

ВЛИЯНИЕ РАДИАЦИОННОГО ФАКТОРА НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ НА ПРИМЕРЕ РАСТЕНИЙ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (L.) O. SCHWARZ

Е.П. ХРАМОВА¹, О.В. ТАРАСОВ², Е.И. КРЫЛОВА²

INFLUENCE OF THE RADIATION FACTOR ON VARIABILITY OF BIOCHEMICAL CHARACTERS OF *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (L.) O. SCHWARZ

E.P. KHRAMOVA¹, O.V. TARASOV², E.I. KRYLOVA²,

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, 630090 Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101

Fax: +7 (383) 330-19-86; e-mail: khramova@ngs.ru

²ФГУП «Производственное объединение МАЯК», 456780 Озерск, Челябинской обл., ул. Ермолаева, 18
Federal State Unitary Enterprise «Mayak», 456780 Ozersk, Ermolaev st., 18

Fax: +7 (35130) 26-945, e-mail: o_tarasov@mail.ru

Исследовано влияние радиационного фактора на содержание флавоноидов (в сумме, по группам и индивидуальным компонентам) у растений *Pentaphylloides fruticosa*. Показано, что, используя гистограммы распределения содержания флавоноидов и коэффициент вариации, возможно доказать факт влияния радиации на биохимические признаки с высокой изменчивостью.

Ключевые слова: *Pentaphylloides fruticosa* (пятилистник кустарниковый), радиационный фактор, флавоноиды, изменчивость, коэффициент вариации.

Influence of the radiation factor on the flavonoid content (by sum, groups and individual components) of *Pentaphylloides fruticosa* was studied. It was shown that using histograms of distribution of flavonoid contents and coefficient of variation, it would be possible to prove the fact of influence of radiation on biochemical characters of high variability.

Key words: *Pentaphylloides fruticosa* (bush cinquefoil), radiation factor, flavonoids, variability, coefficient of variation.

ВВЕДЕНИЕ

Изменчивость морфофизиологических параметров растительных организмов является важнейшей характеристикой, поскольку определяет способность адаптироваться к условиям внешней среды. При этом часто отмечают увеличение или снижение вариабельности этих признаков у растений в неблагоприятных условиях существования (Шемберг, 1986; Безель и др., 2001; Позолотина, 2003). Меньшее внимание уделено изучению изменчивости биохимических параметров, в качестве которых могут быть использованы концентрации отдельных таких соединений, как углеводы, аминокислоты, фенольные соединения и др. в тканях растений (Полякова, 1990; Судачкова и др., 1997; Laitinen et al., 2000). Поскольку фенольные, а именно флавоноидные соединения, в меньшей степени

подвергаются катаболическим превращениям и, следовательно, большее время сохраняют информацию о воздействии стресса на растительный организм (Запрометов, 1993), они представляются самыми удобными в этом отношении веществами. Кроме того, флавоноиды в большей степени определяют состояние природных и интродукционных популяций и их способность к адаптации (Минаева, 1978; Израэль и др., 1986; Судачкова и др., 1997), в том числе и к воздействию радиации.

Однако иногда наличие высокого уровня изменчивости некоторых показателей у растений приводит к статистической недостоверности результатов по изучению изменчивости признаков, наблюдаемых под воздействием того или иного фактора, что может трактоваться как отсутствие влияния

(Suomela et al., 1998), в связи с чем в некоторых работах по внутривидовой изменчивости авторы для доказательства факта влияния используют коэффициент вариации (Мамаев, 1972), или, реже графический метод (Позолотина, 1996; Четверикова и др., 2005).

