

В. П. Бессонова, О. П. Приймак

Дніпропетровський державний аграрний університет

ВПЛИВ ВИКИДІВ АВТОТРАНСПОРТУ НА ВУГЛЕВОДНИЙ ОБМІН У ЛИСТКАХ ДЕКОРАТИВНИХ КВІТНИКОВИХ РОСЛИН

Досліджено вуглеводний обмін в листках *Salvia splendens* і *Tagetes patula* за умов забруднення довкілля газоподібними викидами автотранспорту і свинцем. Виявлена видова специфіка вмісту глюкози за дії інгредієнтів автотранспортних вихлопів. Встановлено, що зміни вмісту неструктурних форм вуглеводів відбуваються внаслідок зміни активності ферментів, що регулюють їх обмін, під впливом забруднювачів.

Investigation of carbohydrate exchange in leaves of *Salvia splendens* and *Tagetes patula* under conditions of environmental pollution by gaseous emission and lead is described in the article. Species differences of glucose quantity under the influence of ingredients of vehicle emissions are presented. Changes in maintenance of non-structural forms of carbohydrates took place as a result of dependences of enzymes activity from pollutants.

Вступ

Вуглеводний обмін рослин дуже чутливий до несприятливих чинників довкілля (посуха, високі та низькі температури, рентгенівське опромінення, забруднення тощо). Проте, зміни вмісту неструктурних вуглеводів і ферментів, що каталізують їх перетворення, за дії викидів автотранспорту майже не вивчені. Головні інгредієнти вихлопів автотранспорту – сполуки свинцю, а також деякі газоподібні сполуки, але їх частка у негативному впливі на рослини значно менша.

Особливий інтерес становить вивчення вуглеводного метаболізму в листках рослин. Саме в цих органах сонячна енергія внаслідок фотосинтезу перетворюється на органічні речовини – вуглеводи. Органічна речовина рослини на 80 % складається з цих сполук. Вуглеводи є попередниками всіх рослинних сполук і, за рідкісним винятком (наприклад у насінні олійних культур), є основними компонентами рослинної клітини [2].

Матеріал і методи досліджень

Об'єкти дослідження – *Salvia splendens* Ker.-Gawl. (шавлія блискуча) та *Tagetes patula* L. (чорнобривці розлогі), які у фазі цвітіння були висаджені на дослідні ділянки. Контрольні рослини знаходилися у відносно чистій зоні Дніпропетровського ботанічного саду ДНУ.

Кількість цукрів встановлювали за Г. Х. Починком [8]. Інкубаційне середовище для встановлення активності сахаросинтетази готували, як описано у роботі В. Д. Сакало та В. П. Лобова [9], визначення активності ферменту проводили резорциновим методом [10]. Визначення гідролітичної та синтетичної активності фосфорилази та альдолази здійснювали за А. І. Єрмаковим зі співавторами [5], інвертази (β-фруктофуранозидази) – за Б. П. Плешковим [7], фруктозодифосфатальдолази – за [4]. Статистичну обробку проводили за допомогою багатофункціонального пакета програм Statistica.

Результати та їх обговорення

Як показали наші дослідження, спостерігається видова специфіка у кількісних змінах глюкози за дії інгредієнтів автомобільних викидів (табл. 1).

Таблиця 1

Вміст глюкози в листках декоративних квітникових рослин, % абсолютно сухої речовини

Дата	Контроль	Ділянка 1	% до контролю	t	Ділянка 2	% до контролю	t
<i>Tagetes patula</i>							
15.05	0,80±0,03	0,93±0,03	116,25	3,09	0,92±0,02	115,00	3,33
30.05	1,33±0,04	1,70±0,05	127,81	5,78	1,53±0,03	115,03	4,00
20.06	1,29±0,02	1,68±0,01	130,23	17,72	1,48±0,02	114,72	6,78
25.07	0,90±0,02	1,22±0,09	135,55	3,47	0,72±0,02	80,00	6,42
30.08	0,72±0,04	0,57±0,03	79,16	3,00	0,49±0,04	68,05	5,35
<i>Salvia splendens</i>							
15.05	0,71±0,01	0,83±0,04	116,90	4,65	0,78±0,01	109,85	5,00
30.05	0,98±0,04	0,91±0,02	92,85	1,59	0,81±0,03	82,65	3,40
20.06	1,34±0,07	1,14±0,04	85,17	23,33	1,00±0,06	74,62	3,69
25.07	1,27±0,05	0,97±0,03	76,37	6,80	0,82±0,07	64,56	5,23
30.08	0,86±0,04	0,57±0,05	66,27	8,13	0,48±0,08	55,81	4,26

У листках *T. patula* за умов меншого забруднення (ділянка 1) вміст моносахариду вищий порівняно з контролем, причому виявлена тенденція до збільшення різниці цього показника між варіантами протягом періоду вегетації. Але в серпні рівень глюкози в листках суттєво падає щодо контролю. Перевищення кількості цього відновлювального цукру над контрольними значеннями виявлене в листках рослин, що зростали за умов більшого забруднення (ділянка 2). Причому збільшення вмісту глюкози на початку вегетації практично таке, як і на ділянці 1. У подальшому підвищення кількості цієї форми моносахаридів порівняно з контролем майже таке, як і на початку вегетації: становить у кінці травня 115,0 %, у червні – 114,7 % щодо контрольного варіанта (табл. 1). Падіння рівня глюкози відбувається в листках рослин ділянки 2 раніше, ніж ділянки 1.

