

УДК 582.475.4:577.175.1:539.1.047

АНАЛИЗ ГОРМОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ЯПОНСКОЙ КРАСНОЙ СОСНЫ ПОСЛЕ АВАРИИ НА АЭС ФУКУСИМА

С.В. Битаршвили, С.А. Гераськин, А.А. Празян

Всероссийский научно-исследовательский институт радиологии и агроэкологии», Обнинск, Россия

Исследование последствий аварии на АЭС Фукусима выявило у молодых сосен повышенную частоту нарушений апикального доминирования [1]. Главная ось ствола прекращала рост, боковые побеги интенсивно развивались. У некоторых поврежденных деревьев апикальное доминирование восстанавливалось: один из верхних побегов занимал лидирующее положение, подавляя рост других.

Апикальное доминирование у растений, а также адаптивные реакции при ответе на стресс контролирует гормональная система. В связи с этим было оценено содержание основных классов фитогормонов в популяциях красной японской сосны с территорий, загрязнённых радионуклидами в результате аварии на АЭС Фукусима.

Объектом исследования являлась красная японская сосна (*Pinus densiflora* Siebold et Zucc.), которая характеризуется высокой радиочувствительностью и является одним из референтных видов, рекомендованных Международной комиссией по радиационной защите для оценки последствий облучения.

Характеристика участков, пробоотбор. В мае 2019 года было заложено 4 экспериментальных участка (3,4 – 6,4 мкЗв/ч) *Akibadai (At)*, *Tsushima Farm (T)*, *Tsushima School (S)*, *Okuma (O)* на территории, подвергшейся радиоактивному загрязнению в результате аварии на АЭС Фукусима и контрольный (F). Участки были сходны по условиям произрастания деревьев и почвенным характеристикам, но различались уровнем хронического облучения (табл. 1). Мощность ambientной дозы в воздухе измеряли на высоте 1 метр с помощью дозиметра PDR-111 (Hitachi-Aloka Medical, Япония).

В популяциях выделяли нормальные (N), аномальные (A) – с нарушением апикального доминирования и восстановленные (R) деревья. На каждом участке отбирали хвою второго года с деревьев на высоте 1–2 метра от земли. Хвою замораживали в жидком азоте и лиофилизировали для транспортировки в лабораторию.

Анализ содержания фитогормонов. В образцах оценивали концентрации основных классов фитогормонов: индолилуксусной (ИУК) и индолилмасляной (ИМК) кислот, зеатина – представителя цитокининов, абсцизовой (АБК), и гибберелловой (ГК) кислот методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ), ранее отработанной на ячмене [2].

Статистический анализ данных. Экспериментальные данные анализировали методами непараметрической статистики с помощью программ MS Excel и STATISTICA. Статистическую значимость различий оценивали с помощью U-теста Манна-Уитни. В таблице 2 и на рисунках представлены минимальные значения, первые квартили (Q1), медианы (M), третьи квартили (Q3) и максимальные значения.

Таблица 1. Мощность ambientной дозы в воздухе, доля деревьев с морфозами и поглощенные дозы на экспериментальных участках

Участок	Описание	Доля деревьев с морфозами	Мощность дозы, мкЗв/ч	Поглощенная доза, мкГр/ч
F	Университетский городок, склон холма	0.14±0,04	0.25 ± 0.05	0.27 ± 0.06
At	Заброшенное рисовое поле	0.52±0,11*	3.4 ± 0.1	3.5 ± 0.2
S	Бывшая спортивная площадка	0.45±0,06*	3.7 ± 0.4	4.0 ± 0.8
T	Заброшенный сельскохозяйственный участок	0.42±0,07*	3.5 ± 0.3	5.0 ± 0.4
O	Пологий склон вдоль дороги	0.42±0,06*	6.4 ± 0.4	6.5 ± 0.4

* – Различия статистически значимы по сравнению с контрольными значениями, $p < 0.05$, U-тест.

Выявлен рост ($r = 0.9$; $p < 0.05$) содержания основного ауксина растений ИУК с увеличением поглощенной дозы (табл. 2), который достигался за счет доли аномальных и репарированных деревьев. В нормальных же деревьях содержание ауксинов было снижено на загрязненных участках (рис. 1). Были выявлены корреляции между содержанием ауксинов у аномальных деревьев и мощностью дозы: ИУК – ($r = 0.87$, $p = 0.05$); ИМК – ($r = 0.88$, $p < 0.05$). У восстановленных деревьев была обнаружена тенденция к увеличению содержания ИУК с мощностью дозы ($r = 0.75$, $p > 0.05$).

