

плазмы использовались семена и проростки ряда высших растений (*Arabidopsis thaliana* L. (Heynh.), *Triticum aestivum* L.), выращенные *in vitro* и *in vivo*. Обработка семян и проростков проводилась на расстоянии стримеобразования (25-75 мм), время воздействия составляло 1-5 с. Показано, что обработка семян *Arabidopsis thaliana* L. и *Triticum aestivum* L. холодной плазмой стимулировала ростовые процессы, приводила к увеличению скорости роста корней. В то же время, воздействие холодной плазмы на проростки арабидопсиса и пшеницы подавляло рост корней. Обработка плазмой проростков в течение 3 секунд вызывала увеличение флуоресценции диgidроэтидиума в зоне деления корня на 40% по сравнению с контролем, что свидетельствовало о генерации АФК. Зона всасывания не была чувствительной к плазме. Добавление антиоксидантов (1 мМ тиомочевина и 600 ед. супероксиддисмутазы) снижало уровень флуоресценции диgidроэтидиума в зоне деления корня до уровня контроля, уменьшая токсическое действие плазмы на рост корней. С увеличением времени воздействия холодной плазмы подавление ростовых процессов усиливалось, а увеличение расстояния до обрабатываемого объекта снижало ее ингибирующий эффект.

Работа выполнена в рамках задания «Закономерности воздействия холодной плазмы на процессы клеточной сигнализации у высших растений» ГПНИ «Конвергенция-2025» (№ госрегистрации 20211734).

Влияние никеля и цинка на состав жирных кислот липидов мембран у исключателя *Arabidopsis lyrata* и гипераккумулятора *Arabidopsis halleri*

**Серегин И. В.^А, Иванова Т. В.^А, Воронков А. С.^А,
Кожевникова А. Д.^{А*}, Schat H.^В**

^А Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН, Москва, Россия.

^В Свободный Университет, Амстердам, Нидерланды

*E-mail: ecolab-ipp@yandex.ru

Металл-индуцированный окислительный стресс является одним из неспецифических проявлений токсического действия металлов [Seregin, Kozhevnikova, 2006; Kaur, Garg, 2021]. Никель (Ni) и цинк (Zn) не относятся к редокс-активным элементам. Они непосредственно не вызывают образование активных форм кислорода (АФК), и окислительный стресс в этом случае может быть следствием влияния металлов на различные метаболические пути и/или транспорт электронов [Shahzad et al., 2018; Kaur, Garg, 2021]. Мембраны растений являются первыми мишенями для действия металлов, в том числе за счет проявления металл-индуцированного

окислительного стресса [Hall et al., 2002]. В результате металл-индуцированного накопления АФК и увеличения пероксидазной активности ненасыщенные жирные кислоты (ЖК) мембран могут подвергаться перекисному окислению. Это приводит к многочисленным «каскадным» реакциям, приводящим к повреждению мембран, потере их целостности, и, как следствие – к увеличению их проницаемости для ионов [Upchurch, 2008; Zemanova et al., 2015]. В работе впервые проведены сравнительные исследования по изучению металл-индуцированных изменений профиля ЖК у исключателя *Arabidopsis lyrata*, накапливающего Ni и Zn преимущественно в корнях, и гипераккумулятора Zn *Arabidopsis halleri*, накапливающего Zn преимущественно в побегах, а Ni – в корнях. Анализ профиля ЖК в корнях и побегах этих видов был проведен методом ГЖХ-МС [Voronkov et al., 2020], анализ содержания металлов – методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии [Kozhevnikova et al., 2017]. Уровень перекисного окисления липидов определяли по содержанию малонового диальдегида (МДА) по стандартной методике [Szopiński et al., 2019] с незначительными изменениями.