Биохимический состав *Pentaphylloides fruticosus* (L.) O. Schwarz — пятилистника кустарникового или курильского чая кустарникового из сем. *Rosaceae* исследован достаточно подробно. *P. fruticosus* продуцирует значительное количество флавоноидов, по сведениям разных авторов от 2 до 14 % (Триль и др., 1995; Храмова, 1999; Николаева и др., 2003), которые представлены, в основном, группой флавонолов, чем и обусловлен выбор его в качестве объекта исследования. Из надземной части *P. fruticosus* выделены и идентифицированы агликоны — кверцетин, кем-

пферол и 7,3',4'-три-О-метилкверцетин, не менее 5 флавонолгликозидов — кверцитрин, гиперозид, арабинопиранозид кверцетина, изокверцитрин и астрагалин и 3 ацилированных флавонолгликозида — 6''-О-галлат-3-β-D-галактопиранозид кверцетина, тернифлорин и трибулозид (Bate-Smith, 1961; Федосеева, 1979; Растительные ресурсы..., 1987; Ганенко и др., 1988; Ганенко и др., 1991; Шкель и др., 1997). Вид успешно интродуцирован, экологически пластичен, используется в зеленом строительстве (Коропачинский, Встовская, 2002).

Цель работы заключалась в выявлении факта влияния радиационного фактора на изменчивость биохимических признаков растений *Pentaphylloides fruticosus*, используя для этого гистограммы распределения результатов измерений и коэффициент вариации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа), который сформировался в 1957 г. в результате аварии на производственном объединении «Маяк» в 2004 г. были заложены 2 пробные площадки с разным уровнем загрязнения радионуклидами ^{90}Sr и ^{137}Cs .

Участок № 1 находится в головной части ВУРСа в 6 км от места взрыва в 1957 г. емкости с радиоактивными отходами на оси следа в районе старой дороги с деревянным покрытием. Средняя плотность загрязнения по ^{90}Sr на время исследований составляла 95 МБк/м², по ^{137}Cs — 2.6 МБк/м², по Pu — до 96 кБк/м². Гамма-фон на уровне почвы равен 310 ± 80 мкР/ч, плотность β-излучения на поверхности почвы достигает 2180 ± 150 β-частиц/мин·см².

Участок № 2 расположен в разреженном березняке. Плотность загрязнения по ^{90}Sr во время исследований составляла 0.21 МБк/м², по ^{137}Cs — 0.02 МБк/м². Уровень гамма-фона на поверхности почвы равен 16 мкР/ч, плотность β-потока — 9 частиц/мин·см².

Участки имеют сходный геоботанический состав растительности.

Объектами изучения были 5-летние растения пятилистника кустарникового, высаженные саженцами в 2004 г. на каждом участке. Саженцы выращены на экспериментальном интродукционном участке Горно-Алтайского филиала Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (АФ ЦСБС СО РАН, с. Камлак) из семян, собранных в природной ценопопуляции в окр. с. Бичикту-Бом Онгудайского района в Центральном Алтае.

С каждого растения в каждом из участков равномерно по всей кроне отбирали по 5–10 годичных побегов в период начала бутонизации (18 июня 2007 г.), разделяли на листья и стебли и формировали среднюю пробу для последующего определения флавоноидов. Число вариантов (*n*) на двух участках составило 29 и 30. Для определения содержания радионуклидов ^{90}Sr и ^{137}Cs формировали общую среднюю пробу листьев и стеблей пятилистника кустарникового с каждого участка.

Анализ флавоноидов пятилистника кустарникового выполняли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) (Beek, 2002) на жидкостном хроматографе Agilent 1100 (Agilent Technologies, США) с УФ-спектрофотометрическим детектором и программным обеспечением обработки хроматографических данных ChemStation. Условия хроматографирования: колонка, заполненная обращенно-фазовым сорбентом Диасфер 110 С16, 2.0 Ч 150 мм, изократическое элюирование в системе метанол — 0.1 % H_3PO_4 (35 : 65) в течение 38 мин. Далее хроматографировали, применив градиентный режим элюирования. В подвижной фазе содержание метанола в водном растворе ортофосфорной кислоты (0.1 %) изменялось от 35 до 48 % за 12 мин., затем от 48 до 100 % за следующие 15 мин. Скорость потока элюента 0.4 мл/мин. Температура колонки — 26° С. Объем вводимой пробы 5 мкл. Детектирование осуществляли при λ 360 нм. Подробное описание методики пробоподготовки, анализа и расчетов приведено нами ранее (Храмова, Комаревцева, 2008).

Определение радионуклидов — ^{90}Sr и ^{137}Cs проводили стандартными методами β - и γ -спектрометрии (Антоненко и др., 1988; Бакуров и др., 2004).

