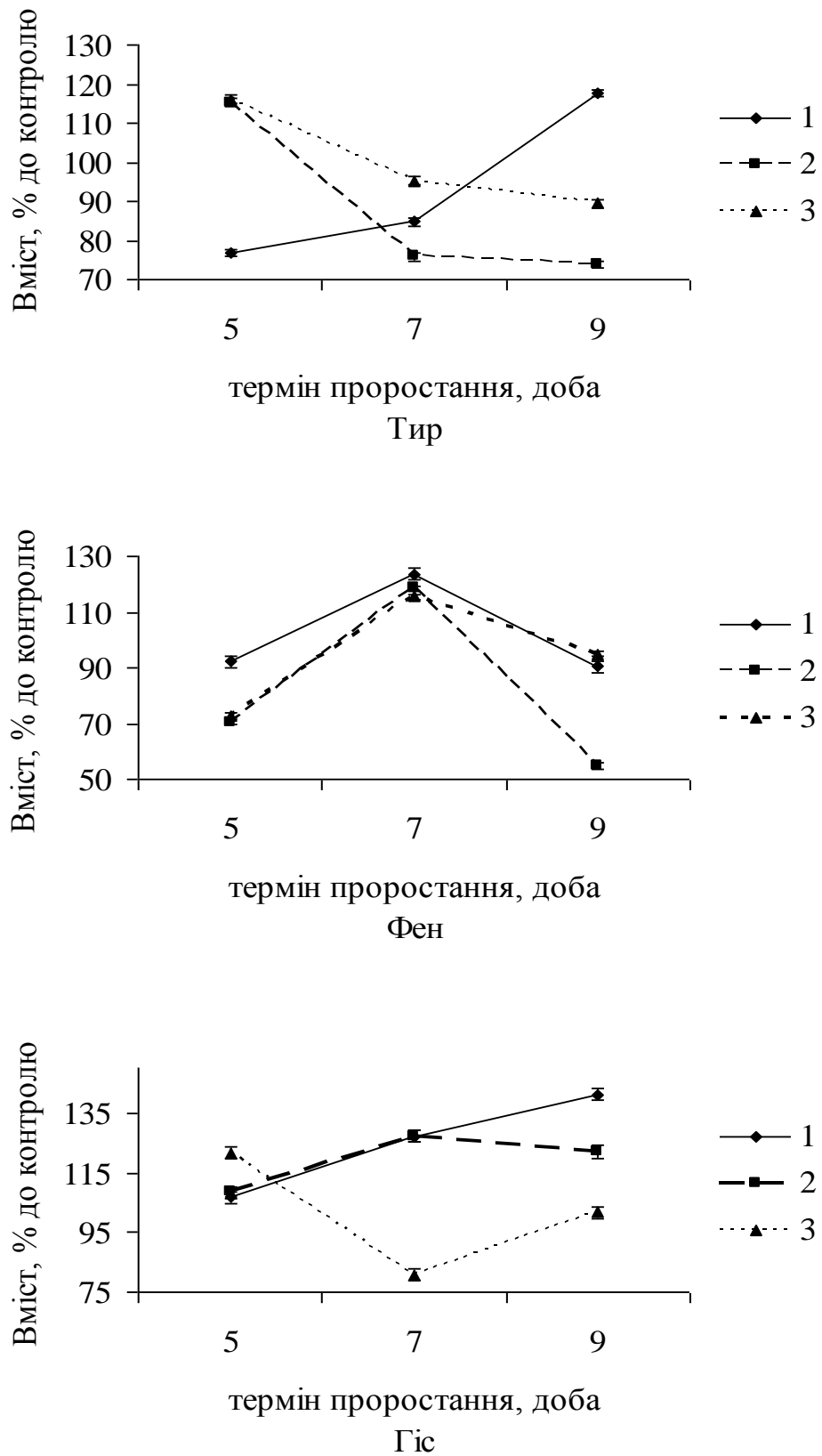


Рис. 5.17. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів нікелю: 1 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>

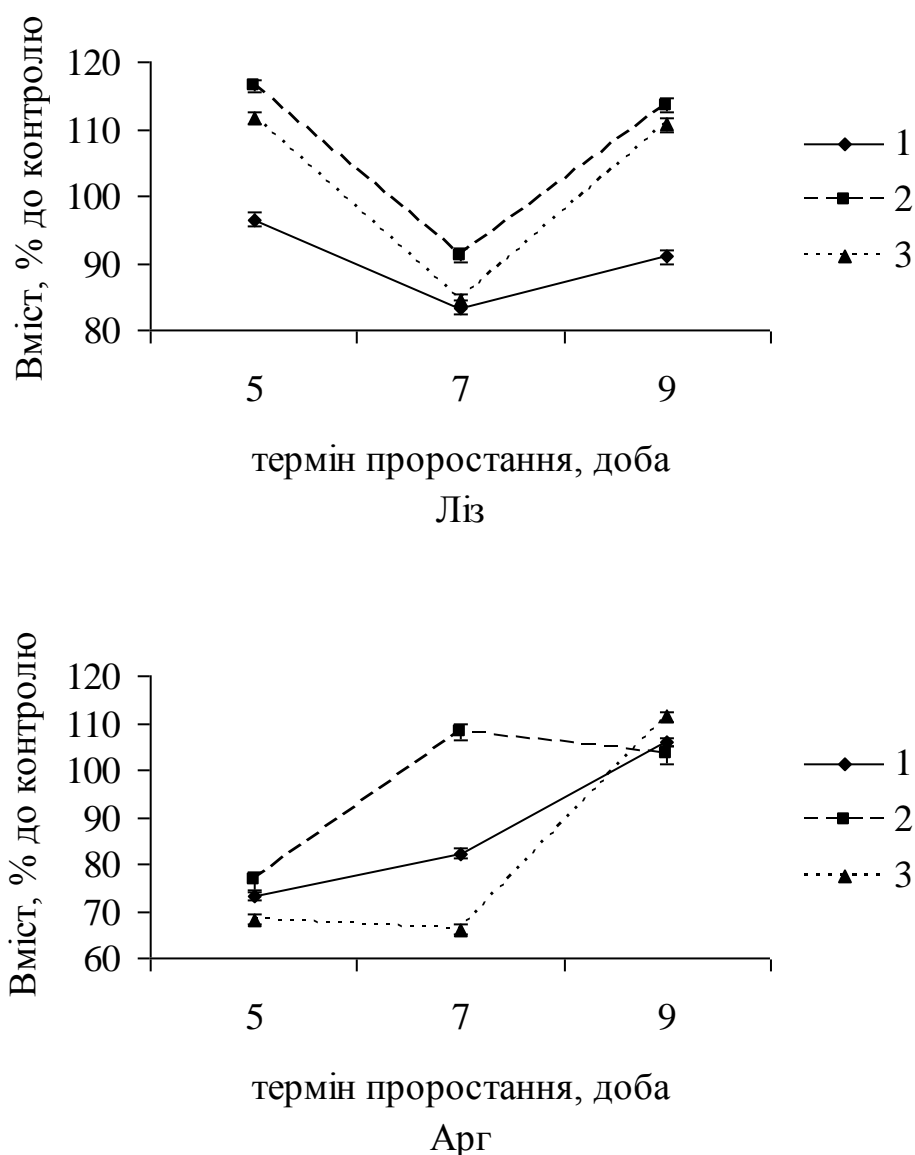


Рис. 5.18. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за дії іонів нікелю: 1 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>

Серед сірковмісних амінокислот суттєво збільшувався вміст цистеїну (рис. 5.5, додаток А-В). Особливо велике його нагромадження (більше в 3,5 разу) відмічалось за умов дії високої концентрації нікелю. Відомо, що важливу роль у детоксикації іонів важких металів відіграють металтіонеїни, які мають високий вміст цистеїну, здатний зв'язувати важкі метали, що сприяє виживанню рослини (Антоняк та ін., 2015). У той же час, вміст метіоніну знижується протягом проростання, що особливо яскраво

виявляється під час дії високої концентрації нікелю. На останній стадії спостереження рівень метіоніну за всіх концентрацій ксенобіотика знижений однаково (в середньому на 76%).

Зареєстровано, що вміст серину був підвищеним, або знаходився на рівні контролю (рис. 5.5, додаток А-В). Найбільший його вміст (у 1,5 разу більший, ніж контроль) встановлено на останній фазі спостереження і за найбільшої концентрації нікелю.

Динаміка змін вмісту тирозину (рис. 5.6, додаток А-В) за умов дії низької, середньої і високої концентрацій нікелю мала протилежний характер: якщо для перших двох варіантів вміст цієї амінокислоти знижувався від 6,8 до 3,8; 4,6% відповідно, то для третього варіанта цей показник поступово збільшувався від 4,5 до 6,1%.

Крива динаміки вмісту фенілаланіну була практично однаковою для всіх досліджуваних концентрацій токсиканта: на першій стадії спостереження цей показник знижувався, на другій – різко підвищувався, а на останній знову знижувався, але значення були або близькими до контролю (у першому й третьому варіанті концентрацій), або значно нижчим (у другому варіанті). Практично в усіх випадках вміст лейцину й аланіну був зниженим, у той час як валіну – підвищеним, або близьким до контролю.

Значно відрізнявся від інших за динамікою вмісту ізолейцину третій варіант досліджу: за високої концентрації нікелю його вміст був значно підвищеним на 5-ту добу (на 59,4%), потім знижувався, залишаючись практично на рівні контролю, і знову підвищувався на останньому етапі спостереження (на 27,4%). Для концентрації іонів нікелю  $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup> вміст ізолейцину спочатку знижувався на 17% (5-та доба), потім перевищував контроль на 84 і 13,3% відповідно до другого й третього етапів спостереження (рис. 5.6, додаток А-В).

Вміст треоніну та гліцину в першому варіанті протягом проростання поступово знижувався (рис. 5.5, додаток А-В). У другому варіанті ( $1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>) криві динаміки вмісту цих амінокислот були протилежно

спрямованими, за високої концентрації нікелю їх рівень знижувався у випадку треоніну з 4,9 до 4,1%, а гліцину – з 5,0 до 4,0% (у контрольних зразків вміст підвищувався з 5,3 до 6,1%).

За впливу всіх концентрацій іонів нікелю вміст проліну на першій стадії спостереження виявився дещо нижчим, ніж контролю (на 6-12%), але в подальшому спостерігалось різке підвищення цього показника за всіх варіантів обробки нікелем рослин кукурудзи (рис. 5.5, додаток А-В).

Таким чином, для іонів нікелю практично в усіх дослідках спостерігалось зниження вмісту аргініну, лейцину, аланіну та підвищення вмісту гістидину, цистеїну, серину, проліну й валіну.

Вміст аспартату за сумісної дії іонів свинцю, кадмію та нікелю на першій стадії спостереження мав величину подібну, до дії нікелю. На 7-му добу його вміст різко підвищувався (на 62%) і далі знижувався, але був вищим, ніж контроль, на 18% (рис. 5.7, додаток А-В). Динаміка вмісту глутамату мала протилежний характер: він суттєво підвищувався на 5-ту добу (на 43%), а потім його величина знизилася та становила 97% до контролю (рис. 5.7, додаток А-В). Динаміка змін вмісту лізину (рис. 5.8, додаток А-В) за сумісної дії важких металів на всіх стадіях спостереження була подібною до дії іонів кадмію й нікелю: поступовий підйом протягом усього періоду проростання, хоча всі значення були нижчими, ніж контроль. Іони свинцю, навпаки, спричинювали падіння вмісту лізину, що на третій стадії спостереження дорівнювало 58% від контролю. Зміни вмісту аргініну (рис. 5.7, додаток А-В) були подібними до змін цього показника у лізину. Різниця в тому, що на 7-му добу за сумісної дії вміст аргініну був найнижчим серед усіх досліджених варіантів на 65%. На відміну від окремої дії важких металів сумісний вплив на вміст гістидину (рис. 5.8, додаток А-В) призводив до його різкого падіння на 7-му добу (на 47%), у той час як індивідуальна дія в цей період викликала підйом вказаного показника. На 9-ту добу вміст гістидину за сумісної дії та впливу іонів кадмію був близький до контролю.

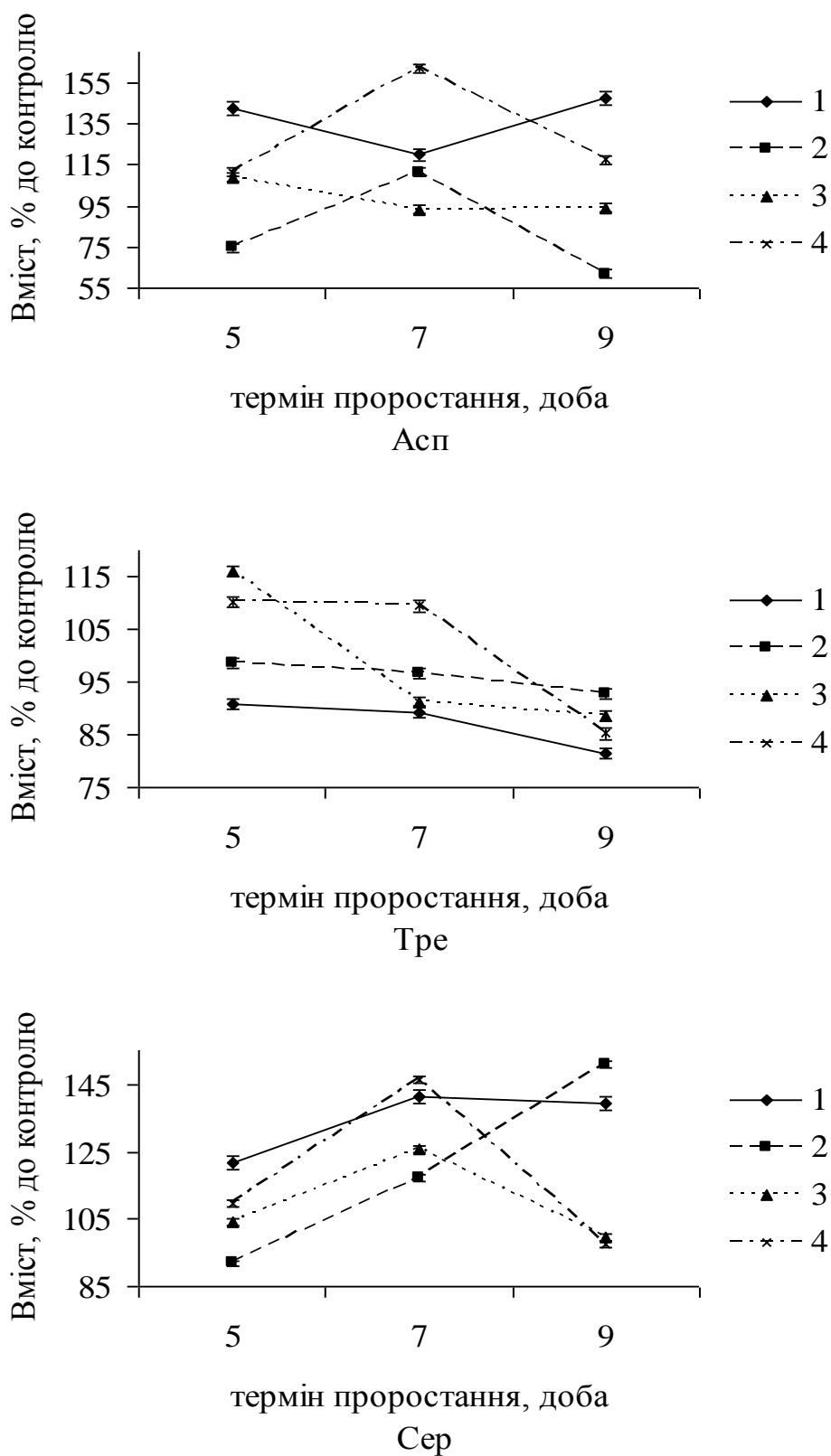


Рис. 5.19. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за комбінованої дії іонів важких металів: 1 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$

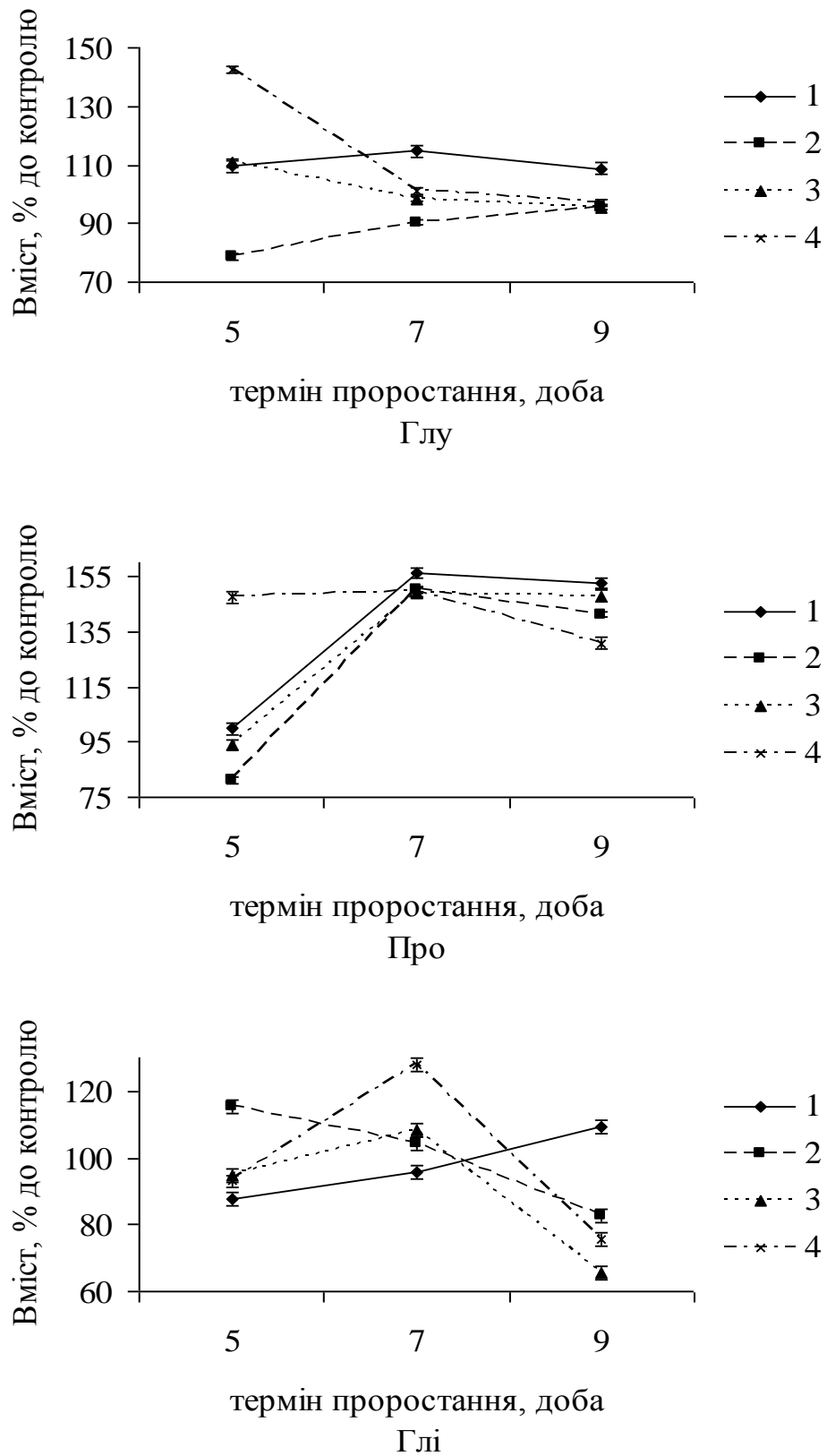


Рис. 5.20. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за комбінованої дії іонів важких металів: 1 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$



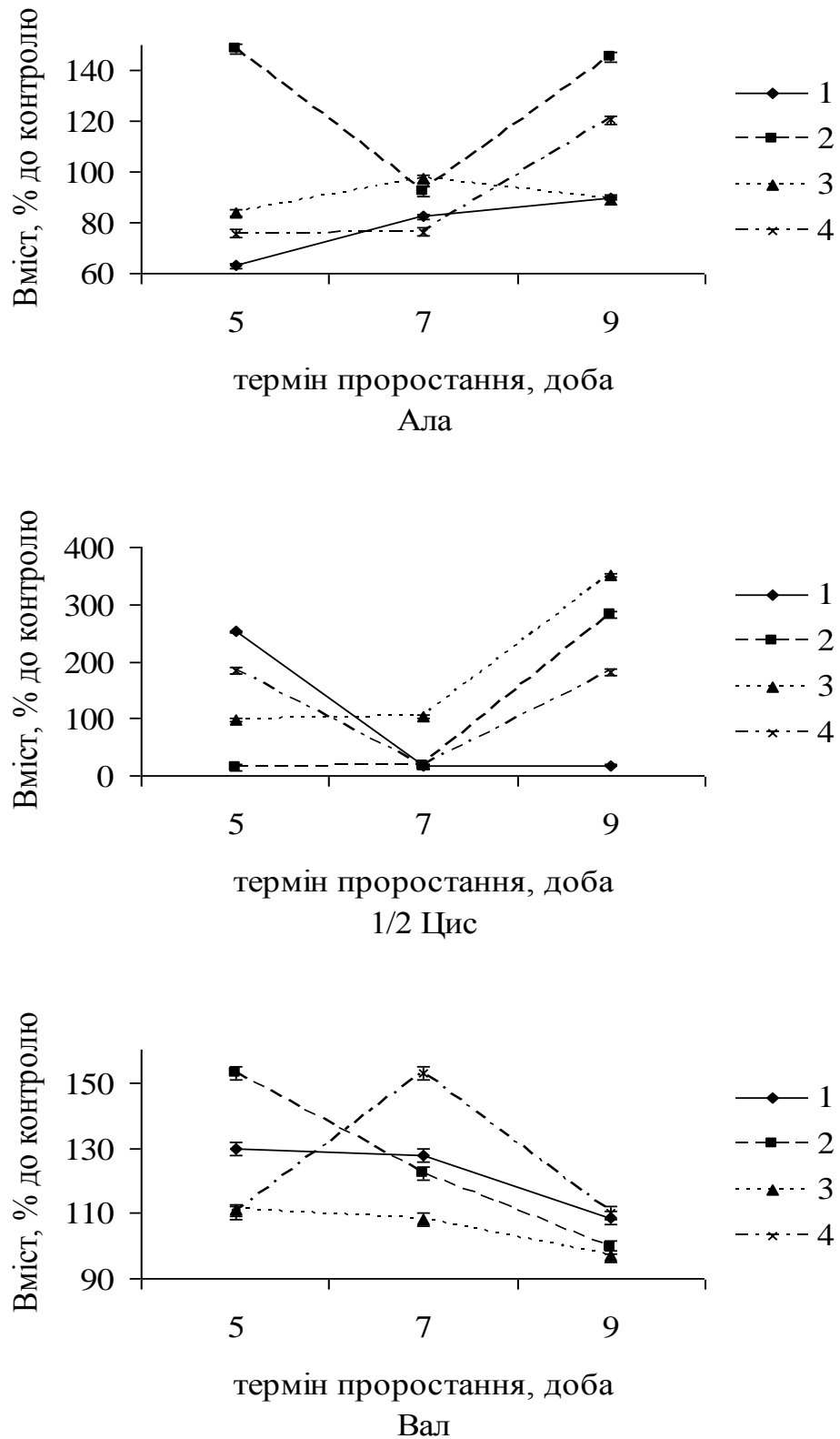


Рис. 5.21. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за комбінованої дії іонів важких металів: 1 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$

Зміни вмісту цистеїну (рис. 5.7, додаток А–В) практично для всіх досліджених варіантів (за винятком іонів нікелю) були практично однаковими: суттєвий підйом на 5-ту добу впливу, потім на 7-му – різке падіння, до слідових кількостей, а на 9-ту – знову підвищення. Відмінності полягали в рівні цих підвищень: за сумісної дії значення були нижчими порівняно з окремою дією. Сумісна дія важких металів викликала підвищення вмісту метіоніну на 5-ту та 7-му доби впливу (на 17 та 32% відповідно), далі різке зменшення (на 59%). Порівняно з окремою дією, на перших двох стадіях спостереження рівень сумісної дії на вміст метіоніну був подібний до дії іонів свинцю, а на останній – до дії іонів кадмію та нікелю (рис. 5.8, додаток А-В). Вміст серину (рис. 5.7, додаток А-В) за комбінованої дії супроводжувався підвищенням порівняно з контролем на перших двох стадіях відбору (на 10 і 46% відповідно), а потім його вміст був практично на рівні контролю. Динаміка вмісту серину за сумісного впливу була подібна до змін за дії іонів нікелю. Як за окремої, так і за сумісної дії відмічалось зниження вмісту лейцину на всіх стадіях проростання. За сумісної дії вміст лейцину гальмувався найбільшою мірою на перших двох стадіях порівняно з окремою, а на 9-ту добу підвищувався і був найближчим до рівня варіанта з кадмієм (рис. 5.8, додаток А-В). Вміст ізолейцину за сумісної дії був знижений порівняно з контролем протягом всього дослідження, у той час як за окремої дії крива зміни вмісту цієї амінокислоти була складнішою (рис. 5.8, додаток А-В). Крива зміни вмісту аланіну за сумісної дії не була подібною до жодного з досліджуваних варіантів окремого впливу важких металів. На перших двох стадіях спостереження подібно до варіантів зі свинцем та нікелем вміст аланіну був знижений, а на 9-ту добу підвищувався подібно до дії іонів кадмію (рис. 5.7, додаток А-В). Вміст треоніну за сумісної дії на 5-ту й 7-му доби був підвищеним на 10%, а потім знижувався на 15% порівняно з контролем.

