

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОДЗЕМНЫХ ПОБЕГАХ ЛАПЧАТКИ БЕЛОЙ (*Potentilla alba* L.) И ПОДСНЕЖНИКА БЕЛОСНЕЖНОГО (*Galanthus nivalis* L.) В ПРОЦЕССЕ ЗИМОВКИ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

В. В. Кондратьева, кандидат биологических наук,

М. В. Семенова, кандидат биологических наук,

Т. В. Воронкова, кандидат биологических наук,

О. В. Шелепова, кандидат биологических наук,

Н. Н. Данилина

Учреждение Российской академии наук. Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина. Россия, Москва, ул. Ботаническая, 4.; e-mail: lab-physiol@mail.ru

Вступление. Адаптация интродуцируемых растений к новым почвенно-климатическим условиям вызывает существенное изменение их жизненной стратегии. Наряду с изменением анатомо-морфологических признаков растений, на всех уровнях организации растения от клетки до целого организма происходит комплексное преобразование обмена веществ, кинетики физиологических процессов и ритмики развития [1]. Адаптационный потенциал растения определяет адекватность изменений обмена веществ в его тканях в ответ на внешние воздействия. Особое внимание при этом следует уделять изучению возможных путей реализации и активации этого потенциала. У травянистых растений важным является изучение метаболической активности в зимующих подземных органах, на которых расположены почки возобновления побегов будущего года вегетации. Анатомо-морфологические аспекты интродукции изучаются давно, а физиолого-биохимическим процессам при интродукции уделяется недостаточно внимания.

Для координации метаболических изменений в клетке как в оптимальных, так и стрессовых условиях жизни растения важную роль играет не только содержание отдельных фитогормонов, но и их соотношение [2]. Существует предположение, что изменение баланса фитогормонов является триггером много-

ступенчатого механизма активации антистрессовых программ, необходимых для мобилизации адаптационного потенциала растений и их выживания. Сигнал к изменению клеточного метаболизма при стрессе, возможно, передается сразу несколькими путями и одним из элиситоров может быть салициловая кислота [3]. Это вещество обладает также и протекторной функцией, стабилизируя перекисное окисление липидов и сохраняя целостность мембран при абиотическом стрессе [4]. Защита растений от абиотического стресса – сложная система взаимосвязанных метаболических процессов, в которой существенную роль играют неструктурные углеводы (моносахара и водорастворимые полисахариды). Наряду с осморегуляторной и энергетической функциями они могут выполнять и криопротекторную, препятствуя повреждению белково-липидного комплекса мембран при дегидратации и охлаждении [5].

Целью данной работы было исследование адаптационных возможностей интродуцируемых лекарственных растений, зимующих в виде корневищ и луковиц. Была проанализирована динамика некоторых физиологически активных веществ (углеводов, фитогормонов, салициловой кислоты) и макроэлементов в тканях подземных органов лапчатки белой и подснежника белоснежного в процессе зимовки (Московский регион),

а также изменения анатомического строения корневища и рост почки возобновления.

Материалы и методы исследования. *Лапчатка белая* (*Potentilla alba* L.) – ценное лекарственное растение, экстракт из корневищ которого используется при лечении заболеваний щитовидной железы. Основной ареал распространения *P. alba* в Лесостепной и Степной зонах Восточно-Европейской равнины в придолинных участках крупных рек, светлых борах на опушках и полянах. Это многолетнее травянистое растение зимует в виде моноподиально нарастающего корневища (годовой прирост 1-3 см) с зеленой розеткой листьев осенней генерации. Камбиальная активность корневищ продолжается в течение всего года, но толщина камбия меняется [6]. Весной из терминальной почки возобновления образуются генеративные побеги и листья весенней генерации.