Результаты обрабатывали методами вариационной статистики с помощью пакета прикладных статистических программ «Statistica 6.0».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты по содержанию радионуклидов в надземной части пятилистника кустарникового показали, что наибольшее количество ^{90}Sr и ^{137}Cs обнаружено в растениях из участка 1, уровень загрязнения которого оценен как высокий. При этом отмечено, что радионуклиды в большей мере накапливались в листьях по сравнению со стеблями. У особей с участка 2 удельная активность ^{90}Sr и ^{137}Cs низкая и практически не зависит от органа растения (табл. 1).

Исследование флавоноидного состава методом ВЭЖХ показало, что в экстрактах листьев пятилистника кустарникового, произрастающего в условиях разного радионуклидного загрязнения, содержится не менее 14 соединений флавоноидной природы (рис. 1).

При сравнении хроматограмм экстрактов исследуемых образцов выявлено, что качественный

состав флавоноидного комплекса листьев пятилистника кустарникового из разных участков не изменяется.

Сопоставление времен удерживания пиков веществ на хроматограммах анализируемых образцов с временами удерживания пиков стандартных образцов и УФ-спектрами позволили идентифицировать следующие флавонолгликозиды — гиперозид, изокверцитрин, кверцитрин и астрагалин, агликоны — кверцетин и кемпферол. Изокверцитрин и астрагалин были выделены нами ранее из исследуемого растения, идентифицированы по результатам хроматографического анализа, данным спектроскопии УФ и ЯМР ^1H и ^{13}C (Шкель и др., 1997) и использованы в данной работе в качестве метчиков. Остальные компоненты (1–2, 5–9, 12) пока не идентифицированы, но в процессе хроматографирования в режиме «online» были зарегистрированы УФ-спектры некоторых из них. Компонент 1 имеет λ_{max} 265, 357 нм; компонент 2 — λ_{max} 284, 354 нм; компонент 5 — λ_{max} 257, 353 нм; компонент 6 — 257, 367 нм; компонент 7 — λ_{max} 252, 367 нм; компонент 8 — λ_{max} 255, 353 нм; компонент 9 — λ_{max} 255, 355 нм; компонент 12 — λ_{max} 254, 348 нм. На основании этих данных они отнесены к флавоноидным структурам.

Результаты определения содержания флавоноидов (в сумме, по группам и отдельным компонентам) в листьях *P. fruticosus* из разных по уровню

Таблица 1

Удельная активность радионуклидов в надземной массе *Pentaphylloides fruticosus* из разных участков зоны ВУРСа (кБк/кг и Бк/кг на воздушно-сухую массу)

№ участка	Орган растения	Стронций-90, кБк/кг	Цезий-137, Бк/кг
1	листья	223	1.90
	стебли	113	1.65
2	листья	≤ 0.25	0.73
	стебли	≤ 0.25	0.79

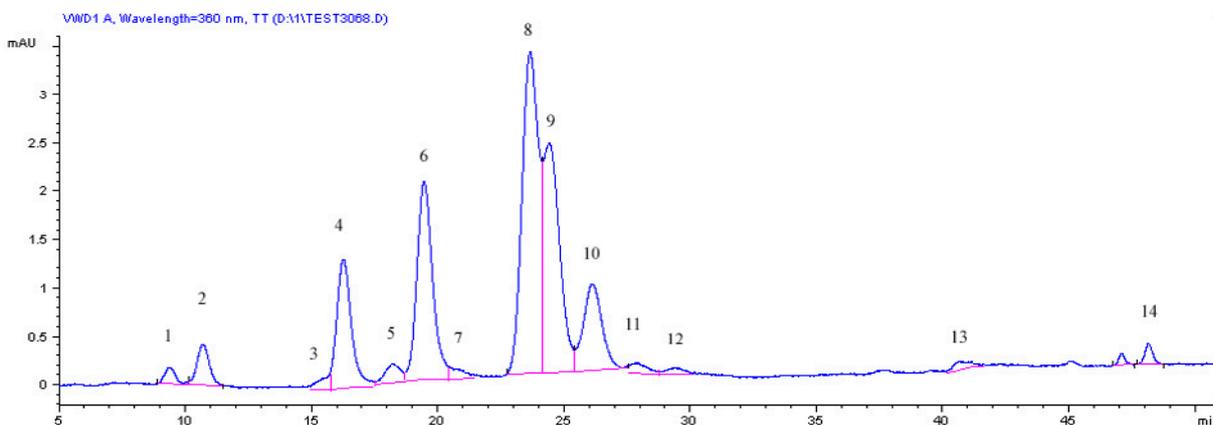


Рис. 1. Хроматограмма экстракта листьев *P. fruticosus* с участка 1 зоны ВУРСа.