У листках чутливішого до забруднення за морфологічними ознаками виду *S. splendens* незначне підвищення кількості глюкози спостерігається на початку вегетації. У кінці травня в листках рослин ділянки 1 і в контролі різниця у вмісті глюкози статистично недостовірна, у той час як у рослин ділянки 2 вона стає нижчою (82,6 % від контролю). У подальшому кількість моносахариду падає в листках рослин обох дослідних варіантів щодо контролю, проте в умовах більшого рівня забруднення дещо суттєвіше. У липні та серпні вміст глюкози в листках *S. splendens* дослідної ділянки 1 складає 76,3 і 66,2 %, а ділянки 2 – 64,5 і 55,8 % щодо контролю відповідно.

Середній рівень забруднення доквілля автомобільними вихлопами (ділянка 1) викликає зниження кількості фруктози в листках *T. patula*, найсильніше в середині вегетації з подальшим підвищенням вмісту цієї сполуки (табл. 2). Слід зазначити, що на початку вегетації (15.05) й у серпні рівень цього моносахариду статистично не відрізняється від контрольних значень.

В умовах більшого забруднення (ділянка 2) на початку дослідження контрольні та дослідні значення не відрізняються. У кінці травня та червня вміст фруктози в листках стає нижчим, ніж у контрольних рослин, після чого підвищується відносно норми та залишається вищим і у серпні. Таким чином, певної закономірності у зміні кількості моносахариду протягом вегетації в листках *T. patula* не виявлено.

У листках *S. splendens* на ділянці з середнім рівнем забруднення на початку вегетації вміст фруктози практично не відрізняється від контролю, далі він дещо підвищується й у серпні падає відносно кількості моносахариду в листках рослин чистої зони (85,2 %). У листках рослин *S. splendens*, що зростали на ділянці 2 поряд зі шляхом з інтенсивним автомобільним рухом, рівень фруктози підвищується вже на початку вегетації, а потім, як і на ділянці 1, знижується щодо контролю у серпні. Отже, єдиної спрямованості змін кількості моносахариду щодо контролю протягом вегетації у *S. splendens* і *T. patula* не виявлено.

Таблиця 2

Вміст фруктози в листках декоративних квітникових рослин, % абсолютно сухої речовини

Дата	Контроль	Ділянка 1	% до контролю	t	Ділянка 2	% до контролю	t
<i>Tagetes patula</i>							
15.05	0,51±0,03	0,41±0,02	80,40	2,77	0,46±0,03	90,20	1,19
30.05	0,80±0,02	0,60±0,03	75,00	5,55	0,68±0,02	85,00	4,28
20.06	0,35±0,03	0,24±0,01	68,57	3,66	0,20±0,02	57,14	4,16
25.07	0,63±0,02	0,49±0,02	77,77	5,00	0,74±0,01	117,46	5,00
30.08	0,51±0,03	0,46±0,03	90,19	1,19	0,64±0,02	125,49	3,61
<i>Salvia splendens</i>							
15.05	0,41±0,02	0,39±0,07	95,12	0,27	0,50±0,03	121,95	2,50
30.05	0,75±0,04	0,86±0,04	114,66	1,96	1,00±0,04	133,33	4,46
20.06	0,62±0,03	0,74±0,02	119,35	3,33	0,79±0,03	127,41	4,04
25.07	0,50±0,01	0,58±0,02	116,00	3,63	0,60±0,02	120,00	4,54
30.08	0,34±0,01	0,29±0,01	85,29	3,57	0,21±0,02	61,76	4,64

Зміни вмісту фруктози в листках рослин дослідних ділянок порівняно з контролем можуть визначатися впливом автотранспортних забруднювачів на гідролітичну активність інвертази, яка розщеплює сахарозу на глюкозу та фруктозу, інтенсивністю включення фруктози у гліколіз тощо. На ділянці 1 у листках *T. patula* активність фруктозодифосфаталядолази (ФДА) на початку вегетації вища за контрольні значення і становить до нього 124,7 і 120,2 %, після чого активність ферменту стає нижчою порівняно з варіантом, що закладено в чистий зоні (табл. 3).

У кінці вересня активність ферменту складає 60,5 % від контролю. У листках рослин ділянки 2, де рівень забруднення більший, активність ферменту нижча за контрольні значення і особливо ділянки 1. Проте в кінці вегетації рівень пригнічення активності ФДА на обох дослідних ділянках стає майже однаковим.

У листках *S. splendens* на ділянці 1 підвищення активності ФДА на початку вегетації, як і у *T. patula*, не спостерігається, а навпаки – знижується, й у подальшому активність ферменту за дії викидів автотранспорту сильніше гальмується у *S. splendens*. На ділянці, що межує зі шляхом з інтенсивнішим рухом автотранспорту, активність знижується більше, ніж на ділянці 1 з середнім рівнем руху.