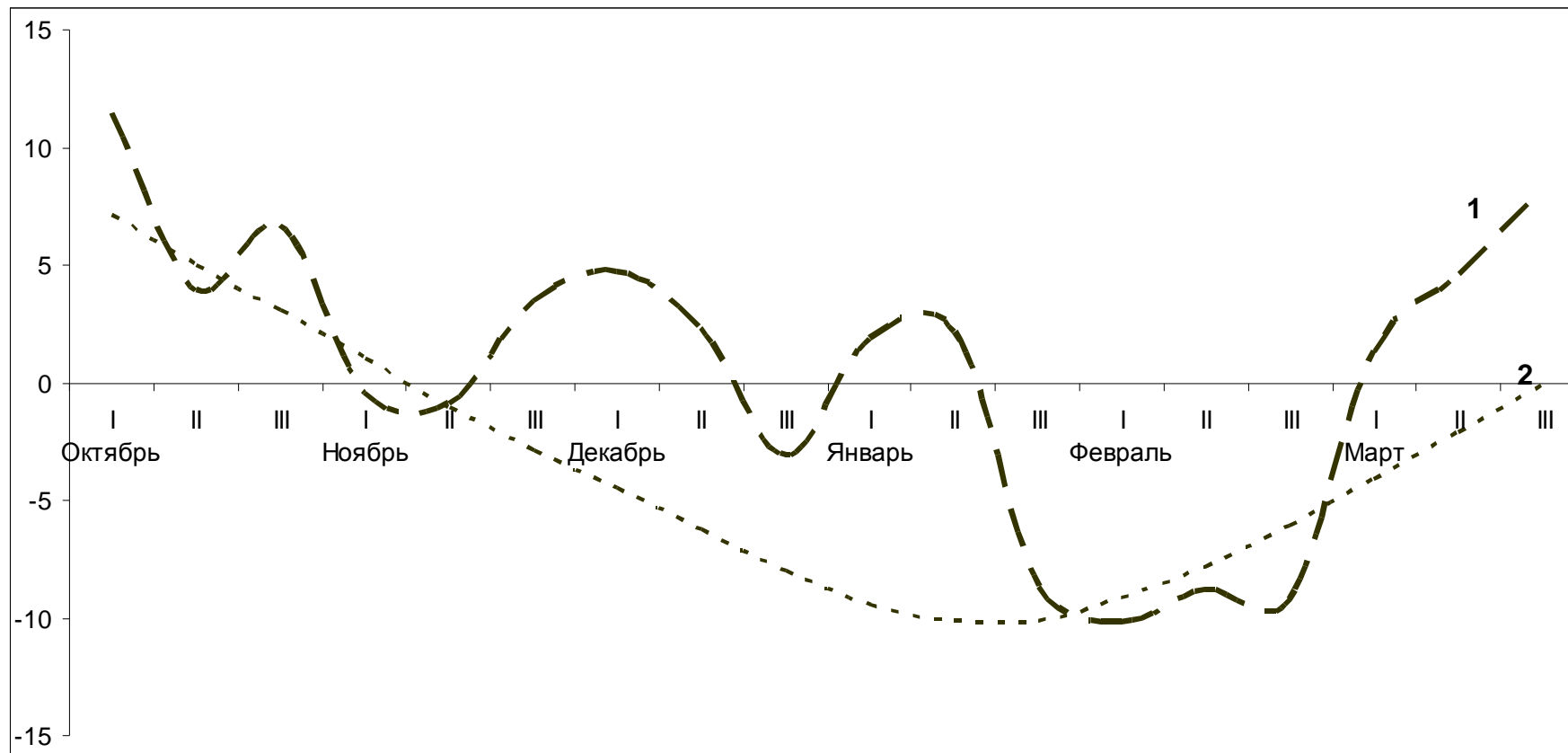
Подснежник белоснежный (*Galanthus nivalis* L.) – эфемероид, зимующий в виде луковицы с почкой возобновления, в которой при вступлении в зимовку сформированы все органы генеративного побега и весной начинается очень быстрое развитие надземной части. *G. nivalis* произрастает на Кавказе, в горах Средней и Южной Европы. Кроме высоких декоративных качеств растение обладает лекарственными свойствами, являясь продуцентом галантамина, используемого при лечении заболеваний нервной системы.

