

УДК 57.045; 574.32; 581.144.1; 581.198
doi: 10.17223/19988591/42/9

Р.Г. Фархутдинов¹, З.Р. Саитова¹, И.А. Шпирная¹,
Д.Ю. Зайцев², Г.В. Шарипова²

¹Башкирский государственный университет, г. Уфа, Россия

²Уфимский институт биологии УФИЦ РАН, г. Уфа, Россия

Гормональный и антиоксидантный статус популяций *Physcia stellaris* (L.) Nyl., произрастающих в разных природных зонах Республики Башкортостан

Лишайники вида *Physcia stellaris* (L.) Nyl собирали в лесах лесостепной (Альшеевский район), горно-лесной (Ишимбайский район) зонах Республики Башкортостан и в парках г. Стерлитамак. Установлено, что представители популяции *P. stellaris* г. Стерлитамака имели меньшую сухую массу, площадь, среднюю длину, а также число апотеций и допастей, по сравнению с лишайниками, растущими в Ишимбайском и Альшеевском районах. Статистически значимых различий в морфометрических показателях между образцами лишайников, выросших в Ишимбайском и Альшеевском районах не выявлено. Показана более высокая активность каталазы в образцах из г. Стерлитамак, что свидетельствует об участии антиоксидантной системы лишайников в процессах адаптации к условиям антропогенного воздействия. Определены различия гормонального статуса (индолилуксусной кислоты, абсцизовой кислоты, суммы цитокининов и производных зеатина) у лишайников, растущих в разных условиях обитания. Установлено, что в образцах лишайников, произрастающих в городе, наблюдались высокий уровень содержания АБК и относительно низкие концентрации ауксинов и цитокининов в талломах. Сделано предположение о том, что относительно низкая ростовая активность лишайников, произрастающих в городе, может быть связана с реакцией гормональной системы. Обнаружены различия в гормональном статусе лишайников, произрастающих в разных природных зонах. Показано наличие определенной связи между высоким уровнем содержания ауксинов и более крупными размерами клеток фотобионта в Ишимбайском районе. И наоборот, более мелкие клетки фотобионта в Альшеевском районе установлены на фоне высокого уровня содержания цитокининов в талломах лишайников.

Ключевые слова: изменение морфологического состояния; каталаза; ауксины; АБК; цитокинины.

Введение

Лишайники изучаются очень давно и активно в роли индикаторов состояния окружающей среды; известно, что степень угнетения их ростовых показателей является маркером уровня антропогенной нагрузки [1]. Изме-

нение морфологического состояния лишайников (уменьшение размеров, биомассы, площади, количества лопастей и апотечий) является первым визуально различимым признаком, который свидетельствует о воздействии на лишайники загрязняющих веществ [2, 3], однако большая и неконтролируемая изменчивость морфометрических признаков эпифитных лишайников рассматривается в литературе как помеха для установления особенностей онтогенеза особи в определенных экологических условиях [3, 4]. Известно, что у большинства растений процесс регуляции ростовых процессов находится под контролем гормональной системы [5, 6]. Данных о роли фитогормонов в ростовых процессах лишайников в литературе значительно меньше [7], и чаще обсуждается роль гормональной системы в ответной реакции на определенный тип загрязнения [8]. В литературе очень мало обсуждается механизм формирования ростовых реакций лишайников, поэтому нам представлялось интересным изучение возможной роли гормональной системы в формировании морфометрических показателей в зависимости от природно-климатических и экологических особенностей мест произрастания лишайников.

В ходе проведения предварительного описания лишенофлоры г. Стерлитамака и окружающих его лесов в Ишимбайском и Альшеевском районах Республики Башкортостан (РБ) нами установлено, что эпифитный лишайник вида *Physcia stellaris* (L.) Nyl хорошо представлен на всех исследуемых пробных площадках [9]. Цель исследования – установление роли гормональной и антиоксидантной систем в процессах адаптации лишайников вида *P. stellaris* к определенным экологическим факторам среды обитания.

Материалы и методики исследования

Объект исследования – эпифитный лишайник вида *Physcia stellaris* (L.) Nyl. Место сбора материала – парки г. Стерлитамак и леса Ишимбайского и Альшеевского районов РБ. Стерлитамак, с одной стороны, является городом с высокой антропогенной нагрузкой (Индекс загрязнения атмосферы равен 9,2) [10], а с другой – располагается на границе двух природных зон: горно-лесной (Ишимбайский район) и предуральной лесостепи (Альшеевский район).

Сбор лишайников вида *P. stellaris* проведен в июне–июле 2016–2017 гг., маршрутным методом в трех базовых точках: первая точка – Альшеевский район (53°58'06,5"N, 55°03'7,56"E), вторая точка – Ишимбайский район (53°62'50"N, 56°60'7,9"E), третья точка – г. Стерлитамак Республики Башкортостан (53°62'9,9"N, 55°9'3,01"E). Количество пробных площадок в каждой точке составляло 5. При определении пробной площадки (10 × 10 м) учитывали: схожесть древесных пород, плотность лесопосадки, близость дорог и водоемов, приуроченность к рельефу, коэффициент встречаемости *P. stellaris* на исследуемой территории [11].

Лишайники для исследований собирали в генеративном возрасте в сухую погоду на одноствольных деревьях липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.)

с длиной окружности ствола 70–160 см, на высоте 0,9–1,65 м, без механических повреждений коры. Средняя масса собранного материала каждого варианта в сухом состоянии составляла 250 ± 5 г. При сборе талломов с деревьев учитывалось следующее: общее видовое богатство, плотность популяции, положение в синузии каждого таллома, освещенность, сохранность таллома [11]. Определяли в слоевищах *P. stellaris* следующие морфометрические признаки: площадь слоевища, максимальный линейный размер, биомассу, количество лопастей и апотеций, а также окраску апотеций, степень поврежденности, окраску талломов, плотность ризин [11]. Собранный растительный материал сушили при комнатной температуре (22–26°C) до воздушно-сухого состояния (10–12% воды) для прекращения активности физиологических процессов и выравнивания состояния образцов, собранных в разных условиях произрастания.