Виходячи з отриманих результатів активності ферменту, зростання вмісту фруктози в листках чутливішого до забруднення виду *S. splendens* можна пояснити пригніченням її розщеплення на тріози внаслідок інгібування активності ФДА – ключового ферменту гліколізу. Пригнічення його активності свідчить про гальмування гліколітичного розпаду вуглеводів [2].

Таблиця 3

Активність фруктозодифосфаталядолази в листках декоративних квітникових рослин, мкМоль фруктозодифосфату на грам сирої маси за годину

Дата	Контроль	Ділянка 1	% до контролю	t	Ділянка 2	% до контролю	t
<i>Tagetes patula</i>							
15.05	0,85±0,03	1,06±0,03	124,70	5,00	0,68±0,02	80,00	4,72
30.05	0,99±0,02	1,19±0,04	120,20	4,54	0,84±0,02	84,84	5,35
20.06	1,03±0,04	0,88±0,03	85,43	3,00	0,73±0,03	70,87	6,00
25.07	0,80±0,03	0,57±0,02	71,29	6,38	0,48±0,04	60,60	6,40
30.08	0,71±0,02	0,43±0,02	60,56	10,00	0,41±0,03	57,74	8,33
<i>Salvia splendens</i>							
15.05	0,96±0,03	0,80±0,02	83,33	4,44	0,60±0,03	62,90	62,90
30.05	1,08±0,02	0,81±0,03	75,00	7,50	0,58±0,02	53,70	53,70
20.06	1,16±0,03	0,84±0,04	72,41	6,40	0,60±0,04	51,72	51,72
25.07	0,77±0,04	0,41±0,02	61,04	8,18	0,40±0,02	51,94	51,94
30.08	0,62±0,03	0,32±0,03	56,45	7,14	0,30±0,01	48,38	48,38

Суттєве зменшення вмісту фруктози в листках *S. splendens* в останній місяць досліді, можливо, пов'язане з інгібуванням її біосинтезу в умовах суттєвого накопичення автомобільних вихлопів. Зниження рівня фруктози щодо контролю в листках *T. patula*, особливо в зоні меншого забруднення інгредієнтами автомобільних викидів на фоні активізації гідролітичної активності фосфорилази, можна пояснити активнішим її включенням у метаболізм, що має суттєве значення для процесів репарації.

Таким чином, підвищення кількості фруктози в листках чутливішого за морфологічними ознаками *S. splendens* в умовах обох дослідних ділянок на фоні інгібування гідролітичної активності інвертази можна пояснити суттєвим зниженням активності фруктозодифосфаталядолази.

Уміст сахарози в листках *T. patula* на ділянці 1 (менша інтенсивність руху транспорту) на початку вегетації не відрізняється від контрольних значень (табл. 4).

Таблиця 4

Вміст сахарози в листках декоративних квітникових рослин, % до абсолютно сухої ваги

Дата	Контроль	Ділянка 1	t	Ділянка 2	t
<i>Tagetes patula</i>					
15.05	1,51±0,07	1,45±0,19	4,70	1,78±0,05	3,13
30.05	2,30±0,06	2,79±0,06	6,12	2,79±0,03	7,31
20.06	2,93±0,17	3,70±0,12	3,85	2,86±0,14	0,31
25.07	2,10±0,04	2,61±0,09	5,20	2,57±0,05	7,34
30.08	1,12±0,04	1,62±0,05	8,33	0,90±0,02	5,00
<i>Salvia splendens</i>					
15.05	2,16±0,06	2,47±0,05	1,93	2,66±0,08	5,00
30.05	3,17±0,11	3,81±0,10	4,57	3,93±0,09	5,35
20.06	3,10±0,14	3,92±0,17	3,72	4,22±0,21	4,48
25.07	2,60±0,08	3,18±0,10	4,83	3,18±0,09	4,83
30.08	2,10±0,06	1,83±0,02	4,28	1,59±0,06	6,07

У подальшому спостерігається перевищення цих показників. При цьому рівень перевищення у строки дослідження відрізняється мало (рис. 1). За дії інтенсивнішого забруднення (ділянка 2) кількість сахарози у листках *T. patula* більша за контрольні показники, або не відрізняється від них (червень). Лише в серпні вміст дисахариду стає нижчим, ніж у рослин чистої зони.