Содержание Zn в корнях и побегах обоих видов увеличивалось с увеличением концентрации металла в растворе. Содержание Zn в побегах *A. halleri* было существенно выше, чем у *A. lyrata*, тогда как в корнях наблюдалась обратная закономерность в контроле и при 5 мкМ Zn, а при 50 мкМ Zn достоверных различий между двумя видами обнаружено не было. В контроле и при 5 мкМ Zn у гипераккумулятора *A. halleri* содержание Zn в побегах было выше, чем в корнях, при 50 мкМ содержание Zn в корнях и побегах было сходным. При наибольшей концентрации Zn (500 мкМ), так же как и у исключателя *A. lyrata* при всех изученных концентрациях, содержание Zn было выше в корнях, чем в побегах. С увеличением концентрации Zn в растворе значения фактора транслокации постепенно снижались у *A. halleri*, тогда как у *A. lyrata* значения фактора транслокации существенно не изменялись. Значения фактора транслокации у *A. halleri* было во много раз выше по сравнению с *A. lyrata*, в особенности в контроле и при 5 мкМ Zn. Суммарное поглощение Zn увеличивалось с увеличением концентрации металла в растворе у обоих видов и было достоверно выше у *A. halleri* по сравнению с *A. lyrata*.

Содержание Ni в корнях и побегах обоих видов увеличивалось с увеличением концентрации металла в растворе. При обеих концентрациях Ni в растворе (5 и 50 мкМ), содержание Ni в корнях достоверно не различалось у обоих видов. Содержание Ni в побегах было выше у *A. halleri*, чем у *A. lyrata* при 5 мкМ Ni, но ниже у *A. halleri* при 50 мкМ Ni. При обеих концентрациях Ni в растворе (5 и 50 мкМ) содержание Ni в корнях у

A. halleri и *A. lyrata* было выше, чем в побегах. Значения фактора транслокации у растений двух видов достоверно не различались при обеих концентрациях Ni в среде. Суммарное поглощение Ni увеличивалось с увеличением концентрации Ni в растворе у обоих видов и было достоверно выше у *A. lyrata* по сравнению с *A. halleri* только при 50 мкМ Ni.

Содержание МДА в корнях не отличалось от контроля у обоих видов при 5 мкМ Zn или Ni, тогда как при более высоких концентрациях наблюдалось достоверное увеличение содержания МДА у обоих видов. В побегах *A. halleri* увеличение содержания МДА наблюдалось при обеих концентрациях Ni в растворе, а в случае Zn – только при 500 мкМ, в то время как в побегах *A. lyrata* это наблюдалось при обеих концентрациях Zn, а также при 50 мкМ Ni. При эквимоллярных концентрациях металлов в среде влияние Ni на содержание МДА в корнях и побегах *A. halleri* было более сильным по сравнению с Zn, в то время как у *A. lyrata* прослеживалась обратная закономерность.

В составе липидов, выделенных из корней контрольных растений *A. halleri*, обнаружено 24 индивидуальных ЖК, среди которых главными были пальмитиновая (16:0), линолевая (9,12-18:2) и линоленовая (9,12,15-18:3) кислоты. У *A. lyrata* было обнаружено только 16 ЖК, около 60% от суммарного содержания которых приходилось суммарно на 16:0 и 9,12-18:2 и примерно 19% – суммарно на стеариновую (18:0) и 9,12,15-18:3 кислоты. Суммарное относительное содержание ЖК с очень длинной цепью (ЖКОДЦ) в корнях *A. halleri* было незначительно, но недостоверно выше, чем у *A. lyrata*. У исключателя ЖКОДЦ были представлены только 3 видами насыщенных ЖК, тогда как у гипераккумулятора – 10 видами как насыщенных, так и ненасыщенных ЖК, что согласуется со значением индекса ненасыщенности (ИН), который для ЖК липидов корней *A. halleri* был почти в 1.4 раза выше, чем у *A. lyrata*. Доля моноеновых ЖК была выше у *A. lyrata*, в то время как доля диеновых ЖК была незначительно выше у *A. halleri*. Доля триеновых ЖК была в два раза больше у *A. halleri* по сравнению с *A. lyrata*.