Таблица 2. Содержание фитогормонов в хвое (обобщенная выборка: N+A+R) в зависимости от поглощенной дозы на экспериментальных участках, мкМ.

Фитогормон	Показатель	Участок				
		F 0.27 мкГр/ч	At 3.5 мкГр/ч	S 4.0 мкГр/ч	T 5.0 мкГр/ч	O 6.5 мкГр/ч
ИУК	M	9.87	12.41	12.43	13.40*	18.40*
	Q1; Q3	7.02; 13.12	9.11; 15.61	8.92; 18.75	10.86; 17.25	16.49; 25.68
ИМК	M	4.94	4.12	5.28	2.41	4.97
	Q1; Q3	1.14; 8.4	1.61; 7.34	2.64; 8.45	1.88; 3.16	2.35; 6.3
Зеатин	M	8.68	7.58	13.68*	14.37*	12.54*
	Q1; Q3	6.36; 10.56	5.83; 8.07	10.5; 14.45	12.73; 15.36	7.34; 13.34
АБК	M	9.96	9.79	16.01*	18.5*	10.79
	Q1; Q3	6.74; 12.70	7.86; 12.19	12.58; 19.09	17.12; 20.68	8.43; 13.17
ГК	M	19.23	16.82	13.56*	13.45*	14.2*
	Q1; Q3	17.67; 20.58	13.82; 18.42	8.62; 17.01	8.4; 15.20	9.11; 20.26

* – Различия статистически значимы по сравнению с контролем (участок F), $p < 0.05$, U-тест.
Концентрации зеатина – мкМ*10³, ГК – мкМ*10².

Ауксины, поддерживающие апикальное доминирование за счет стимуляции растяжения клеток в апикальной меристеме и подавления роста боковых почек, синтезируются в верхушке побега [3]. Этим объясняется резкое снижение концентраций ауксинов у деревьев с нарушением апикального доминирования (A, R) на контрольном участке по сравнению с нормальными. Максимальные концентрации ИУК были зафиксированы у нормальных деревьев на контрольном участке, любые другие варианты эксперимента, – будь то повышенная мощность дозы или наличие аномалий развития, приводили к снижению ее уровня.

Содержание зеатина было увеличено на 3-х самых загрязненных участках T, S, O, а содержание ГК снижено на этих же участках, причем у всех типов деревьев (табл. 2). На радиационную природу выявленных изменений указывает тенденция к снижению содержания ГК в обобщенной выборке (N+A+R) ($r = -0.86$, $p > 0.05$) и у нормальных деревьев ($r = -0.91$, $p < 0.05$) с ростом поглощенной дозы на участках (рис. 2). Обнаружена отрицательная связь между содержанием зеатина и ГК ($r = -0.88$, $p < 0.05$).

Цитокинины и ГК являются антагонистами в контроле развития апикальной меристемы побега, хотя имеют общие факторы транскрипции генов метаболизма [4]: цитокинины стимулируют пролиферацию клеток ПАМ, а ГК ингибируют их пролиферацию и стимулируют дифференцировку. Повышение уровня цитокининов и снижение ГК (рис. 2) указывает на активацию развития ПАМ. Снижение содержания ГК ведет к укорочению и утолщению побегов и хвои. Подобное явление наблюдали в популяциях сосны обыкновенной в зоне аварии на ЧАЭС: длина хвои у деревьев с загрязненных участков была статистически значимо короче по сравнению с контролем [5].

Концентрации основного стрессового гормона АБК были увеличены на участках T и S по сравнению с контрольным (табл. 2). Выявлена тенденция связи между содержанием АБК и зеатина ($r = 0.86$, $p > 0.05$). У аномальных деревьев по сравнению с нормальными уровни АБК были увеличены на загрязненных участках At и S, у восстановленных – снижены (рис. 3). В неблагоприятных условиях основной «стрессовый гормон» АБК запускает важнейшие адаптивные реакции растений – замедление роста, снижение транспирации, синтез стрессовых белков и др., приводящие к формированию неспецифической устойчивости [6]. Повышение содержания АБК было выявлено при исследовании травянистых растений, произрастающих в зоне отчуждения ЧАЭС [7]. Вероятно, высокие уровни АБК – один из элементов ответной реакции растений на хроническое радиационное воздействие.