3 — гиперозид ($t_R = 15.70$ мин.), 4 — изокверцитрин ($t_R = 13.24$ мин.), 10 — кверцитрин ($t_R = 26.10$ мин.), 11 — астрагалин ($t_R = 27.81$ мин.), 13 — кверцетин ($t_R = 40.64$ мин.), 14 — кемпферол ($t_R = 48.14$ мин.), 1–2, 5–9, 12 — неидентифицированные компоненты. По оси абсцисс — время удерживания, мин., по оси ординат — оптическая плотность

Биохимические показатели и их изменчивость в листьях *Pentaptyloides fruticosus* из разных участков ВУРСа

Биохимический показатель	Участки ВУРСа	
	1 (n=29)	2 (n=30)
Компонент 1	<u>0.84±0.08</u>	<u>0.73±0.05</u>
	51 (1.99)	35 (1.00)
Компонент 2	<u>2.81±0.30</u>	<u>2.26±0.17</u>
	57 (6.89)	41 (4.54)
Гиперозид	<u>1.23±0.25</u>	<u>0.79±0.13</u>
	109 (5.99)	90 (2.66)
Изокверцитрин	<u>3.68±0.24</u>	<u>2.55±0.18</u>
	34 (4.40)	39 (4.15)
Компонент 5	<u>0.61±0.08</u>	<u>0.51±0.04</u>
	75 (2.64)	40 (0.94)
Компонент 6	<u>4.87±0.84</u>	<u>5.04±0.68</u>
	93 (15.26)	73 (13.98)
Компонент 7	<u>0.34±0.02</u>	<u>0.38±0.02</u>
	36 (0.40)	27 (0.40)
Компонент 8	<u>8.11±0.67</u>	<u>9.07±0.56</u>
	45 (14.63)	34 (11.06)
Компонент 9	<u>5.28±0.39</u>	<u>5.56±0.52</u>
	40 (7.41)	51 (11.64)
Кверцитрин	<u>2.66±0.45</u>	<u>3.88±0.48</u>
	90 (10.46)	68 (11.73)
Астрагалин	<u>0.32±0.02</u>	<u>0.35±0.02</u>
	40 (0.56)	35 (0.43)
Компонент 12	<u>0.27±0.02</u>	<u>0.29±0.02</u>
	43 (0.41)	40 (0.46)
Кверцетин	<u>0.14±0.01</u>	<u>0.12±0.01</u>
	51 (0.34)	33 (0.21)
Кемпферол	<u>0.27±0.02</u>	<u>0.24±0.02</u>
	43 (0.48)	46 (0.39)
Общая сумма флавоноидов	<u>31.42±1.22</u>	<u>31.77±1.21</u>
	21 (20.73)	21 (23.20)
В том числе:		
Сумма флавонолов	<u>26.84±1.21</u>	<u>26.23±1.38</u>
	24 (24.71)	29 (32.11)
Сумма агликонов	<u>0.41±0.03</u>	<u>0.36±0.02</u>
	33 (0.63)	35 (0.54)
Гликозиды кверцетина	<u>25.76±1.20</u>	<u>25.41±1.35</u>
	25 (24.56)	29 (31.02)
Гликозиды кемпферола	<u>0.66±0.07</u>	<u>0.47±0.05</u>
	54 (1.43)	60 (0.96)
Сумма гликозидов	<u>26.42±1.21</u>	<u>25.87±1.37</u>
	25 (24.51)	29 (31.76)

Примечание. Над чертой — среднее ± ошибка средней (мг/г абс. сух. массы), под чертой — коэффициент вариации CV (%) и размах.