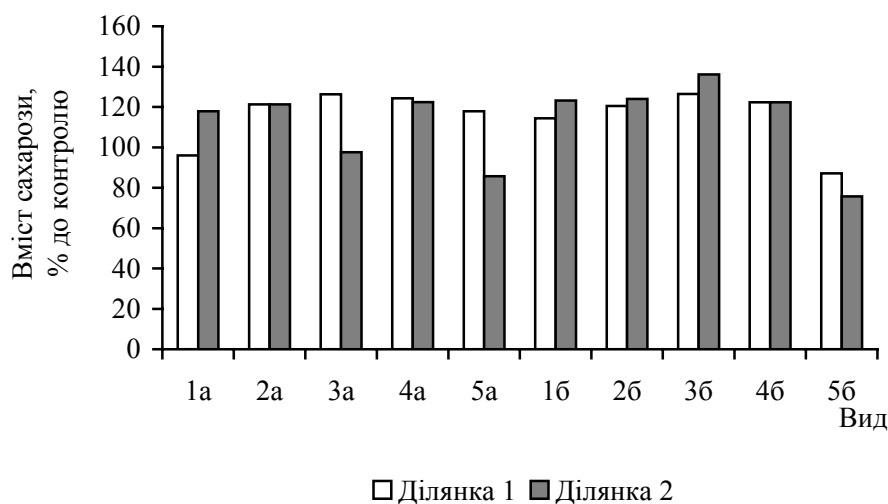


Рис. 1. Вміст сахарози в листках декоративних квітникових рослин, % до контролю: а – *Tagetes patula*, б – *Salvia splendens*; 1 – 15.05; 2 – 30.05; 3 – 20.06; 4 – 25.07; 5 – 30.08.

У листках *S. splendens* кількість сахарози підвищується щодо контролю на обох дослідних ділянках, причому відмінності у рівні перевищення контрольних показників між двома дослідними варіантами незначні. У серпні вміст дисахариду в листках рослин, що зростали в умовах забруднення, стає нижчим, ніж у рослин з умовно чистої зони.

Накопичення цукрів у клітинах листків дослідних рослин має суттєве значення у пристосуванні рослин до несприятливих чинників довкілля. Їх захисна роль пов'язується зі стабілізацією молекул білка [14], підвищенням їх стійкості до різних фізико-хімічних стресорів. Особливо це стосується сахарози. Цукри (при збільшенні їх концентрації) у вуглецьзавантажених хлоропластах можуть послабляти руйнівну дію оксидорадикалів [10]; крім цього, важкі метали активують вільнорадикальні процеси.

Збільшення кількості сахарози на тлі загального інгібування фотосинтетичної активності може бути пов'язане з пригніченням активності як сахарозосинтетази, що каталізує синтез АДФГ з сахарози УДФ та АДФ, так і гідролітичної активності інвертази. Як видно з таблиці 5 і рис. 2, сахарозосинтетазна активність у листках дослідних рослин дійсно гальмується порівняно з контролем.

Таблиця 5

Активність сахарозосинтетази в листках декоративних квітникових рослин, мкМоль фруктози на грам сирої маси за годину

Дата	Контроль	Ділянка 1	t	Ділянка 2	t
<i>Tagetes patula</i>					
15.05	3,21±0,06	2,90±0,05	3,97	2,67±0,10	3,90
30.05	5,42±0,17	4,46±0,14	4,57	4,03±0,22	5,14
20.06	6,24±0,22	4,49±0,14	6,73	3,76±0,31	6,70
25.07	4,37±0,21	3,41±0,16	3,69	3,04±0,14	5,32
30.08	2,21±0,05	1,69±0,06	6,66	1,33±0,12	6,76
<i>Salvia splendens</i>					
15.05	7,24±0,26	5,16±0,17	6,93	4,36±0,31	7,20
30.05	8,31±0,31	5,85±0,24	6,30	5,31±0,28	7,31
20.06	9,11±0,23	5,95±0,25	9,57	4,76±0,43	9,06
25.07	5,12±0,32	3,40±0,16	9,37	2,63±0,17	6,91
30.08	3,26±0,19	1,89±0,15	5,70	1,41±0,21	6,60

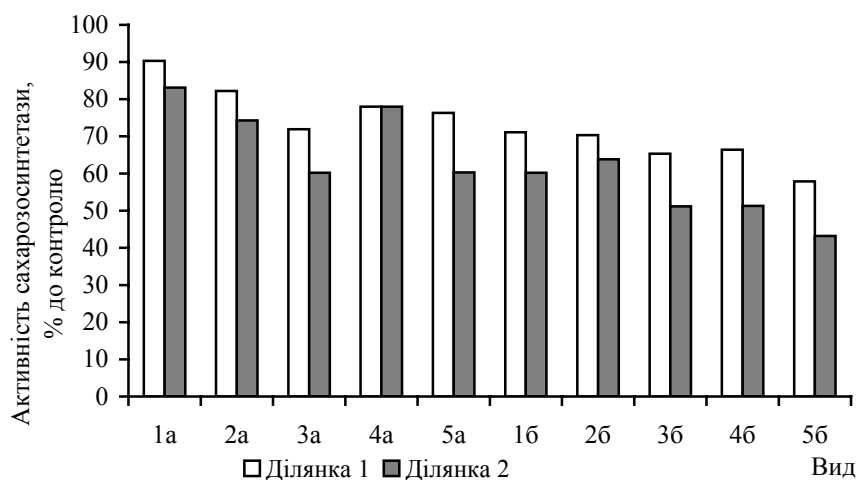


Рис. 2. Активність сахарозосинтетази в листках декоративних квітникових рослин, % до контролю: а – *Tagetes patula*, б – *Salvia splendens*; 1 – 15.05; 2 – 30.05; 3 – 20.06; 4 – 25.07; 5 – 30.08.