Для определения степени затенения на всех пробных площадях проводилось сравнительное измерение освещенности люксметром Ю-117 по методике В.А. Алексеева (1975) с некоторыми изменениями: во время малооблачных дней (30.06, 13.07 и 19.07.2017 г) с периодичностью 2 ч под пологом леса на высоте 2 м и на открытом месте с 10.00 до 18.00 [12]. Подобным же образом проводили сравнение влажности воздуха на открытой поляне и в местах произрастания лишайников с помощью контроллера влажности Tense HT310 (Турция) однократно в 14.00 местного времени (UTC+5).

Для определения физиолого-биохимических показателей проводили регидратацию лишайников, в процессе которой восстанавливалась активность гормональной системы и ферментов [13, 14], для этого лишайники помещали в климатическую камеру на 14 ч при температуре $10 \pm 2^\circ\text{C}$ и влажности воздуха 80–90% [15]. Для определения уровня содержания фитогормонов проводили экстракцию, очистку, концентрирование и их последующее определение с помощью твердофазного иммуноферментного анализа [5]. Для определения активности фермента каталазы проводили регидратацию 0,2 г сухого образца, далее образец гомогенизировали, дважды центрифугировали при 10000 об/мин при 4°C . Каталазную активность определяли по остаточному количеству перекиси водорода, образующей комплекс с молибдатом аммония [16, 17].

Для определения размеров клеток гифов грибов и клеток водорослей готовили временные препараты: 0,5 г предварительно увлажненного образца лишайника нарезали и растирали в 5 мл воды, полученный гомогенат просматривали с применением светового микроскопа Axio Imager (Carl Zeiss, Jena, Germany) при различном увеличении объектива, фотографировали при помощи цифровой камеры AxioCam MRc 5 (Carl Zeiss, Jena, Germany). В каждом временном препарате измеряли не менее 50 клеток водорослей и грибов, объем клеток водорослей вычисляли по формуле шара $V = 1/6\pi d^3$, где d – диаметр клетки. Объем клеток гифов грибов вычисляли по формуле эллипсоида: $V = 4/3\pi abc = 4/3\pi ab^2$, где a – половина длины; b – половина шири-

ны клетки (значения радиуса b и c условно равны) [18]. Для цитологических исследований проводили выборку образцов из виргинильного и генеративного онтогенетического спектра популяции. Особи более раннего и позднего возраста не рассматривались.

Рентгенофлуоресцентный анализ высушенных образцов лишайников на содержание в них SO_3 проводили на энергодисперсионном рентгенофлуоресцентном спектрометре типа EDX (Schimadzu, Japan).

Все эксперименты проведены не менее чем в трех биологических повторностях, физиолого-биохимические анализы – в пяти повторностях на каждый вариант. Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе Microsoft Office Excel 2010. Данные на рисунках приведены в виде средних арифметических с ошибками.

Результаты исследования и обсуждение

Известно, что скорость роста лишайников зависит от большого числа природных факторов (температура, влажность, освещенность и т.д.) [19]. Как видно из табл. 1, показатели освещенности в местах отбора проб различались. Наиболее затемненными явились места произрастания лишайников в лесах Ишимбайского района, а самыми освещенными – деревья в парках г. Стерлитамак (табл. 1). Определение степени освещенности лишайников из лесостепной зоны показало, что этот показатель ближе к значениям, полученным в городских парках. Относительная влажность воздуха также различалась, наиболее насыщенным парами воды оказался воздух в лесу Ишимбайского района, а наиболее «сухим» – в парках г. Стерлитамак (см. табл. 1). Статистически значимых различий по температуре воздуха в точках отбора проб нами не установлено.

Морфометрические показатели лишайников трех популяций *P. stellaris* также отличались. Как видно из табл. 1, лишайники г. Стерлитамака имели меньшую сухую массу, площадь, среднюю длину, а также меньшее число апотеций и лопастей по сравнению с лишайниками, растущими в Ишимбайском и Альшеевском районах. Установлено, что их биомасса меньше в 4 и 5 раз соответственно. У лишайников «стерлитамакской» популяции меньшее число апотеций более чем в 2 раза. Статистически значимых различий между определяемыми нами морфометрическими показателями лишайников, выросших в Ишимбайском и Альшеевском районах не установлено.

Известно, что накопление серы в талломах, оказывает негативное влияние на рост и развитие лишайников [8]. Определение содержания серы в талломах лишайников связано с тем, что ряд предприятий г. Стерлитамак выбрасывает различные соединения серы в пылевидной и аэрозольной форме [20]. Как видно из табл. 1, в образцах, собранных в городе, наблюдается максимальное накопление оксида серы (VI). В более удаленных от источника загрязнения (по прямой) точках сбора – на 60 ± 3 км в Альшеевском и на

45±3 км в Ишимбайском районах – установлено меньшее накопление соединений серы в лишайниках (табл. 1).

Таким образом, рост лишайников «городской» популяции проходил в условиях негативного действия соединений серы, меньшей увлажненности воздуха и при большей освещенности. Наиболее благоприятные условия для роста лишайников имелись в условиях горно-лесной зоны.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Морфометрические показатели ценопопуляций *Physcia stellaris* (L.) Nyl., произрастающих в разных природных зонах, и некоторые экологические факторы среды
[Morphometric parameters of *Physcia stellaris* (L.) Nyl. coenopopulations located in different natural areas (mean±SE)]

Показатели [Parameters]	Место сбора [Location]		
	г. Стерлитамак [City of Sterlitamak] 53°62'9,9"N, 55°9'3,01"E	Альшеевский район [Alsheyevsky district] 53°58'06,5"N, 55°03'7,56"E	Ишимбайский район [Ishimbaysky district] 53°62'50"N, 56°60'7,9"E
Биомасса, г [Biomass, g]	0,03 ±0,01	0,15±0,06	0,12±0,05
Длина, мм [Length, mm]	13,8 ±2,7	15,8±2,5	16,4±3,4
Площадь, мм² [Area, mm²]	118,7±18,4	168,1 ±16,5	161,2±18,3
Число апотеций, шт. [Fruiting bodies, pcs]	39,7±6,5	87,1 ±8,9	84,3±11,4
Число лопастей, шт. [Number of lobes, pcs]	20,0 ±2,6	31,0±1,9	33,1±2,1
Содержание воды в свежесобранных лишайниках [Water content in the raw lichens], %	11,1±1,2	20,3±2,46	46,4±6,02
Снижение освещенности [Decrease in illumination]*, %	58±1,3	62,0±2,2	78,0±1,9
Повышение относительной влажности воздуха [Increase in relative air humidity]**, %	2±1,0	6,0±1,0	8,0±2,0
Содержание SO ₃ , % массы [Content of SO ₃ , % of mass]	1,8±0,05	1,31±0,04	1,29±0,04

Примечание. Статистически значимые различия между образцами г. Стерлитамак и районов выделены жирным шрифтом ($p < 0,05$). * Разница между освещенностью под пологом леса и открытого места. ** Разница между относительной влажностью воздуха под пологом леса и открытого места.