Как и в корнях, в побегах *A. halleri* был обнаружен более разнообразный состав ЖК по сравнению с *A. lyrata*. Из 23 индивидуальных ЖК у *A. halleri* преобладали 16:0, ругановая (7,10,13-16:3), 9,12-18:2 и 9,12,15-18:3 кислоты, которые составляли 88% от суммарного содержания ЖК. У *A. lyrata* было обнаружено 19 индивидуальных ЖК, причем 77% от их суммарного содержания приходилось суммарно на 16:0 и 9,12-18:2 и 9,12,15-18:3 и около 13% – на 7,10,13-16:3, 18:0 и олеиновую (9-18:1) кислоты. Суммарное относительное содержание ЖКОДЦ в побегах было значительно ниже, чем в корнях у обоих видов, и в побегах незначительно, но недостоверно ниже у *A. halleri* по сравнению с *A. lyrata*. В отличие от

корней, где у *A. halleri* наблюдалось преобладание лигноцериновой (24:0) кислоты, в побегах все ЖКОДЦ были представлены примерно в равном соотношении от общего содержания ЖК. Также как и в корнях, доля насыщенных ЖК в побегах *A. halleri* была ниже, чем у *A. lyrata*. Доля моноеновых ЖК была незначительно выше у *A. lyrata*. Доля диеновых ЖК у обоих видов практически не различалась, а триеновых ЖК у гипераккумулятора было в 1.5 раза выше по сравнению с исключением. Это согласуется с более высоким показателем ИН у *A. halleri*.

В корнях *A. halleri* при действии Zn значительно снижалось относительное содержание 9,12,15-18:3 и 7,10,13-16:3, что сопровождалось снижением ИН при 500 мкМ Zn. Среди минорных ЖК только при высокой концентрации Zn наблюдалось достоверное незначительное увеличение относительного содержания пальмитолеиновой (9-16:1) и *цис*-вакценовой (11-18:1) кислот, а также появление гептадеценовой (10-17:1) кислоты. При всех изученных концентрациях Zn (5, 50 и 500 мкМ) отмечено появление в корнях следовых количеств лауриновой (12:0) и тридекановой (13:0) кислот. Достоверного изменения относительного содержания в корнях других ЖК при действии Zn найдено не было. Суммарное относительное содержание ЖКОДЦ возрастало при 500 мкМ Zn. Только при высокой концентрации Zn в растворе наблюдалось снижение доли триеновых ЖК, преимущественно за счет снижения содержания 9,12,15-18:3, в то время как доля моноеновых кислот незначительно возрастала.

В то время как в корнях у контрольных растений *A. lyrata* было выявлено 16 видов индивидуальных ЖК, то при действии 5 и 50 мкМ Zn число видов индивидуальных ЖК увеличивалось до 24 и 20, соответственно. Только при действии Zn в незначительных количествах были идентифицированы насыщенные ЖК: нонадекановая (19:0), генэйкозановая (21:0), трикозановая (23:0) и церотиновая (26:0), а также ненасыщенные ЖК: *цис*-14-гексадекановая (14-16:1), 7,10-гексадекадиеновая (7,10-16:2), 7,10,13-16:3, гондоиновая (11-20:1) и нервоновая (15-24:1). Все перечисленные ЖК, за исключением 14-16:1, были обнаружены в корнях контрольных растений *A. halleri*. При обеих концентрациях Zn в корнях *A. lyrata* наблюдалось снижение относительного содержания 18:0, а при концентрации 5 мкМ Zn – также 16:0. При 50 мкМ Zn относительное содержание 9-16:1 возрастало. Суммарное относительное содержание ЖКОДЦ возрастало при 5 мкМ Zn и снижалось при 50 мкМ Zn по сравнению с контролем. При 50 мкМ Zn прослеживалось незначительное увеличение доли триеновых ЖК. В целом в липидах из корней *A. lyrata* наблюдалось значительное снижение доли насыщенных ЖК, что сопровождалось увеличением ИН.