У ході вегетації інгібуючий ефект забруднювачів зростає. Так, на ділянці 2, що розташована поблизу дороги з більшою інтенсивністю руху автотранспорту, в листках *T. patula* на початку вегетації вона становить 83,1 %, у листках *S. splendens* – 60,2 %, наприкінці досліду (30 серпня) ця характеристика становить 60,3 і 43,2 % відповідно. Тобто пригнічення активності сахарозосинтети у *S. splendens* виражене більш суттєво.

Гідролітична активність інвертази в листках *T. patula* за умов ділянки 1, навпаки, стимулюється, за винятком останнього місяця дослідження – вересня (табл. 6). У листках рослин у цього виду активність даного ферменту достовірно підвищується тільки на початку вегетації (травень), у подальшому вона знижується щодо контролю. У рослин *S. splendens* на обох дослідних ділянках виявлено інгібування гідролітичної активності інвертази, ступінь якого найвищий наприкінці експерименту. У чутливішого за морфологічними показниками виду *S. splendens* спостерігається суттєве пригнічення ферменту.

Таблиця 6

Гідролітична активність інвертази в листках декоративних квітникових рослин, мкМоль глюкози на грам сирової маси за годину

Дата	Контроль	Ділянка 1	% до контролю	t	Ділянка 2	% до контролю	t
<i>Tagetes patula</i>							
15.05	4,22±0,12	4,90±0,14	116,11	3,77	5,00±0,13	118,48	5,17
30.05	3,16±0,19	3,99±0,11	126,26	3,95	3,56±0,20	112,65	1,48
20.06	5,14±0,30	6,76±0,21	131,51	4,50	4,38±0,17	85,21	2,23
25.07	4,17±0,11	4,85±0,12	116,30	4,25	3,34±0,11	80,09	5,53
30.08	3,10±0,12	2,49±0,09	80,32	4,06	2,33±0,08	75,16	5,50
<i>Salvia splendens</i>							
15.05	2,16±0,08	1,73±0,06	80,09	4,30	1,56±0,05	72,22	6,38
30.05	3,17±0,11	2,42±0,08	76,34	5,53	1,97±0,08	62,14	8,82
20.06	4,10±0,20	2,80±0,08	68,29	6,04	2,62±0,12	63,90	6,43
25.07	2,60±0,20	1,67±0,07	64,23	4,42	1,30±0,14	50,00	5,41
30.08	2,10±0,12	1,08±0,06	51,42	7,61	0,97±0,07	46,19	8,69

Таким чином, підвищення кількості сахарози в листках обох видів дослідних рослин щодо контролю пов'язане з гальмуванням активності сахарозосинтети. Разом із тим, цей фермент сильніше пригнічується у *S. splendens*, у той час як рівень підвищення вмісту дисахариду на ділянці 1 майже однаковий у обох видів. На ділянці 2 також відміна між видами у величині збільшення цього показника щодо контролю достовірна тільки в червні. У *S. splendens* зростання кількості сахарози відбувається не тільки внаслідок інгібування сахарозосинтетазної активності, а також за рахунок пригнічення інвертази (як на ділянці 1, так і 2).

Необхідно вказати, що накопичення сахарози в листках дослідних рослин порівняно з контролем може бути пов'язане з пригніченням їх відтоку в інші органи. Це відмічає В. П. Бессонова за дії таких важких металів як *Cd*, *Cr*, *Mn* тощо [1]. Характерно, що на розподіл вуглеводів між органами впливає такий стресовий чинник як засолення [13], перш за все завдяки затримці їх відтоку [11; 12]. Відомо, що пересування продуктів фотосинтезу з листків у інші органи відбувається у рослин на 90–95 % у формі сахарози [3]. Пригнічення транспорту цього дисахариду в інші органи призводить до накопичення його в листках.

Крохмаль листків є тимчасовим запасом вуглеводів, що накопичується при фотосинтезі. Вночі цей крохмаль перетворюється на цукри, які пересуваються в нефотосинтезуючі органи. У листках більшості вищих рослин цей полісахарид зустрічається тільки у хлоропластах [2].

Вміст крохмалю в листках обох досліджуваних видів рослин в умовах забруднення зменшується щодо контролю (табл. 7). На ділянці, що розташована поряд зі шляхом з інтенсивним рухом автомобільного транспорту, кількість полісахариду знижується суттєвіше. У листках *S. splendens* відбувається значне зниження рівня крохмалю порівняно з *T. patula*.