[Note. Statistically significant differences between the samples in Sterlitamak and districts are shown in bold ($p < 0.05$). *indicates the difference between illumination under the forest canopy and open space. **indicates the difference between the relative air humidity under the canopy of the forest and the open space].

В приготовленных влажных временных препаратах определяли размеры клеток грибов и водорослей, входящих в состав симбиотического организма лишайника *P. stellaris*. Как видно из табл. 2, у лишайников, выросших в

разных природных условиях, размеры и объемы клеток различные. Средние значения размеров клеток гифов грибов лишайников *P. stellaris*, собранных в парках г. Стерлитамака, меньше на 45 и 141%, чем в Альшеевском и Ишимбайском районах соответственно (табл. 2). Гораздо большее сравнительное угнетение ростовых процессов наблюдалось у клеток фитобионтов. Так, размеры клеток водорослей лишайников *P. stellaris* г. Стерлитамак в 3,7 и 5,2 раза меньше, чем в Альшеевском и Ишимбайском районах соответственно. Если разница между «городскими» лишайниками и их относительно благополучными в экологическом плане «сельскими» сородичами может быть связана с активными антропогенными факторами [20], то с чем может быть связано различие в образцах, собранных в Альшеевском и Ишимбайском районах? Вероятно, здесь большую роль играли, как известно из литературы, абиотические факторы, в частности, влажность и освещенность мест произрастания (табл. 1).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Объемы клеток гифов грибов и клеток водорослей лишайников
Physcia stellaris (L.) Nyl, мкм³**

[Volumes of hyphae cells of fungi and algal cells of *Physcia stellaris* (L.) Nyl lichens, μm³ (mean±SE)]

№	Место сбора [Location]	Клетки грибов [Cells of fungi]	Клетки водорослей [Cells of algae]
1	г. Стерлитамак [City of Sterlitamak]	28,7±2,2	469±55
2	Альшеевский район [Alsheyevsky district]	41,6±5,1	1767±207
3	Ишимбайский район [Ishimbaysky district]	69,4 ±7,2	2438±378

Примечание. Статистически значимые различия между образцами г. Стерлитамак и районов выделены жирным шрифтом ($p < 0,05$).

[Note: Statistically significant differences between the samples in Sterlitamak and districts are shown in bold ($p < 0.05$)].

Важным показателем для оценки уровня влияния внешних факторов среды на растение является активность ферментов антиоксидантной системы [21]. Основным звеном антиоксидантной защиты растений являются ферменты (например, каталаза), ликвидирующие перекись водорода, проводящие детоксикацию ксенобиотиков [22], тяжелых металлов [23, 24] и обеспечивающих адаптивную гибкость организма [25].

Определение уровня активности фермента каталазы показало, что «районные» образцы имели близкую активность, а у «городских» образцов активность фермента в 1,5 раза выше. Как видно из табл. 1, в образцах из г. Стерлитамак происходило накопление оксида серы (VI), это может приводить, по данным литературы, к перепроизводству активных форм кислорода и вызывать повреждение белков, липидов, углеводов, ДНК и самих клеток симбионта [26]. Соответственно, повышение активности фермента каталазы может свидетельствовать, по данным литературы, об активном участии ан-

тиоксидантной системы лишайников *P. stellaris* г. Стерлитамака в процессах адаптации к одному из агрессивных факторов среды [26].

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Активность фермента каталазы в лишайниках *Physcia stellaris* (L.) Nyl, мкат/л
[Catalase enzyme activity in *Physcia stellaris* (L.) Nyl lichens, mcat/l (mean±SE)]

№	Место сбора [Location]	Активность [Activity]
1	г. Стерлитамак [City of Sterlitamak]	0,73±0,01
2	Альшеевский район [Alsheyevsky district]	0,47±0,04
3	Ишимбайский район [Ishimbaysky district]	0,42±0,03

Примечание. Статистически значимые различия между образцами г. Стерлитамак и районов выделены жирным шрифтом ($p < 0,05$).

[Note: Statistically significant differences between the samples in Sterlitamak and districts are shown in bold ($p < 0.05$)].

Данные о роли фитогормонов в ростовых процессах лишайников многочисленны [27, 28]. Это связано с тем, что гормональную регуляцию связывают, как правило, с достаточно быстрыми физиологическими процессами (от секунд до дней), в то время как ростовые процессы у лишайников порой длятся десятилетиями. Однако представляется возможным говорить о гормональном фоне или статусе, который формируется при эпизодическом «пробуждении» лишайников и является необходимым для запуска и регуляции в них физиолого-биохимических процессов и, в конечном итоге, ростовых процессов.

Как видно из табл. 4, определение уровня содержания ауксинов показало относительно низкий уровень их содержания в «городских» образцах по сравнению с данными определения ауксинов в образцах, собранных в Альшеевском и Ишимбайском районах. В образцах из Ишимбайского района уровень содержания ИУК выше, чем в лишайниках из Альшеевского района (табл. 4). Учитывая данные литературы о том, что ауксины стимулируют рост клеток растяжением у растений [5], находящихся под воздействием факторов среды [7], можно предположить, что формирование более крупных клеток лишайников, выросших в горно-лесной зоне, проходило на фоне относительно высокого уровня ауксинов (см. табл. 2).