В побегах *A. halleri* при увеличении концентрации Zn в растворе уменьшалось относительное содержание полиненасыщенных кислот: 7,10,13-16:3 и 9,12,15-18:3. При этом относительное содержание 16:0 (при 5-500 мкМ Zn), 24:0 и 9,12-18:2 (при 50 и 500 мкМ Zn), а также 9-18:1, пентадекановой (15:0) и 18:0 кислот (при 500 мкМ Zn) увеличивалось. Представляет интерес, что только в побегах опытных растений *A. halleri* была идентифицирована редкая α -паринаровая кислота (9,11,13,15-18:4), содержание которой возрастало с увеличением концентрации Zn. Суммарное относительное содержание ЖКОДЦ возрастало при действии Zn примерно в 2 раза по сравнению с контролем, что объясняется не только суммированием незначительного увеличения относительного содержания отдельных видов индивидуальных ЖКОДЦ, но и появлением 11-20:1, которая отсутствует у контрольных растений. В целом при действии Zn в побегах *A. halleri* наблюдалось значительное возрастание доли насыщенных ЖК и снижение доли триеновых ЖК, с чем связано снижение ИН при увеличении концентрации Zn в среде.

В побегах *A. lyrata*, в отличие от *A. halleri*, при действии Zn не было найдено значительных изменений в профиле ЖК, что согласуется с отсутствием достоверного изменения ИН. Наблюдалось только небольшое увеличение относительного содержания 9,12-18:2 и 11-18:1 при 50 мкМ Zn, а также 9-18:1 при обеих концентрациях Zn. При 50 мкМ Zn среди ЖКОДЦ наблюдалось появление 15-24:1 и увеличение по сравнению с контролем относительного содержания *цис,цис*-11,14-экозадиеновой (11,14-20:2) кислоты, что сопровождалось увеличением суммарного содержания ЖКОДЦ. Доля насыщенных, моноеновых и триеновых ЖК значительно не изменялась при действии Zn в корнях, тогда как доля диеновых ЖК незначительно увеличивалась при 50 мкМ Zn.

При действии Ni в корнях *A. halleri* число видов индивидуальных ЖК уменьшалось с 24 до 21, хотя качественный состав ЖК незначительно различался при действии 5 и 50 мкМ Ni по сравнению с контролем. Среди главных ЖК возрастало относительное содержание 9,12-18:2 при 5 мкМ Ni, а при 50 мкМ Ni наблюдалось увеличение относительного содержания 9-18:1, которая из минорных переходила в разряд главных ЖК. При 50 мкМ Ni наблюдалось также увеличение относительного содержания 11-18:1. При обеих концентрациях Ni отмечалось снижение видового разнообразия ЖКОДЦ и их суммарного относительного содержания по сравнению с контролем, хотя достоверно только при 50 мкМ Ni, тогда как относительное содержание арахидовой (20:0) и 11-20:1 кислот при 50 мкМ Ni возрастало. Следствием этих изменений является увеличение доли моноеновых ЖК при 50 мкМ Ni с незначительным снижением доли насыщенных ЖК. Доля диеновых ЖК при 5 мкМ Ni увеличивалась, тогда как

триеновых ЖК – снижалась. Однако значения ИН при этом достоверно не изменялись.

В корнях *A. lyrata* в отличие от контрольных растений, при действии Ni были идентифицированы 12:0, 7,10-16:2, 7,10,13-16:3, а также ряд ЖКОДЦ, в результате чего число видов индивидуальных ЖК увеличилось с 16 у контрольных растений до 26 при 5 мкМ Ni или 27 при 50 мкМ Ni. Среди главных ЖК при обеих концентрациях Ni уменьшалось относительное содержание 18:0, только при 5 мкМ Ni увеличивалось относительное содержание 9,12,15-18:3, а при 50 мкМ Ni – 9-18:1 и 9,12-18:2, в то время как содержание 16:0 ЖК при этой концентрации снижалось. Только при высокой концентрации Ni происходило снижение относительного содержания минорных ЖК: миристиновой (14:0), 15:0 и 7-гексадекановой (7-16:1), а также увеличение относительного содержания 9-16:1. Суммарное относительное содержание ЖКОДЦ незначительно, но недостоверно, возрастало с увеличением концентрации Ni в среде за счет появления новых видов ЖКОДЦ: 11-20:1, 11,14-20:2, 21:0, 23:0, 15-24:1, пентакоциловой (25:0) и 26:0 кислот. В целом при обеих концентрациях доля насыщенных ЖК снижалась, а ненасыщенных ЖК возрастала, в наибольшей степени при 50 мкМ, что согласуется с увеличением значения ИН.