ем, наибольшие — в выборке со слабым уровнем облучения.

Изменчивость «индивидуальных» признаков — отдельных компонентов, напротив, по мере возрастания радиационной нагрузки имеет тенденцию к увеличению CV и диапазона изменчивости (размаха) практически для всех компонентов, что хорошо согласуется с литературными сведениями

загрязнения радионуклидами участков, что при сходном качественном составе флавоноидов есть некоторые различия в количественном содержании (табл. 2).

Отмечена тенденция к снижению общего содержания флавоноидов в листьях растений с ростом уровня загрязнения. Однако сумма флавонолов, агликонов, гликозидов кверцетина и кемпферола в наибольших количествах обнаружены в листьях *P. fruticosus* из участка с высоким уровнем радиации. Сравнительный анализ содержания индивидуальных компонентов в листьях пятилистника кустарникового из разных участков ВУРСа показал 2 противоположные зависимости от уровня загрязнения почвы радионуклидами. Так, концентрация компонентов 1, 2, 5, гиперозид, изокверцитрина, кверцетина и кемпферола в листьях растений с сильнозагрязненного участка 1 выше по сравнению с участком 2. Для компонентов 6 — 9, 12, кверцитрина и астрагалина наблюдается обратная зависимость. Их содержание в листьях загрязненных растений падает по сравнению со слабо облученными. При этом различия между сильно- и слабооблученной выборками значимы только по содержанию изокверцитрина и суммы гликозидов кемпферола ($p < 0.01$). Совокупность данных указывает, что в рассматриваемый период вегетации растения *P. fruticosus* из участков с сильным и слабым уровнем загрязнения по содержанию флавоноидов близки между собой, что могло бы трактоваться как отсутствие влияния радиационного воздействия.

Из представленных в табл. 2 результатов можно видеть, что изменчивости биохимических показателей существенно различаются. В качестве меры изменчивости использовали коэффициент вариации, оценку которого проводили по шкале уровней изменчивости, предложенной С.А. Мамаевым (1972). Анализ изменчивости биохимических показателей в листьях пятилистника кустарникового выявил, что наименьшая вариабельность свойственна «суммарным» признакам, а именно, общей сумме флавоноидов, сумме флавонолов, сумме гликозидов, сумме гликозидов кверцетина. Наиболее стабильным является признак «общая сумма флавоноидов», уровень изменчивости которого оценивается как средний (CV = 21 %) вне зависимости от уровня загрязнения участков. Изменчивость остальных вышеперечисленных признаков в рамках изученных нами радиационных нагрузок отмечается как высокая (CV = 24–35 %) и очень высокая для гликозидов кемпферола (CV = 54–60 %). При этом наименьшие значения коэффициента вариации наблюдаются в выборке с сильным облучением,

Таблица 3

Распределение биохимических показателей в образцах *Pentaphylloides fruticososa* из разных участков ВУРСа

Признак	A _s		E _s	
	1	2	1	2
Компонент 1	<u>1.60</u>	0.18	<u>3.32</u>	-0.36
Компонент 2	<u>1.59</u>	<u>1.52</u>	<u>3.19</u>	<u>3.46</u>
Гиперозид	<u>2.06</u>	<u>1.22</u>	<u>5.21</u>	0.71
Изокверцитрин	0.20	-0.09	-0.78	-0.58
Компонент 5	<u>4.48</u>	<u>1.18</u>	<u>22.27</u>	<u>2.32</u>
Компонент 6	0.60	0.52	-0.76	0.10
Компонент 7	0.14	0.04	<u>-1.24</u>	-0.64
Компонент 8	0.52	0.23	-0.47	-0.67
Компонент 9	0.63	<u>0.80</u>	-0.47	0.42
Кверцитрин	<u>1.64</u>	<u>0.97</u>	<u>3.19</u>	<u>1.66</u>
Астрагалин	<u>1.13</u>	-0.05	<u>1.68</u>	-0.98
Компонент 12	0.51	0.67	-0.57	-0.08
Кверцетин	<u>2.20</u>	<u>1.62</u>	<u>6.05</u>	<u>4.06</u>
Кемпферол	0.39	<u>0.73</u>	-0.19	-0.31
Общая сумма флавоноидов	0.29	-0.06	<u>-1.17</u>	<u>-1.11</u>
В том числе:				
Сумма флавонолов	0.27	0	-0.71	-0.50
Сумма агликонов	<u>0.94</u>	<u>0.83</u>	<u>1.77</u>	0.56
Гликозиды кверцетина	0.33	-0.02	-0.61	-0.56
Гликозиды кемпферола	<u>0.72</u>	<u>0.75</u>	0.00	-0.57
Сумма гликозидов	0.28	-0.01	-0.70	-0.52