Уровень содержания абсцизовой кислоты (АБК) в талломах лишайников различался (табл. 4). В образцах из г. Стерлитамак мы видим более высокий уровень содержания АБК, чем в образцах, собранных в Ишимбайском и Альшеевском районах ($p < 0,05$). Очевидно, что рост и развитие лишайников в «городской» среде проходил на фоне снижения активности многих физиолого-биохимических процессов, и это связано в том числе с накоплением «стрессового» гормона [7]. В образцах из Альшеевского района уровень содержания АБК в талломах лишайников статистически значимо выше ($p < 0,05$), чем в Ишимбайском районе (табл. 4). Известно, что при снижении степени обводненности растительной ткани происходит увеличение уровня

содержания АБК [5] (см. табл. 1), обводненность лишайников в образцах из Альшеевского района в 2 раза ниже, чем в образцах из Ишимбайского района. Хотя это не сказалось на внешних параметрах лишайников (табл. 1), но могло привести к формированию меньших по размеру клеток у лишайников из лесостепной зоны (см. табл. 2).

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

Содержание ИУК, АБК, суммы цитокининов и производных зеатина (ZN, ZR, Z) в лишайниках *Physcia stellaris* (L.) Nyl, собранных в г. Стерлитамаке, в Альшеевском и Ишимбайском районах, нг/г сухой массы
[The content of IAA, ABA, the sums of cytokinins and zeatin derivatives (ZN, ZR, Z) in *Physcia stellaris* (L.) Nyl lichens collected in Sterlitamak and in Alshevsky and Ishimbaysky districts, ng/g of dry mass]

№	Место сбора [Location]	ИУК [IAA]	АБК [ABA]	Цитокинины [Cytokinins]			
				Сумма [Total]	ZN	ZR	Z
1	г. Стерлитамак [City of Sterlitamak]	12±0,9	146±10,0	47±5,0	10±0,8	12±0,7	16±0,7
2	Альшеевский район [Alshevsky district]	37±4,0	102±9,0	96±10,0	16±1,1	26±2,0	34±2,7
3	Ишимбайский район [Ishimbaysky district]	43±3,6	78±6,0	71±9,0	18±2,0	38±2,3	8±0,5

Примечание. Статистически значимые различия между образцами г. Стерлитамак и районов выделены жирным шрифтом ($p < 0,05$). ИУК – индолил-3-уксусная кислота, АБК – абсцизовая кислота, ZN – зеатиннуклеотид, ZR – зеатинрибозид, Z – зеатин.

[Note. Statistically significant differences between the samples in Sterlitamak and districts are shown in bold ($p < 0.05$). IAA - Indole-3-acetic acid, ABA - Absciscic acid, ZN - Zeatin nucleotide, ZR - Zeatin riboside, Z - Zeatin].

Определение суммарного содержания цитокининов показало наличие относительно высокого уровня их содержания в образцах из Альшеевского района, промежуточное значение по уровню содержания имели образцы из Ишимбайского района, и, наконец, минимальное значение содержания цитокининов установлено в образцах из г. Стерлитамака (см. табл. 4). Известно, что цитокинины оказывают стимулирующее действие на деление клеток, и при многих неблагоприятных факторах их содержание снижается [5].

Учитывая, что значение суммарного содержания цитокининов складывается из суммы количеств свободного зеатина и связанных его форм [5] и их взаимопревращения оказывают влияние на характер и скорость физиологических процессов [6, 29, 30], мы проанализировали доступный нам спектр производных зеатина. Как видно из табл. 4, в образцах из Альшеевского района мы наблюдали сравнительно высокий уровень содержания свободного зеатина, меньшее значение – у «городских» лишайников и минимальное у сравниваемых образцов из Ишимбайского района. Наличие сравнительно высокого уровня содержания свободной формы зеатина может свидетельствовать о возможной более быстрой активации цитокининами процессов

деления клеток [29, 30] грибов и водорослей, входящих в состав лишайников из Альшеевского района. Таким образом, возможно, что формирование примерно одинаковых внешних размеров «районных» лишайников (см. табл. 1), при разных объёмах клеток (см. табл. 2), могло быть реализовано за счет укрупнения размеров клеток лишайников из горно-лесной зоны под действием ауксинов и стимуляции деления клеток лишайников лесостепной зоны под действием зеатина (см. табл. 4).

Сравнивая данные по содержанию зеатина в образцах из г. Стерлитамак и Ишимбайского района, мы видим, что в образцах из горно-лесной зоны уровень содержания фитогормона ниже, чем в городе. Вероятно, это связано с относительно высоким уровнем содержания ИУК в данных образцах: известно, что ИУК часто выступает антагонистом цитокининов в регуляции ростовых процессов [29, 30].

Содержание зеатин нуклеотида в образцах лишайников, также различалось, однако было не столь ярко выраженным (табл. 4). Уровень содержания зеатин нуклеотида выше в «районных» образцах по сравнению со значениями, полученными у «городских» лишайников. Статистически значимых различий между районными образцами нами не выявлено. Учитывая полифункциональность цитокининов и их плеiotропность действия [29], можно предположить, что большее содержание связанных форм зеатина может рассматриваться в качестве запасного «пула» фитогормона, который может реализоваться по мере его необходимости для стимуляции ростовых и физиологических процессов [31].

Определение зеатин рибозида выявило относительно высокий уровень его содержания в образцах Ишимбайского района, при сравнительно низком уровне содержания зеатина (см. табл. 4), что можно рассматривать также как потенциальный пул цитокининов, необходимый для активации процессов деления клеток при изменении определенных параметров внешней среды [5].

Исходя из вышесказанного, можно предположить, что равные ростовые показатели у районных образцов формировались в лишайниках из Альшеевского района за счет более частого деления клеток на фоне высокого уровня содержания цитокининов, а в лишайниках из Ишимбайского района за счет стимулированного ауксинами роста клеток растяжением формировались более крупные клетки. Накопление же АБК в образцах из Стерлитамака, а также установленный нами низкий уровень содержания ауксинов и цитокининов в лишайниках способствуют ингибированию ростовых процессов (см. табл. 4). Таким образом, оценка только внешних ростовых показателей недостаточна при проведении лишеноиндикации. Информативными также являются показатели: размеры клеток лишайников, содержание поллюантов в талломах и состояние антиоксидантной и гормональной систем лишайников, которые в многолетней перспективе формируют ростовой ответ симбиотического организма.