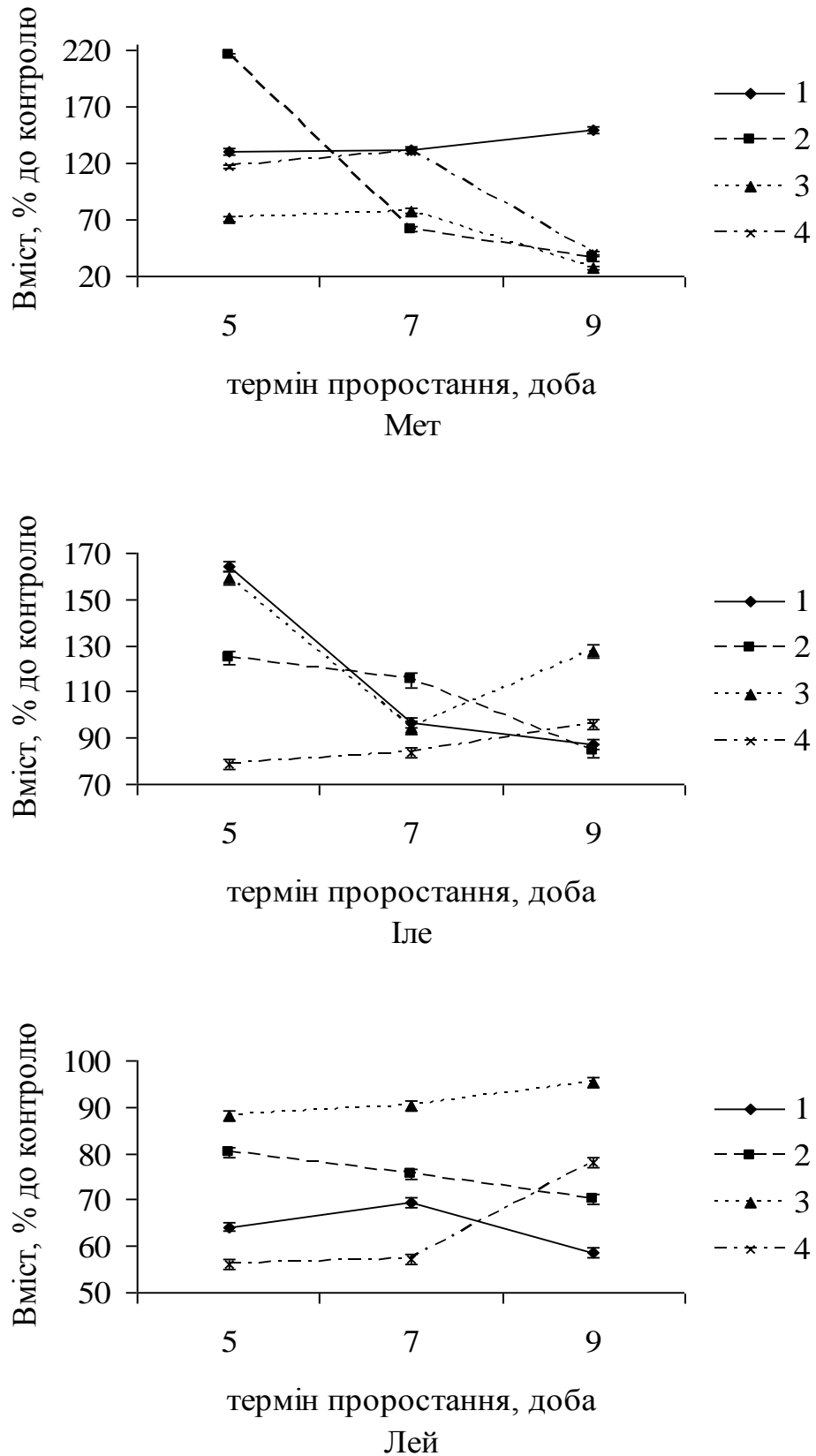


Рис. 5.22. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за комбінованої дії іонів важких металів: 1 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$

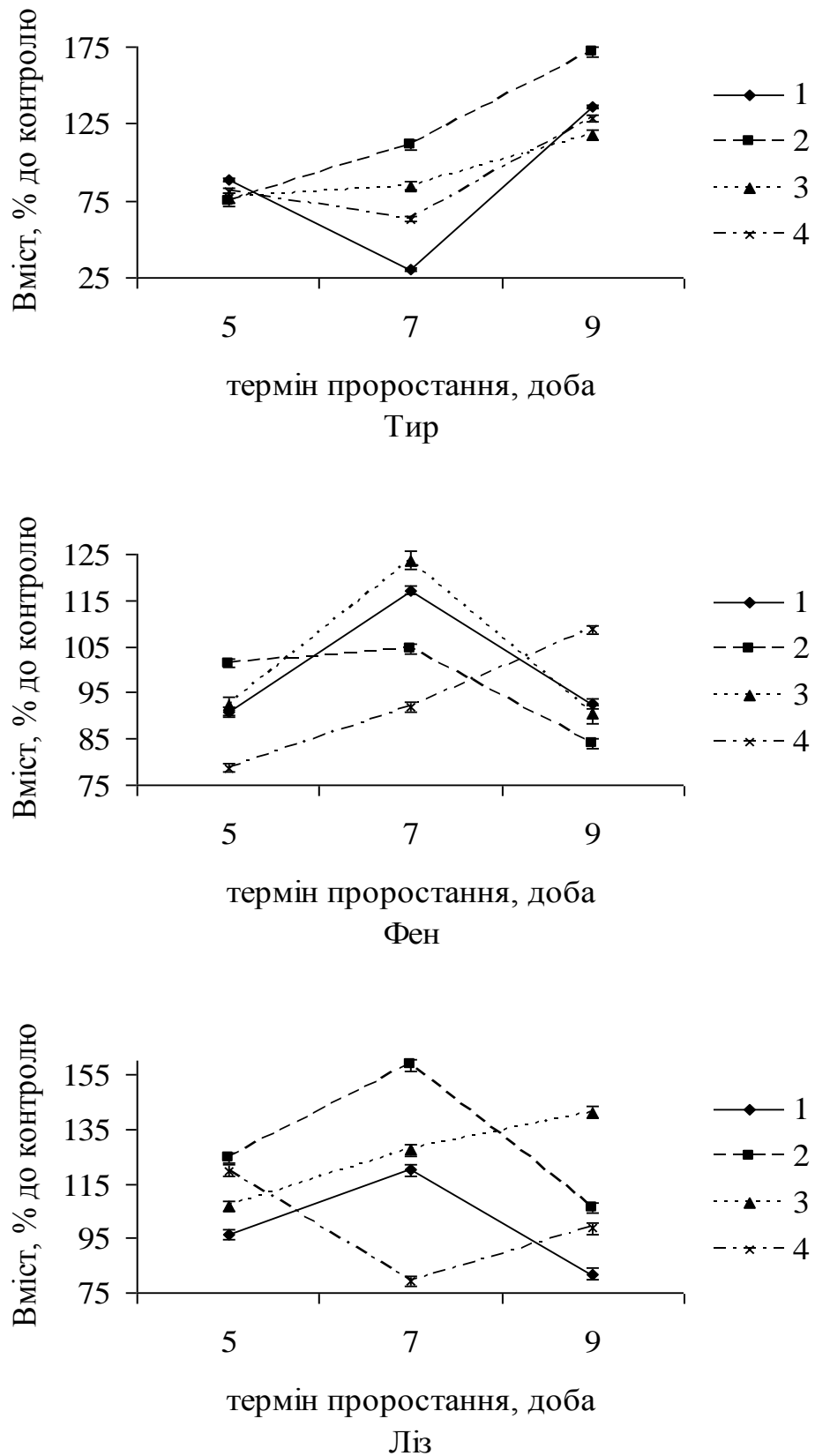


Рис. 5.23. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за комбінованої дії іонів важких металів: 1 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$

Максимальний вміст гліцину за сумісної дії припадав на 7-му добу, а найменший – на 9-ту, в той час як для іонів свинцю – на 5-ту й 9-ту доби, кадмію – на 5-ту й 9-ту доби, а нікелю на 7-му й 9-ту відповідно (рис. 5.7, додаток А-В).

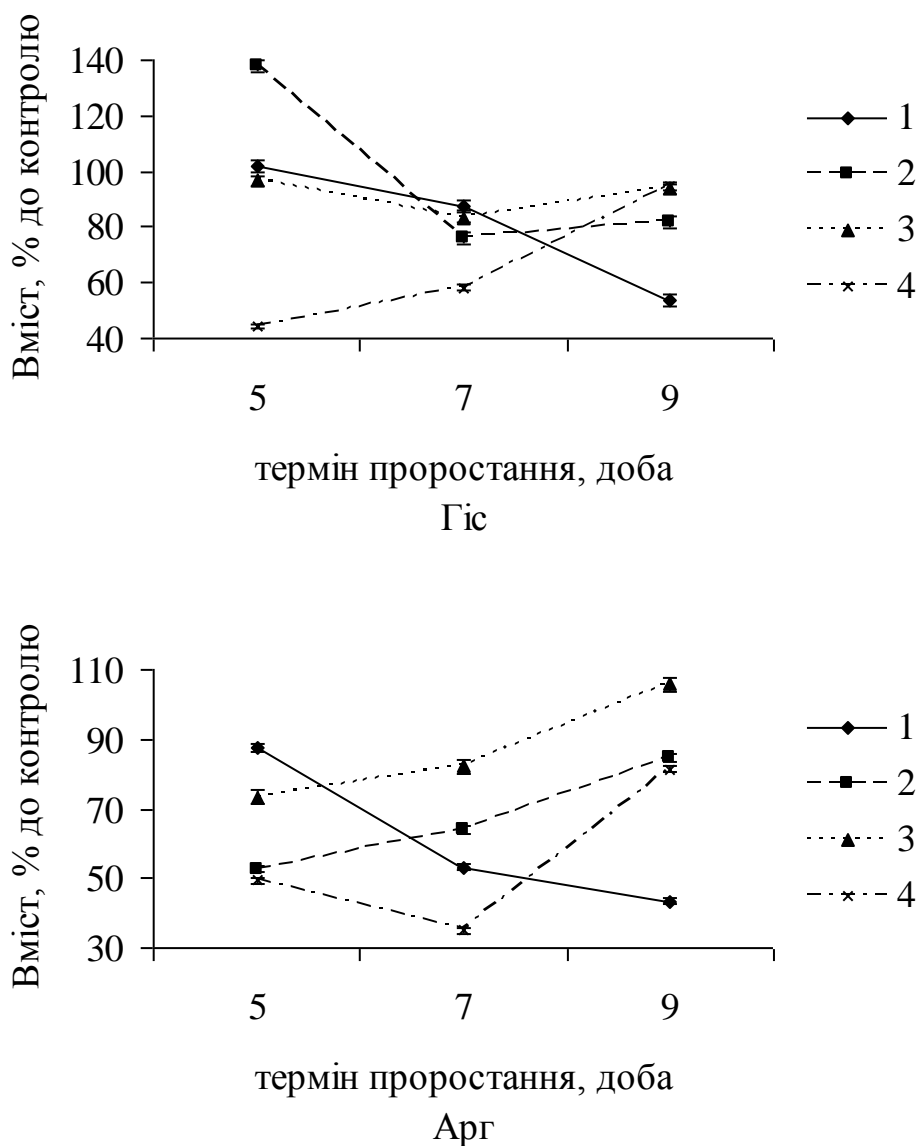


Рис. 5.24. Динаміка вмісту амінокислот у меристемах кореня кукурудзи за комбінованої дії іонів важких металів: 1 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$

Таким чином, можна констатувати, що найбільший вміст гліцину за комбінованої дії співпадав з таким самим за впливу іонів нікелю. Вміст

валіну в усіх випадках підвищувався за комбінованої дії важких металів, так само як і за окремої, але крива зміни цього показника відрізнялася більш різким підйомом на другій стадії та падінням на третій.

Відмінність сумісної дії важких металів від роздільної на вміст проліну виявилася в суттєвому підвищенні на першій стадії спостереження (на 47,5%), у той час як за окремої дії показники були на рівні контролю або нижчими.

Подібно до індивідуальної дії важких металів вміст тирозину за сумісної дії на 5-ту добу був знижений. Зменшеною кількістю тирозину характеризувалася також 7-ма доба, так само як і для дії іонів свинцю та нікелю (за дії кадмію вміст був дещо підвищений). На 9-ту добу спостереження вміст тирозину підвищувався як за індивідуальної (36, 71, 17%), так і за сумісної дії (на 28%) (рис. 5.8, додаток А-В).

Комбінований вплив іонів важких металів викликав інгібування вмісту фенілаланіну на 5-ту й 7-му доби спостереження (на 21 і 86%) та підвищення на 9-ту добу (на 9%) порівняно з контролем. На відміну від цього, за окремої дії важких металів на 9-ту добу спостерігалось зниження цього показника (на 7, 16 і 10% відповідно для свинцю, кадмію і нікелю) (рис. 5.8, додаток А-В).

Таким чином, за сумісної дії важких металів характерним було підвищення вмісту аспартату, проліну, валіну, зниження рівня лізину, аргініну, лейцину, ізолейцину на всіх стадіях спостереження; суттєве підвищення вмісту цистеїну (в 1,8 разу), що спостерігалось, як і у випадку окремої дії, на 5-ту й 9-ту доби.

Отже, загальною закономірністю впливу всіх досліджених важких металів, а також їх комбінацій є підвищений вміст проліну, валіну та цистеїну, що можна вважати специфічною реакцією клітин меристеми на вплив ксенобіотиків. У той же час кожен метал характеризувався специфічною дією на підвищене включення певних амінокислот до білкових молекул. Так, за окремої дії іонів свинцю, кадмію й нікелю загальним

проявом токсичної дії було підвищення вмісту, крім проліну, валіну, цистеїну та серину, а для кадмію та нікелю – ще й гістидину. За сумісної дії важких металів відзначався додатково підвищений вміст аспартату. Підвищене включення цих амінокислот до гідрофільних білків за умов стресу свідчить про їх важливе значення в пристосувальних процесах клітин твірної тканини коренів кукурудзи.

Неспецифічною реакцією на хімічний стрес клітин меристеми можна вважати також зниження вмісту лейцину, що було характерним для всіх без винятку варіантів досліду. У той же час для іонів свинцю характерним було також зниження вмісту аланіну й гліцину; іонів кадмію – аргініну; нікелю – аланіну й аргініну, а для сумісної дії важких металів – аргініну, лізину й ізолейцину.

Особливістю впливу іонів кадмію в концентрації  $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> було зниження рівня суми високогідрофільних амінокислот (аспартату, глутамату, лізину, аргініну, гістидину) від 4 до 16% залежно від тривалості дії металу та підвищення суми високогідрофобних амінокислот (фенілаланіну, лейцину, ізолейцину, метіоніну, валіну) з 30 до 31%. За сумісної дії металів вміст високогідрофільних і високогідрофобних амінокислот був близьким або рівним контролю.

Таким чином, метали можуть виступати регуляторами окремих ферментних ланок у системі метаболізму амінокислот через орнітиновий та шикиматний цикли. Протягом періоду проростання якісний амінокислотний склад рослин не змінювався, у той час як кількісний вміст окремих амінокислот сильно варіювався. Різні підвищення вмісту дикарбонових амінокислот (глутамату та аспартату), свідчать про інтенсифікацію метаболічних процесів за дії досліджуваних речовин. Проте не можна виключати, що зростання вмісту глютамінової та аспарагінової кислот пов'язано зі зниженням швидкості їх утилізації. Окрім того, важкі метали викликали збільшення різною мірою вмісту амінокислот орнітинового циклу (аргініну) та кінцевого продукту циклу (проліну). Пролін – амінокислота, яка

має стрес-протекторну дію за рахунок зв'язування агрегатів проліну з поверхневими гідрофобними залишками білків, що перешкоджає їх денатурації. Можливо, схожа захисна дія проліну має місце й у випадку, що розглядається.

Протягом проростання рослин кукурудзи на розчинах важких металів спостерігалось варіювання у вмісті аланіну, збільшення якого під дією деяких концентрацій, можливо, пояснюється виконанням цією амінокислотою в рослинах захисних функцій в умовах стресу. Також за дії іонів важких металів встановлені зміни у вмісті амінокислот шикиматного шляху біосинтезу фенілаланіну та тирозину.

Під час проростання рослин на розчинах важких металів відбувалося збільшення різною мірою вмісту лізину, трионіну, гліцину, серину та валіну. Можливо, накопичення цих амінокислот є наслідком порушення роботи цитратного циклу або біосинтезу глюкози за дії іонів важких металів (за принципом зворотного зв'язку).

Таким чином, проведене дослідження дозволяє зробити висновок про те, що важкі метали суттєво впливають на вміст транспортних амінокислот, амінокислот орнітинового, цитратного та шикиматного біосинтетичного шляху в клітинах меристем коренів кукурудзи.



## РОЗДІЛ 6

### АНТИОКСИДАНТНА СИСТЕМА РОСЛИН ЗА УМОВ ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

#### **6.1. Закономірності функціонування стресового ферменту пероксидази за дії іонів кадмію, свинцю та нікелю**

Однією з найважливіших ознак метал-індукованої зміни метаболізму клітин є зміна активності ряду ферментів, зокрема пероксидази. Свинець і кадмій під час взаємодії з ферментами зазвичай інгібують їх активність.  $Pb^{2+}$  викликає 50-відсоткову інактивацію більшості ферментів за молярних концентрацій  $10^{-5} - 2 \cdot 10^{-4}$ ,  $Cd^{2+} - 10^{-6} - 3 \cdot 10^{-5}$ ,  $Ni^{2+} - 10^{-5} - 6 \cdot 10^{-4}$ . У більшості випадків за дії іонів свинцю та кадмію інактивація ферменту обумовлена взаємодією металів з SH-групами ферменту. З іншого боку, важкі метали можуть підвищувати активність ряду ферментів (Golovach et al., 2004; Rombel-Bryzek et al., 2018; Dawuda et al., 2019; Hassan et al., 2021). Припускається, що підвищення активності "ферменту стресу" індукується окислювальним стресом і пов'язане, перш за все, з підвищенням вмісту вільних радикалів і пероксидів. Солі важких металів змінюють як активність, так і ізопероксидазний склад рослин. У результаті дії на рослини стресових факторів у клітинах формується унікальний стресовий набір ізопероксидаз. У стійких рослинних організмах дані ізоформи утворюють оптимальне для нормального функціонування співвідношення білків з необхідними властивостями. У нестійких до стресових впливів рослин не вистачає генетичного потенціалу для того, щоб сформувати оптимальний ізоферментний комплекс, і в критичних ситуаціях це може призвести до загибелі рослин. У той же час, з'ясування ролі пероксидази у специфічній відповіді рослин кукурудзи як на окрему дію важких металів, так і на їх комбінації практично не досліджено. Тому, було обрано пошук закономірностей у реагуванні кукурудзи на дію іонів свинцю, кадмію і нікелю та їх комбінацій, а також виявлення можливостей використання змін

пероксидазного складу для ранньої діагностики пошкоджуючої дії важких металів.

Результати активності пероксидази в меристемі кореня проростків кукурудзи наведені в таблиці 6.1.

Таблиця 6.1.

**Вплив важких металів на активність пероксидази апікальної меристеми коренів проростків кукурудзи, нмоль/г сирої маси·хв<sup>-1</sup>**

| Концентрація важких металів, моль·л <sup>-1</sup>      | Термін проростання |            |            |
|--|--------------------|------------|------------|
|  | 5-та доба          | 7-ма доба  | 9-та доба  |
| Контроль   | 106,1 ±0,9         | 125,5 ±1,5 | 128,4 ±1,6 |
| Pb <sup>2+</sup> · 2 · 10 <sup>-3</sup>                | 156,7 ±1,5         | 135,2 ±2,4 | 130,0 ±1,5 |
| Pb <sup>2+</sup> · 2 · 10 <sup>-4</sup>                | 119,0 ±1,7         | 87,1 ±1,2  | 78,0 ±0,8  |
| Pb <sup>2+</sup> · 2 · 10 <sup>-5</sup>                | 109,7 ±1,2         | 72,2 ±1,9  | 65,0 ±1,1  |
| Cd <sup>2+</sup> · 2 · 10 <sup>-3</sup>                | 121,2 ±1,1         | 153,3 ±2,0 | 140,0 ±2,2 |
| Cd <sup>2+</sup> · 2 · 10 <sup>-4</sup>                | 107,5 ±1,3         | 91,4 ±1,3  | 78,8 ±0,9  |
| Cd <sup>2+</sup> · 2 · 10 <sup>-5</sup>                | 85,1 ±0,7          | 86,1 ±0,9  | 77,7 ±0,8  |
| Ni <sup>2+</sup> · 1 · 10 <sup>-4</sup>                | 74,2 ±0,8          | 130,0 ±2,1 | 141,8 ±1,9 |
| Ni <sup>2+</sup> · 1 · 10 <sup>-5</sup>                | 70,7 ±0,5          | 100,1 ±0,9 | 98,9 ±0,9  |
| Ni <sup>2+</sup> · 3,4 · 10 <sup>-6</sup>              | 70,2 ±0,8          | 91,0 ±0,6  | 86,6 ±1,7  |
| Pb <sup>2+</sup> + Cd <sup>2+</sup> + Ni <sup>2+</sup> | 127,8 ±1,2         | 185,2 ±1,7 | 203,2 ±3,0 |

Примітка. Похибка виміру не перевищує 5 % від середніх значень

Як показали результати досліджень, на 5-ту добу дії іонів кадмію в концентраціях  $2 \cdot 10^{-3}$  і  $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> та за дії всіх концентрацій іонів свинцю зареєстровано підвищення активності пероксидази. Низька концентрація іонів кадмію ( $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>) викликала зниження активності ферменту на 14,9%. Для іонів нікелю за всіх концентрацій встановлено зниження активності ензиму: на 34% ( $1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>), 29,3% ( $1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>)

<sup>1</sup>), 29,8% ( $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>) порівняно з контролем. Підвищення активності пероксидази на 20,5% зареєстровано для комбінованої дії іонів важких металів.

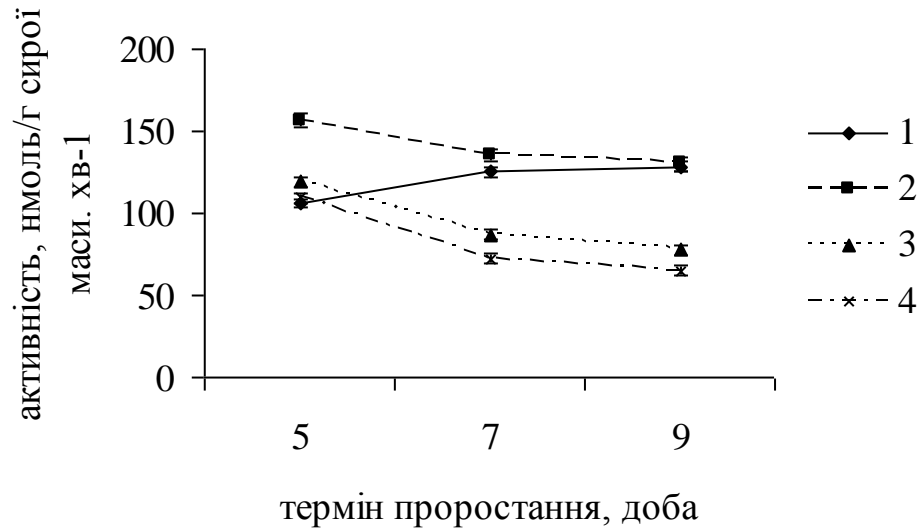


Рис. 6.1. Динаміка змін активності пероксидази за дії іонів свинцю:

1 – контроль; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;

4 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

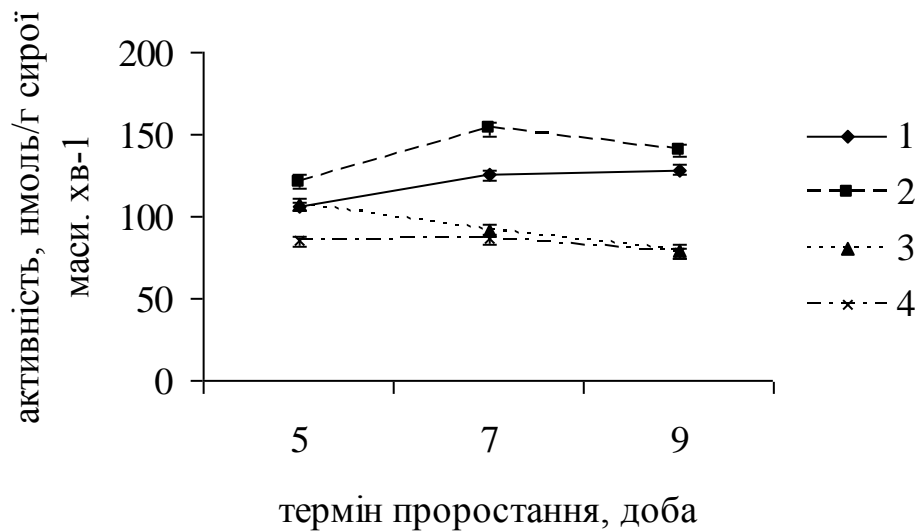


Рис. 6.2. Динаміка змін активності пероксидази за дії іонів кадмію:

1 – контроль; 2 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;

4 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>

На 7-му добу впливу важких металів визначено для іонів свинцю та кадмію в концентрації  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> й іонів нікелю  $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup> визначено підвищення активності ензиму на 8,0; 22,2 і 3,6 % відповідно до рівня контролю, у той час як комбінована дія металів викликала більш значне підвищення цього показника (на 47,6%). Під час зниження рівня концентрації іонів важких металів спостерігалось інгібування загальної активності пероксидази з 27,2 до 31,4% для іонів кадмію, з 30 до 42,5% для іонів свинцю та з 10,2 до 27,5% для іонів нікелю.