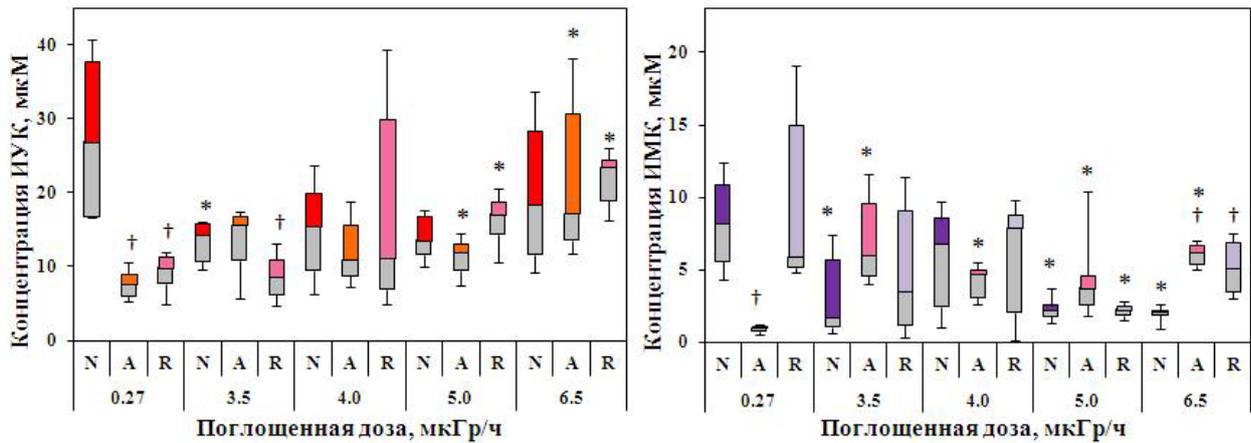


Рис. 1. Содержание ауксинов в хвое нормальных (*N*), аномальных (*A*) – с нарушением апикального доминирования и восстановленных (*R*) деревьев в зависимости от поглощенной дозы на экспериментальных участках

* – сравнение в зависимости от участка в пределах одного типа деревьев: различия статистически значимы по сравнению с контрольными показателями (участок *F*), $p < 0.05$, *U*-тест; † – сравнение разных типов деревьев в пределах одного участка: различия статистически значимы по сравнению с нормальными (*N*) деревьями, $p < 0.05$, *U*-тест. Верно для всех рисунков.