Заключение

В ходе определения морфометрических параметров лишайников *P. stellaris* установлено наличие статистически значимых различий в этих показателях между образцами, собранными в «городских» и «районных» условиях. В районных образцах не обнаружено значимых различий во внешних морфометрических показателях, однако в лишайниках из горно-лесной зоны (Ишимбайский район) размеры клеток водорослей и грибов больше, чем в лесостепной (Альшеевский район). Установлено, что в определенной степени формирование более крупных клеток водорослей лишайников в горно-лесной зоне связано с накоплением ауксинов в таллومه лишайников. В лесостепной зоне формирование более мелких клеток происходило на фоне повышенного содержания свободных и связанных цитокининов. У лишайников, выросших в условиях городского парка, обнаружено повышенное содержание АБК при одновременно низком уровне содержания ИУК и цитокининов. Повышенная активность фермента каталазы обнаружена у городских лишайников, что свидетельствует об участии антиоксидантной системы в процессах адаптации к агрессивному действию оксида серы (VI).

Литература

1. Мейсурова А.Ф., Нотов А.А. Содержание металлов в лишайниках на особо охраняемых природных территориях, сопряженных с урбоэкосистемами // Журнал прикладной спектроскопии. 2016. Т. 83, № 5. С. 794–802.
2. Суетина Ю.Г. Онтогенез и структура популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в различных экологических условиях // Экология. 2001. № 3. С. 203–208.
3. Михайлова И.Н., Микрюков В.С., Фролов И.В. Состояние сообществ эпифитных лишайников в условиях антропогенных нагрузок: влияние методов учета обилия на информативность показателей // Экология. 2015. № 6. С. 427–433. doi: org/10.7868/S0367059715060116
4. Суетина Ю.Г., Глотов Н.В. Изменчивость признаков в онтогенезе эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. // Онтогенез. 2014. Т. 45, № 3. С. 201–206. doi: 10.7868/S0475145014030070
5. Веселов Д.С., Веселов С.Ю., Высоцкая Л.Б., Кудоярова Г.Р., Фархутдинов Р.Г. Гормоны растений: регуляция концентрации, связь с ростом и водным обменом. М. : Наука, 2007. 158 с.
6. Высоцкая Л.Б., Веселов Д.С., Фархутдинов Р.Г., Веселов С.Ю. Гормональная регуляция водного обмена и роста растений на разных фонах минерального питания и при дефиците воды. Уфа : РИЦ БашГУ, 2014. 244 с.
7. Ott S., Krieg T., Spanier U., Schieleit P. Phytohormones in lichens with emphasis on ethylene biosynthesis and functional aspects on lichen symbiosis // Phytion Annales Rei Botanicae. 2001. Vol. 40, is. 3. PP. 83–94.
8. Battal P., Aslan A., Turker M., Uzun Y. Effect of the air pollutant sulfur dioxide on phytohormone levels in some lichens // Fresenius Environmental Bulletin. 2004. Vol. 13, is. 5, PP. 436–440.
9. Михайлова В.А., Саитова З.Р., Фархутдинов Р.Г. Особенности видового состава лишенобиоты Башкортостана // Вестник Башкирского университета. 2013. Т. 18, № 2. С. 392–394.

10. Государственный доклад о состоянии окружающей среды г. Стерлитамак за 2009 г. Стерлитамак : СТУ Минэкологии РБ, 2010. 189 с.
11. Саитова З.Р., Фархутдинов Р.Г., Михайлова В.А. Лихеноиндикация качества воздуха в Ишимбайском заказнике Республики Башкортостан // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2015. № 2. С. 17–23.
12. Алексеев В.А. Световой режим леса. Л. : Наука, 1975. 227 с.
13. Dietz S., Hartung W. Absciscic acid in lichens: variation, water relations and metabolism // New Phytol. 1998. № 138. PP. 99–106. doi: org/10.1046/j.1469-8137.1998.00881.
14. Beckett R.P., Minibayeva F.V., Vylegzhanina N.N., Tolpysheva T. High rates of extracellular superoxide production by lichens in the suborder Peltigerineae correlate with indices of high metabolic activity // Plant, Cell Envir. 2003. Vol. 26. PP. 1827–1837. doi: org/10.1046/j.1365-3040.2003.01099.x
15. Домнина Е.А., Шапиро И.А., Быков О.Д. Изменение фотосинтеза и дыхания лишайников в районе Кирово-Чепецкого химического комбината // Ботанический журнал. 2007. Т. 92, № 4. С. 515–523.
16. Королук М.А., Иванова Л.И., Майорова И.Г., Токарев В.С. Метод определения активности каталазы // Лабораторное дело. 1988. № 1. С. 16–19.
17. Hadwan M.H., Abed N.H. Data supporting the spectrophotometric method for the estimation of catalase activity. Data in Brief. 2016. Vol. 6. PP. 194–199. doi: org/10.1016/j.dib.2015.12.012
18. Пыстина Т.Н., Семенова Н.А., Новаковский А.Б. Популяционные различия лишайника *Lobaria pulmonaria* по величине клеток фототрофных компонентов в зависимости от условий местообитания // Вестник Института биологии КНЦ УрО РАН. 2010. № 10. С. 2–7.
19. Абдульманова С.Ю., Эктова С.Н. Изменение скорости роста кустисто-разветвленных лишайников рода *Cladonia* в ходе пирогенных сукцессий на севере Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2015. № 3. С. 398–412 doi: 10.15372/SEJ20150307
20. Зейферт Д.В., Бикбулатов И.Х., Рудаков К.М., Григорьева И.Н. Растительные сообщества и почвенная мезофауна территорий химических предприятий в степной зоне Башкирского Предуралья. Уфа : УГНТУ, 2000. 166 с.
21. Yemets O.A., Solhaug K.A., Gauslaa Y. Spatial dispersal of airborne pollutants and their effects on growth and viability of lichen transplants along a rural highway in Norway // Lichenologist. 2014. Vol. 46, Iss. 6. PP. 809–823. doi: 10.1017/S0024282914000449
22. Minibayeva F., Dmitrieva S., Ponomareva A., Ryabovol V. Oxidative stress-induced autophagy in plants: the role of mitochondria // Plant Physiology and Biochemistry. 2012. Vol. 59. PP. 11–19. doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.02.013
23. Fang W.-C., Kao C. H. Enhanced peroxidase activity in rice leaves in response to excess iron, copper, and zinc // Plant Science. 2000. Vol. 158. PP. 71–76. doi: 10.1016/S0168-9452(00)00307-1
24. Балахнина Т.И., Кособрюхов А.А., Иванов А.А., Креславский В.Д. Влияние кадмия на CO₂-газообмен, переменную флуоресценцию хлорофилла и уровень антиоксидантных ферментов в листьях гороха // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 21–27. doi: 10.1007/s11183-005-0003-z
25. Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // Plant Physiology and Biochemistry. 2010. Vol. 48. PP. 909–930. doi:10.1016/j.plaphy.2010.08.016
26. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress // Annals of Botany. 2003. Vol. 91. PP. 179–194. doi: 10.1093/aob/mcf118
27. Epstein E., Sagee O., Cohen J.D., Garty J. Endogenous auxin and ethylene in the lichen *Ramalina duriaei* // Plant Physiol. 1986. Vol. 82. PP. 1122–1125. doi: 10.1104/pp.82.4.1122