В побегах *A. halleri* при действии Ni качественный состав ЖК практически не менялся, за исключением нескольких минорных и следовых кислот. При обеих концентрациях Ni наблюдалось увеличение относительного содержания 16:0, 9-18:1 и 9,12-18:2 и снижение содержания 7,10,13-16:3 и 9,12,15-18:3. Как и при действии Zn, только в побегах *A. halleri* при 5 мкМ Ni была идентифицирована необычная 9,11,13,15-18:4. Однако при более высокой концентрации Ni, в отличие от Zn, эта ЖК не выявлялась. Состав ЖКОДЦ в присутствии Ni значительно не менялся по сравнению с контролем, в то время как их суммарное относительное содержание незначительно, но не достоверно, увеличивалось за счет появления 11-20:1, достоверного увеличения содержания 24:0 и небольшого увеличения содержания некоторых других ЖКОДЦ. Как следствие вышеперечисленных Ni-индуцированных изменений доля насыщенных, моноеновых, и, в меньшей степени, диеновых ЖК увеличивалась, тогда как доля триеновых ЖК существенно снижалась, в результате чего снижалось значение ИН.

В побегах *A. lyrata* в присутствии Ni происходило увеличение числа индивидуальных ЖК, главным образом за счет ЖКОДЦ. Состав главных ЖК при обеих концентрациях Ni не изменялся по сравнению с контрольными растениями, тогда как относительное содержание 16:0 уменьшалось при 5 мкМ Ni, содержание 18:0 уменьшалось при 5 и 50 мкМ Ni, а содержание 7,10,13-16:3 и в значительной степени 9-18:1 увеличивалось при

5 и 50 мкМ, соответственно. Кроме того, в присутствии Ni снижалось относительное содержание минорных ЖК: 14:0, 15:0, 7-16:1 и 11-18:1. Суммарное относительное содержание ЖКОДЦ незначительно, но недостоверно изменялось по сравнению с контрольными растениями. В отличие от *A. halleri*, доля насыщенных ЖК в побегах *A. lyrata* уменьшалась по сравнению с контролем, а ненасыщенных ЖК, главным образом триеновых при 5 мкМ Ni и моноеновых при 50 мкМ Ni, возрастала. Эти изменения сопровождались незначительным увеличением значения ИН при 5 мкМ Ni. При низкой концентрации Ni значительных отличий в соотношении насыщенных и триеновых ЖК, а также в значении ИН у *A. halleri* и *A. lyrata* не наблюдалось, несмотря на существенные отличия, выявленные в побегах контрольных растений двух видов.

Таким образом, наиболее существенные изменения в составе ЖК наблюдались в побегах гипераккумулятора и в корнях исключателя и эти изменения были металло- и видоспецифичными. В побегах *A. halleri* наблюдалось увеличение содержания насыщенных ЖК и снижение содержания ненасыщенных ЖК, тогда как в корнях *A. lyrata* прослеживалась обратная закономерность. Наблюдаемые металл-индуцированные изменения состава ЖК в побегах *A. halleri* могут приводить к снижению текучести мембран, в результате чего снижается проникновение в мембрану активных форм кислорода, что поддерживает ее стабильность. Более разнообразный качественный состав ЖК у гипераккумулятора по сравнению с исключателем, а также способность растений подстраивать текучесть мембран посредством изменения уровня ненасыщенности ЖК может быть одной из причин высокой способности гипераккумулятора адаптироваться к металл-индуцированному стрессу, что более подробно обсуждается в статье [Seregin et al., 2023].

Работа частично поддержана Министерством науки и образования РФ (№122042700044-6) и грантом РНФ № 21-14-00028.