Таблица 4

Сравнение участков ВУРСа по частоте встречаемости (в %) разных типов распределения биохимических и морфологических показателей в растениях *Pentaphylloides fruticososa*

Типы рядов	Биохимические показатели	
	1	2
Нормальный	45	50
Положительно асимметричный	5	25
Отрицательно эксцессивный	10	5
Положительно асимметричный — положительно эксцессивный	40	20

о повышении вариабельности признаков в экстремальных условиях (Безель и др., 2001). Отмеченная противоположная зависимость для «суммарных» признаков, скорее всего, объясняется тем, что индивидуальные флавоноидные компоненты формируют разнонаправленные типы ответной реакции организма на радиационное воздействие: синергизм, антагонизм либо индифферентность, в связи с чем и результирующий отклик сложен и противоречив, что подтверждается собственными и литературными данными (Евсеева, Гераскин, 2001; Храмова и др., 2008). Более высокий уровень изменчивости «индивидуальных» признаков по сравнению с «суммарными», очевидно, объясняется функциональным значением отдельных флавоноидов, их активным участием в общих метаболических процессах (Минаева, 1978; Запрометов, 1993).

Поскольку исследование проводилось на большой выборке, то вопрос о соответствии или несоответствии распределения нормальному закону неизбежен. Очевидно, что если распределение признака отклоняется от нормального закона, то статистической обработке с применением критерия Стьюдента такое распределение не подлежит и, следовательно, среднего значения, дисперсии, CV и размаха явно недостаточно (Животовский, 1990), поэтому судить о влиянии стрессов приходится иначе.

Наилучшим образом изменчивость для признаков с высоким уровнем изменчивости характеризуют вариационные кривые распределения исследуемых биохимических признаков. Для каждого признака вычислены коэффициенты асимметрии (A) и эксцесса (E). Их значения представлены в табл. 3 и указывают на некоторые отклонения распределения признака от нормального (подчеркнутые).

Как показали оценки коэффициентов A и E, большинство биохимических признаков распределялось при значительном отклонении от нормального гауссова закона. В наибольшей мере отклонения распределения свойственны выборке с участка 1. Отклонения от нормального распределения, в основном, выражены положительной асимметричностью и положительной асимметричностью в сочетании с положительной эксцессивностью (табл. 4).

Вариационные кривые распределения большинства биохимических признаков в выборках с высоким радиационным фоном по сравнению со слабым облучением отличаются существенным смещением в сторону больших значений и эксцессивностью (островершинностью) (см. табл. 3). Так, у растений из участка с низким уровнем облучения распределение по признаку «концентрация

компонента 1» близко к нормальному гауссовскому (рис. 2). У растений с высоким уровнем облучения (участок 1) вариационная кривая по этому признаку асимметрична и эксцессивна, отмечается двухвершинность, что свидетельствует о намечающейся дифференциации выборки. Такие изменения в содержании компонента 1, вероятно, свидетельствуют о нарушении метаболических процессов в результате неблагоприятного влияния радиационного воздействия на растения пятилистника кустарникового. Практически для всех исследуемых признаков наблюдается схожая