Таблиця 7

Вміст крохмалю в листках декоративних квітникових рослин, % до абсолютно сухої ваги

Дата	Контроль	Ділянка 1	% до контролю	t	Ділянка 2	% до контролю	t
<i>Tagetes patula</i>							
15.05	1,02±0,06	0,82±0,04	80,39	2,77	0,67±0,05	65,68	4,48
30.05	1,56±0,08	1,27±0,05	81,41	3,08	1,17±0,02	75,00	4,75
20.06	1,92±0,06	1,58±0,06	82,29	4,25	1,36±0,03	70,83	8,35
25.07	2,04±0,07	1,56±0,06	76,47	5,21	1,23±0,06	60,29	8,80
30.08	2,20±0,09	1,57±0,11	71,36	4,43	1,36±0,07	61,81	7,63
<i>Salvia splendens</i>							
15.05	0,90±0,05	0,63±0,03	70,00	4,65	0,55±0,06	61,11	4,48
30.05	1,46±0,07	1,01±0,06	69,17	4,89	0,88±0,08	60,27	5,47
20.06	2,52±0,05	1,82±0,04	72,22	23,33	1,39±0,11	55,15	9,41
25.07	1,90±0,08	1,26±0,05	66,31	6,80	1,00±0,12	52,63	6,25
30.08	1,72±0,07	1,02±0,05	59,30	8,13	0,81±0,02	47,09	13,00

Зниження вмісту крохмалю пов'язане як з інгібуванням процесу фотосинтезу, так і з впливом інгредієнтів автомобільних викидів на активність ферментів, що регулюють обмін полісахариду.

Розпад крохмалю проходить у три етапи. Спочатку крохмальні зерна перетворюються на мальтодекстрини, можливо, за дії амілази. Потім мальтодекстрини розпадаються до глюкози і глюкозо-1-фосфату.

Оскільки, як вже відзначалося, крохмаль у більшості вищих рослин міститься тільки у хлоропластах, припускають, що ферменти розпаду цієї сполуки присутні саме в цих органелах. Це виявилось справедливим для α -амілази, фосфорилази, проте β -амілаза у хлоропластах не знайдена; вважають, що вона зосереджена у цитоплазмі клітини листків разом із більшою частиною інших ферментів.

Сахарозосинтетаза (КФ 2.4.1.13) відіграє вирішальну роль в утворенні нуклеозидфосфатцукрів, які є безпосередніми попередниками у біосинтезі крохмалю. Нечисті препарати можуть каталізувати як синтез УДФГ з сахарози та УДФ, так і синтез АДФГ з АДФ і сахарози [6]. Співставлення рівня гальмування активності цього ферменту та синтетичної активності фосфорилази свідчить, що активність сахарозосинтетази пригнічується сильніше.

У присутності неорганічного фосфату фосфорилази атакують полісахариди, які містять $\alpha(1\rightarrow4)$ -зв'язані залишки глюкози, і вивільняють глюкозо-1-фосфат. Вважають, що вони здатні атакувати крохмальні зерна тільки після того, як почався розпад крохмалю за дії α -амілази.

Кількість полісахариду в листках рослин дослідних варіантів щодо стандарту може зменшуватися внаслідок підвищення гідролітичної активності фосфорилази (табл. 8). Слід відзначити, що активність цього ферменту в листках *T. patula* в умовах більшого забруднення доквілля інгредієнтами автомобільних викидів пригнічується порівняно з контролем майже в такій самій мірі, як і в умовах середнього, за винятком 20.06 і 30.08. У листках *S. splendens* підвищення гідролітичної активності фосфорилази у рослин, що зростали поряд зі джерелом забруднення, порівняно з контролем суттєвіше, ніж у *T. patula*, причому в останнього її зростання виражене сильніше на ділянці 2, що розташована поряд із шляхом з інтенсивнішим рухом автомобілів (табл. 8, рис. 3).

Характерно, що досить значне зростання гідролітичної активності призводить до суттєвого підвищення концентрації глюкози у тканинах листків у *T. patula*. Проте кількість моносахариду значніше підвищується на ділянці 1, у той час як активність ферменту сильніше зростає у рослин ділянки 2. У листках *S. splendens* (у якої фосфорилаза активується сильніше, ніж у *T. patula*), кількість глюкози, навпаки, знижується, за винятком першої дати вимірювання (15.05).

Таблиця 8

Гідролітична активність фосфорилази в листках декоративних квітникових рослин, мг P_n на грам сирої маси

Дата	Контроль	Ділянка 1	t	Ділянка 2	t
<i>Tagetes patula</i>					
15.05	2,30±0,15	3,46±0,20	4,64	3,50±0,27	4,00
30.05	3,30±0,25	4,69±0,30	3,56	4,99±0,29	4,44
20.06	4,20±0,14	5,89±0,36	4,44	6,73±0,31	7,44
25.07	4,11±0,37	6,42±0,40	4,27	7,08±0,37	5,71
30.08	1,40±0,21	2,38±0,19	3,50	2,65±0,24	4,03
<i>Salvia splendens</i>					
15.05	3,10±0,24	6,21±0,40	4,93	6,67±0,23	10,81
30.05	4,40±0,36	8,19±0,32	7,89	9,61±0,35	10,42
20.06	5,12±0,31	10,76±0,27	13,75	11,90±0,41	13,29
25.07	3,27±0,42	7,36±0,26	8,34	7,87±0,29	9,01
30.08	1,62±0,19	3,82±0,29	6,47	4,40±0,18	10,69

Як уже відзначалося, вміст глюкози в листках *T. patula* за умов середнього забруднення вищий порівняно з контролем. Проте гідролітична активність фосфорилази у цьому досліді не підвищується у більшій мірі, ніж у інших дослідних варіантах. Але, як видно з табл. 1 і 8, збільшення рівня моносахариду в листках *T. patula*, що зростають на ділянці 1, корелює з підвищенням гідролітичної активності інвертази саме у цьому варіанті, у той час як на ділянці 2 зміни кількості глюкози у травні недостовірні, а потім її кількість зменшується щодо контролю.