28. Garty J., Kloog N., Wolfson R., Cohen Y., Karnieli A., Avni A. The influence of air pollution on the concentration of mineral elements, on the spectral reflectance response and on the production of stress-ethylene in the lichen *Ramalina duriaei* // New Phytologist. 1997. Vol. 137, № 4. PP. 587–597. doi: org/10.1006/enrs.1997.3727
29. Романов Г.А. Как цитокинины действуют на клетку // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 2. С. 295–319. doi: 10.1134/S1021443709020174
30. McGow B.A. Cytokinin metabolism // Cytokinins: plant hormones in search of a role. Eds. Horgan R., Jeffcoat B. Bristol: British Plant Growth Regulator Group. 1995. PP. 9–17.
31. Hirose N., Takei K., Kuroha T., Kamada-Nobusada T., Hayashi H., Sakakibara H. Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation // Journal of Experimental Botany. 2008. Vol. 59, Iss. 1. PP. 75–83. doi: 10.1093/jxb/erm157

Поступила в редакцию 14.02.2018 г.; повторно 10.05.2018 г.;
принята 17.05.2018 г.; опубликована 15.06.2018 г.

Авторский коллектив:

Фархутдинов Рашит Габдулхаевич – д-р биол. наук, доцент, заведующий кафедрой биохимии и биотехнологии Башкирского государственного университета (Россия, 450076, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32).

E-mail: frg2@mail.ru.

Саитова Зилья Равиловна – аспирант кафедры биохимии и биотехнологии Башкирского государственного университета (Россия, 450076, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32).

E-mail: fleurzily@yandex.ru

Шпирная Ирина Андреевна – канд. биол. наук, доцент кафедры биохимии и биотехнологии Башкирского государственного университета (Россия, 450076, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32).

E-mail: i-shia@yandex.ru

Зайцев Денис Юрьевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории экспериментальной эмбриологии растений Уфимского Института биологии УФИЦ РАН (Россия, 450054, г. Уфа, проспект Октября, 71).

E-mail: denis.zaytsev@anrb.ru

Шарипова Гузаль Вакильевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории физиологии растений Уфимского Института биологии УФИЦ РАН (Россия, 450054, г. Уфа, проспект Октября, 71).

E-mail: g.v.sharipova@mail.ru

For citation: Farkhutdinov RG, Saitova ZR, Shpirnaya IA, Zaitsev DY, Sharipova GV. Hormonal and antioxidant status of *Physcia stellaris* (L.) Nyl. populations growing in different natural zones of the Republic of Bashkortostan. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;42:176-191. doi: 10.17223/19988591/42/9 In Russian, English Summary

**Rashit G. Farkhutdinov¹, Zilya R. Saitova¹, Irina A. Shpirnaya¹,
Denis Y. Zaitsev², Guzyal V. Sharipova²**

¹ Bashkir State University, Ufa, Russian Federation

² Ufa Institute of Biology, Ufa Research Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation

Hormonal and antioxidant status of *Physcia stellaris* (L.) Nyl. populations growing in different natural zones of the Republic of Bashkortostan

Nowadays, the question concerning the role of lichens as indicators of the state of the environment remains urgent. The main aim of our research was to elucidate how different external factors influence their habitat and to establish the effects of anthropogenic load on morphological and physiological characteristics of lichen thallus. Mechanisms regulating growth responses of lichens are scarcely discussed

and, therefore, it seemed interesting to study a possible role of the hormonal system in the formation of morphological characteristics depending on climate and ecological peculiarities of the lichen habitat. We collected *Physcia stellaris* (L.) Nyl. lichen in forests of the forest-steppe (Alschevsky district, 53°58'06.5"N, 55°03'7.56"E), mountain forest (Ishimbaysky district, 53°62'50"N, 56°60'7.9"E) zones and in the parks of Sterlitamak (53°62'9,9"N, 55°9'3,01"E) of the Republic of Bashkortostan. In the species *P. stellaris*, we examined morphological and physiological features of the thallus: sizes of algal and fungal hyphae cells, biomass, length, area, number of blades and apothecia, enzyme activity and hormonal status.

To compare the extent of shading in lichen habitats, we measured illumination with the help of luxmeter at the clearing in the woods and under the trees. Air humidity was measured with a humidity controller. To determine physiological and biochemical characteristics, we carried out lichen rehydration, when hormonal system and enzymes were recovered. To achieve this, lichens were placed in a moist camera for 14 h at $10 \pm 2^\circ\text{C}$ and 80-90% relative air humidity. Phytohormones were determined after their extraction, purification and concentration with the help of solid phase enzyme immunoassay. To determine the activity of enzymes, pre-incubation of dry samples was carried out and then samples were homogenized and centrifuged twice at 10000 rotations per minute at 4°C . Catalase activity was determined according to the remaining quantity of hydrogen peroxide forming a complex with ammonium molybdate. To determine the sizes of fungus hyphae cells, temporary preparations were conducted. 0.5 g of preliminary moistened lichen samples was grinded in 5 ml of water and the obtained homogenate was observed under light microscope Axio Imager (Carl Zeiss, Jena, Germany) at different magnifications with the help of digital camera AxioCam MRc 5 (Carl Zeiss, Jena, Germany). Not less than 50 cells of algae and fungi were measured in each temporary preparation and algae cell volume was calculated according to sphere formula $V = 1/6\pi d^3$, where d is cell diameter. The volume of fungus hyphae was calculated according to ellipsoid formula: $V = 4/3\pi abc = 4/3\pi ab^2$, where a is half of the cell length, while b is half of the width of cells (the values of radiuses b and c are assumed to be equal). We selected samples at virginal and generative stages of ontogenesis from the spectrum of population for cytological studies. Individuals at early stages were not considered. X-ray fluorescent analysis of SO_3 content in dried lichen samples was performed with an energy dispersive X-ray fluorescence spectrometer of the EDX type (Schimadzu, Japan).