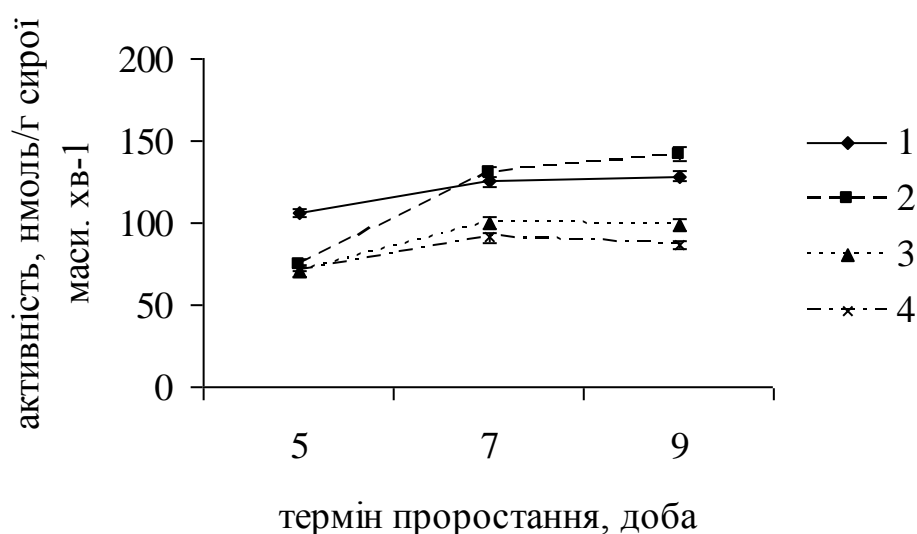


Рис. 6.3. Динаміка змін активності пероксидази за дії іонів нікелю:

1 – контроль; 2 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>;

4 –  $Ni^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>

На 9-ту добу впливу іонів важких металів збериглася така сама закономірність у зміні активності пероксидази як, і на 7-му добу дії: підвищення активності, якщо концентрація металу висока та зниження, якщо нижча. Але рівень цих змін був іншим. Так, за високих концентрацій ксенобіотиків ( $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> для іонів кадмію та свинцю,  $1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> для іонів нікелю) підвищення активності ензиму було нижчим, ніж на 7-му добу дії металів, а за інших концентрацій спостерігалось подальше інгібування

активності пероксидази. За комбінованої дії іонів свинцю, кадмію та нікелю відмічалось підвищення активності ферменту на 58,3%.

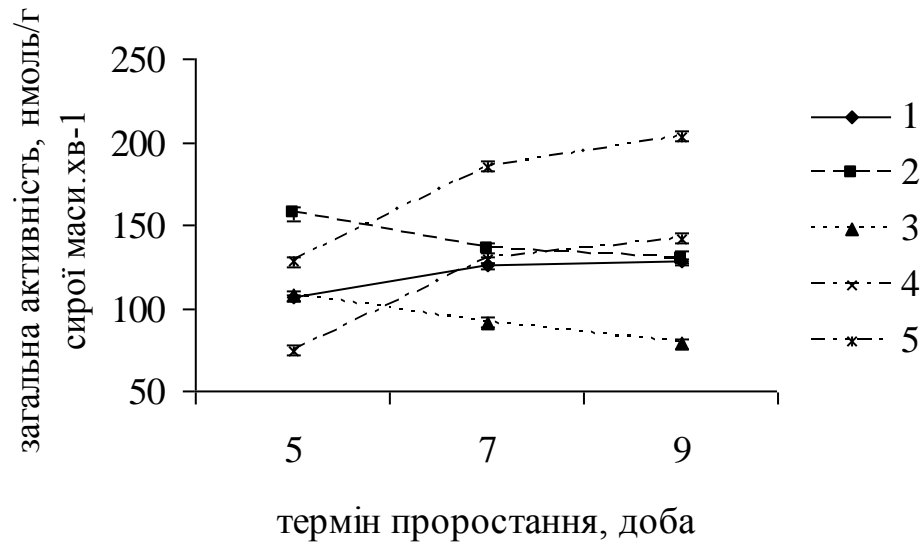


Рис. 6.4. Динаміка змін активності пероксидази при комбінованому впливі іонів важких металів: 1 – контроль; 2 –  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 4 –  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 5 –  $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$

Таким чином, під час дослідження динаміки змін активності пероксидази отримано інформацію про специфічність впливу іонів важких металів на клітинний метаболізм кореневої меристеми. Так, за дії іонів кадмію у високій концентрації максимум загальної активності пероксидази відмічається на 7-му добу вирощування рослин. За середніх і низьких значень концентрації важких металів спостерігалось поступове зменшення активності пероксидази протягом проростання. Максимальна активність ферменту за високої концентрації іонів свинцю відмічалась вже на 5-ту добу впливу металу і з подальшим ростом проростків цей показник поступово зменшувався. Така динаміка спостерігалась і за дії інших концентрацій іонів свинцю. На відміну від дії попередніх металів, іони нікелю мали інший вплив на динаміку змін активності ензиму. Так, на 5-ту добу вирощування проростків кукурудзи на середовищі з нітратом нікелю за всіх концентрацій зареєстровано зниження активності пероксидази, яке варіювалося в межах

26-30%. Під час подальшого росту рослин за дії високої концентрації металу спостерігалось поступове підвищення активності ферменту. Причому найбільший стрибок припадав на 7-му добу (75%), а між 7-ю та 9-ю добами він становив всього 9%. Іншою була динаміка зміни активності пероксидази за концентрації іонів нікелю  $1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>. У цьому випадку на 7-му добу дії металу встановлено підвищення активності пероксидази, яке залишалось практично на цьому ж рівні і на 9-ту добу. За низької концентрації іонів нікелю максимальна активність спостерігалась на 7-му добу, далі активність зменшувалась, але несуттєво. За сумісної дії важких металів протягом росту рослин відбувалося підвищення активності пероксидази, яке досягало максимуму на 9-ту добу впливу. Між 5-ю та 7-ю добами цей показник становив 44,9%, а між 7-ю та 9-ю добами – 9,7%.

Встановлено, що активність пероксидази залежала від ступеня ураження рослин, а найстрімкіше некрозоутворення спостерігалось з 7-ї по 9-ту доби під час дії всіх видів металів. Піки активності відповідали підсиленому некрозоутворенню. Для сумісної дії іонів досліджуваних металів некрозоутворення з часом майже не змінювалось, тому пік активності припав на 5-ту добу проростання, а з часом воно несуттєво знижувалось. Отже, можна припустити, що пероксидаза бере безпосередню участь в утворенні некрозів. Вона каталізує реакції, які характеризуються переносом водню від субстратів до пероксидів, внаслідок чого виникають радикали субстратів, що є надто реакційноздатними сполуками. Більшість субстратів – це феноли, які окислюються до хінонів (Chibbar et al., 1984). Тобто активація пероксидази призводить до нагромадження великої кількості хінонів, які, виступаючи сильними окисниками, викликають загибель клітин. У результаті формується некротичний валок, що перешкоджає розповсюдженню стресових чинників рослиною. У цьому процесі пероксидаза регулює відношення окисленої та відновленої форм фенолів. Таким чином, можна припустити, що активація пероксидази прямо пов'язана із захисною реакцією рослин – надчутливістю.

## 6.2. Ізоферментні спектри клітин меристеми коренів кукурудзи за дії іонів важких металів

Адаптація рослинних організмів до техногенних умов може досягатися за рахунок різних механізмів. Одним із можливих фізіолого-біохімічних процесів - є підвищення стійкості ферментів окремих метаболічних ланок до інактивууючої дії інгредієнтів або цілого комплексу токсикантів, під впливом яких формувалася ця популяція (Коршиков и др., 2008; Corso et al., 2020; Fu et al., 2021). Очевидно, метаболічна стійкість ферментів до екзогенних токсикантів повинна проявлятися в поліфункціональності ензимів, які мають підвищену чутливість до зовнішніх впливів фізико-хімічних факторів середовища. Вплив несприятливих абіотичних та біотичних факторів може індукувати біосинтез *de novo* стресових ізоформ пероксидази, а також викликати молекулярно-структурні перебудови ферменту в організмі рослин. Зміни активності ензиму супроводжувалися перебудовами в її ізоферментному спектрі протягом всього періоду дії стрес-факторів. Характер цих перебудов заключався в підвищенні/пригніченні активності, появи/зникненні певних ізопероксидаз. На 5-ту добу проростання у контрольному зразку виявлено 12 ізоензимів з рІ в межах 3,00 до 5,75. За дії іонів свинцю в концентраціях  $2 \cdot 10^{-3}$  та  $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> визначено 10 ізоензимів, а за  $2 \cdot 10^{-5}$  – 9 компонентів (табл. 6.2, 6.3, рис. 6.5, 6.8). Вміст компонента з рІ 5,20 перевищує контрольне значення в 9 разів за дії найбільшої концентрації, а за середньої та найменшої встановлено зниження вмісту цього ізоферменту на 60 та 92% відповідно.

Ізоформа з рІ 4,20 відсутня за концентрації  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>, за дії двох інших її вміст залишається майже на рівні контролю. Компонент з рІ 4,10 зникає за дії концентрації  $2 \cdot 10^{-4}$  та  $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>, а за найбільшої – з'являється, але у слідових кількостях. Встановлено відсутність компоненту з рІ 4,00 за дії концентрації  $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>.

Таблиця 6.2.

Зміни складу та вмісту ізопероксидаз клітин меристеми коренів рослин кукурудзи в умовах дії іонів важких металів на 5-ту добу проростання

| рІ   | Концентрації важких металів, моль·л <sup>-1</sup> |                                     |                                     |                                     |  |
|------|---|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|--|
|      | контроль  | Pb <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-3</sup> | Cd <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-4</sup> | Ni <sup>2+</sup> 1·10 <sup>-4</sup> | Pb <sup>2+</sup> + Cd <sup>2+</sup> + Ni <sup>2+</sup> |
| 5,90 | –   | 2,47                                | 1,76                                | 0,88                                | 0,55   |
| 5,75 | 0,06  | –                                   | –                                   | –                                   | –  |
| 5,30 | –   | –                                   | –                                   | 17,63                               | 14,88  |
| 5,20 | 29,39   | 31,16                               | 38,05                               | 15,30                               | 23,44  |
| 5,10 | –   | 7,88                                | 4,56                                | –                                   | –  |
| 5,05 | 12,37   | –                                   | –                                   | –                                   | –  |
| 4,95 | 49,46   | 53,39                               | 36,06                               | 55,44                               | 46,93  |
| 4,40 | –   | –                                   | –                                   | 0,37                                | –  |
| 4,35 | –   | –                                   | 0,07                                | 0,13                                | 0,37   |
| 4,30 | –   | –                                   | –                                   | 0,23                                | 0,69   |
| 4,25 | –   | 0,17                                | –                                   | –                                   | –  |
| 4,20 | 2,23  | –                                   | 1,35                                | 2,59                                | 0,49   |
| 4,15 | –   | –                                   | –                                   | –                                   | 1,37   |
| 4,10 | 2,23  | 0,02                                | –                                   | –                                   | 0,10   |
| 4,05 | –   | –                                   | 4,31                                | 2,41                                | 1,60   |
| 4,00 | 1,97  | 0,62                                | –                                   | –                                   | 0,91   |
| 3,95 | 0,06  | –                                   | 5,89                                | 2,74                                | –  |
| 3,90 | 0,38  | 1,28                                | 6,02                                | –                                   | 3,30   |
| 3,85 | –   | 2,31                                | –                                   | 2,21                                | –  |
| 3,80 | 1,08  | –                                   | –                                   | 0,07                                | –  |
| 3,75 | 0,74  | –                                   | 2,79                                | –                                   | 5,53   |
| 3,00 | 0,03  | 0,70                                | –                                   | 0,80                                | –  |

Примітка. Похибка виміру не перевищує 5% від середніх значень



В умовах дії концентрації іонів свинцю  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> вміст цього компонента є нижчим, ніж у контролі на 70%, а за дії найменшої концентрації підвищується на 173%. Ізоформа з рІ 3,85 відсутня у контрольному зразку та за дії іонів свинцю у середній концентрації, а з рІ 3,80 – зникає за дії іонів свинцю у найбільшій та середній концентраціях; низька ж доза металу викликає підвищення вмісту цього компонента на 62% порівняно з контролем. Компонент з рІ 3,75 зникає за дії іонів свинцю у концентрації  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>, залишається на рівні контролю за найменшої концентрації та збільшується на 80% за  $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>. Встановлено дуже високий вміст ізоензиму з рІ 5,20 у контрольному зразку та за дози іонів свинцю  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> (перевищує контрольне значення на 10%). Концентрації іонів свинцю  $2 \cdot 10^{-4}$  та  $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> викликають зниження вмісту цього компонента на 50 та 92%.

За дії іонів кадмію на 5-ту добу проростання (табл. 6.2, 6.3, рис. 6.5, 6.8) у концентраціях  $2 \cdot 10^{-3}$  та  $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> встановлено 9 компонентів, у  $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> – 10 ізоформ. Компонент з рІ 3,00 відсутній за дії найбільшої та середньої концентрацій іонів кадмію, а в умовах дії найменшої його вміст перевищує контрольне значення у 4 рази. Ізоформа з рІ 3,80 відсутня за дії всіх концентрацій кадмію, а з рІ 3,85 відсутня у контролі та з'являється за дії іонів кадмію. Компонент з рІ 3,90 зникає в умовах дії концентрації іонів кадмію  $2 \cdot 10^{-3}$  та  $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>, а за середньої концентрації його вміст перевищує контрольне значення на 100%. Вміст компоненту з рІ 3,95 перевищує контроль в умовах дії всіх концентрацій іонів кадмію. Встановлено відсутність ізоформ з рІ 5,75, 5,05, 4,00, два компоненти з рІ 5,10 та 4,35 не виявлені у контролі та в умовах дії іонів кадмію в концентраціях  $2 \cdot 10^{-3}$  та  $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>.

Таблиця 6.3.

Зміни складу та вмісту ізопероксидаз клітин меристеми коренів рослин кукурудзи в умовах дії іонів важких металів на 5-ту добу проростання, %

| pI   | Концентрації важких металів, моль·л <sup>-1</sup> |  |  |  |  |  |  |
|------|---|--|--|--|--|--|--|
|      | контроль  | Pb <sup>2+</sup><br>2·10 <sup>-4</sup> | Pb <sup>2+</sup><br>2·10 <sup>-5</sup> | Cd <sup>2+</sup><br>2·10 <sup>-3</sup> | Cd <sup>2+</sup><br>2·10 <sup>-5</sup> | Ni <sup>2+</sup><br>1·10 <sup>-5</sup> | Ni <sup>2+</sup><br>3,4·10 <sup>-6</sup> |
| 6,10 | –   | 0,22                                   | 1,11                                   | 1,11                                   | 0,20                                   | 0,22                                   | 2,21                                     |
| 5,75 | 0,06  | –                                      | –                                      | –                                      | –                                      | 0,91                                   | –  |
| 5,30 | –   | –                                      | 17,85                                  | 22,26                                  | 23,05                                  | 15,38                                  | –  |
| 5,20 | 29,39   | 19,87                                  | 14,20                                  | –                                      | –                                      | –                                      | 16,87                                    |
| 5,10 | –   | 2,70                                   | –                                      | –                                      | –                                      | 2,00                                   | 11,45                                    |
| 5,05 | 12,37   | –                                      | –                                      | –                                      | –                                      | –                                      | –  |
| 4,95 | 49,46   | 56,80                                  | 44,00                                  | 60,37                                  | 69,92                                  | 40,07                                  | 46,32                                    |
| 4,35 | –   | –                                      | –                                      | –                                      | 0,52                                   | –                                      | 0,01                                     |
| 4,30 | –   | –                                      | –                                      | –                                      | –                                      | –                                      | 0,31                                     |
| 4,20 | 2,23  | 2,84                                   | 2,67                                   | 0,91                                   | 1,52                                   | 2,00                                   | 5,61                                     |
| 4,10 | 2,23  | –                                      | –                                      | 0,52                                   | 1,51                                   | –                                      | 4,12                                     |
| 4,05 | –   | –                                      | 4,00                                   | 1,49                                   | 0,40                                   | –                                      | –  |
| 4,00 | 1,97  | 3,41                                   | –                                      | –                                      | –                                      | 7,20                                   | 8,00                                     |
| 3,95 | 0,06  | –                                      | –                                      | 3,25                                   | 0,67                                   | –                                      | –  |
| 3,90 | 0,38  | 6,41                                   | 3,21                                   | –                                      | –                                      | 6,96                                   | –  |
| 3,85 | –   | –                                      | 5,00                                   | 2,74                                   | 1,14                                   | 8,26                                   | –  |
| 3,80 | 1,08  | 5,64                                   | –                                      | –                                      | –                                      | –                                      | 4,33                                     |
| 3,75 | 0,74  | 0,75                                   | 2,80                                   | 2,22                                   | –                                      | 6,00                                   | 0,53                                     |
| 3,00 | 0,03  | 1,71                                   | –                                      | –                                      | 1,07                                   | 6,36                                   | –  |

Примітка. Похибка виміру не перевищує 5% від середніх значень

Внаслідок ізоелектрофокусування за концентрації іонів нікелю  $1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> визначено 13 ізоформ, за двох інших концентрацій –  $1 \cdot 10^{-5}$  та  $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup> – 11 компонентів (табл. 6.2, 6.3, рис. 6.5, 6.8). Встановлено

відсутність ізоформи з рІ 3,00 в умовах дії найбільшої концентрації іонів нікелю, а за двох інших вміст компонента перевищує контроль в 15 та 10 разів відповідно. Ізоформа з рІ 3,75 зникає в умовах дії найбільшої концентрації нікелю, за середньої концентрації його вміст перевищує контрольне значення на 63,3%, а в умовах найменшої концентрації встановлено зниження вмісту цього компонента на 30%. Ізоформа з рІ 3,80 зникає за концентрації іонів нікелю  $1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>, а з рІ 3,85 – за  $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>, з рІ 4,00 – за  $1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>, а з рІ 4,05 – за середньої та найменшої концентрацій. Вміст компонента з рІ 4,10 у концентрації  $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup> перевищує контрольне значення на 85 %, а за двох інших концентрацій він відсутній. Ізоформи з рІ 4,35 та 4,30 не виявлені у контролі та за концентрації іонів нікелю  $1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>, з рІ 5,10 – у контролі та за  $1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>, з рІ 5,20 – за  $1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>, а за дії двох інших концентрацій вміст цього компонента знижується на 75 та 66% порівняно з контролем. Компонент з рІ 5,30 відсутній у контролі та в умовах дії концентрації іонів нікелю  $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>, а з рІ 5,75 з'являється за концентрації  $1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> та перевищує контрольне значення у 1,5 разу. Слід зазначити, що ізоформа з рІ 4,40 властива найбільшій концентрації іонів нікелю.

За сумісної дії іонів важких металів виявлено 13 компонентів (рис. 6.5), причому ізоформа з рІ 4,15 з'являється лише за одночасної дії всіх трьох металів. Компоненти з рІ 4,20 та 4,10 виявлені у слідових кількостях. Ізоформа з рІ 4,95 властива всім дослідженим варіантам, але вміст її варіювався залежно від концентрації металів (за сумісної дії зниження на 20%). Усі концентрації металів викликали появу ізоформи з рІ 5,90, яка була відсутня у контролі.

Аналізуючи ізоферментний склад кореневих меристем на 7-му добу проростання нами визначено 12 компонентів у контрольному зразку з рІ від 6,30 до 3,80. Встановлено, що ізоформи з рІ 5,90 та 4,20 властиві лише цьому зразку (табл. 6.4, 6.5, рис. 6.6, 6.9). За дії іонів свинцю у концентрації  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> визначено 17 компонентів, за середньої концентрації –

$2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> – 14 ізоформ, а за  $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> – 9 компонентів. В умовах дії усіх концентрацій іонів свинцю встановлено появу ізоформ з рІ 3,90 та 3,50. За концентрації іонів свинцю  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> та  $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> вміст компонента з рІ 3,80 підвищувався у 6 та 10 разів відповідно, а за найменшої концентрації він відсутній. Також встановлено збільшення вмісту компонента з рІ 4,00 за дії всіх концентрацій іонів свинцю у 3 та 6 рази та на 60 % відповідно до концентрації та порівняно з контролем. У цей період проростання були встановлені ізоформи, поява яких була стабільною, а кількісний вміст варіювався: з рІ 6,30; 5,25; 5,10; 4,00. За концентрації іонів свинцю  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> з'являються компоненти з рІ 6,20; 4,80; 4,75; 4,50, які відсутні у контролі та за дії двох інших концентрацій іонів свинцю. За найбільшої та середньої концентрацій іонів цього металу з'являються ізоформи з рІ 5,60; 3,90; 3,85 та 3,00.

За дії іонів кадмію у концентрації  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> виявлено 10 компонентів, за середньої та найбільшої концентрації – 12 ізоформ. За найбільшої концентрації встановлено збільшення вмісту компонента з рІ 5,35 у 2,5 разу, з рІ 5,25 – на 9%, з рІ 4,00 – у 3,5 разу. За всіх концентрацій кадмію відсутні компоненти з рІ 4,70, 4,65. Вміст ізоформи з рІ 5,10 знижується на 60%. Середня концентрація іонів кадмію викликала підвищення вмісту компонентів з рІ 4,00 та 3,80 у 2 рази. Встановлено зниження вмісту ізоферментів з рІ 5,30 та 5,25 на 20 та 40% відповідно. Виявлено суттєве зниження компонента з рІ 4,70, який за дії середньої концентрації знаходився у слідових кількостях. Найбільша концентрація іонів кадмію викликала зниження вмісту компонентів з рІ 5,25 та 5,10 на 12 та 16% відповідно до компонента та порівняно з контролем.

Встановлено появу компоненту з рІ 4,50, підвищення вмісту ізоформи з рІ 5,30 на 7 %, з рІ 4,70 – у 3 рази. Іони нікелю в концентраціях  $1 \cdot 10^{-4}$  та  $1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> спричинювали появу 11 компонентів,  $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup> – 12 ізоформ (табл. 6.4, 6.5, рис. 6.6, 6.9).

Таблиця 6.4.

Зміни складу та вмісту ізопероксидаз клітин меристеми коренів рослин кукурудзи в умовах дії іонів важких металів на 7-му добу проростання, %

| рІ   | Концентрації важких металів, моль · л <sup>-1</sup> |                                     |                                     |                                     |  |
|------|---|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|--|
|      | контроль  | Pb <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-3</sup> | Cd <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-4</sup> | Ni <sup>2+</sup> 1·10 <sup>-4</sup> | Pb <sup>2+</sup> + Cd <sup>2+</sup> + Ni <sup>2+</sup> |
| 6,30 | 0,61  | 0,90                                | 9,76                                | 8,36                                | 10,76  |
| 6,20 | –   | 0,31                                | –                                   | –                                   | –  |
| 5,90 | 6,58  | –                                   | –                                   | –                                   | –  |
| 5,60 | –   | 8,17                                | –                                   | –                                   | –  |
| 5,35 | 9,19  | –                                   | –                                   | 25,34                               | 21,03  |
| 5,30 | 10,68   | 9,30                                | 9,67                                | 7,86                                | 5,41   |
| 5,25 | 17,31   | 19,56                               | 13,99                               | –                                   | 13,72  |
| 5,20 | –   | –                                   | 35,57                               | –                                   | –  |
| 5,10 | 43,83   | 28,35                               | 20,51                               | 24,59                               | 36,48  |
| 4,80 | –   | 0,11                                | –                                   | –                                   | –  |
| 4,75 | –   | 0,21                                | 0,01                                | –                                   | –  |
| 4,70 | 2,39  | 1,29                                | 0,01                                | 10,84                               | 0,13   |
| 4,65 | 0,43  | –                                   | –                                   | –                                   | 0,83   |
| 4,50 | –   | 13,97                               | –                                   | –                                   | –  |
| 4,20 | 5,35  | –                                   | –                                   | –                                   | –  |
| 4,15 | –   | –                                   | –                                   | –                                   | 0,64   |
| 4,10 | –   | –                                   | –                                   | –                                   | 0,96   |
| 4,00 | 1,29  | 3,12                                | 2,61                                | 5,83                                | 0,75   |
| 3,95 | 0,38  | 0,20                                | 0,51                                | 0,43                                | 0,18   |
| 3,90 | –   | 3,88                                | 4,11                                | 4,93                                | 6,65   |
| 3,85 | –   | 2,26                                | –                                   | 8,67                                | –  |
| 3,80 | 0,40  | 3,10                                | 1,58                                | 1,93                                | 0,96   |
| 3,50 | –   | 1,71                                | –                                   | 1,04                                | 1,11   |
| 3,00 | –   | 0,60                                | 3,79                                | –                                   | 0,39   |

Примітка. Похибка виміру не перевищує 5% від середніх значень

Таблиця 6.5.