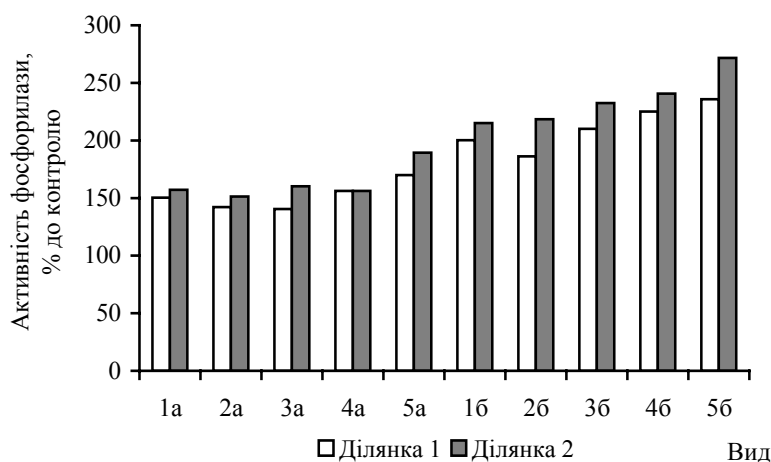


Рис. 3. Гідролітична активність фосфорилази в листках декоративних квітникових рослин, % до контролю: а – *Tagetes patula*, б – *Salvia splendens*; 1 – 15.05; 2 – 30.05; 3 – 20.06; 4 – 25.07; 5 – 30.08.

Вихідним продуктом для синтезу амілози, складової частини молекули крохмалю, є глюкозо-1-фосфат. З'єднання окремих молекул глюкозо-1-фосфату між собою каталізується ферментом фосфорилазою.

Синтетична активність фосфорилази (α -глюканфосфорилаза, КФ 2.4.1.1) пригнічується в листках обох видів рослин (табл. 9). Проте, слід відзначити, що в умовах середнього забруднення в листках *T. patula* гальмування синтетичної активності фосфорилази на початку вегетації не відбувається й у подальшому рівень гальмування невеликий і у строки дослідження майже однаковий щодо контролю. У рослин цього виду, що зростають на ділянці, яка розташована поряд із шляхом з інтенсивним рухом автотранспорту, активність ферменту інгібується вже на початку вегетації і з часом дещо посилюється.

Таблиця 9

Синтетична активність фосфорилази, мг P_n на грам сирої маси

Дата	Контроль	Ділянка 1	% до контролю	t	Ділянка 2	% до контролю	t
<i>Tagetes patula</i>							
15.05	3,13 $\pm$ 0,12	2,92 $\pm$ 0,18	93,29	0,97	2,63 $\pm$ 0,10	84,02	3,33
30.05	4,10 $\pm$ 0,14	3,71 $\pm$ 0,11	90,48	2,29	3,30 $\pm$ 0,11	80,48	4,70
20.06	4,76 $\pm$ 0,16	4,20 $\pm$ 0,10	88,23	3,11	3,80 $\pm$ 0,20	79,83	3,84
25.07	2,40 $\pm$ 0,09	1,95 $\pm$ 0,07	81,25	4,09	1,73 $\pm$ 0,08	72,08	5,58
30.08	2,02 $\pm$ 0,05	1,74 $\pm$ 0,04	86,13	4,66	1,42 $\pm$ 0,06	70,29	3,58
<i>Salvia splendens</i>							
15.05	4,70 $\pm$ 0,14	3,81 $\pm$ 0,12	81,06	4,83	3,30 $\pm$ 0,11	70,21	7,86
30.05	3,03 $\pm$ 0,13	2,28 $\pm$ 0,11	75,24	4,41	1,80 $\pm$ 0,10	59,40	7,68
20.06	3,02 $\pm$ 0,17	2,29 $\pm$ 0,09	75,82	3,84	2,10 $\pm$ 0,07	69,53	5,11
25.07	2,12 $\pm$ 0,05	1,65 $\pm$ 0,08	77,83	5,00	1,51 $\pm$ 0,06	71,23	7,82
30.08	1,80 $\pm$ 0,06	1,34 $\pm$ 0,04	74,44	6,38	1,12 $\pm$ 0,05	62,22	8,71

У листках *S. splendens* у зоні середнього забруднення (ділянка 1) синтетична активність фосфорилази пригнічується щодо контролю від початку експерименту, причому гальмування ферментативної активності в зоні суттєвішого забруднення докільця виражене в основному сильніше. Більший рівень забруднення (ділянка 2) узгоджується з більш значним пригніченням активності цього ферменту як у *S. splendens*, так і *T. patula*.