Thallomes of *P. stellaris* lichen from Sterlitamak had smaller biomass, area, average length, number of blades and apothecies, compared to samples growing in Ishimbaysky and Alschevsky districts (See Table 1). There were no significant differences between the samples of lichens grown in Ishimbaysky and Alschevsky districts. Measurement of the size of the hyphae cells of fungi and algae of the lichen thallus showed that in Sterlitamak they were smaller than in Alschevsky and Ishimbaysky districts. We also established that in the samples of lichens from Alschevsky district, the size of the cells of fungi and algae was less than from Ishimbaysky district (See Table 2). About 40% higher content of sulfur oxide was detected in the samples collected in the city as compared to those from Ishimbaysky and Alschevsky districts (See Table 1). A high activity of catalase enzyme was detected in samples from Sterlitamak indicating participation of the antioxidant system in the processes of adaptation to the conditions of anthropogenic impact (See Table 3). The determination of the content of phytohormones (IAA, ABA, cytokinins and the sum of zeatin derivatives) demonstrated different hormonal status in lichens growing in different habitat conditions (See Table 4). Samples collected in the city showed a high level of ABA and relatively low concentrations of auxins and cytokinins in lichen tissues. It is suggested that a relatively low growth activity of

lichens collected in the city may be associated with the reaction of the hormonal system. The hormonal status of lichens growing in different natural zones was also shown to be different. Certain relationship was revealed between the high level of auxin content and the larger size of the photobiont cells in Ishimbaysky district. On the contrary, smaller cells of a photobiont in Alsheevsky district were observed against a background of a high level of cytokinins in the tissues of lichens. Thus, estimation of only external growth indexes was insufficient for using lichen as indicators. Cell sizes, the content of pollutants in the tissues and the state of antioxidant and hormonal systems were also found to be informative.

The paper contains 4 Tables and 31 References.

Key words: change of the morphological state; catalase; auxins; ABA; cytokinins.

References

1. Meysurova AF, Notov AA Metal Contents in Lichens from Nature Reserves Adjacent to Urban Ecosystems. *Journal of Applied Spectroscopy*. 2016;83(5):832-839. doi: [org/10.1007/s10812-016-0371-5](https://doi.org/10.1007/s10812-016-0371-5)
2. Suetina YG. Ontogeny and population structure of *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. under different ecological conditions. *Russian Journal of Ecology*. 2001;32(3):185-190. doi: [org/10.1023/A:1011362227901](https://doi.org/10.1023/A:1011362227901)
3. Mikhailova IN, Mikryukov VS, Frolov IV. State of epiphytic lichen communities under anthropogenic impact: Effect of abundance assessment methods on the informativity of indices. *Russian Journal of Ecology*. 2015;46(6):531-536. doi: [10.1134/S1067413615060119](https://doi.org/10.1134/S1067413615060119)
4. Suetina YG, Glotov NV. Trait variability in ontogenesis of epiphytic lichen *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2014;45(3):163-167. doi: [10.7868/S0475145014030070](https://doi.org/10.7868/S0475145014030070)
5. Veselov DS, Veselov SYu, Vysotskaya LB, Kudoyarova GR, Farkhutdinov R.G. Gormony rasteniy: regulatsiya kontsentratsii, svyaz' s rostom i vodnym obmenom [Hormones of plants: Regulation of concentration, and connection with growth and water metabolism]. Moscow: Nauka Publ.; 2007. 158 p. In Russian
6. Vysotskaya LB, Veselov DS, Farkhutdinov RG, Veselov SYu. Gormonal'naya regulatsiya vodnogo obmena i rosta rasteniy na raznykh fonakh mineral'nogo pitaniya i pri defitsite vody: monografiya [Hormonal regulation of water metabolism and plant growth on different backgrounds of mineral nutrition and water deficiency: Monograph]. Ufa: Bashkir State University Publ.; 2014. 244 p.
7. Ott S, Krieg T, Spanier U, Schielei P. Phytohormones in lichens with emphasis on ethylene biosynthesis and functional aspects on lichen symbiosis. *Phyton Annales Rei Botanicae*. 2001;40(3):83-94.
8. Battal P, Aslan A, Turker M, Uzun Y. Effect of the air pollutant sulfur dioxide on phytohormone levels in some lichens. *Fresenius Environmental Bulletin*. 2004;13(5):436-440.
9. Mikhailova VA, Saitova ZR, Farkhutdinov RG. Features of species lihenobiota of Bashkortostan. *Vestnik Bashkirskogo universiteta = Bulletin of Bashkir University*. 2013;18(2):392-394. In Russian
10. Gosudarstvennyy doklad o sostoyanii okruzhayushchey sredy g. Sterlitamak za 2009 g. [State report on the state of the environment in Sterlitamak for 2009]. Sterlitamak: STU Minekologii RB; 2010. 189 p. In Russian
11. Saitova ZR, Farkhutdinov RG, Mihajlova VA. Lichenoidication of air quality in the ishimbay wildlife area of the Republic of Bashkortostan. *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*. 2015;5-2:17-23. In Russian