Библиографические ссылки

1. Hall, J.Á. Cellular Mechanisms for Heavy Metal Detoxification and Tolerance. *J. Exp. Bot.* 2002, 53, 1–11, doi:10.1093/jexbot/53.366.1.
2. Kaur, H.; Garg, N. Zinc Toxicity in Plants: A Review. *Planta* 2021, 253, 129, doi:10.1007/s00425-021-03642-z.
3. Kozhevnikova, A.D.; Seregin, I.V.; Gosti, F.; Schat, H. Zinc Accumulation and Distribution Over Tissues in *Noccaea caerulea* in Nature and in Hydroponics: A Comparison. *Plant Soil* 2017, 411, 5–16, doi:10.1007/s11104-016-3116-6.
4. Seregin, I. V.; Ivanova, T. V.; Voronkov, A. S.; Kozhevnikova, A. D.; Schat, H. Zinc- and Nickel-Induced Changes in Fatty Acid Profiles in the Zinc Hyperaccumulator *Arabidopsis halleri* and Non-Accumulator *Arabidopsis lyrata*. *Plant Physiol. Biochem.* 2023, 197, 107640, doi:10.1016/j.plaphy.2023.107640.

5. Seregin, I.V.; Kozhevnikova, A.D. Physiological Role of Nickel and Its Toxic Effects on Higher Plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2006, 53, 257–277, doi:10.1134/S1021443706020178.
6. Shahzad, B.; Tanveer, M.; Rehman, A.; Cheema, S.A.; Fahad, S.; Rehman, S.; Sharma, A. Nickel; Whether Toxic or Essential for Plants and Environment - A Review. *Plant Physiol. Biochem.* 2018, 132, 641–651, doi:10.1016/j.plaphy.2018.10.014.
7. Szopiński, M.; Sitko, K.; Gieroń, Ż.; Rusinowski, S.; Corso, M.; Hermans, C.; Verbruggen, N.; Małkowski E. Toxic Effects of Cd and Zn on the Photosynthetic Apparatus of the *Arabidopsis halleri* and *Arabidopsis arenosa* Pseudometallophytes. *Front. Plant Sci.* 2019, 10, 748, doi:10.3389/fpls.2019.00748.
8. Upchurch, R.G. Fatty Acid Unsaturation, Mobilization, and Regulation in the Response of Plants to Stress. *Biotechnol. Lett.* 2008, 30, 967–977, doi: 10.1007/s10529-008-9639-z.
9. Voronkov, A.; Ivanova, T.; Kumachova, T. Micromorphological and Biochemical Features of Malus Fruit: *Malus domestica* Borkh. and its Parent Species – *Malus orientalis* Uglitzk. *Rev. Bras. Bot.* 2020, 43, 21–28, doi:10.1007/s40415-020-00578-8.
10. Zemanová, V.; Pavlík, M.; Kyjaková, P.; Pavlíková, D. Fatty Acid Profiles of Ecotypes of Hyperaccumulator *Nocca caerulescens* Growing Under Cadmium Stress. *J. Plant Physiol.* 2015, 180, 27–34, doi:10.1016/j.jplph.2015.02.012.

Роль низкомолекулярных лигандов в транспорте и детоксикации металлов у растений

Серегин И. В.^{A*}, Кожевникова А. Д.^A

^A Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН, Москва, Россия.

*E-mail: ecolab-ipp@yandex.ru

Минеральное питание играет важную роль в жизни растений и в значительной степени определяет их продуктивность. С одной стороны, дефицит питательных элементов является лимитирующим фактором, снижающим продуктивность сельскохозяйственных культур, а также широко распространенной причиной, вызывающей заболевания человека. С другой стороны, поступление металлов в окружающую среду в результате хозяйственной деятельности человека в последние десятилетия постоянно возрастает, что приводит к повышению содержания ряда металлов в растениях и проявлению токсического действия металлов на различные физиологические процессы. Множественное токсическое действие металлов проявляется в ингибировании активности ферментов, образовании активных форм кислорода, в результате чего возникает металл-индуцированный окислительный стресс, в изменении водного режима, проницаемости мембран и поглощения катионов и анионов, а также в снижении интенсивности дыхания и фотосинтеза [обобщено в Seregin, Ivanov, 2001; Seregin, Kozhevnikova, 2006; Kaur, Garg, 2021], что в конечном итоге выражается в нарушении роста и морфогенеза [обобщено в Ivanov,