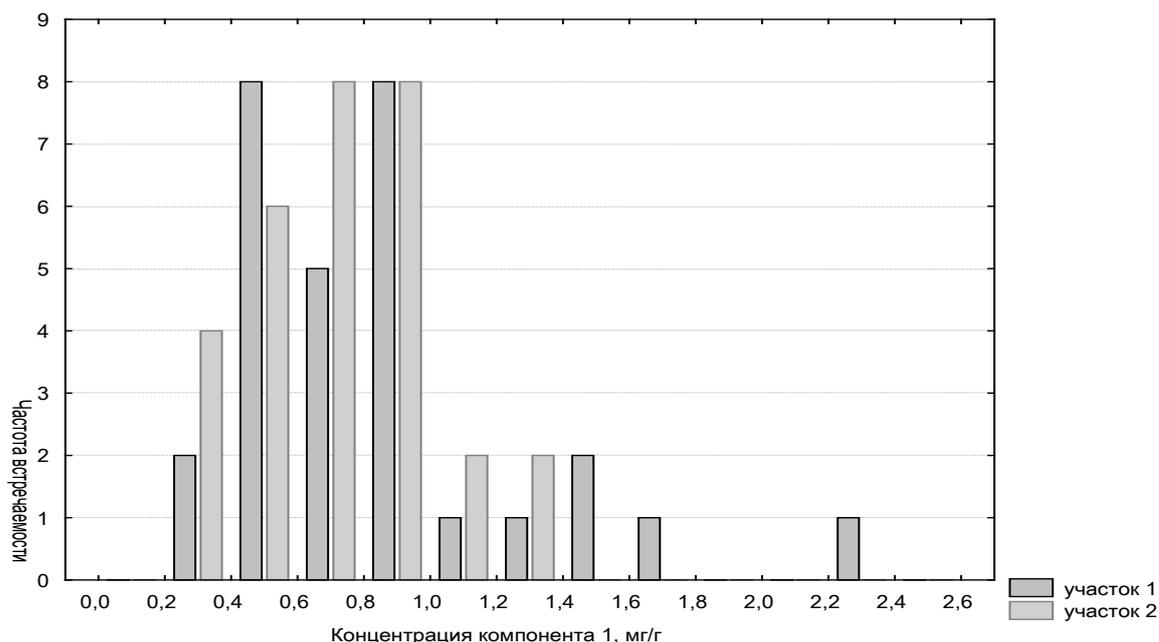


Рис. 2. Вариационные кривые распределения признака «концентрация компонента 1» у *P. fruticosa*

картина. Таким образом, результаты наглядно показывают недостаточность оценки эффекта радиации на уровне популяции по средним величинам, однако при этом, используя гистограммы распре-

деления результатов измерений и коэффициенты вариации, удастся выявить факт влияния радиационного фактора на изменчивость биохимических признаков растений *Pentaphylloides fruticosa*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования на примере *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz показано, что, используя вариационные кривые распределения биохимических признаков, а также коэффициенты вариации, можно судить о влиянии радиационного фактора на признаки с высокой изменчивостью.

Установлено, что биохимические признаки растений пятилистника кустарникового имеют амплитуду изменчивости от средней до аномально высокой. Для «суммарных» признаков (общая сумма флавоноидов, сумма флавонолов, сумма гликозидов и сумма агликонов) свойственен средний и высокий уровень изменчивости. Очень высокий и

аномально высокий уровень изменчивости имеют индивидуальные компоненты, при этом с увеличением уровня радиации наблюдается повышение вариабельности этих признаков.

Распределение большинства биохимических признаков существенно отличается от нормального. С увеличением уровня облучения наблюдается закономерное смещение центров распределений в сторону больших значений для большинства исследованных признаков, что свидетельствует о неблагоприятном влиянии радиации на рост, развитие и метаболические процессы растений *Pentaphylloides fruticosa*.

ЛИТЕРАТУРА

- Бакуров А.С., Григорьева Т.А., Першина Л.И. Радиохимические методы при проведении радиационного мониторинга окружающей среды // Вопросы радиационной безопасности. 2004. № 4. С. 62–65.
- Безель В.С., Позолотина В.Н., Бельский Е.А., Жуйкова Т.В. Изменчивость популяционных параметров: Адаптация к токсическим факторам среды // Экология. 2001. № 6. С. 447–453.
- Ганенко Т.В., В.И. Луцкий, М.Ф. Ларин и др. Химический состав *Potentilla fruticosa*. 1. Флавоноиды // Химия прир. соед. 1988. № 3. С. 451.
- Ганенко Т.В., Верещагин А.Л., Семенов А.А. Химический со-