Растения выращивали в течение двух лет (2006-2007 гг.) на экспериментальном участке лаборатории физиологии и биохимии растений Главного ботанического сада (ГБС РАН). Луковицы *G. nivalis* приобретены в Научно-производственной корпорации НК Лтд, а корневища *P. alba* взяты из природной среды юга Рязанской области. Пробы для анализов брали ежемесячно на второй год после посадки с октября по март. Одновременно измеряли температуру воздуха, высоту снежного покрова, глубину промерзания почвы. У *G. nivalis* выделяли почки возобновления, у *P. Alba* – верхнюю часть корневищ (3-4 см от верхушечной почки). Растительный материал лиофилизировали, измельчали и

брали навеску для определения фитогормонов и салициловой кислоты, углеводов и макроэлементов (N, P, K). Цитокинины, свободные абсцизовую и салициловую кислоты определяли из одной навески по модифицированной в лаборатории методике [7] с использованием на завершающем этапе анализа метода ВЭЖХ по стандарту на изократической системе приборов жидкостной хроматографии Стайер. Качественный и количественный составы неструктурных сахаров определяли в водной вытяжке после экстракции в ультразвуковой ванне и центрифугирования методом ВЭЖХ на колонке Rezex-RSO, элюент – бидистиллят, детектирование – рефрактометрическое. Для анализа макроэлементов применяли метод атомно-адсорбционной спектроскопии и фотометрии согласно ГОСТу 27262-97. Статистическую обработку полученных данных выполняли с помощью стандартной программы Microsoft Excel.

Анатомическое строение корневища *P. alba* изучали на постоянных препаратах прижизненных поперечных срезов. Толщину слоев камбия и вторичной коры измеряли при помощи окулярного микрометра.

Результаты и обсуждение. Температура воздуха на конец осени, зимой и начала весны 2006-2007 гг. была выше средней многолетней, а в конце январь-феврале стала близка к норме (рис. 1). Устойчивый снежный покров образовался только в конце января. Почва промерзла на 5-10 см в феврале, а в середине марта практически оттаяла. В этих условиях на растениях *P. alba* хорошо развились не только осенние листья, но и цветущие генеративные побеги, которые обычно появляются весной. У подснежника белоснежного во второй декаде декабря верхушка генеративного побега появилась над поверхностью почвы. Общая длина генеративного побега, растущего из почки возобновления, в это время была около 7 см. Аномально высокая температура декабря отразилась на толщине камбиального слоя и вторичной коры корневища лапчатки белой – по сравнению с концом октября они увеличились на 33,6 и 53%. Дальнейшее похолодание в январе заме-



**Рис. 1. Средне декадные и многолетняя температуры воздуха в Москве с октября по март.
 1 – средне декадная температура воздуха в 2006-2007 гг.; 2 – средняя многолетняя**

длило рост генеративного побега *G. nivalis*, а толщина камбиальной зоны корневища *P. alba* сократилась почти в 2 раза. Вторичная кора при этом уменьшилась незначительно (на 11%). Ростовые процессы у обоих видов возобновились только в конце февраля и продолжались в марте.

В изменении интенсивности процессов роста и развития как всего рас-

тения, так и отдельных его органов важную роль играют фитогормоны. Для тканей корневища *P. alba* с ноября по январь характерно повышенное содержание цитокининов по сравнению с началом октября, затем в самом холодном феврале их уровень стал ниже исходного, а в марте, когда среднедекадная температура превысила среднюю многолетнюю, вновь возрос (рис. 2).