Зміни складу і вмісту ізопероксидаз клітин меристеми коренів рослин кукурудзи в умовах дії іонів важких металів на 7-му добу проростання, %

| рІ   | Концентрації важких металів, моль·л <sup>-1</sup> |  |  |  |  |  |  |
|------|---|--|--|--|--|--|--|
|      | контроль  | Pb <sup>2+</sup><br>2·10 <sup>-4</sup> | Pb <sup>2+</sup><br>2·10 <sup>-5</sup> | Cd <sup>2+</sup><br>2·10 <sup>-3</sup> | Cd <sup>2+</sup><br>2·10 <sup>-5</sup> | Ni <sup>2+</sup><br>1·10 <sup>-5</sup> | Ni <sup>2+</sup><br>3,4·10 <sup>-6</sup> |
| 6,30 | 0,61  | 2,61                                   | 8,89                                   | 2,00                                   | 2,46                                   | 6,56                                   | 7,68                                     |
| 5,90 | 3,58  | –                                      | –                                      | –                                      | –                                      | –                                      | –  |
| 5,60 | –   | 7,49                                   | –                                      | –                                      | –                                      | 16,87                                  | –  |
| 5,35 | 5,19  | –                                      | 8,71                                   | 10,97                                  | –                                      | –                                      | –  |
| 5,30 | 8,68  | 5,95                                   | 3,42                                   | –                                      | 11,04                                  | –                                      | 13,82                                    |
| 5,25 | 12,31   | 8,82                                   | 6,53                                   | 13,37                                  | 10,90                                  | 19,79                                  | 1,47                                     |
| 5,10 | 41,83   | 20,14                                  | 13,45                                  | 24,13                                  | 34,98                                  | 28,84                                  | 22,49                                    |
| 4,75 | –   | –                                      | –                                      | –                                      | –                                      | –                                      | 1,29                                     |
| 4,70 | 2,39  | 1,18                                   | 2,01                                   | –                                      | 6,25                                   | 0,49                                   | 1,29                                     |
| 4,65 | 0,43  | 0,44                                   | –                                      | –                                      | –                                      | –                                      | –  |
| 4,50 | –   | –                                      | –                                      | –                                      | 8,26                                   | –                                      | –  |
| 4,20 | 2,35  | –                                      | –                                      | –                                      | –                                      | –                                      | –  |
| 4,15 | –   | –                                      | –                                      | –                                      | –                                      | 1,79                                   | 0,22                                     |
| 4,00 | 1,29  | 6,68                                   | 1,82                                   | 4,17                                   | 1,93                                   | 7,60                                   | 1,46                                     |
| 3,95 | 0,38  | 0,57                                   | –                                      | 0,36                                   | 0,38                                   | 4,58                                   | 2,30                                     |
| 3,90 | –   | 7,08                                   | 3,12                                   | 2,57                                   | 4,51                                   | 1,59                                   | –  |
| 3,85 | –   | 1,24                                   | –                                      | –                                      | 1,94                                   | 0,28                                   | 0,04                                     |
| 3,80 | 0,40  | 4,30                                   | –                                      | 1,64                                   | 0,53                                   | 0,57                                   | 0,20                                     |
| 3,50 | –   | 0,65                                   | 2,55                                   | 0,09                                   | 0,73                                   | –                                      | –  |
| 3,00 | –   | 0,40                                   | –                                      | 0,62                                   | –                                      | –                                      | 0,27                                     |

Примітка. Похибка виміру не перевищує 5% від середніх значень

Встановлено збільшення вмісту компоненту з рІ 5,35 у 3,5 разу, з рІ 4,70 – у 2,5 разу, з рІ 4,00 – у 4 рази, а з рІ 3,80 – у 4,5 разу. Знижується вміст компонентів з рІ 5,30 та 5,10 на 35 та 47% відповідно.

За середньої концентрації іонів нікелю з'являлася ізоформа з рІ 5,60 та зникала з рІ 5,30. За дії концентрації іонів нікелю  $1 \cdot 10^{-5}$  та  $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup> встановлено появу ізоферменту з рІ 4,15. Встановлено збільшення вмісту компонента з рІ 5,25 у 1,6 разу за концентрації  $1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>, вміст цієї ізоформи за найбільшої концентрації знижується на 88 %. Виявлено зниження вмісту компоненту з рІ 5,10 за дії обох концентрацій металу майже у 2 рази, також знижується вміст ізоформи з рІ 4,70. За дії середньої та найменшої концентрацій іонів нікелю підвищується вміст компонента з рІ 4,00 та 3,95.

За сумісної дії іонів важких металів кількість компонентів збільшувалася до 15 за рахунок появи ізоформ з рІ 4,15; 4,10; 3,95, які відсутні у контролі. Вміст компоненту з рІ 5,35 перевищував контрольне значення у 3,5 разу. Встановлено зниження вмісту ізоферментів з рІ 5,25 та 5,00 у 1,5 та 2,5 разу відповідно. Також виявлено зниження вмісту компонентів з рІ 4,70; 4,00 та 3,95. За дії всіх досліджених зразків стабільними були ізоформи з рІ 6,30; 5,25; 5,10 та 4,00, вміст яких варіювався залежно від концентрації металу (табл. 6.4, 6.5, рис. 6.6, 6.9).

На 9-ту добу проростання у контрольному зразку виявлено 15 ізоферментів з рІ від 6,50 до 3,50. Компонент з рІ 5,95 був властивим лише контролю (табл. 6.6, 6.7, рис. 6.7, 6.10). Іони свинцю в концентрації  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> спричинювали появу 11 ізоферментів,  $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> – 10 компонентів,  $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> – 9 ізоформ. За найбільшої концентрації встановлено підвищення вмісту компонентів з рІ 5.75, 5.70, 4.00 та 3.50 від 3,5 до 2 разів.

Визначено зниження вмісту компонента з рІ 5,35 на 16 %. За дії концентрації  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> виявлено ізоферменти, які відсутні у контролі: з рІ 5,20; 4,90; 4,80 та 3,70.

Таблиця 6.6.

Зміни складу і вмісту ізопероксидаз клітин меристеми коренів рослин кукурудзи в умовах дії іонів важких металів на 9-ту добу проростання, %

| рІ   | Концентрації важких металів, моль·л <sup>-1</sup> |                                       |                                       |                                       |  |
|------|---|---------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|--|
|      | контроль  | Pb <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-3</sup> | Cd <sup>2+</sup> 2 · 10 <sup>-4</sup> | Ni <sup>2+</sup> 1 · 10 <sup>-4</sup> | Pb <sup>2+</sup> + Cd <sup>2+</sup> + Ni <sup>2+</sup> |
| 6,50 | 0,67  | 5,31                                  | 1,12                                  | 2,00                                  | 1,56   |
| 6,20 | 1,00  | –                                     | –                                     | 0,67                                  | 1,47   |
| 6,05 | 0,77  | –                                     | 10,36                                 | –                                     | 23,45  |
| 5,95 | 1,94  | –                                     | –                                     | –                                     | –  |
| 5,90 | –   | –                                     | –                                     | 45,29                                 | –  |
| 5,85 | 2,02  | –                                     | –                                     | 2,38                                  | –  |
| 5,80 | –   | –                                     | –                                     | 6,36                                  | 21,71  |
| 5,75 | 11,37   | 30,46                                 | 1,89                                  | –                                     | –  |
| 5,70 | 0,55  | 1,91                                  | –                                     | 0,14                                  | 0,12   |
| 5,35 | 39,78   | 35,48                                 | –                                     | –                                     | –  |
| 5,30 | –   | –                                     | 30,51                                 | 29,01                                 | 39,65  |
| 5,25 | –   | –                                     | –                                     | –                                     | 1,00   |
| 5,20 | –   | 4,07                                  | 8,54                                  | 3,91                                  | 0,10   |
| 5,15 | 22,68   | –                                     | –                                     | –                                     | –  |
| 5,05 | –   | –                                     | 32,68                                 | –                                     | –  |
| 4,90 | –   | 1,00                                  | –                                     | –                                     | –  |
| 4,80 | –   | 1,97                                  | –                                     | –                                     | –  |
| 4,60 | 10,22   | –                                     | –                                     | 0,89                                  | 0,12   |
| 4,25 | 0,97  | –                                     | –                                     | –                                     | –  |
| 4,15 | –   | –                                     | 0,10                                  | 0,10                                  | 0,30   |
| 4,10 | 3,58  | 1,24                                  | –                                     | 3,63                                  | –  |
| 4,05 | –   | –                                     | 5,57                                  | –                                     | 2,97   |
| 4,00 | 1,56  | 7,74                                  | –                                     | –                                     | 0,52   |
| 3,90 | 3,13  | –                                     | –                                     | 1,94                                  | –  |
| 3,85 | –   | –                                     | –                                     | 1,95                                  | 5,45   |
| 3,80 | –   | –                                     | 7,84                                  | –                                     | –  |
| 3,70 | –   | 9,70                                  | 1,39                                  | 0,96                                  | 0,53   |
| 3,50 | 0,22  | 0,45                                  | –                                     | 0,18                                  | 0,15   |

Примітка. Похибка виміру не перевищує 5% від середніх значень



Встановлено підвищення вмісту компонентів з рІ 5,85; 5,75; 5,70 та 4,00 за дії концентрації свинцю  $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>. За дії цієї ж концентрації було зниження компонентів з рІ 5,35 (26%) та з рІ 5,15 (майже у 2 рази). За найменшої концентрації іонів свинцю встановлено появу ізоферментів з рІ 5,80; 3,80; 3,75 та 3,20, відсутніх у контролі та за дії інших концентрацій цього металу. Визначено зниження вмісту ізоформ з рІ 5,75 на 80%, з рІ 5,35 – на 40%. Саме за дії цієї концентрації зникає компонент з рІ 4,00.

Для всіх концентрацій іонів свинцю встановлена відсутність компонентів з рІ 6,20; 6,05; 5,95; 4,60; 4,25; 3,90. Іони кадмію у концентрації  $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup> викликали появу 11 ізоферментів,  $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup> – 10, а  $2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> 12 ізоформ. Встановлено зменшення вмісту компонентів з рІ 5,75 у 2,5 разу, 5,70 та 5,15. З'являються ізоформи з рІ 5,30; 5,05; 3,70. Визначено підвищення вмісту компоненту з рІ 5,35 на 68%. За середньої концентрації іонів кадмію встановлено появу ізоформ з рІ 5,30; 5,05; 4,15; 4,05; 3,80. Найменша концентрація іонів кадмію викликала появу компонентів з рІ 5,25; 3,85 та 3,70 та збільшення вмісту ізоформ з рІ 5,75; 5,70 та 5,35.

Іони нікелю в найбільшій концентрації ( $1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>) викликали появу 15 ізоферментів,  $1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> – 9 та  $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup> – 11 компонентів. За дії найбільшої концентрації визначено появу ізоферментів з рІ 5,90; 5,80 та 3,85, зникнення – з рІ 5,75; 5,35 та 4,00. В умовах дії концентрації  $1 \cdot 10^{-5}$  та  $3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup> з'являлися компоненти з рІ 5,20 та 3,00. За середньої концентрації встановлено підвищення вмісту ізоферменту з рІ 5,75 у 2 рази, а за найменшої концентрації іонів нікелю його вміст знижувався на 95%.

Така сама закономірність виявлена і для компоненту з рІ 5,35. Для всіх концентрацій іонів нікелю встановлено відсутність компонентів з рІ 6,05; 5,95; 5,15. За сумісної дії іонів важких металів виявлено 15 ізоферментів. Встановлено підвищення вмісту компонентів з рІ 6,20; 6,05, та відсутність з рІ 5,75; 5,35; 4,10 та 3,90.

Таблиця 6.7.

Зміни складу і вмісту ізопероксидаз клітин меристеми коренів рослин кукурудзи в умовах дії іонів важких металів на 9-ту добу проростання, %

| рІ   | Концентрації важких металів, моль·л <sup>-1</sup> |  |  |  |  |  |  |
|------|---|--|--|--|--|--|--|
|      | контроль  | Pb <sup>2+</sup><br>2 · 10 <sup>-4</sup> | Pb <sup>2+</sup><br>2 · 10 <sup>-5</sup> | Cd <sup>2+</sup><br>2 · 10 <sup>-3</sup> | Cd <sup>2+</sup><br>2 · 10 <sup>-5</sup> | Ni <sup>2+</sup><br>1 · 10 <sup>-5</sup> | Ni <sup>2+</sup><br>3,4 · 10 <sup>-6</sup> |
| 6,50 | 0,57  | 1,33                                     | 3,62                                     | 1,35                                     | 0,28                                     | 0,79                                     | 5,11                                       |
| 6,20 | 0,75  | –  | –  | –  | –  | –  | –  |
| 6,05 | 0,17  | –  | –  | –  | –  | –  | –  |
| 5,95 | 0,18  | –  | –  | –  | –  | –  | –  |
| 5,90 | –   | –  | –  | –  | –  | –  | 6,78                                       |
| 5,85 | 2,02  | 6,71                                     | –  | –  | –  | 7,86                                     | –  |
| 5,80 | –   | –  | 7,47                                     | –  | 1,03                                     | –  | 8,39                                       |
| 5,75 | 8,37  | 12,77                                    | 1,77                                     | 3,86                                     | 26,48                                    | 17,32                                    | 0,08                                       |
| 5,70 | 0,55  | 1,03                                     | –  | 0,24                                     | 6,14                                     | –  | –  |
| 5,35 | 33,78   | 25,19                                    | 20,75                                    | 56,72                                    | 36,22                                    | 47,45                                    | 31,79                                      |
| 5,30 | –   | –  | –  | 0,59                                     | –  | –  | –  |
| 5,25 | –   | –  | –  | –  | 0,62                                     | –  | –  |
| 5,20 | –   | –  | –  | –  | –  | 7,73                                     | 6,91                                       |
| 5,15 | 13,68   | 6,21                                     | –  | 2,02                                     | 0,46                                     | –  | –  |
| 5,05 | –   | –  | –  | 0,54                                     | 1,98                                     | –  | –  |
| 4,60 | 7,22  | –  | –  | –  | –  | –  | –  |
| 4,25 | 0,03  | –  | –  | –  | –  | 3,17                                     | 1,85                                       |
| 4,15 | –   | 0,36                                     | 0,18                                     | 0,42                                     | 0,82                                     | –  | –  |
| 4,10 | 3,58  | –  | –  | –  | –  | 0,01                                     | 1,41                                       |
| 4,05 | –   | 6,54                                     | 2,13                                     | 0,05                                     | 0,52                                     | –  | –  |
| 4,00 | 1,56  | 1,70                                     | –  | –  | –  | 0,49                                     | –  |
| 3,90 | 3,13  | –  | –  | –  | –  | –  | 0,03                                       |
| 3,85 | –   | 7,14                                     | –  | –  | 0,19                                     | –  | –  |
| 3,80 | –   | –  | 1,42                                     | 0,76                                     | –  | –  | –  |
| 3,75 | –   | –  | 0,77                                     | –  | –  | –  | –  |
| 3,70 | –   | –  | –  | 0,47                                     | 0,28                                     | –  | –  |
| 3,50 | 0,22  | –  | –  | –  | –  | –  | 0,42                                       |
| 3,20 | –   | –  | 0,24                                     | –  | –  | –  | –  |
| 3,00 | –   | –  | –  | –  | –  | 2,57                                     | 3,78                                       |

Примітка. Похибка виміру не перевищує 5% від середніх значень

Узагальнюючи отримані у результаті досліджень дані, з огляду на існуючу в літературі інформацію можна стверджувати, що адаптація рослин до екстримальних умов супроводжується змінами активності фермента пероксидази. Трансформація метаболічних процесів в умовах антропогенного навантаження (важкі метали) зумовлена зростанням/зниженням синтезу існуючих або нових ізоформ пероксидази залежно від терміну проростання та концентрації металу.

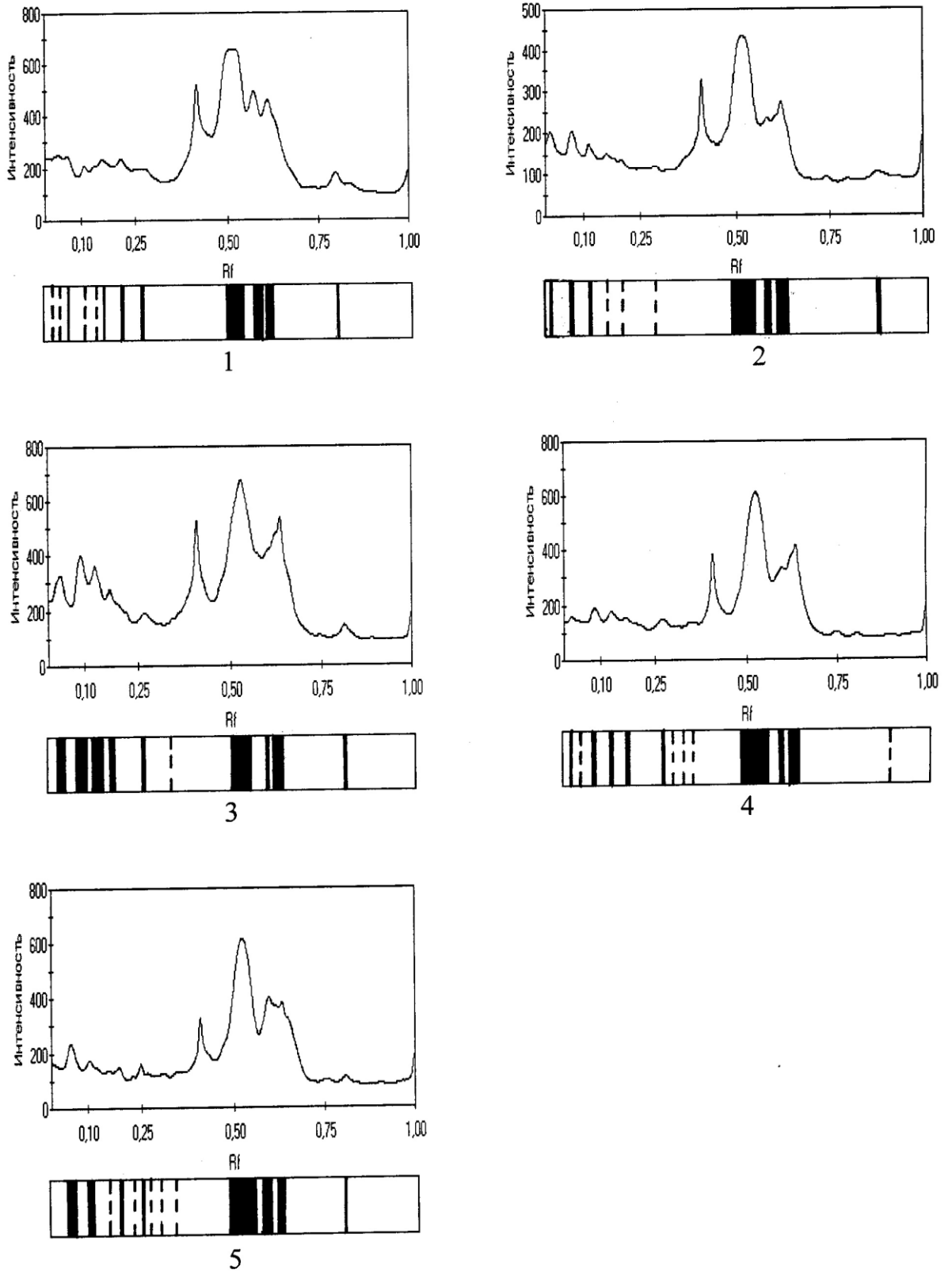


Рис. 6.5. Денситограми ізоферментів пероксидази корневих меристем кукурудзи за дії іонів важких металів на 5-ту добу проростання:

1- контроль; 2-  $Pb^{2+}$   $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 -  $Cd^{2+}$   $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;

4 -  $Ni^{2+}$   $1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 5-  $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$

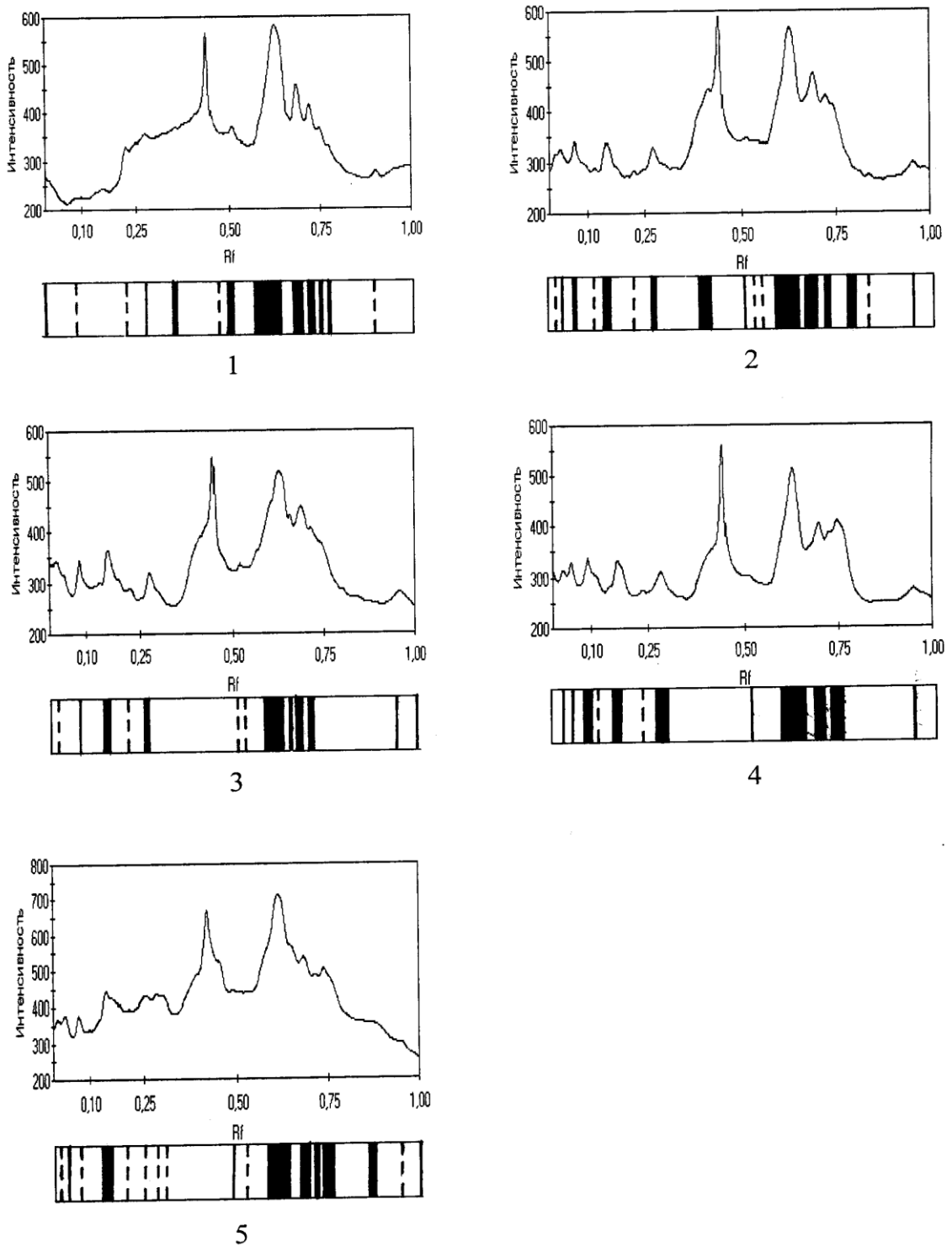


Рис. 6.6. Денситограми ізоферментів пероксидази корневих меристем кукурудзи за дії іонів важких металів на 7-му добу проростання:

2- контроль; 2-  $Pb^{2+}$   $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 -  $Cd^{2+}$   $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;

4 -  $Ni^{2+}$   $1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 5-  $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$