- став *Potentilla fruticosa*. 3. Флавоноиды и свободные стеринны // Химия прир. соед. 1991. № 2. С. 285.
- Евсеева Т.И., Гераськин С.А. Сочетанное действие факторов радиационной и нерадиационной природы на традиционную. Екатеринбург, 2001. 156 с.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М., 1990. С. 203–228.
- Запрометов М.Н. Фенольные соединения. М., 1993. 272 с.
- Израэль Ю.А., Кунина И.М., Семенов С.М. Экологические эффекты УФ-радиации в области Б на растительность суши // Тр. Совещ. «Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем». СПб., 1986. Т. XVI. С. 9–23.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. 707 с.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 253 с.
- Минаева В.Г. Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. Новосибирск, 1978. 255 с.
- Николаева И.Г., Хобракова В.Б., Арьяева М.М. Пятилистник кустарниковый (Курильский чай кустарниковый). Улан-Удэ, 2003. 110 с.
- Позолотина В.Н. Адаптационные процессы у растений // Экология. 1996. № 2. С. 111–116.
- Позолотина В.Н. Отдаленные последствия действия радиации на растения. Екатеринбург, 2003. 244 с.
- Полякова Л.В. Изменчивость содержания флавонолов и белка в природной популяции люцерны желтой // Биол. науки. 1990. № 10. С. 123–132.
- Растительные ресурсы СССР. Л., 1987. 326 с.
- Судачкова Н.Е., Шеин И.В., Романова Л.И., Милютин И.Л. и др. Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений. Новосибирск, 1997. 176 с.
- Триль В.М., Волхонская Т.А., Шкель Н.М. Особенности накопления БАВ в курильском чае кустарниковом в природе и культуре // Тез. докл. Междунар. научн. конф. «Особенности акклиматизации многолетних интродуцентов, накапливающих биологически активные вещества». Краснодар, 1995. С. 239–242.
- Федосеева Г.М. Фенольные соединения *Potentilla fruticosa* // Химия прир. соед. 1979. № 4. С. 575–576.
- Храмова Е.П. Динамика содержания флавонолов в надземных органах *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz различных экотипов, выращиваемых в Новосибирске // Раст. ресурсы. 1999. Вып. 4. С. 31–38.
- Храмова Е.П., Высочина Г.И., Тарасов О.В. и др. Биохимические механизмы адаптации // Химия в интересах устойчивого развития. 2008. Т. 16. С. 259–267.
- Храмова Е.П., Комаревцева Е.К., Изменчивость флавоноидного состава листьев *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) разных возрастных состояний в условиях Горного Алтая // Раст. ресурсы. 2008. Вып. 3. С. 96–102.
- Четверикова Е.П., Яшина С.Г., Шабаева Э.В., Егорова Е.Ф., Яшина А.В. Влияние криоконсервации и инбридинга на изменчивость морфологических признаков на примере ослинника двулетнего (*Oenothera biennis* L.) // Биофизика. 2005. Т. 50. № 3. С. 559–566.
- Шемберг М.А. Береза каменная. Новосибирск, 1986. 175 с.
- Шкель Н.М., Храмова Е.П., Кузаков Е.В. и др. Фенольные соединения *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz // Химия в интересах устойчивого развития. 1997. № 1. С. 123–127.
- Bate-Smith E.C. Chromatography and taxonomy in the *Rosaceae* with special reference to *Potentilla* and *Prunus* // J. Linnean Soc. Botany. London. 1961. Vol. 58. № 370. P. 39–54.
- Beek T.A., Chemical analysis of *Gingo biloba* leaves and extracts // J. of Chromatography A. 2002. № 967. P. 21–35.
- Laitinen M.-L., Julkunen-Tiitto R. and Rousi M. Variation in phenolic compounds within a Birch (*Betula pendula*) population // J. of Chemical Ecology. 2000. Vol. 26. № 7. P. 1609–1622.
- Suomela J., Neuvonen S., Ossipova S., Ossipov V. and Pihlaja K. A long-term study of the effects of simulated acid rain on birch leaf phenolics // Chemosphere. 1998. Vol. 36. № 4–5. P. 639–644.