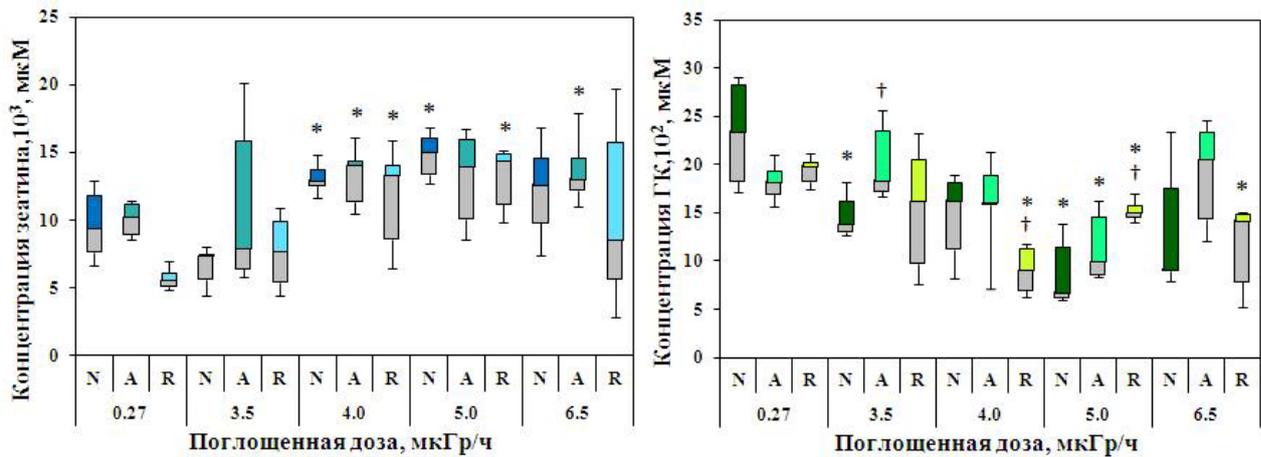


Рис. 2. Содержание зеатина и ГК в хвое нормальных (*N*), аномальных (*A*) – с нарушением апикального доминирования и восстановленных (*R*) деревьев в зависимости от поглощенной дозы на экспериментальных участках

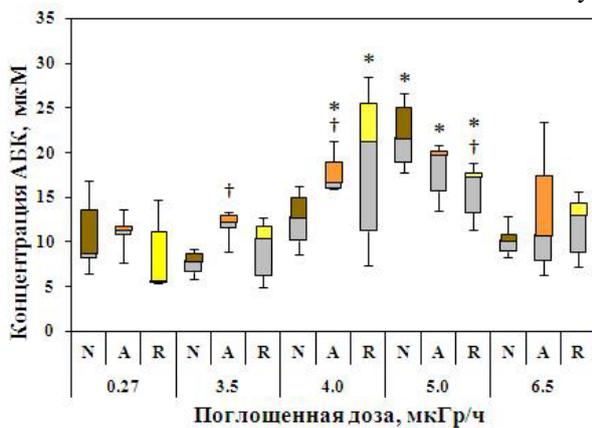


Рис. 3. Содержание АБК в хвое нормальных (*N*), аномальных (*A*) – с нарушением апикального доминирования и восстановленных (*R*) деревьев в зависимости от поглощенной дозы на экспериментальных участках

Фитогормоны играют ключевую роль в развитии растений и их ответе на стресс, в том числе в отмене апикального доминирования. В рамках данной работы было показано, что хроническое радиационное воздействие изменяет содержание основных классов фитогормонов в хвое красной японской сосны: повышает концентрации ИУК, зеатина и АБК и снижает концентрации ГК. Содержание гормонов в исследуемых популяциях изменялось в зависимости от наличия морфозов, что подтверждают выявленные корреляции.

Полученные в нашей работе результаты раскрывают механизмы адаптации красной японской сосны к хроническому радиационному воздействию и проясняют феномен повышенной частоты появления нарушений апикального доминирования в популяциях молодых хвойных деревьев из района аварии на АЭС Фукусима.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 119–54–50003 и гранта JSPS в рамках двусторонней программы совместных проектов РФФИ-JSPS.

ЛИТЕРАТУРА

1. Yoschenko V., Nanba K., Yoshida S., et al. Morphological abnormalities in Japanese red pine (*Pinus densiflora*) at the territories contaminated as a result of the accident at Fukushima Dai-Ichi Nuclear Power Plant // *J. Environmental Radioactivity* 2016. V. 165. P. 60–67.
 2. Битаршвили С.В., Волкова П.Ю., Гераськин С.А. Влияние γ -облучения семян на фитогормональный статус проростков ячменя // *Физиология растений*. 2018. Т. 65. № 2. С. 223–231.
 3. Woodward A.W., Bartel B. Auxin: Regulation, action, and interaction // *Annals Botany*. 2005. V. 95. P. 707–735.
 4. Jasinski S., Piazza P., Craft J., et al. KNOX action in *Arabidopsis* is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities // *Current Biology*. 2005. V. 15. P. 1560–1565.
 5. Козубов Г.М., Таскаев А.И. Особенности морфогенеза и ростовых процессов у хвойных растений в районе аварии на ЧАЭС // *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2007. Т. 47. № 2. С. 204–223.
 6. Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., et al. Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: A review on current knowledge and future prospects // *Frontiers Plant Science* 2017. V. 8:161.
- Битаршвили С.В., Пишенин И.А., Шестерикова Е.М., Волкова П.Ю. Содержание абсцизовой кислоты в популяциях травянистых растений, обитающих в условиях хронического радиационного воздействия // *Современные проблемы радиобиологии, радиоэкологии и агроэкологии*. Обнинск, 2019. С. 26.