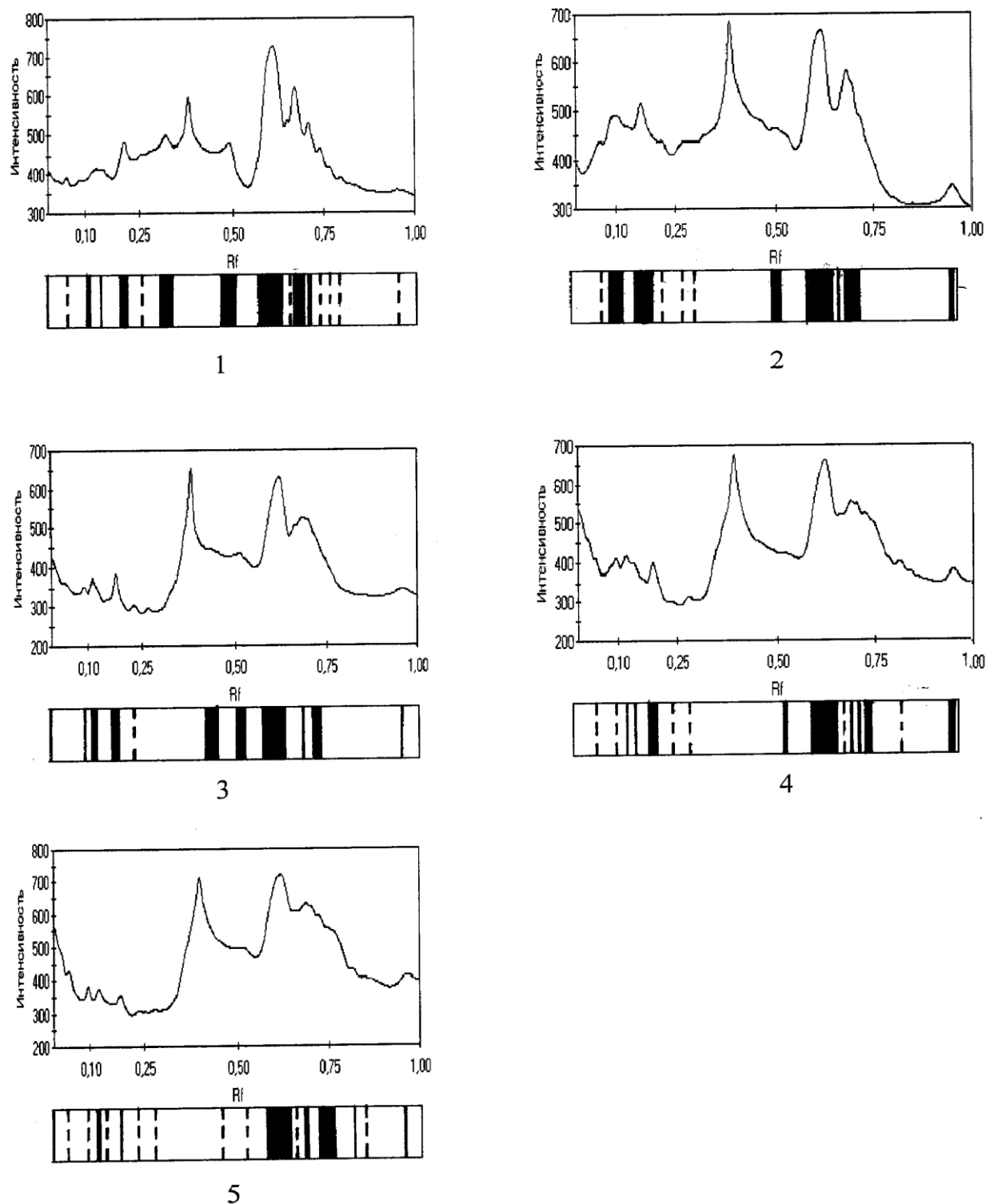


Рис. 6.7. Денситограми ізоферментів пероксидази корневих меристем кукурудзи за дії іонів важких металів на 9-ту добу проростання:

1- контроль; 2-  $Pb^{2+}$   $2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 -  $Cd^{2+}$   $2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;

4 -  $Ni^{2+}$   $1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 5-  $Pb^{2+} + Cd^{2+} + Ni^{2+}$

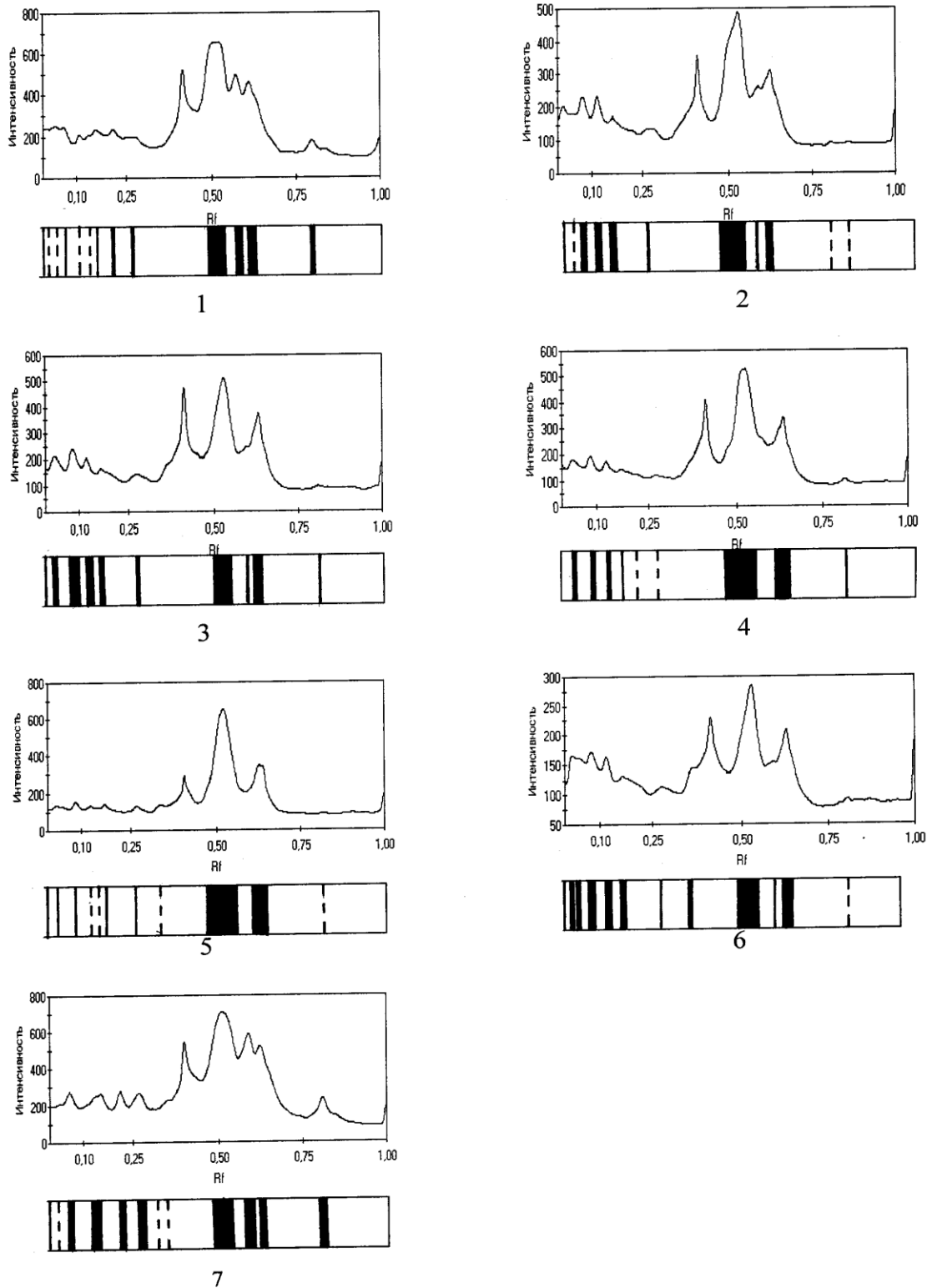


Рис. 6.8. Денситограми ізоферментів пероксидази корневих меристем кукурудзи за дії іонів важких металів на 5-ту добу проростання:

- 1- контроль; 2-  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3-  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
 4 -  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 5 -  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>; 6 -  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
 7-  $Ni^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>

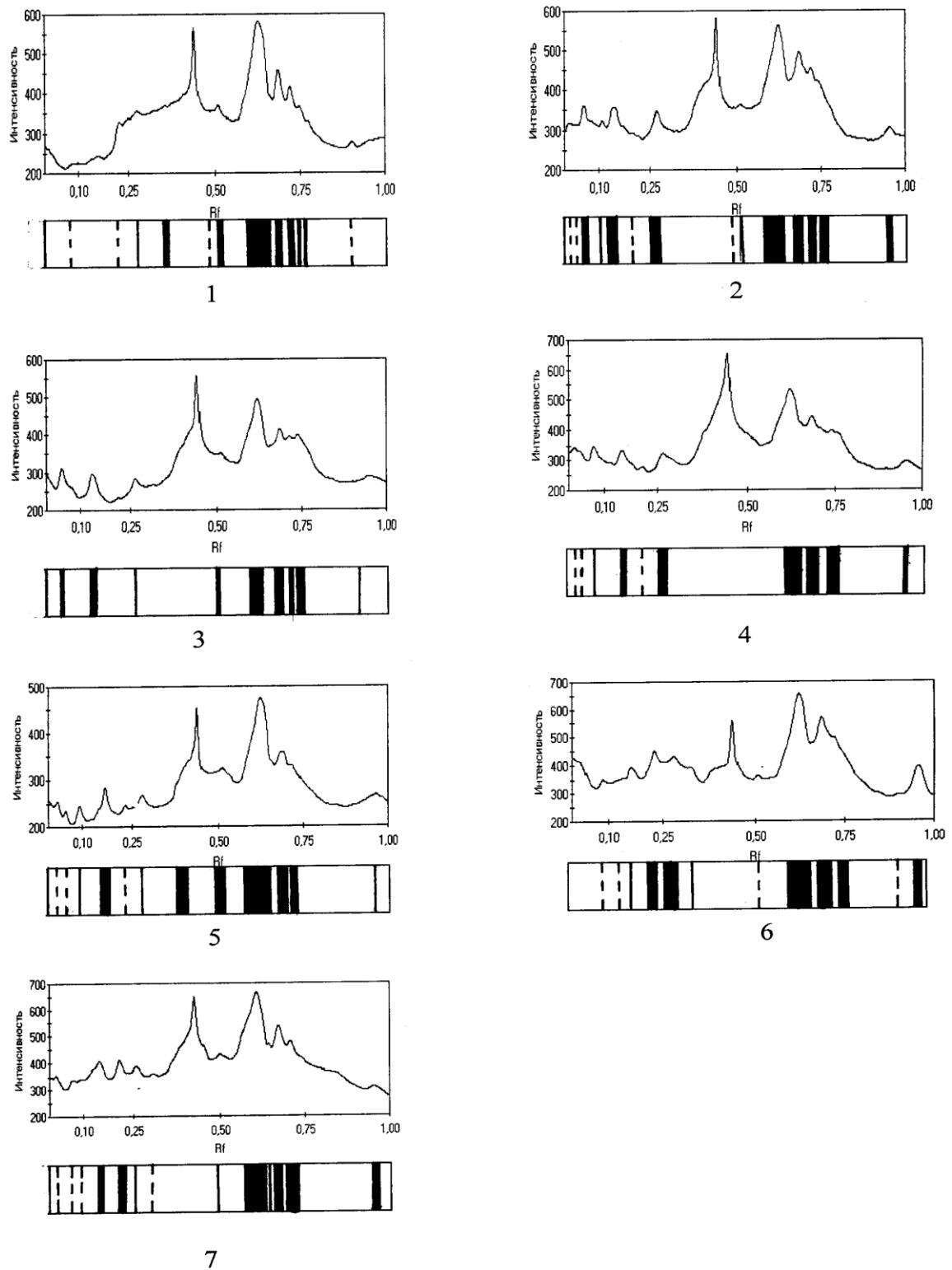


Рис. 6.9. Денситограми ізоферментів пероксидази корневих меристем кукурудзи за дії іонів важких металів на 5-ту добу проростання:

- 1- контроль; 2-  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3-  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
 4 -  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 5 -  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>; 6 -  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
 7-  $Ni^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>



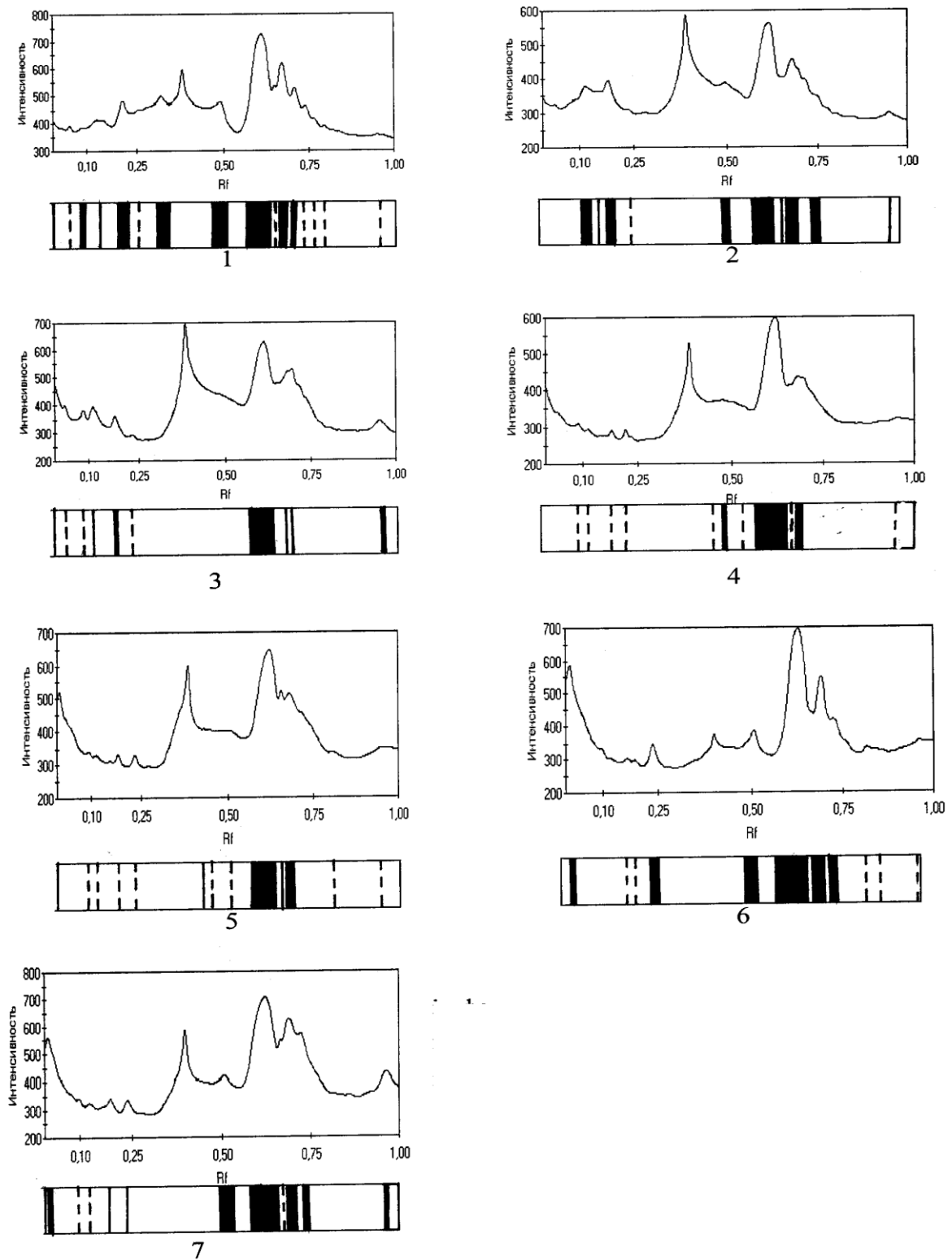


Рис. 6.10. Денситограми ізоферментів пероксидази корневих меристем кукурудзи за дії іонів важких металів на 5-ту добу проростання:

- 1- контроль; 2-  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3-  $Pb^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
 4 -  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 5 -  $Cd^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>; 6 -  $Ni^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
 7-  $Ni^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>

## ВИСНОВКИ

Встановлені як загальні, так і специфічні для кожного з іонів металів ефекти токсичної дії, що проявляється в особливостях змін клітинної організації апікальної ділянки кореня, фізіолого-біохімічних процесах та специфіці синтезу білків у зв'язку з функціональною активністю меристем.

Результати наших досліджень дозволяють зробити такі висновки:

1. Зі збільшенням часу експозиції фітотоксичність іонів важких металів підсилюється, що проявляється у зміні типу комбінованої дії іонів важких металів на довжину кореня з антагоністичного (5-та доба) на синергічний (7-ма та 9-та доба), зниженні мітотичної активності, підвищенні рівня аберантних клітин та зростанні пікнотичних порушень.
2. Інкубація рослин кукурудзи на середовищі з іонами важких металів знижує інтенсивність синтезу водорозчинних білків клітин меристеми кореня на ранніх етапах онтогенезу на 38 і 10 % відповідно до терміну проростання (5-та та 7-ма доба), а на більш пізніх (9-та доба) – підвищення на 17 % порівняно з контролем.
3. Коливання інтенсивності синтезу білків корелює зі змінами поліпептидного складу, що проявляється у підсиленні синтезу поліпептидів родин БТШ 60 і 90 кД, перебудовах в області низькомолекулярних компонентів, а також зникненні компонентів з високою молекулярною масою 121 і 148 кД. Виявлено білки, поява яких була стабільною протягом всього терміну проростання рослин кукурудзи.
4. Зміни поліпептидного складу водорозчинних білків пов'язані з підвищеним вмістом проліну, валіну та цистеїну, що можна вважати специфічною реакцією клітин меристеми на вплив іонів свинцю, кадмію та нікелю.
5. Встановлені зміни активності та ізоферментного складу пероксидази меристемних клітин коренів кукурудзи, які пов'язані зі змінами в

поліпептидному складі білків, є маркерною реакцією на дію фітотоксикантів.

6. Запропоновані критерії оцінювання дії металів на ріст та фізіолого-біохімічні процеси меристеми коренів кукурудзи можуть використовуватись для індикації забрудненості середовища важкими металами. Вони поширюють існуючі уявлення про функціональну активність меристемних тканин кореня рослин кукурудзи в умовах дії іонів важких металів і виступають маркерними ознаками стресу за дії поллютантів.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Амосова Н. В., Тазина И. А., Сынзыныс Б. И. (2003) Фито- и генотоксическое действие ионов железа, кобальта и никеля на физиологические показатели растений различных видов. *Сельскохозяйственная биология*. №5, 49-54.
2. Андрусишина І. М., Голуб І. О., Лампека О. Г. (2015) Еколого-гігієнічна оцінка навантаження довкілля важкими металами у системі сніг-вода-грунт. *Екологія та природокористування*. № 2 (18). С. 66-75.
3. Андрусишина І. М., Голуб І. О., Демченко В. Ф., Лампека О. Г. (2020) Порівняльна оцінка вмісту важких металів у ґрунтах різних міських агломерацій: методологічні підходи до моніторингу довкілля. *Environment & health*. № 4, 71-79. <https://doi.org/10.32402/dovkil2020.04.071>.
4. Антоняк Г. Л., Мамчур З. І., Першин О. І., Бубис О. Є., Кордош Т. В. (2015) Біологічна доступність металів та їх акумуляція в тканинах рослин. *Вісник проблем біології і медицини*. Вип. 3, Т.2 (123), 11-16.
5. Баранов В. І., Гавриляк М. Я., Телегус Я В. (2010) Синтез амінокислот, білку та азотвмісних сполук у рослин ріпаку за умов росту на субстратах породного відвалу. *Науковий вісник ЛНУВМБТ імені С.З. Гжицького*. Т. 12, № 2(44), Ч. 4. 154-159.
6. Бессонова В. П. (1991) Клеточный анализ роста корней *Lathyrus odoratus* L. при действии тяжелых металлов. *Цитология и генетика*. Т. 25, №6, 18-22.
7. Бессонова В. П. (1991) Морфо-функциональные исследования растений в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами: автореф. дис. доктора биол. наук: спец. Днепропетровск, 35 с.
8. Бессонова В. П. (2006) Влияние тяжелых металлов на фотосинтез растений. Запорожье : ЗГУ, 208 с.
9. Богуславська Л.В., Вінниченко О.М., Шупранова Л.В. (2009) Цитогенетична активність меристемних клітин коренів рослин

- кукурудзи за роздільної та сумісної дії іонів важких металів. *Вісник українського товариства генетиків та селекціонерів*. Т.7, №1. С. 10-16.
10. Вакерич, М. М., Ніколайчук, В. І. (2009) До вивчення шляхів зниження фітотоксичної дії важких металів на розвиток рослин. *Науковий вісник Ужгородського національного університету: Біологія*. Вип. 25, 59-61.
  11. Воробець Н. М., Микієвич І. М. (2000) Сумісна дія свинцю та селену на проростання та ріст соняшника. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. Вип. 26, 159-165.
  12. Глубока В. М. (2004) Зміни компонентів ліпідного обміну за умов дії на рослини кукурудзи іонів важких металів та гербіцидів : автореф. дис. На здобуття наукового ступеня кандидата біол. наук : спец. 03.00.12 – фізіологія рослин. Київ, 46 с.
  13. Головач О. М., Козловський В. І., Демків О. Т. (2004) Забруднення сільськогосподарських ґрунтів важкими металами та характер їхнього перерозподілу у рослинах кукурудзи. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. Вип. 38, 205-210.
  14. Горюнова І. І., Ємець А. І., Блюм Я. Б. (2015) Порівняльний аналіз впливу нікелю та кадмію на організацію мікротрубочок у клітинах коренів *Arabidopsis thaliana*. *Український ботанічний журнал*. Т. 72, № 6. С. 603-609. DOI: <http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.06.603>.
  15. Гришко В. М., Демура Т. А. (2008) Інтенсивність акумуляції кадмію і нікелю та рівень їх фітотоксичності за сумісної дії на проростки. *Доп. НАН України*. №5, 161-167.
  16. Гришко В. М., Сыщиков Д. В. (2012) Функционирование глутатионзависимой антиоксидантной системы и устойчивость растений при действии тяжелых металлов и фтора. Киев : Наукова думка, 239 с.
  17. Гришко В. М., Сыщиков Д. В., Піскова О. М., Данильчук О. В., Машталер Н. В. (2012) Важкі метали: надходження в ґрунти, транслокація у рослинах та екологічна безпека. Донецьк: Донбас, 304 с.

18. Гришко В. М., Лисенко О.І. (2019) Фітотоксичність хрому і нікелю на початковому етапі онтогенетичного розвитку кукурудзи. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна*. Вип. 33. 123-132 DOI: 10.26565/2075-5457-2019-33-15.
19. Грицан Н. П., Шпак Н. В., Шматков Г. Г. (1998) Экологические основы природопользования. Днепропетровск: ИППЭ НАН Украины, 409с.
20. Гродзинский Д. М. (1983) Надежность растительных систем. Киев : Наук. думка, 366 с.
21. Гудков И. Н., Гродзинский Д. М. (1988) Роль асинхронности клеточных делений и гетерогенности меристемы в радиоустойчивости растений. Клеточный цикл растений в онтогенезе. Киев : Наук. думка, 110-137.
22. Гуральчук Ж. З. (2006) Фітотоксичність важких металів та стійкість рослин до їх дії. Київ : Логос, 208 с.
23. Гуцол Г.В. (2020) Оцінка інтенсивності забруднення ґрунтів важкими металами та заходи щодо підвищення їх якості. *The scientific heritage*. №48. 3-8.
24. Довгалюк А. І., Каліняк Т. Б., Блюм Я. Б. (1998) Токсична дія іонів металів на ріст та мітотичну активність клітин коренів цибулі *Allium sera* L. *Доповіді національної академії наук*. №6, 173-178.
25. Довгалюк А. І., Каліняк Т. Б., Блюм Я. Б. (2001) Оценка фито- и цитотоксической активности соединений тяжелых металлов и алюминия с помощью корневой апикальной меристемы лука. *Цитология и генетика*. №1, 3-10.
26. Довгалюк А. І., Каліняк Т. Б., Блюм Я. Б. (2001) Цитогенетические эффекты солей токсичных металлов в клетках апикальной меристемы корней проростков *Allium sera* L. *Цитология и генетика*. №2, 3-9.
27. Демченко Н. П., Калимова И. Б., Демченко К. Н. (2005) Влияние никеля на рост, пролиферацию и дифференциацию клеток корневой системы проростков *Triticum aestivum*. *Физиология растений*. Т. 52, 250-258.