12. Alekseev VA. Svetovoy rezhim lesa [Light regime of the forest]. Leningrad: Nauka Publ.; 1975. 227 p. In Russian
13. Dietz S, Hartung W. Absciscic acid in lichens: variation, water relations and metabolism. *New Phytol.* 1998;138:99-106. doi: [10.1046/j.1469-8137.1998.00881](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00881)
14. Beckett RP, Minibayeva FV, Vylegzhanina NN, Tolpysheva T. High rates of extracellular superoxide production by lichens in the suborder Peltigerineae correlate with indices of high metabolic activity. *Plant, Cell Envir.* 2003;26:1827-1837. doi: [10.1046/j.1365-3040.2003.01099.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01099.x)
15. Domnina EA, Shapiro IA, Bykov OD. Lichens photosynthesis and respiration changes in the vicinity of Kirovo-Chepetskii chemical factory. *Botanicheskij zhurnal = Botanical Journal.* 2007;92(4):515-523. In Russian
16. Korolyuk MA, Ivanova LI, Mayorova IG, Tokarev VS. Metod opredeleniya aktivnosti katalazy [Method for catalase activity determination]. *Laboratornoe delo.* 1988;1:16-19. In Russian
- Hadwan MH, Abed NH. Data supporting the spectrophotometric method for the estimation of catalase activity. *Data in Brief.* 2016;6:194-199. doi: [10.1016/j.dib.2015.12.012](https://doi.org/10.1016/j.dib.2015.12.012)
18. Pystina TN, Semenova NA, Novakovskij AB. Population changes in *Lobaria pulmonaria* phototrophic cell component size depending on habitat conditions. *Vestnik Instituta biologii Komi NC UrO RAN.* 2010;10:2-7. In Russian
19. Abdulmanova SU, Ektova SN. Variations in the growth rate of *Cladonia* lichens during long-term postfire successions in the north of West Siberia. *Contemporary Problems of Ecology.* 2015;8(3):326-336. doi: [10.1134/S1995425515030026](https://doi.org/10.1134/S1995425515030026)
20. Zeyfert DV, Bikbulatov IKh, Rudakov KM, Grigor'eva IN. Rastitel'nye soobshchestva i pochvennaya mezofauna territoriy khimicheskikh predpriyatij v stepnoy zone Bashkirskogo Predural'ya [Plant communities and soil mesofauna of territories of chemical enterprises in the steppe zone of the Bashkir Preduralye]. Ufa: Ufa State Technical University Publ.; 2000. 166 p. In Russian
21. Yemets, OA, Solhaug KA, Gauslaa Y. Spatial dispersal of airborne pollutants and their effects on growth and viability of lichen transplants along a rural highway in Norway. *Lichenologist.* 2014;46(6):809-823 doi: [10.1017/S0024282914000449](https://doi.org/10.1017/S0024282914000449)
22. Minibayeva F, Dmitrieva S, Ponomareva A, Ryabovol V. Oxidative stress-induced autophagy in plants: the role of mitochondria. *Plant Physiology and Biochemistry.* 2012;59:11-19. doi: [10.1016/j.plaphy.2012.02.013](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.02.013)
23. Fang W-C, Kao SN. Enhanced peroxidase activity in rice leaves in response to excess iron, copper, and zinc. *Plant Science.* 2000;158:71-76. doi: [10.1016/S0168-9452\(00\)00307-1](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(00)00307-1)
24. Balakhnina TI, Kosobryukhov AA, Ivanov AA, Kreslavskii VD. The effect of cadmium on CO₂ exchange, variable fluorescence of chlorophyll, and the level of antioxidant enzymes in pea leaves. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2005;52:1-27. doi: [10.1007/s11183-005-0003-z](https://doi.org/10.1007/s11183-005-0003-z)
25. Gill SS, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry.* 2010;48:909-930. doi: [10.1016/j.plaphy.2010.08.016](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016)
26. Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt KV. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: *Annals of Botany.* 2003;91:179-194. doi: [10.1093/aob/mcf118](https://doi.org/10.1093/aob/mcf118)
27. Epstein E, Sagee O, Cohen JD, Garty J. Endogenous auxin and ethylene in the lichen *Ramalina duriaei*. *Plant Physiol.* 1986;82:1122-1125. doi: [10.1104/pp.82.4.1122](https://doi.org/10.1104/pp.82.4.1122)
28. Garty J, Kloog N, Wolfson R, Cohen Y, Karnieli A, Avni A. The influence of air pollution on the concentration of mineral elements, on the spectral reflectance response and on the production of stress-ethylene in the lichen *Ramalina duriaei*. *New Phytologist.* 1997;137(4):587-597. doi: [10.1006/enrs.1997.3727](https://doi.org/10.1006/enrs.1997.3727)

29. Romanov GA. How do cytokinins affect the cell? *Russian Journal of Plant Physiology*. 2009;56(2):295–319. doi: [10.1134/S1021443709020174](https://doi.org/10.1134/S1021443709020174)
30. McGow BA. Cytokinin Metabolism. In: *Cytokinins: Plant hormones in search of a role*. Horgan R and Jeffcoat B, editors. Bristol: British Plant Growth Regulator Group; 1995. pp. 9-17.
31. Hirose N, Takei K, Kuroha T, Kamada-Nobusada T, Hayashi H, Sakakibara H. Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation. *Journal of Experimental Botany*. 2008;59(1):75-83. doi: [10.1093/jxb/erm157](https://doi.org/10.1093/jxb/erm157)

Received 14 February 2018; Revised 10 May 2018;

Accepted 17 May 2018; Published 15 June 2018

Author info:

Farkhutdinov Rashit G, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of the Department of Biochemistry and Biotechnology, Bashkir State University, 32 Zaki Validi Str., Ufa 450076, Russian Federation.

E-mail: frg2@mail.ru.

Saitova Zilya R, Postgraduate, Department of Biochemistry and Biotechnology, Bashkir State University, 32 Zaki Validi Str., Ufa 450076, Russian Federation.

E-mail: fleurzily@yandex.ru

Shpirnaya Irina A, Cand. Sci. (Biol.), Ass. Professor, Department of Biochemistry and Biotechnology, Bashkir State University, 32 Zaki Validi Str., Ufa 450076, Russian Federation.

E-mail: i-shia@yandex.ru

Zaytsev Denis Y, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Experimental Embryology of Plants, Ufa Institute of Biology, Ufa Research Center, Russian Academy of Sciences, 71 Oktyabrya Pr., Ufa 450054, Russian Federation.

E-mail: denis.zaytsev@anrb.ru

Sharipova Guzyal V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Plant Physiology, Ufa Institute of Biology, Ufa Research Center, Russian Academy of Sciences, 71 Oktyabrya Pr., Ufa 450054, Russian Federation.

E-mail: g.v.sharipova@mail.ru