Висновки

В умовах забруднення докільця газоподібними викидами автотранспорту і свинцем спостерігається порушення вуглеводного обміну в листках декоративних квітникових рослин. Зменшується кількість крохмалю, особливо на ділянці з більшим рівнем забруднення. Це пояснюється гальмуванням синтетичної активності та підвищенням гідролітичної активності фосфорилази.

Забруднення докільця призводить до підвищення кількості цукрів у період активної вегетації рослин, що сприяє підвищенню стійкості рослин до фітотоксикантів. Підвищення рівня цукрів відбувається у обох видів головним чином за рахунок сахарози, а у *T. patula* в меншій мірі і за рахунок глюкози, а *S. splendens* – фруктози.

Зміни вмісту неструктурних форм вуглеводів відбуваються внаслідок залежності активності ферментів, що регулюють їх обмін, від забруднювачів (у першу чергу свинцю). У чутливішого до забруднення виду виявлені і більш суттєві відхилення від норми.

Бібліографічні посилання

1. Бессонова В. П. Морфофункциональные исследования растений в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Д., 1991. – 36 с.
2. Даффус К. Углеводный обмен растений / К. Даффус, Дж. Даффус. – М.: Агропромиздат, 1987. – 176 с.
3. Курсанов А. Л. Углеводный обмен в метаболизме растений // Ученый и аудитория. – М.: Наука, 1982. – 272 с.

4. **Лихолат Т. В.** Изучение активности ферментов гликолиза и гексомонофосфатного пути в колеоптилях пшеницы разного возраста / Т. В. Лихолат, Е. В. Морозова, А. С. Левкина // Фитогормоны и их значение в регулировании ростовых процессов. – М.: Наука, 1970. – С. 165–172.
5. **Методы биохимического исследования растений** / А. И. Ермаков, В. Е. Арасимович, М. И. Смирнова-Иконникова и др. – Л.: Колос, 1972. – 456 с.
6. **Павлинова О. А.** Об участии УДФГ-пирофосфорилазы в образовании и расщеплении УДФГ в онтогенезе корня сахарной свеклы / О. А. Павлинова, М. Ф. Прасолова // Ферменты, ионы и биоэлектrogenез у растений. – Горький, 1980. – С. 20–26.
7. **Плешков Б. П.** Практикум по биохимии растений. – М.: Колос, 1968. – 183 с.
8. **Починок Х. П.** Методы биохимического анализа растений. – К.: Наукова думка, 1976. – 333 с.
9. **Сакало В. Д.** Активность крахмалосинтазы, крахмалосинтезирующих ферментов в процессе дифференциации клеток, запасующих клубней картофеля / В. Д. Сакало, В. П. Лобов // Физиология и биохимия культ. растений. – 1978. – Т. 10, № 3. – С. 276–282.
10. **Bennet J. H.** Biochemical aspects of plants tolerance to ozone and oxyradicals: superoxide dismutase / J. H. Bennet, E. H. Lee, H. E. Heggestad // Gaseous air pollutants and plant metabolism. – Oxford: University of Oxford, 1989. – P. 413–427.
11. **Jon content** and carbohydrate status of the elongating leaf tissue of *Hordeum vulgare* growing at high external NaCl: 2. Cause of the growing reduction / R. Munns, A. Greenway, R. Delane, J. Gibbs // J. Exp. Bot. – 1982. – Vol. 33. – P. 574–583.
12. **Kohler J.** Activity of sucrosephosphate synthetase in sugar cane leaves / J. Kohler, E. Komor, A. Maretzki // Phytochemistry. – 1988. – Vol. 27, N 6. – P. 1605–1108.
13. **Poustini K.** Salinity and translocation of carbohydrate to growing grains. PhD Thesis. – London: London University, 1990. – 267 p.
14. **Stepancus P. L.** The relationship of carbohydrates to cold assimilation of *H. helix* / P. L. Stepancus, F. O. Lanphear // Phisiol. Plant. – 1968. – № 12. – P. 34.

Надійшла до редколегії 12.02.06.

УДК 595.762

В. В. Бригадиренко

Днепропетровский национальный университет

ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ НАПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ДЛЯ ИНДИКАЦИИ ГРАДАЦИЙ УВЛАЖНЕ- НИЯ ЭДАФОТОПА В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Із використанням дисперсійного аналізу показано, що чисельність більшості таксономічних груп нагрунтових безхребетних, значення індексів видового різноманіття, чисельність видів турунів (*Coleoptera*, *Carabidae*), а також життєвих форм турунів у градієнті зволоження достовірно не відрізняються у різних гігروتопах. Найчутливішим індикатором типу режимного зволоження лісової екосистеми є частка міксофітофагів у карабідофауні.

By using the variance analysis the absence of a correlation between the different gradations of soil humidity and the number of dominant taxons of litter invertebrates, the ground beetles (*Coleoptera*, *Carabidae*), separate life-forms of the ground beetles and the indices of species diversity is demonstrated. The most sensitive indicator of soil humidity gradations in forest ecosystems is the mixophytophages part in the ground beetles' complex.

Введение

Использование напочвенных беспозвоночных для индикации степени увлажнения рассматривается во многих работах по зоологической диагностике почв. В некоторых из них [8] сравнивается численность индикаторной группы лишь в несколь-