28. Желізко Л. І., Хіч В. Б., Дацьків М. З. (1997) Динамика вмісту білків, нуклеїнових кислот і пігментів у листках під впливом свинцю. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. Вип. 24, 93-96.
29. Жук О. І., Григорюк І. П. (2003) Динамика мітозу в меристемах пшениці після дії посухи. *Физиология и биохимия культурных растений*. Т. 35, №1, 3-11.
30. Журавльова І. М., Ферлій В. К. (2022) Механізм толерантності рослин до токсичної дії важких металів. Природнича наука й освіта: сучасний стан і перспективи розвитку : тези доп. III Міжнар. наук.-практ. конф., Харків, 22-23 верес. 2022 р. 59–61.
31. Заблоцька О. С., Опашук Н. М. (2015) Реакція проростків пшениці озимої на дію мікроелементів ( $\text{Cu}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$ ,  $\text{Ni}^{2+}$ ) в умовах водної культури. *Агроекологічний журнал*. №4. 90–96.
32. Евсеева Т. И., Майстренко Т. А., Гераськин С. А., Белых Е. С. (2006) Влияние Cd и K на уровень цитогенетических эффектов, индуцируемых  $^{232}\text{Th}$  в корневой меристеме *Allium cepa* L. *Цитология и генетика*. №6, 50-58.
33. Иванов В. Б., Быстрова В. Б., Серегин И. В. (2003) Сравнение влияния тяжелых металлов на рост корня в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия. *Физиология растений*. Т. 50, №3, 445-454.
34. Кавулич Я. З., Кобилецька М. С, Терек О. І. (2016) Вплив саліцилової кислоти на пігментну систему рослин гречки за токсичного впливу кадмію хлориду. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. Вип. 72, 210-217.
35. Калінін М. І., Єлісеєв В. В. (2000) Біометрія: Підручник для студентів вузів біологічних і екологічних напрямків. Миколаїв : Вид-во МФ НаУКМА, 204 с.
36. Клименко Я. В., Ларченко К. А. (2006) Частота хромосомних абераций озимої пшениці, індукованих мутагенами при дії на насіння та

- проростки. Физиология и биохимия культурных растений. Т. 38, №3, 222-227.
37. Колупаев Ю.Є. (2001) Стресові реакції рослин (молекулярно-клітинний рівень). Харків: ХДУ, 173 с.
  38. Колупаев Ю. Є., Вайнер А. А., Ястреб Т. О. (2014) Пролін: фізіологічні функції та регуляція його вмісту в рослинах в умовах стресу. Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія, 2(32). 6-22.
  39. Коршиков И. И., Котов В. С., Михеенко И. П. (1995) Взаимодействие растений с техногенно загрязненной средой. Киев : Наук. думка, 190 с.
  40. Коршиков И. И., Виноградова Е. Н. (2008) Устойчивость к действию фенола и пиридина *in vitro* пероксидазы листьев семенного потомства популяции костреца безостого, адаптированного к техногеннозагрязненным территориям. *Физиология и биохимия культурных растений*. Т. 40, №2, 157-163.
  41. Косаківська І. В. (2003) Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. Київ : Сталь, 192с.
  42. Косаківська І. В., Голов'янюк М. Г. (2006) Адаптація рослин: біосинтез та функції стресових білків. Український фітосозбірник, 24. 3-17.
  43. Косаковская И. В. (2008) Стрессовые белки растений. Киев : УФЦ, 200 с.
  44. Коць С. Я., Петерсон Н. В. (2005) Мінеральні елементи і добрива в живленні рослин. Київ : Логос, 150 с.
  45. Кузьменко Є. І., Кузьменко А. С. (2013) Оцінка фітотоксичності важких металів в умовах моно- і поліелементного забруднення ґрунту // *Агроекологічний журнал*. №1. С. 33–35.
  46. Куцоконь Н. К., Безруков В. Ф., Лазаренко Л. М. та ін. (2003) Кількість аберації на аберантну клітину як параметр хромосомної нестабільності. 1. Характеристика дозових залежностей. *Цитология и генетика*. №4, 20-25.
  47. Макрушин М. М., Макрушина Є. М., Петерсон Н. В., Мельников М. М.



- (2006) Фізіологія рослин. /За редакцією професора М. М. Макрушина. Підручник. Вінниця : Нова Книга, 416 с.
48. Мельничук Ю. П., Лишко А. К. (1991) Влияние ионов кадмия на деление клеток меристемы кукурузы. *Физиология и биохимия культурных растений*. Т. 23, 291-293.
49. Мельничук М. Д., Дякова О. О., Смирнова С. О., Олексієнко І. П. (2003) Зміни активності пероксидази, каталази і поліфенолоксидази рослин перцю та тютюну, інфікованих вірусом тютюнової мозаїки. *Физиология и биохимия культурных растений*. Т. 35, №1, 43-47.
50. Міхєєв О. М., Лапань О. В. (2019) Дія іонів кадмію на ростові процеси рослинного компонента біоплато. *Фізіологія рослин і генетика*. Т. 51, № 4, 338-346.
51. Мусієнко М. М., Таран Н. Ю. (1997) Стратегія вивчення адаптивного потенціалу рослинного організму і проблема стійкості. Актуальні проблеми фізіології водного режиму та посухостійкості рослин. Київ : ТОВ “Міжнародна фінансова агенція”, 21-25.
52. Паушева З. П. (1988) Практикум по цитологии растений. Москва : Агропромиздат, 271 с.
53. Писаренко П. В., Самойлік М. С., Галицька М. А., Диченко О. Ю., Тараненко С. В. (2022) Дослідження впливу техногенного забруднення внаслідок воєнних дій на показники ґрунту агроценозів. *Аграрні інновації*. №14, 94-102. doi:<https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2022.14.14>.
54. Ревега О. (2006) Індукція хромосомних аберацій рідкими відходами виробництва Стебницького ДГХП «Полімінерал» у *Allium*-тесті. *Вісник Львівського ун-ту. Серія біологічна*. Вип. 41, 46-53.
55. Серегин И. В., Иванов В. Б. (1997) Гистохимические методы изучения распределения кадмия и свинца в растениях. *Физиология растений*. Т. 44, №6, 915-921.
56. Серегин И. В., Иванов В. Б. (1998) Передвижение ионов кадмия и свинца по тканям корня. *Физиология растений*. Т. 45, №6, 890-905.

57. Серегин И. В., Иванов В. Б. (2001) Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения. *Физиология растений*. 48, №4, 606-630.
58. Серегин И. В., Чехов В. М., Иванов В. Б. (2002) Использование плазмолиза для выяснения локализации свинца в корневых клетках. *Физиология растений*. Т.49, №3, 317-319.
59. Серегин И. В., Кожевникова А. Д., Казюмина Е. М., Иванов В. Б. (2003) Токсическое действие и распределение никеля в корнях кукурузы. *Физиология растений*. Т. 50, №5, 793-800.
60. Серегин И. В., Кожевникова А. Д. (2006) Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения. *Физиология растений*. Т. 53, №2, 285-308.
61. Сех О. К. (1997) Синтез білків у меристемах коренів кукурудзи під впливом гіпотермії та фітогормонів: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. биол. наук: спец. 03.00.12 „Фізіологія рослин”. Київ, 25 с.
62. Сех О. К., Троян В. М., Терек О. І. (1997) Біологічна активність цитокінінів і синтез білків у меристемах коренів кукурудзи в умовах гіпотермії. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. Вип. 27, 33-38.
63. Скляр В. Г., Злобін Ю. А. (2015) Екологічна фізіологія рослин / за ред. Ю. Л. Злобіна. Суми : Університетська книга, 271 с.
64. Скопецка О. В., Косик О. І., Мусієнко М. М. (2004) Комплексний еколого-фізіологічний аналіз міграції та нагромадження свинцю в агроєкосистемах. *Физиология и биохимия культурных растений*. Т. 36, №1, 27-33.
65. Терек К. В., Терек О. І., Баранов В. І. (2000) Вплив свинцю на ріст і активність АТФаз у рослин кукурудзи. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. Вип. 25, 123-128.

66. Терек К. В., Юркевич М. С., Речевська Н. Я. (2000) Нагромадження кадмію проростками кукурудзи та їх реакція на токсичну дію металу. *Физиология и биохимия культурных растений*. Т. 32, №6, 506-511.
67. Титов А. Ф., Лайдинене Г. Ф., Казнина Н. М. (2001) Влияние ионов свинца на рост и морфофизиологические показатели растений ячменя и овса. *Физиология и биохимия культурных растений*. Т. 33, №5, 387-393.
68. Трахтенберг І. М., Левицький Є. Л. Генотоксична дія потенційно небезпечних хімічних сполук (2016) *Вісник НАН України*. № 7, 27-42. doi: 10.15407/visn2016.07.027.
69. Федосов А. І., Кисличенко В. С., Новосел О. М. (2017) Визначення якісного складу та кількісного вмісту амінокислот у часнику цибулинах і листі. *Медична та клінічна хімія*. Т. 19. № 3, 42-47. DOI 10.11603/mcch.2410-681X.2017.v0.i3.8193
70. Феник С. И., Трофимьяк Т. Б., Блюм Я. Б. (1995) Механизмы формирования устойчивости растений к тяжелым металлам. *Успехи современной биологии*. Т. 115, Вып. 3, 261-273.
71. Цветкова Н. М., Пахомов О. Є., Сердюк С. М., Якуба М. С. (2016) Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ґрунти. Метали у Ґрунтах: моногр. За заг. ред. проф. О. Є. Пахомова. Дніпропетровськ : «Ліра», 180 с.
72. Чайка О. Г., Мацьків О. О., Стокалюк О. В., Руда М. В. (2018) Дослідження вмісту важких металів у Ґрунті на прилеглих територіях автозаправних станцій. *Науковий вісник НЛТУ України*, Т. 28, № 10, 62-65. doi: <https://doi.org/10.15421/40281013>.
73. Шевчук В.Д., Мудрак Г.В., Франчук М.О. (2021) Екологічна оцінка інтенсивності забруднення Ґрунтів важкими металами. *Colloquium-journal*. 40-46. doi: 10.24412/2520-6990-2021-1097-40-46.
74. Щербаченко О. І., Демків О.Т. (2013) Толерантність моху *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. і його адаптація до впливу іонів свинцю. *Физиология растений и генетика*. Т. 45. № 4, 327-333.

75. Щербаченко О. І. (2014) Важкі метали як токсичний фактор забруднення природного середовища. Стійкість і адаптація рослин до їх впливу. *Наукові записки природознавчого музею. Львів*, Вип. 30, 157-182.
76. Яковишина Т. Ф. (2016) Нормування поелементного та поліелементного забруднення ґрунту важкими металами за допомогою ГДК. *Строительство. Материаловедение. Машиностроение. Серия: Создание высокотехнологических экокомплексов в Украине на основе концепции сбалансированного (устойчивого) развития*. Вип. 87, 152-158.
77. Abedi, T., Mojiri, A. (2020) Cadmium Uptake by Wheat (*Triticum aestivum* L.): An Overview. *Plants*, 9 (4), 1-15. doi: 10.3390/plants9040500.
78. Alengebawy, A., Abdelkhalek, S. T., Qureshi, S. R., Wang, M. (2021) Heavy metals and pesticides toxicity in agricultural soil and plants: ecological risks and human health implications, 9 (42), 1-33. doi: 10.3390/toxics9030042.
79. Amari, T., Ghnaya, T., Abdelly, C. (2017) Nickel, cadmium and lead phytotoxicity and potential of halophytic plants in heavy metal extraction. *South African Journal of Botany*, 111, 99-110. doi: org/10.1016/j.sajb.2017.03.011.
80. Antosiewich, D. M. (1992) Adaptation of Plants to an Environment Polluted with Heavy Metals. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 61. P. 281-299. doi.org/10.5586/asbp.1992.026.
81. Arambasic, M. B., Bjelic, S., Subakov G. (1995) Acute toxicity of heavy metals (copper, lead, zinc), phenol and sodium on *Allium cepa* L., *Lepidium sativum* L. and the *Daphnia magna* St.: comparative investigations and the practical applications. *Water Research*, 29 (2), 497-503. doi.org/10.1016/0043-1354(94)00178-A.
82. Arduini, I., Godbold, D. L., Onnis, A. (1994) Cadmium and copper change root growth and morphology of *Pinus pinea* and *Pinus pinaster* seedlings. *Physiologia Plantarum*, 92, 657-680. doi.org/10.1111/j.1399-3054.1994.tb03039.x.
83. Artiushenko T., Syshchykov D., Gryshko V., Čiamporová M., Fiala R., Repka V., Martinka M., Pavlovkin J. (2014) Metal uptake, antioxidant status

- and membrane potential in maize roots exposed to cadmium and nickel. *Biologia*. 69, pages1142-1147. <https://doi.org/10.2478/s11756-014-0414-4>.
84. Asare, M. O., Szakova, J., Tlustoš, P. (2022) The fate of secondary metabolites in plants growing on Cd-, As-, and Pb-contaminated soils – a comprehensive review. *Environmental Science and Pollution Research*, 18-25. [doi.org/10.1007/s11356-022-24776-x](https://doi.org/10.1007/s11356-022-24776-x).
  85. Barcelo, J., Vasques, M. D., Poschenrieder, Ch. (1988) Struktural and ultrastruktural disordes in cadmium-treated bush bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). *New Phytoljgist*, 108, 37-49. doi: 10.1111/j.1469-8137.1988.tb00202.x.
  86. Bayçu, G., Eruz, E., Caner, H., Gnencgil, B. (1999) Heavy metal stress and peroxidases: I. Peroxidase activity and chlorophyle content in response to cadmium and lead in *Pinus pinea*. *Plant Peroxidase Newsletter*, 12, 13-21.
  87. Bayçu, G., Eruz, E., Caner, H., Gnencgil, B. (1999) Heavy metal stress and peroxidases: I. Peroxidase activity and chlorophyle content in response to cadmium and lead in *Cedrus libani*. *Plant Peroxidase Newsletter*, 12, 23-29.
  88. Begum, W., Rai, S., Banerjee, S., Bhattacharjee, S., Mondal, M. H., Bhattarai, A., Saha, B. A (2022) comprehensive review on the sources, essentiality and toxicological profile of nickel. *RSC Advances*, 12 (15), 9139-9153. doi: 10.1039/d2ra00378c.
  89. Behboodi, B. S., Samadi, L. (2004) Detection of apoptotic bodies and oligonucleosomal DNA fragments in cadmium-treated root apical cells of *Allium cepa* L. *Plant Science*, 167, 411-416. [doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.04.024](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.04.024).
  90. Borboa, L., Delatorre, C. (1996) The genotoxiciti of Zn(II) and Cd(II) in *Allium cepa* root meristematic cells. *New Phytologist*, 134, 481-486. [doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04365.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04365.x).
  91. Bradford, M. M. (1976) A rapid and sensitive method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. *Analytical Biochemistry*, 248-254.

92. Breckle, S. W., Eds Waisel, Y., Kafkaf, U. N. Y. (1991) Growth under stress : heavy metals. *Marcel Dekker Inc*, 351-373.
93. Brown, P. H., Welch, R. M., Madison, J. T. (1991) Effect of nickel deficiency on soluble anion, amino acid and nitrogen levels in barley. *Plant Soil*, 98, 1222-1227.
94. Brewbaker, J. L., Nagai, C. H., Liu, E. H. (1985) Genetic polymorphism of 13 maize peroxidases. *Journal of Heredity*, 76 (5), 159-167.
95. Bursynski, M. (1987) The influence of lead and cadmium on absorption and distribution of potassium, calcium, magnesium and iron in cucumber seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 9, 229-238.
96. Casano, L. M., Martin, M., Zapata, J. M., Sabater, B. (1999) Leaf age paraquat concentration–dependent effects on the levels of the enzymes protecting against oxidative stress. *Plant Science*, 149, 13-22.
97. Çatav, S. S., Genç, T. O., Oktay, M. K., Küçükakyüz, K. (2020) Cadmium Toxicity in Wheat: Impacts on Element Contents, Antioxidant Enzyme Activities, Oxidative Stress, and Genotoxicity. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 104, 71-77. doi: 10.1007/s00128-019-02745-4.
98. Changfeng, Li., Kehai, Z., Wenqiang, Q., Changjiu, T., Miao, Qi, Xiaoming, Y. & show all (2019) A Review on heavy metals contamination in soil: effects, sources, and remediation techniques. *Soil and Sediment Contamination: An International Journal*, 28 (4), 380-394. doi.org/10.1080/15320383.2019.1592108.
99. Chibbar, R. N., van Huystee, R. B. (1984) Characterization of peroxidase in plant cells. *Plant Physiology*, 75 (4), 956-958. doi: 10.1104/pp.75.4.956.
100. Choi, H. R., Hwang, I. D., Lee, S. H., Kwon, Y. M. (1996) Phytochelatins in cadmium treated seedlings of *Canavalia lineate*. *Molecules Cell*,. 6 (4), 451-455.
101. Clemente, H. S., Kolkas, H., Canut, H., Jamet, E. (2022) Plant Cell Wall Proteomes: The Core of Conserved Protein Families and the Case of Non-

- Canonical Proteins. *International Journal of Molecular Sciences*, 23 (8), 1-20. 4273. doi.org/10.3390/ijms23084273.
102. Corso, M., de la Torre, V. S. G. (2020) Biomolecular approaches to understanding metal tolerance and hyperaccumulation in plants. *Metallomics*, 12 (6), 840-859. doi.org/10.1039/d0mt00043d.
103. Das, P., Samantaray, S., Rout, G. R. (1997) Studies on cadmium toxicity in plants: a review. *Environmental Pollution*, 98, 29-36. dx.doi.org/10.1016/S0269-7491(97)00110-3.
104. Dawuda, M.M., Liao, W., Hu, L., Yu, J., Xie, J., Calderón-Urrea, A., Xin Jin, X., Wu, Y. (2019) Root tolerance and biochemical response of Chinese lettuce (*Lactuca sativa* L.) genotypes to cadmium stress. *PeerJ*, 1-21. doi: 10.7717/peerj.7530
105. Di Cango, R., Guidi, L., De Gara, L., Soldatini, G. F. (2001) Combined cadmium and ozone treatments affect photosynthesis and ascorbate-dependent defences in sunflower. *New Phytologist*, 151, 627-636. doi: 10.1046/j.1469-8137.2001.00217.x.
106. Dutta, A., Patra, A. , Jatav, H. S., Jatav, S. S., Singh, S. K., Sathyanarayana, E., Verma, S., Singh, P. (2020) Toxicity of Cadmium in Soil-Plant-Human Continuum and Its Bioremediation Techniques. *Soil Contamination*. Edited by Marcelo L. Larramendy and Sonia Soloneski. doi: 10.5772/intechopen.94307.
107. Edelstein, M., Ben-Hur, M. (2018) Heavy metals and metalloids: sources, risks and strategies to reduce their accumulation in horticultural crops. *Scientia Horticulturae*, 234, 431-444. doi:10.1016/J.SCIENTA.2017.12.039.
108. El-Amier, Y., Elhindi, K., El-Hendawy, S., Al-Rashed, S., Abd-ElGawad, A. (2019) Antioxidant system and biomolecules alteration in *Pisum sativum* under heavy metal stress and possible alleviation by 5-aminolevulinic acid. *Molecules*, 24 (22). doi: 0.3390/molecules24224194.
109. El-Okkiah, S.A.F., El-Tahan, A.M., Ibrahim, O.M. (2022) Under cadmium stress, silicon has a defensive effect on the morphology, physiology, and

- anatomy of pea (*Pisum sativum* L.) plants. *Frontiers Plant Science*, P.1-19. doi:org/10.3389/fpls.2022.997475
110. El-Mahrouk, El-Sayed, M., Eisa, E., Hegazi, M.A. et al. (2019) Phytoremediation of cadmium-, copper-, and lead-contaminated soil by *Salix mucronata* (Synonym *Salix safsaf*). *Hortscience*, 54 (7), 1249-1257. doi: 10.21273/HORTSCI14018-19.
111. El-Shintinawy, F., El-Ansary, A. (2000) Differential effect of Cd<sup>2+</sup> and Ni<sup>2+</sup> on amino acid metabolism in soybean seedlings. *Biologia Plantarum*, 43 (1), 79-84.
112. Ernst, W. H. O., Shuurmann, G., Markert, B. (1998) Effects of heavy metals in plants at the cellular and organismic level. *Ecotoxicology. Ecological fundamentals. Chemical exposure and biological effect*. Heidelberg, Wiley, 587-620.
113. Ernst, W. H. O. (2006) Evolution of metal tolerance in higher plants. *Forest Snow and Landscape Research*, 80 (3),. 251-274.
114. Esfandiari, M., Hakimzadeh, M. A. (2022) Assessment of environmental pollution of heavy metals deposited on the leaves of trees at yazd bus terminals. *Environmental Science and Pollution Research*, 32867-32881. doi: 10.1007/s11356-021-18274-9.
115. Eskew, D. L., Welch, R. M., Cary, E. E. (1983) Nickel: an essential micronutrient for legumes and possibly all higher plants. *Science*, 222, 621-623. doi: 10.1126/science.222.4624.621.
116. Ewais, E. A. (1997) Effects of cadmium, nickel and lead on growth, chlorophyll content and proteins of Weeds. *Biologia Plantarum*, 39, 403-410. doi: 10.1023/A:1001084327343.
117. Feng, Y., Li, H., Zhang, X. , Li, X. et al. (2022) Effects of cadmium stress on root and root border cells of some vegetable species with different types of root meristem. *Life*, 12 (9), 1-10. doi: 10.3390/life12091401.
118. Fernandez, S., Poschenrieder, C., Marceno, C. et al. (2017) Phytoremediation capability of native plant species living on Pb-Zn and Hg-As mining wastes in



- the Cantabrian range, north of Spain. *J. Geochemical Exploration*, 174, 10-20. doi: 10.1016/j.gexplo.2016.05.015.
119. Fiskesjö, G. (1997). Allium Test for Screening Chemicals: Evaluation of Cytologic Parameters. In Wang W., Gorsuch J. W., Hughes J. S. (Eds.), *Plants for Environmental Studies*. Boca Raton, New York: CRC Lewis Publishers, 308-333. dx.doi.org/10.1201/9781420048711.ch11.
  120. Fu, J., Zhang, X., Liu, J., Gao, X., Bai, J., Hao, Y., Cui, H. (2021) A mechanism coordinating root elongation, endodermal differentiation, redox homeostasis and stress response. *Plant Journal*, 107(4), 1029–1039. doi: 10.1111/tpj.15361.
  121. Fujimoto, T., Uchida, Y. (1979) Cadmium absorption by rice plants. *Soil Science and Plant Nutrition*, 25 (3), 407-415. doi.org/10.1080/00380768.1979.10433181.
  122. Gallego, S. M., Benavides, M. P., Iomaro, M. L. (1996) Effect of heavy metal ion excess on sunflower leaves: evidence for involvement of oxidative stress. *Plant Science*, 121, 151-159.
  123. Gallo-Franco, J. J., Sosa, C. C., Ghneim-Herrera, T., Quimbaya, M. (2020) Epigenetic control of plant response to heavy metal stress: A new view on aluminum tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 1-14. doi.org/10.3389/fpls.2020.602625.
  124. Gantayat, S., Nayak, S. P., Badamali, S. K., Pradhan, C., Das, A. B. (2020) Analysis on cytotoxicity and oxidative damage of iron nano-composite on *Allium cepa* L. root meristems. *Cytologia*, 85 (4), 325-332.
  125. Gaspar, Th., Penel, C., Hagege, D., Greppin, H. (1991) Peroxidases in Plant Growth, Differentiation and Development Processes. *Biochemical, Molecular, and Physiological Aspect of Plant Peroxidases*. Eds D Lobarzewski S. et al. University de Geneve, 249-280.
  126. Godzic, B. (1993) Heavy metals content in plants from zinc dumps and reference areas. *Polish Academy of Science*, 5, 113-132.

127. Gregory, R.P.F. (1966). A rapid assay for peroxidase activity. *Biochemical Journal*, 101 (3), 582–583.
128. Gutierrez-Martínez, P. B., Torres-Moran, M. I., Romero-Puertas, M. C., Casas-Solis, J., Zarazua-Villaseñor, P., Sandoval-Pinto, E., Ramirez-Hernandez, B. C. (2020) Assessment of antioxidant enzymes in leaves and roots of *Phaseolus vulgaris* plants under cadmium stress. *Biotecnia*, 22 (2), 110-118. DOI: <https://doi.org/10.7440/res64.2018.03>.
129. Haider, F. U., Liqun, C., Coulter, J. A., Cheema, S. A., Wu, J., Zhang, R., Wenjun M., & Farooq M. (2021). Cadmium toxicity in plants: Impacts and remediation strategies. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 211, 111887. [doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111887](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111887).
130. Halušková, L., Valentovičova, K., Huttova, J., Mistrik, I., Tamas, L. (2010) Effect of heavy metals on root growth and peroxidase activity in barley root tip. *Acta Physiologiae Plantarum*, 32, 59-65. doi: 10.1007/s11738-009-0377-1.
131. Hani, U., Mansoor, S., Hassan, M., Farheen, J. (2020) Genotoxicity of heavy metals on mung bean (*Vigna radiata*) seedlings and its alleviation by priming with their lower concentrations. *Cytologia*, 85 (3), 239-244. doi: 10.1508/cytologia.85.239.
132. Hardiman, R. T., Jacoby, B. (1984) Absorption and Translocation of Cd in Bush Beans (*Phaseolus vulgaris*). *Physiologia Plantarum*, 61, 670-674. [doi.org/10.1111/j.1399-3054.1984.tb05189.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1984.tb05189.x).
133. Hasan, S. A., Fariduddin, Q., Ali, B., Hayat, S., Ahmad, A. (2009) Cadmium: toxicity and tolerance in plants. *Journal of Environmental Biology*, 30 (2), 165-174.
134. Hassan, M., Israr, M., Mansoor, S., Hussain, S.A., Basheer, F., Azizullah, A., Rehman, S.U. (2021) Acclimation of cadmium-induced genotoxicity and oxidative stress in mung bean seedlings by priming effect of phytohormones and proline. *Plos one*, 1-26. [doi.org/10.1371/journal.pone.0257924](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0257924).

135. Huybrechts, M., Cuypers, A., Deckers, J., Iven, V., Vandionant, S., Jozefczak, M., Hendrix, S. (2020) Cadmium and plant development: An agony from seed to seed. *International Journal of Molecular Sciences*, 20 (16), 39-68. doi.org/10.3390/ijms20163971.
136. Ismael, M. A., Elyamine, A. M., Moussa, M. G., Cai, M., Zhao, X., Hu, C. (2019) Cadmium in plants: Uptake, toxicity, and its interactions with selenium fertilizers. *Metallomics*, 11, 255-277. doi.org/10.1039/c8mt00247a.
137. Ivanov, V. B. (1994) Root Growth Responses to Chemicals. *Sov. Sci. Rev. D.*,1-70.
138. Jama-Rodzeńska, A., Nowak, W. (2012) Nickel and lead uptake by willows (*Salix viminalis* L.). *Polish J. Agronomy*, 11, 29-33. doi: 10.26114/pja.iung.122.2012.11.05.
139. Jimenez, A., Hernandez, J. A., del Rio, I.A., Sevilla, F. (1997) Evidence for the presence of the ascorbate-glutathione cycle in mitochondria and peroxisomes of pea leaves. *Plant Physiol*, 114, 275-284.
140. Kabata-Pendias A. (2010) Trace Elements in Soils and Plant. Boca Raton, 548 p. <https://doi.org/10.1201/b10158>.
141. Kandziora-Ciupa, M., Ciepał, R., Nadgórska-Socha, A., Barczyk, G. (2016) Accumulation of heavy metals and antioxidant responses in *Pinus sylvestris* L. needles in polluted and non-polluted sites. *Ecotoxicology*, 25, 970-981. doi: 10.1007/s10646-016-1654-6.
142. Karataglis, S., Moustakas, M., Symeonidis, I. (1991) Effects of heavy metals on isoperoxidases of wheat. *Biologia Plantarum*, 33, 3-9.
143. Kastori, R.R., Putnik-Delic, M.I., Maksimovic, I.V. (2022) Functions of nickel in higher plants - A review. *Acta Agriculturae Serbica*, 27 (53), 89-101. doi: 10.5937/AASer2253089K.
144. Nas, F.S., Ali, M. (2018) The effect of lead on plants in terms of growing and biochemical parameters: a review. *Ecology & Environmental Sciences*, 3 (4), 265-268. doi: 10.15406/mojes.2018.03.00098.

145. Keltjens, W. G., van Beusichem, M. I. (2008) Phytochelatins as biomarkers for heavy metal toxicity in maize: Single metal effects of copper and cadmium. *Journal of Plant Nutrition*, 635-648. doi.org/10.1080/01904169809365431.
146. Khalid, B. Y., Tinsley, J. (1980) Some effects of nickel toxicity on ryegrass. *Plant and Soil*, 55 (1), 139-145. doi:10.1007/BF02149717.
147. Khan, D. H., Frankland, B. (1983) Effects of cadmium and lead on radish with particular reference to movement of metals through soil profile and plant. *Plant Soil*, 70, 335-345. dx.doi.org/10.1007/BF02374890.
148. Khan, S., Khan, N. (1983) Influence of lead and cadmium on the growth and nutrient concentration of tomato (*Lycopersicon esculentum*) and egg plant (*Solanum melongea*). *Plant Soil*, 74, 387-394.
149. Khan, D. H., Duckett, J. G., Frankland, B., Kirkham, J. B. (1984) An X-ray Microanalytical Study of the Distribution of Cadmium in Roots of *Zea mays* L. *Plant Physiology*, 115, 19-28. doi: 10.1016/S0176-1617(84)80047-4.
150. Kosakivska, I.V., Babenko, L. M., Romanenko, K. O., Korotka, I. Y., Potters, G. (2021) Molecular mechanisms of plant adaptive responses to heavy metals stress. *Cell Biology International*, 45 (2), 258-272. <https://doi.org/10.1002/cbin.11503>.
151. Kramer, U., Cotter-Howells, J. D., Charnock, J. M. and others (1996) Free histidine as a metal chelator in plants that accumulate nickel. *Nature*, 379, 635-638. doi. 10.1038/379635a0.
152. Kramer, U., Smith, R. D., Wenzel, W. W. (1998) The role of metal transport and tolerance in nickel hyperaccumulation by *Thlaspi goesingense* halacsy. *Plant Physiology*, 115 (4), 1641-1650. doi: 10.1104/pp.115.4.1641.
153. Kul, R., Ekinici, M., Turan, M., Ors, S., Yildirim, E. (2020) Plant roots. How abiotic stress conditions affects plant roots, 176. doi: 10.5772/intechopen.95286.
154. Kun, Q., Shuang, L., Fanhong, W., Hong, W., Zhangli, Hu, Tuanyao, C. (2019) Effects of cadmium toxicity on diploid wheat (*Triticum urartu*) and

- the molecular mechanism of the cadmium response. *Journal of Hazardous Materials*, 374, 1–10. doi: 10.1016/j.jhazmat.2019.04.018.
155. Laemmli, U. K. (1970) Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Natura*, 227 (52–59), 680 p.
156. Lagerwerff, I. V. (1971) Uptake of cadmium, lead and zinc from soil and air. *Soil Science*, III (2), 129-133.
157. Naik, M., Kumar, D., Akash., Sinam, V. (2022) Cadmium toxicity in plants: remedial strategy through seed priming. *Pollution Research*, 41 (04), 1234-1239. doi: 10.53550/PR.2022.v41i04.014.
158. Laemmli U. K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // *Nature*. – 1970. – Vol. 227, N 52–59. – P. 680.
159. Leškov, A., Zvar, M., Araya, T., Giehl, R. F. H. (2020) Nickel toxicity targets cell wall-related processes and PIN2-mediated auxin transport to inhibit root elongation and gravitropic responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiology*, 61 (3), 519-535. doi: 10.1093/pcp/pcz217.
160. Liu, D., Jiang, W., Gao, X. (2003) Effects of cadmium on root growth, cell division and nucleoli in root tips of *graphis*. *Biologia Plantarum*, 47, 79-83. doi: 10.1023/A:1027384932338.
161. Malecka, A., Piechalak, A., Mensinger, A., Hanć, A., Barańkiewicz, D., Tomaszewska, B. (2012) Antioxidative defense system in *Pisum sativum* roots exposed to heavy metals (Pb, Cu, Cd, Zn). *Polish Journal Environmental Studies*, 21(6), 1721-1730.
162. Mansoor, S., Farheen, J. (2020) Cytogenetic impact of sodium chloride stress on root cells of *Vigna radiata* L. seedlings. *Turkish Journal of Biochemistry*, 45 (2), 143-150. doi:10.1515/TJB-2018-0352.
163. Mehlhorn, H., Lelandais, M., Korth, H. et al (1996) Ascorbate is the natural substrate for plant peroxidases. *FEBS Letters*, 378 (3), 203-206. doi: 10.1016/0014-5793(95)01448-9.

164. Metwally, A., Safronova, V. I., Belimov, A. A., Dietz, A. A. (2005) Genotypic variation of the response to cadmium toxicity in *Pisum sativum* L. *Journal of Experimental Botany*, 56, 167-178. doi: 10.1093/jxb/eri017.
165. Mika, A., Lühje, S. (2003) Properties of Guaiacol Peroxidase Activities Isolated from Corn Root Plasma Membranes. *Plant Physiology*, 132 (3), 1489-1498. doi: 10.1104/pp.103.020396.
166. Mleczek, M., Łukaszewski, M., Kaczmarek, Z. et al. (2009) Efficiency of selected heavy metals accumulation by *Salix viminalis* roots. *Environmental Experimental Botany*, 65 (1), 48-53. doi.org/10.1016/j.envexpbot.2008.03.003.
167. Molas, J. (1997) Changes in morphological and anatomical structure of cabbage (*Brassica oleracea* L.) outer leaves and in ultrastructure of their chloroplast caused by an in vitro excess of nickel. *Photosynthetica*, 34, 513-522. doi: 10.1023/A:1006805327340.
168. Moya, J. L., Ros, R., Picazo, I. (1993) Influence of cadmium and nickel on growth, net photosynthesis and distribution in rice plants. *Photosynth. Res*, 36, 75-80. doi: 10.1007/BF00016271.
169. Mundała, P., Szwalec, A., Kędzior, R. (2017) Accumulation of selected heavy metals in willow shoots (*Salix viminalis* L.) cultivated in the neighbourhood of a coal ash and slag landfill. *Infrastruktura i Ekologia Terenów Wiejskich*. №3/1, Polish Academy of Sciences, Cracow Branch, 1043-1051. doi: <http://dx.medra.org/10.14597/infraeco.2017.3.1.080>.
170. Mäder, M., Fessl, R. (1998) Role of peroxidase in lignification of tobacco cell. – 11. Regulation by phenolic compounds. *Plant Physiology*, 70 (4), 1132-1134.
171. Nawaz, F., Naeem, M., Akram, A., Ahmad, K. S., Ashraf, M. Y., Zulfiqar, B., Sardar, H., Shabbir, R. N., Majeed, S., Shehzad, A. M., Anwar, I. (2017) Seed priming with KNO<sub>3</sub> mediates biochemical processes to inhibit lead toxicity in maize (*Zea mays* L.). *Science of food and agriculture*, 97 (14), 4780-4789. doi. org/10.1002/jsfa.8347.

172. Nakano, Y., Asada, K. (1981) Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiology*, 22, 867 p.
173. Nakano, Y., Asada, K. (1987) Purification of ascorbate peroxidase in spinach chloroplasts : its inactivation in ascorbate-depleted medium and reaction by monodehydroascorbate radical. *Plant Cell Physiology*, 28 (2), 131-140.
174. Noctor, G., Foyer, C. H. (1998) Ascorbat and glutathion: keeping active oxygen under control. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 49, 249-279. doi: 10.1146/annurev.arplant.49.1.249.
175. Nylund, E. (2005) Cadmium uptake in willow (*Salix viminalis* L.) and spring wheat (*Triticum aestivum* L.) in relation to plant growth and Cd concentration in soil solution., 33 p.
176. Obroucheva, N. V., Bystrova, E. I., Ivanov, V. B. (1998) Root growth responses to lead in young maize seedlings. *Plant Soil*, 200, 55-61.
177. Panda, B. B., Panda, K. K. (2002) Genotoxicity and mutagenicity of metals in plants. In : Prasad M. N. V., Strzaka K. (Eds.), Physiology and biochemistry of metal toxicity and tolerance in plants. *Kluwer Academic Publishers*. Dordrecht, 395-414.
178. Pandolfini, T., Gabbrielli, R., Comparini, C. (1992) Nickel toxicity and peroxidase activity in seedlings of *Triticum aestivum* L. *Plant Cell and Environment*, 15, 719-725. doi.org/10.1111/j.1365-3040.1992.tb01014.x.
179. Penel, C., Carpin, S., Crevecoeur, M. (2000) Binding of peroxidases to Ca<sup>2+</sup>-pectate possible significance for peroxidase function in cell wall. *Plant Peroxidase Newsletter*, 4, 33-40.
180. Pietrzykowski, M., Socha, J., van Doorn, N. S. (2014) Linking heavy metal bioavailability (Cd, Cu, Zn and Pb) in Scots pine needles to soil properties in reclaimed mine areas. *Sci. Total Environ*, 501-510. doi: 10.1016/j.scitotenv.2013.10.008.
181. Prasad M. N. V.(1995) Cadmium toxicity and tolerance in vascular plants. *Environ. Exp. Bot.* 1995. V. 35. P. 525–545.

182. Prasann, K., Shweta, P. (2018) Short-term response of plants grown under heavy metal toxicity. *Heavy Metals*. Edited by Hosam El-Din M. Saleh & Refaat F. Aglan. doi: 10.5772/intechopen.75722
183. Qiao, K., Liang, S., Wang, F., Wang, H., Hu, Z., Chai, T. (2019) Effects of cadmium toxicity on diploid wheat (*Triticum urartu*) and the molecular mechanism of the cadmium response. *Journal of Hazardous Materials*, 374, 1-10. doi: 10.1016/j.jhazmat.2019.04.018.
184. Rizwan, M., Ali, S., Ali, B., Adrees, M., Arshad, M., Hussain, A., ur Rehman, Z.M., Waris, A.A. (2019) Zinc and iron oxide nanoparticles improved the plant growth and reduced the oxidative stress and cadmium concentration in wheat. *Chemosphere*, 214, 269-277. doi: 10.1016/j.chemosphere.2018.09.120.
185. Rizvi, A., Zaidi, A., Ameen, F., Ahmed, B. et al (2020) Heavy metal induced stress on wheat: phytotoxicity and microbiological management. *RSC Advances*, 10, 38379-38403. doi: 10.1039/D0RA05610C.
186. Rombel-Bryzek, A., Rajfur, M., Żuk, O., Zaja,c P. (2018) The effect of cadmium on oxidative stress in *Beta vulgaris*. *Ecological chemistry and engineering*, 25 (3), 457-467.
187. Sanita di Toppi, L., Gabrielli, R. (1999) Respons to cadmium in higher plants. *Environ. Exp. Bot*, 41, 105-130.
188. Semenova, G. A., Fomina, I.R., Bakaeva, E. A., Balakhnina, T.I. (2019) The effects of lead on the meristem of wheat seedlings. *CellBio*, 8(3), 41-51. doi: 10.4236/cellbio.2019.83003.
189. Shaaria, N. E. M., Tajudina, M. T. F. M., Khandakera, M. M., Majrashib, A., Alenazic, M. M., Abdullahia, U. A., Mohda, K. S. (2022) Cadmium toxicity symptoms and uptake mechanism in plants: a review. *Brazilian Journal of Biology*, 84, 1-17. doi: 10.1590/1519-6984.252143.
190. Shafaqat, A., Mfarrej, M. F. B., Hussain, A., Akram, N. A., Rizwan, M., Wang, X., Maqbool, A., Nafees, M., Ali, B. (2022) Zinc fortification and alleviation of cadmium stress by application of lysine chelated zinc on



- different varieties of wheat and rice in cadmium stressed soil. *Chemosphere*, 295, 133-138. doi: 10.1016/j.chemosphere.2022.133829.
191. Shanmugaraj, B. M., Malla, A., Ramalingam, S. (2019) Cadmium stress and toxicity in plants: an overview. Cadmium toxicity and tolerance in plants. *From Physiology to Remediation*, 1-17. doi.org/10.1007/s42729-021-00645-3.
192. Shaw, B. P. (1995) Effects of mercury and cadmium on the activities of antioxidative enzymes in the seedlings of *Phaseolus aureus*. *Biologia Plantarum*, 37 (4), 587-596.
193. Shen, C., Fu, HL., Liao, Q. (2021) Selection for low-cadmium cultivars and cadmium subcellular distribution comparison between two selected cultivars of eggplant (*Solanum melongena* L.). *Environmental Science, Pollution Research and Management*, 28, 57739-57750. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-14652-5>.
194. Shupranova, L.V., Holoborodko, K.K., Seliutina, O.V., Pakhomov, O.Y. (2019). The influence of *Cameraria ohridella* (*Lepidoptera*, *Gracillariidae*) on the activity of the enzymatic antioxidant system of protection of the assimilating organs of *Aesculus hippocastanum* in an urbogenic environment. *Biosystems Diversity*, 27(3), 238–243. doi: 10.15421/011933.
195. Singhal, R. K., Bose, B., Kumar M., Mondal, S., deo Tripathi, R., Srivastava, S. (2022) Heavy metal (loid)s phytotoxicity in crops and its mitigation through seed priming technology. *International Journal of Phytoremediation*, 25 (2), 187-206. doi.org/10.1080/15226514.2022.2068502.
196. Siedlecka, A. (1995) Some aspect of interaction between heavy metals and plant mineral nutrients. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 64 (3), 265-272. doi.org/10.5586/asbp.1995.035.
197. Sobic, M., Ivanov, V. B., Obroucheva, N. V. and others (1988) Barrier role of root system in lead-exposed plants. *Angewandte Botanik*, 72, 144-147.
198. Srivastava, D., Singh, A., Mamta Baunthiyal, M. (2015) Lead toxicity and tolerance in plants. *Journal of Plant Science and Research*, 2 (2), 123-125.

199. Sterckeman, T., Thomine, S. (2020) Mechanisms of cadmium accumulation in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 39, 322-359. doi.org/10.1080/07352689.2020.1792179.
200. Stroinski, A. (1999) Some Physiological and biochemical aspects of plant resistance of cadmium effect. I. antioxidative system. *Acta Physiol. Plant*, 21, 175-188. doi.org/10.1007/s11738-999-0073-1.
201. Taylor, G. J., Crowder, A. A. (1983) Uptake and accumulation of copper, nickel, and iron by *Typha latifolia* grown in solution culture. *Canadian Journal of Botany*, 61, 1825-1830. doi.org/10.1139/b83-193.
202. Terzi, H., Yıldız, M. (2021) Proteomic analysis reveals the role of exogenous cysteine in alleviating chromium stress in maize seedlings. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 209, 1-10. doi. 10.1016/j.ecoenv.2020.111784.
203. Terroon-Camero, L. S., Pelaez-Vico, M. A., Del Val, C., Sandalio, L. M., Romero-Puertas, M. S. (2019) Role of nitric oxide in plant responses to heavy metal stress: exogenous application vs. endogenous production. *Journal Experimental Botany*, 70 (17), 4477-4488. doi: 10.1093/jxb/erz184.
204. Titov, A. F., Talanova, V. V., Boeva, N. P. (1995) Growth responses of barley and wheat seedlings to lead and cadmium. *Biol. Plantarum*, 38 (4), 431-436.
205. Tsuji, J., Donnelly, M. (2000) "Accumulation of a basic peroxidase isoenzyme in leaves of *Arabidopsis thaliana* following inoculation with pseudomonas syringae pv. syringae or wounding." *Michigan Academician*, 32 (3). 243 p.
206. Yakymchuk, R.A. (2018) Cytogenetic disorders in *Triticum aestivum* L. cells, induced by heavy metal releases from industrial production. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8 (1), 317–323. doi: 10.15421/2018\_217.
207. Yang, X. E., Baligar, V. C., Foster, J. C., Martens, D. C. (1997) Accumulation and transport of nickel in relation to organic acids in ryegrass and maize grown with differentn levels. *Plant Soil*, 196, 271-276.

208. Youssef, M. A., El-Gawad, A. M. (2018). Accumulation and Translocation of Heavy Metals in Eggplant (*Solanum melongena* L.) grown in a contaminated. *Journal of Energy, Environmental & Chemical Engineering*, 3, 9-18. doi:10.11648/j.jeece.20180301.12.
209. Yücel, G., Aki, G. (2019) Effect of some of heavy metalson total protein amount and peroxidase activity in *Solanum lycopersicum* Mill. *Journal of Scientific Perspectives*, 3 (4), 371-78. doi:10.26900/jsp.3.037.
210. Zabka, A., Gocek, N., Winnicki, K., Szczeblewski, P., Laskowski, T., Polit, J.T. (2021) Changes in epigenetic patterns related to DNA replication in *Vicia faba* root meristem cells under cadmium-induced stress conditions. *Cells*, 10 (12), 1-17. doi: 10.3390/cells10123409.
211. Zhang, Y., Yang, X. E. (1994) The toxic effects of cadmium on cell division and chromosomal morphology of *Hordeum vulgare*. *Mutation Research*, 312, 121-126.
212. Zhang, Y., Xiao, M. (1998) Antagonistic effect of cadmium, zinc and selenium against Cd induced chromosomal aberration and micronuclei in root cells of *Hordeum vulgare*. *Mutation Research*, 420, 1-6.
213. Zhang, F-Q., Wang, Y-S., Lou, Z-P., Dong, J-D. (2007) Effect of heavy metal stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of two mangrove plant seedlings (*Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorrhiza*). *Chemosphere*, 67 (1), 44-50. doi.org/10.1016/j.chemosphere.2006.10.007
214. Zulfiqar, U.; Farooq, M.; Hussain, S.; Maqsood, M.; Hussain, M.; Ishfaq, M.; Ahmada, M. & Anjum, M. Z. (2019) Lead toxicity in plants: Impacts and remediation. *Journal of Environmental Management*, 250. doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109557.
215. Wierzbicka, M., Antosiewicz, D. (1993) How lead can easily enter the food chain - a study of plant roots. *Science of The Total Environment*, 423-429.
216. Wierzbicka, M. (1997) Resumption of mitotic activity in *Allium cepa* L. root tips during treatment with lead salts. *Environmental and Experimental Botany*, 34, 173-180.

217. Wojcik, M., Tukendorf, A. (1999) Cd-tolerance of maize, rye and wheat seedlings. *Acta Physiology. Plant*, 21, 99-107.
218. Wong, J. S., Lam, H. M., Dhillon, E. and others (1988) Physiological effect and uptake of cadmium in *Pisum sativum*. *Environment International*, 14, 535-543.
219. Van den Berg, B. M., Wijsman, H. I. W. (1981) Genetics of peroxidase isoenzymes in petunia. Part 1. Organ specificity and general genetics aspects of the peroxidase isoenzymes. *Theoretical and Applied Genetics*, 60 (2), 71-76.
220. Van den Berg, B. M., Wijsman, H. I. W. (1983) Genetics of peroxidase isoenzymes in Petunia. – Part 5. Differential temporal expression of prx A Alleles. *Theoretical and Applied Genetics*, 65 (1), 1-8.

# ДОДАТКИ

ДОДАТОК А  
АМІНОКИСЛОТНИЙ СКЛАД ВОДОРОЗЧИННИХ БІЛКІВ  
МЕРСИТЕМНИХ ТКАНИН КОРЕНІВ РОСЛИН КУКУРУДЗИ ЗА ДІЇ ІОНІВ  
ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

**Амінокислотний склад водорозчинних білків меристемних тканин коренів рослин кукурудзи за дії іонів  
важких металів на 5-ту добу проростання**

| Концентрації<br>важких<br>металів,<br>моль•л-1           | Амінокислоти |      |      |       |      |      |      |            |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|--|--------------|------|------|-------|------|------|------|------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|  | Асп          | Тре  | Сер  | Глу   | Про  | Глі  | Ала  | 1/2<br>Цис | Вал  | Мет  | Ле   | Лей  | Тир  | Фен  | Гіс  | Ліз  | Арг  |
| Контроль   | 9,36         | 4,23 | 5,60 | 15,60 | 5,66 | 5,27 | 6,57 | 0,69       | 5,42 | 2,03 | 4,09 | 7,70 | 5,85 | 5,02 | 4,29 | 6,64 | 5,97 |
| Pb <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-3</sup>                      | 13,36        | 3,84 | 6,82 | 17,09 | 5,65 | 4,62 | 4,15 | 1,74       | 6,72 | 2,65 | 6,72 | 4,94 | 5,19 | 4,56 | 4,14 | 6,75 | 5,23 |
| Pb <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-4</sup>                      | 13,47        | 3,64 | 5,52 | 17,53 | 5,30 | 5,15 | 5,12 | 0,88       | 6,40 | 2,50 | 4,33 | 5,14 | 5,58 | 4,69 | 4,48 | 6,73 | 3,56 |
| Pb <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-5</sup>                      | 8,56         | 4,29 | 5,61 | 17,88 | 5,52 | 5,03 | 6,97 | 0,93       | 5,57 | 2,80 | 3,67 | 5,49 | 6,06 | 6,46 | 4,24 | 7,26 | 3,66 |
| Cd <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-3</sup>                      | 9,99         | 4,51 | 8,27 | 14,36 | 5,86 | 5,51 | 7,02 | 1,58       | 5,71 | 2,28 | 3,70 | 5,67 | 3,19 | 3,50 | 4,96 | 9,41 | 4,48 |
| Cd <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-4</sup>                      | 6,98         | 4,17 | 5,14 | 12,27 | 4,59 | 6,08 | 9,77 | сліди      | 8,29 | 4,39 | 5,10 | 6,18 | 4,34 | 5,09 | 5,34 | 9,14 | 3,14 |
| Cd <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-5</sup>                      | 12,33        | 4,87 | 5,96 | 16,18 | 6,42 | 4,69 | 5,13 | 1,05       | 4,97 | 2,28 | 3,48 | 4,82 | 5,49 | 5,95 | 5,00 | 8,56 | 2,81 |
| Ni <sup>2+</sup> 1·10 <sup>-4</sup>                      | 10,21        | 4,91 | 5,84 | 17,31 | 5,32 | 5,00 | 5,52 | 0,68       | 6,01 | 1,44 | 6,52 | 6,79 | 4,49 | 4,63 | 4,58 | 6,41 | 4,37 |
| Ni <sup>2+</sup> 1·10 <sup>-5</sup>                      | 10,00        | 4,44 | 6,10 | 18,38 | 5,31 | 4,88 | 6,34 | 0,92       | 5,45 | 2,07 | 3,35 | 5,55 | 6,74 | 3,54 | 4,65 | 7,73 | 4,56 |
| Ni <sup>2+</sup> 3,4·10 <sup>-6</sup>                    | 10,08        | 4,03 | 5,95 | 18,56 | 5,01 | 4,85 | 6,32 | 1,08       | 5,29 | 2,73 | 3,41 | 5,56 | 6,79 | 3,66 | 5,22 | 7,41 | 4,07 |
| Cd <sup>2+</sup> +Pb <sup>2+</sup> +<br>Ni <sup>2+</sup> | 10,43        | 4,66 | 6,13 | 22,25 | 8,35 | 4,90 | 4,97 | 1,27       | 5,98 | 2,38 | 3,21 | 4,32 | 4,77 | 3,95 | 5,14 | 2,94 | 2,94 |

**Амінокислотний склад водорозчинних білків меристемних тканин коренів рослин кукурудзи за дії іонів  
важких металів на 7-му добу проростання**

| Концентрації<br>важких<br>металів,<br>моль•л-1           | Амінокислоти |      |      |       |      |      |      |            |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|--|--------------|------|------|-------|------|------|------|------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|  | Асп          | Тре  | Сер  | Глу   | Про  | Глі  | Ала  | 1/2<br>Цис | Вал  | Мет  | Іле  | Лей  | Тир  | Фен  | Гіс  | Ліз  | Арг  |
| Контроль   | 10,41        | 4,53 | 5,47 | 16,47 | 4,35 | 5,06 | 5,99 | 0,63       | 5,30 | 1,98 | 4,06 | 6,88 | 6,20 | 4,13 | 4,06 | 8,71 | 5,51 |
| Pb <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-3</sup>                      | 12,49        | 4,05 | 7,73 | 18,89 | 6,80 | 4,84 | 4,95 | сліди      | 6,78 | 2,62 | 3,93 | 4,78 | 1,87 | 4,84 | 4,87 | 7,65 | 2,93 |
| Pb <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-4</sup>                      | 15,17        | 4,46 | 6,44 | 19,59 | 5,87 | 4,57 | 5,07 | 0,62       | 5,95 | 1,93 | 3,32 | 4,55 | 5,21 | 3,37 | 4,69 | 6,29 | 2,90 |
| Pb <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-5</sup>                      | 11,47        | 4,61 | 5,87 | 16,84 | 4,76 | 4,62 | 6,06 | 0,49       | 5,28 | 0,70 | 4,07 | 7,38 | 5,80 | 3,42 | 2,79 | 9,44 | 6,41 |
| Cd <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-3</sup>                      | 10,15        | 3,92 | 6,87 | 15,68 | 6,10 | 4,67 | 7,67 | сліди      | 6,14 | 2,07 | 4,13 | 5,02 | 7,87 | 4,58 | 5,31 | 6,68 | 3,13 |
| Cd <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-4</sup>                      | 11,62        | 4,38 | 6,41 | 14,89 | 6,53 | 5,29 | 5,52 | сліди      | 6,47 | 1,22 | 4,67 | 5,20 | 6,91 | 4,31 | 6,44 | 6,63 | 3,52 |
| Cd <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-5</sup>                      | 8,21         | 4,75 | 5,81 | 16,96 | 6,20 | 5,66 | 6,03 | 0,64       | 5,89 | 2,94 | 4,30 | 5,94 | 4,86 | 5,10 | 5,81 | 6,87 | 4,04 |
| Ni <sup>2+</sup> 1·10 <sup>-4</sup>                      | 9,71         | 4,13 | 6,88 | 16,20 | 6,49 | 5,49 | 5,83 | 0,65       | 5,72 | 1,54 | 3,83 | 6,21 | 5,25 | 5,11 | 5,17 | 7,26 | 4,53 |
| Ni <sup>2+</sup> 1·10 <sup>-5</sup>                      | 9,76         | 3,64 | 5,22 | 16,39 | 5,69 | 5,52 | 5,81 | 0,81       | 5,52 | 2,34 | 4,40 | 6,27 | 4,70 | 4,89 | 5,16 | 7,93 | 5,96 |
| Ni <sup>2+</sup> 3,4·10 <sup>-6</sup>                    | 12,46        | 4,24 | 6,38 | 18,58 | 5,73 | 4,44 | 5,06 | 0,89       | 5,21 | 2,26 | 4,04 | 5,76 | 5,91 | 4,77 | 3,28 | 7,36 | 3,64 |
| Cd <sup>2+</sup> +Pb <sup>2+</sup> +<br>Ni <sup>2+</sup> | 16,88        | 4,96 | 8,00 | 16,65 | 6,51 | 6,48 | 4,58 | сліди      | 8,10 | 2,60 | 3,40 | 3,93 | 3,92 | 3,80 | 3,22 | 5,06 | 1,93 |

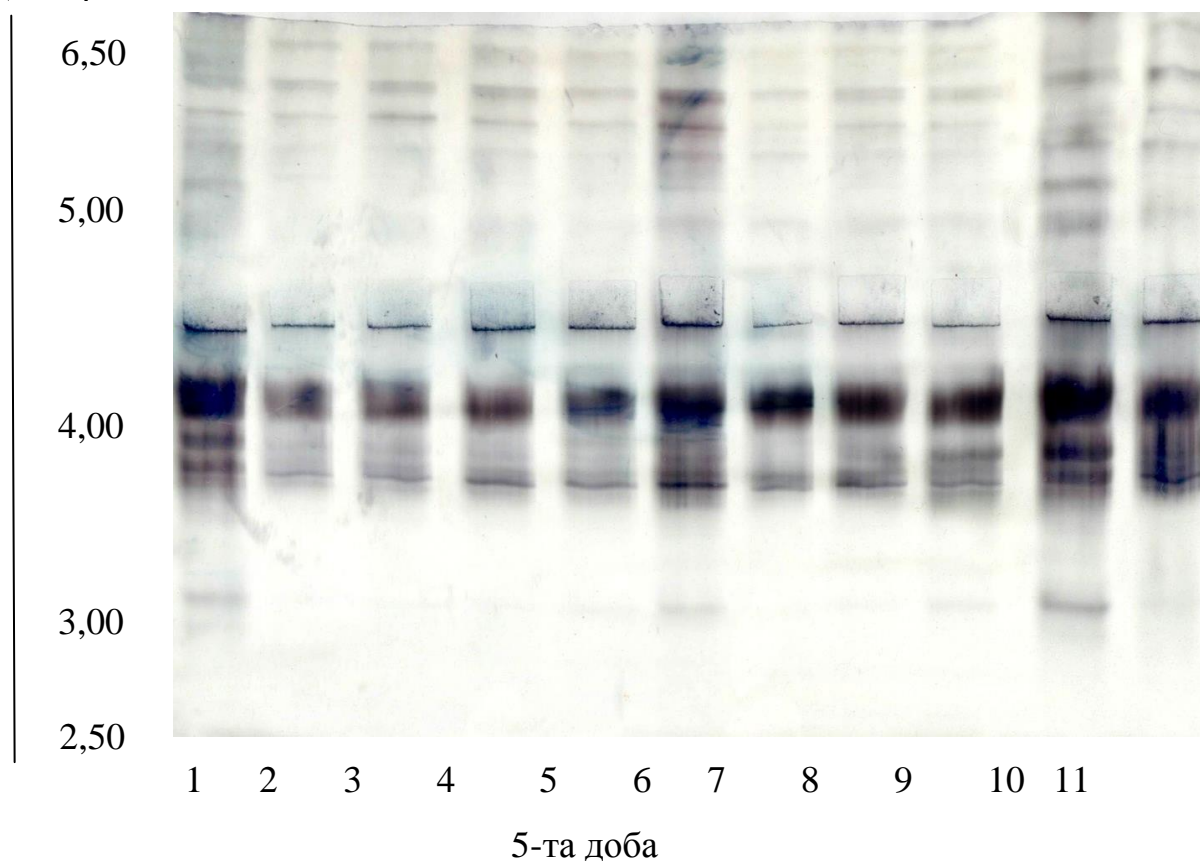


**Амінокислотний склад водорозчинних білків меристемних тканин коренів рослин кукурудзи за дії іонів  
важких металів на 9-ту добу проростання**

| Концентрації<br>важких<br>металів,<br>моль•л-1           | Амінокислоти |      |      |       |      |      |       |            |      |      |      |      |      |      |      |       |      |
|--|--------------|------|------|-------|------|------|-------|------------|------|------|------|------|------|------|------|-------|------|
|  | Асп          | Тре  | Сер  | Глу   | Про  | Глі  | Ала   | 1/2<br>Цис | Вал  | Мет  | Іле  | Лей  | Тир  | Фен  | Гіс  | Ліз   | Арг  |
| Контроль   | 8,60         | 4,67 | 5,36 | 15,17 | 3,90 | 6,10 | 7,23  | 0,54       | 5,92 | 2,26 | 4,30 | 6,95 | 5,16 | 4,70 | 5,51 | 9,61  | 4,08 |
| Pb <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-3</sup>                      | 12,69        | 3,81 | 7,47 | 16,47 | 5,95 | 6,68 | 6,50  | сліди      | 6,42 | 3,37 | 3,76 | 4,09 | 7,02 | 4,35 | 4,51 | 5,15  | 1,77 |
| Pb <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-4</sup>                      | 6,58         | 4,98 | 6,13 | 15,23 | 5,46 | 6,04 | 6,55  | 0,37       | 5,88 | 1,69 | 3,97 | 6,07 | 3,84 | 6,23 | 6,42 | 9,59  | 4,96 |
| Pb <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-5</sup>                      | 6,03         | 4,49 | 5,19 | 16,58 | 7,30 | 5,76 | 7,01  | сліди      | 7,20 | 0,62 | 3,75 | 5,71 | 5,79 | 4,32 | 4,93 | 10,04 | 5,31 |
| Cd <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-3</sup>                      | 5,12         | 4,35 | 5,94 | 12,67 | 7,76 | 6,61 | 9,74  | 1,70       | 8,02 | 1,11 | 5,04 | 5,93 | 4,27 | 5,18 | 6,04 | 8,41  | 2,15 |
| Cd <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-4</sup>                      | 5,33         | 4,34 | 8,08 | 14,50 | 5,51 | 5,05 | 10,51 | 1,52       | 5,91 | 0,81 | 3,62 | 4,87 | 8,86 | 3,95 | 5,85 | 7,86  | 3,45 |
| Cd <sup>2+</sup> 2·10 <sup>-5</sup>                      | 5,37         | 4,04 | 4,93 | 15,19 | 6,87 | 4,82 | 8,18  | 0,87       | 5,86 | 0,76 | 4,29 | 6,98 | 6,40 | 4,91 | 6,10 | 10,82 | 3,62 |
| Ni <sup>2+</sup> 1·10 <sup>-4</sup>                      | 8,10         | 4,14 | 5,35 | 14,49 | 5,77 | 4,01 | 6,34  | 1,89       | 5,73 | 0,62 | 5,48 | 6,63 | 6,07 | 4,25 | 7,78 | 9,03  | 4,32 |
| Ni <sup>2+</sup> 1·10 <sup>-5</sup>                      | 8,14         | 4,91 | 8,11 | 14,09 | 6,16 | 5,75 | 7,17  | 0,84       | 5,89 | 0,52 | 4,05 | 6,18 | 3,81 | 2,57 | 6,72 | 10,91 | 4,21 |
| Ni <sup>2+</sup> 3,4·10 <sup>-6</sup>                    | 10,73        | 4,14 | 6,16 | 13,06 | 5,63 | 4,86 | 6,09  | 0,87       | 6,16 | 0,49 | 4,87 | 7,10 | 4,62 | 4,46 | 5,60 | 10,63 | 4,54 |
| Cd <sup>2+</sup> +Pb <sup>2+</sup> +<br>Ni <sup>2+</sup> | 10,12        | 3,98 | 5,22 | 14,71 | 5,10 | 4,60 | 8,72  | 0,98       | 6,53 | 0,92 | 4,12 | 5,42 | 6,62 | 5,11 | 5,44 | 9,08  | 3,32 |

ДОДАТОК Б  
ІЗОФЕРМЕНТНІ СПЕКТРИ ПЕРОКСИДАЗИ МЕРСИТЕМНИХ  
ТКАНИН КОРЕНІВ РОСЛИН КУКУРУДЗИ ЗА ДІЇ ІОНІВ ВАЖКИХ  
МЕТАЛІВ

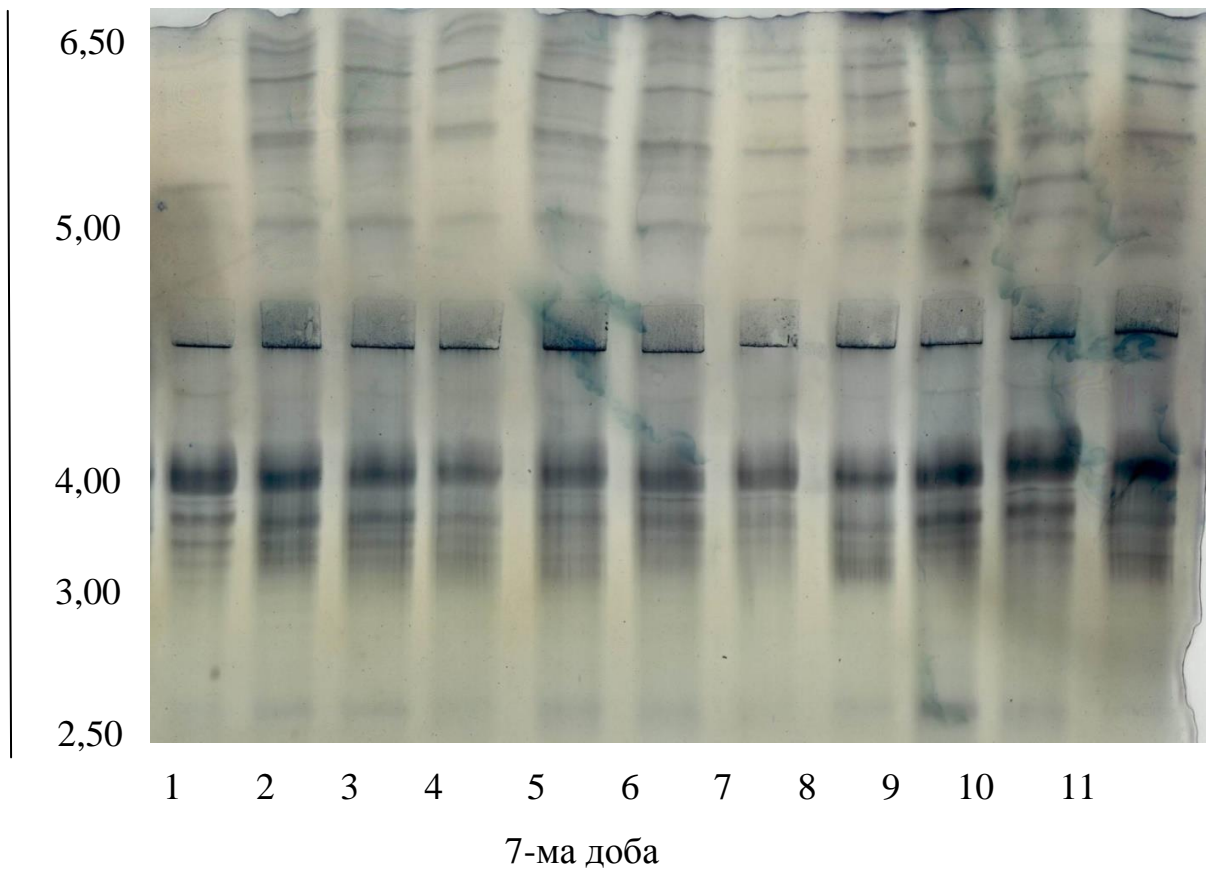
Градiєнт рН



1 – контроль; 2 –  $\text{Pb}^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $\text{Pb}^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
4 –  $\text{Pb}^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>; 5 –  $\text{Cd}^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 6 –  $\text{Cd}^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>л;  
7 –  $\text{Cd}^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>л; 8 –  $\text{Ni}^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 9 –  $\text{Ni}^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
10 –  $\text{Ni}^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>; 11 –  $\text{Pb}^{2+} + \text{Cd}^{2+} + \text{Ni}^{2+}$

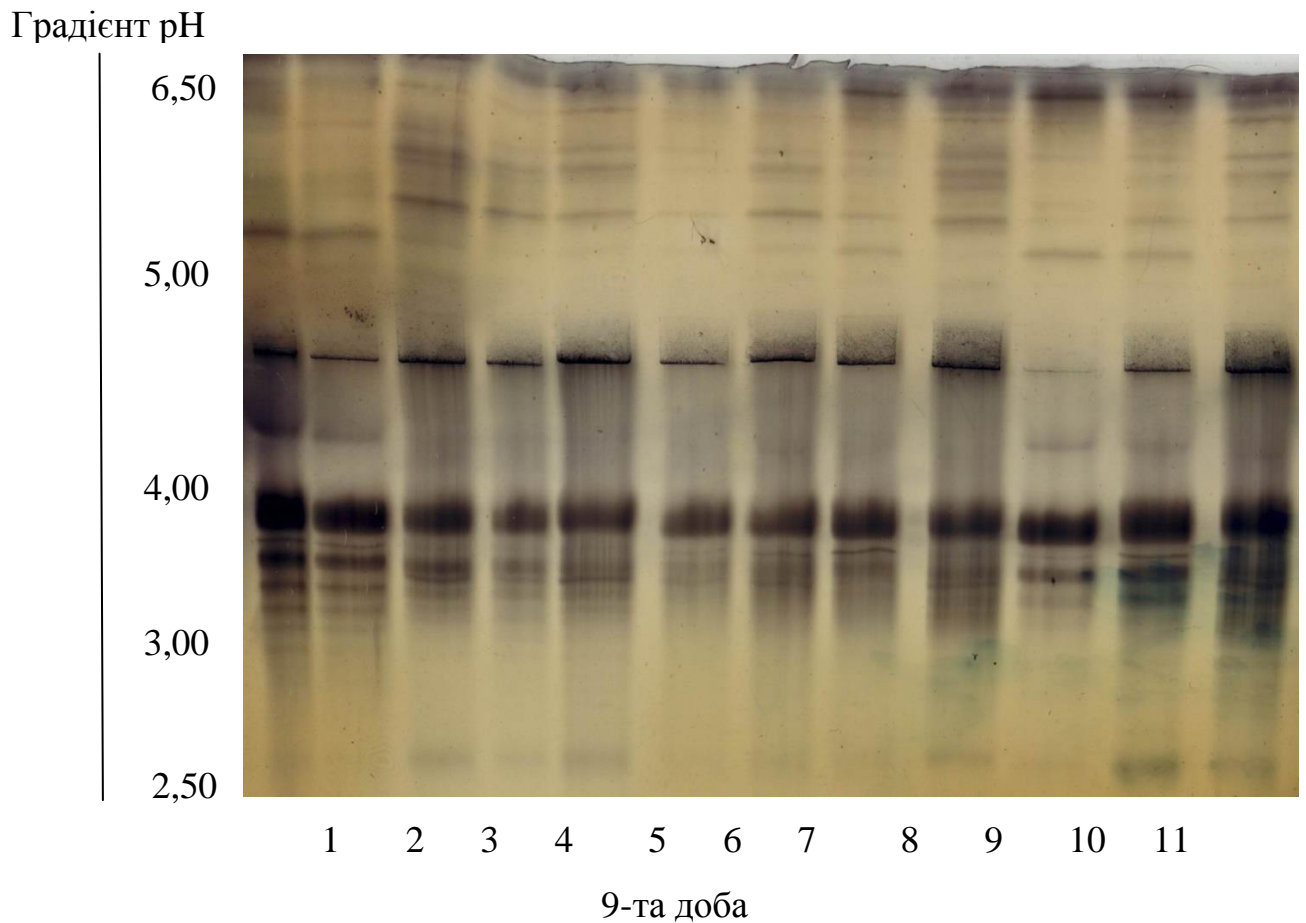
*Рис. Б1* Isoферментні спектри пероксидази апікальної меристеми кореня кукурудзи під час проростання на середовищі з іонами важких металів

Градiєнт рН



1 – контроль; 2 –  $\text{Pb}^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $\text{Pb}^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
 4 –  $\text{Pb}^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>; 5 –  $\text{Cd}^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 6 –  $\text{Cd}^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>л;  
 7 –  $\text{Cd}^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>л; 8 –  $\text{Ni}^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 9 –  $\text{Ni}^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
 10 –  $\text{Ni}^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>; 11 –  $\text{Pb}^{2+} + \text{Cd}^{2+} + \text{Ni}^{2+}$

*Рис. Б2 Ізоферментні спектри пероксидази апікальної меристеми кореня кукурудзи під час проростання на середовищі з іонами важких металів*



1 – контроль; 2 –  $\text{Pb}^{2+} 2 \cdot 10^{-3}$  моль·л<sup>-1</sup>; 3 –  $\text{Pb}^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
 4 –  $\text{Pb}^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>; 5 –  $\text{Cd}^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 6 –  $\text{Cd}^{2+} 2 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>л;  
 7 –  $\text{Cd}^{2+} 2 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>л; 8 –  $\text{Ni}^{2+} 1 \cdot 10^{-4}$  моль·л<sup>-1</sup>; 9 –  $\text{Ni}^{2+} 1 \cdot 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup>;  
 10 –  $\text{Ni}^{2+} 3,4 \cdot 10^{-6}$  моль·л<sup>-1</sup>; 11 –  $\text{Pb}^{2+} + \text{Cd}^{2+} + \text{Ni}^{2+}$

*Рис. Б2 Ізоферментні спектри пероксидази апікальної меристеми кореня кукурудзи під час проростання на середовищі з іонами важких металів*

ДОДАТОК В  
АКТ ВПРОВАДЖЕННЯ У НАУКОВО-ВИРОБНИЧИЙ ПРОЦЕС  
РЕЗУЛЬТАТІВ РОБОТИ



**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ**

**ІНСТИТУТ  
АГРОЕКОЛОГІЇ І  
ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ**

03143, Україна, м. Київ, вул. Метрологічна, 12,  
тел/факс (044) 526-92-21, E-mail: agroecologynaan@gmail.com

№ \_\_\_\_\_ від \_\_\_\_\_

**А К Т**

**про впровадження у науково-виробничий процес результатів роботи,  
поданої на здобуття наукового ступеня кандидата сільськогосподарських наук  
БОГУСЛАВСЬКОЇ Л.В. «Фізіолого-біохімічні адаптації до дії важких металів  
(свинець, кадмій, нікель) кореневої системи рослин кукурудзи»**

Наукові дослідження впливу важких металів на фізіолого-біохімічні показники твірних тканин коренів кукурудзи БОГУСЛАВСЬКА Людмила Володимирівна здійснює з 1999 року. За цей період отримано вагомі результати: в умовах модельного експерименту вперше проаналізовано сумісний вплив іонів важких металів (Pb, Cd, Ni) на цитогенетичний апарат твірних тканин кореня кукурудзи та вивчено вихід аберантних клітин у кореневій меристемі кукурудзи за сумісної дії свинцю, кадмію та нікелю; зміни в компонентному складі водорозчинних білків меристеми за дії іонів важких металів; встановлено специфічні як для роздільної дії важких металів, так і для їх комбінації зміни поліпептидного складу; досліджено динаміку вмісту зв'язаних амінокислот в умовах сумісної дії іонів важких металів; визначено спрямовану зміну активності та ізоферментного складу пероксидази твірних тканин кореня кукурудзи за окремої та комбінованої дії іонів важких металів; з'ясовано особливості активності й ізоферментного складу пероксидази за дії іонів свинцю, кадмію та нікелю.

Матеріали дисертаційної роботи Богуславської Людмили Володимирівни було використано при підготовці для вдосконалення моніторингу екологічного стану навколишнього середовища через зміни фізіолого-біохімічних параметрів твірних тканин коренів кукурудзи. Результати досліджень можуть бути використані в науково-практичній роботі дослідних установ.

Директор Інституту,  
академік НААН



Оксана ДРЕБОТ

ДОДАТОК Д  
АКТ ВПРОВАДЖЕННЯ НАУКОВОЇ РОБОТИ



Затверджую:  
Заступник директора з  
виробництва ДП "ДГ "ДНІПРО"  
ДУ Інституту зернових культур  
НААН України  
Микола КАРНАУХ  
11 квітня 2023 р.



### АКТ впровадження наукової роботи

- 1. Найменування установи, де проводилась перевірка.** ДЕРЖАВНЕ ПІДПРИЄМСТВО ДОСЛІДНЕ ГОСПОДАРСТВО ДНІПРО ДЕРЖАВНОЇ УСТАНОВИ ІНСТИТУТУ ЗЕРНОВИХ КУЛЬТУР НАЦІОНАЛЬНОЇ АКАДЕМІЇ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ.
- 2. Найменування НДР, яка перевірялася у виробництві.** «Фізіолого-біохімічні адаптації до дії важких металів (свинець, кадмій, нікель) кореневої системи рослин кукурудзи».
- 3. Автор закінченої НДР.** Богуславська Людмила Володимирівна, здобувач наукового ступеня кандидата сільськогосподарських наук.
- 4. Впровадження проводили на виробничій базі** ДП "ДГ "ДНІПРО" ДУ Інституту зернових культур НААН України.
- 5. Відповідальні за впровадження.** Богуславська Людмила Володимирівна, вчитель біології КЗО НВО №28 та Кравець Сергій Станіславович, к. с.-г. н, агроном – насінневод ДП "ДГ "ДНІПРО" ДУ Інституту зернових культур НААН України.
- 6. Результати впровадження:** Результати НДР можуть бути використані для вдосконалення моніторингу екологічного стану навколишнього середовища через зміни фізіолого-біохімічних параметрів твірних тканин коренів кукурудзи.

Відповідальні за перевірку:

Авторка НДР

Людмила БОГУСЛАВСЬКА

Агроном – насінневод  
ДП "ДГ "ДНІПРО"

Сергій КРАВЕЦЬ