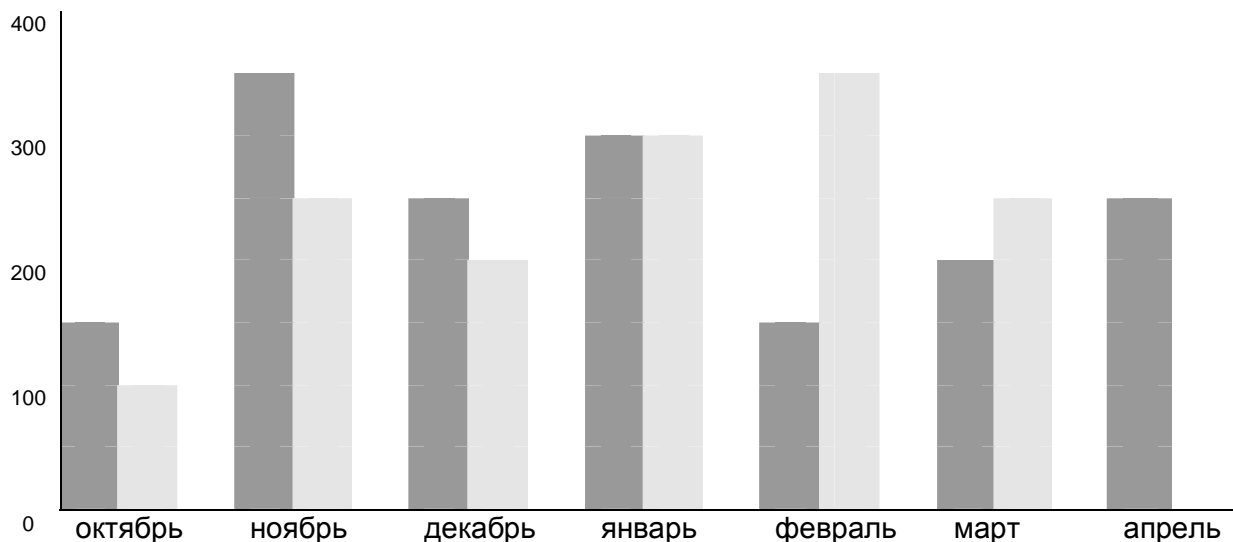


Рис. 2. Содержание цитокининов в тканях зимующих органов (% к исходному значению).

Примечание. Цитокинины корневища лапчатки белой – темный цвет, верхушечной почки подснежника снежного – более светлый.

Уровень цитокининов в тканях почки возобновления *G. nivalis* на протяжении исследования был выше исходного. В феврале зафиксировано максимальное содержание цитокининов, которое превосходило исходное значение более чем в 3 раза (рис. 2).

Уровень свободной АБК в тканях корневища *P. alba* до февраля был низкий и мало менялся, при февральском похолодании и промерзании почвы возрос более, чем в 10 раз и высоким оставался до марта (рис. 3а). Следует отметить, что суммарное содержание цитокининов более чем в 100 раз превышало уровень свободной АБК, что, вероятно, связано с отсутствием периода покоя и активным обменом веществ в тканях корневища в течение года. Цитокинины наряду со стимулированием клеточного деления, транспорта ассимилятов, притока пластических веществ к

тканям и органам, являются составной частью механизма адаптации растения к негативным воздействиям внешней среды через синтез стрессовых белков и сохранение фосфолипидного слоя клеточных мембран [8]. Уровень свободной АБК в тканях почки возобновления *G. nivalis* в декабре снижался, а в феврале, как и у *P. alba*, достигал максимального значения, оставаясь относительно высоким и в марте (рис. 3б).

АБК также связана с этим механизмом, контролируя метаболические процессы, позволяющие поддерживать и сохранять гомеостаз клеток. Участие в одном и том же процессе нескольких гормонов позволяет системе регуляции быть более мобильной и изменять интенсивность обмена веществ.

Корневища лапчатки белой, находясь под слоем почвы, были лучше защищены от перепадов температуры

воздуха, чем появившийся в декабре над поверхностью земли генеративный побег подснежника. Возможно, цитокинины в тканях почки возобновления *G. nivalis* наряду со стимулирующей функцией играли и протекторную роль. Вероятно, максимальное содержание свободной АБК и суммы цитокининов в самый

холодный месяц зимовки способствовали формированию оптимальной системы защиты растущих тканей от низких температур. У *P. alba* протекторные механизмы работали на фоне незначительного снижения уровня цитокининов и почти десятикратного поднятия уровня АБК.

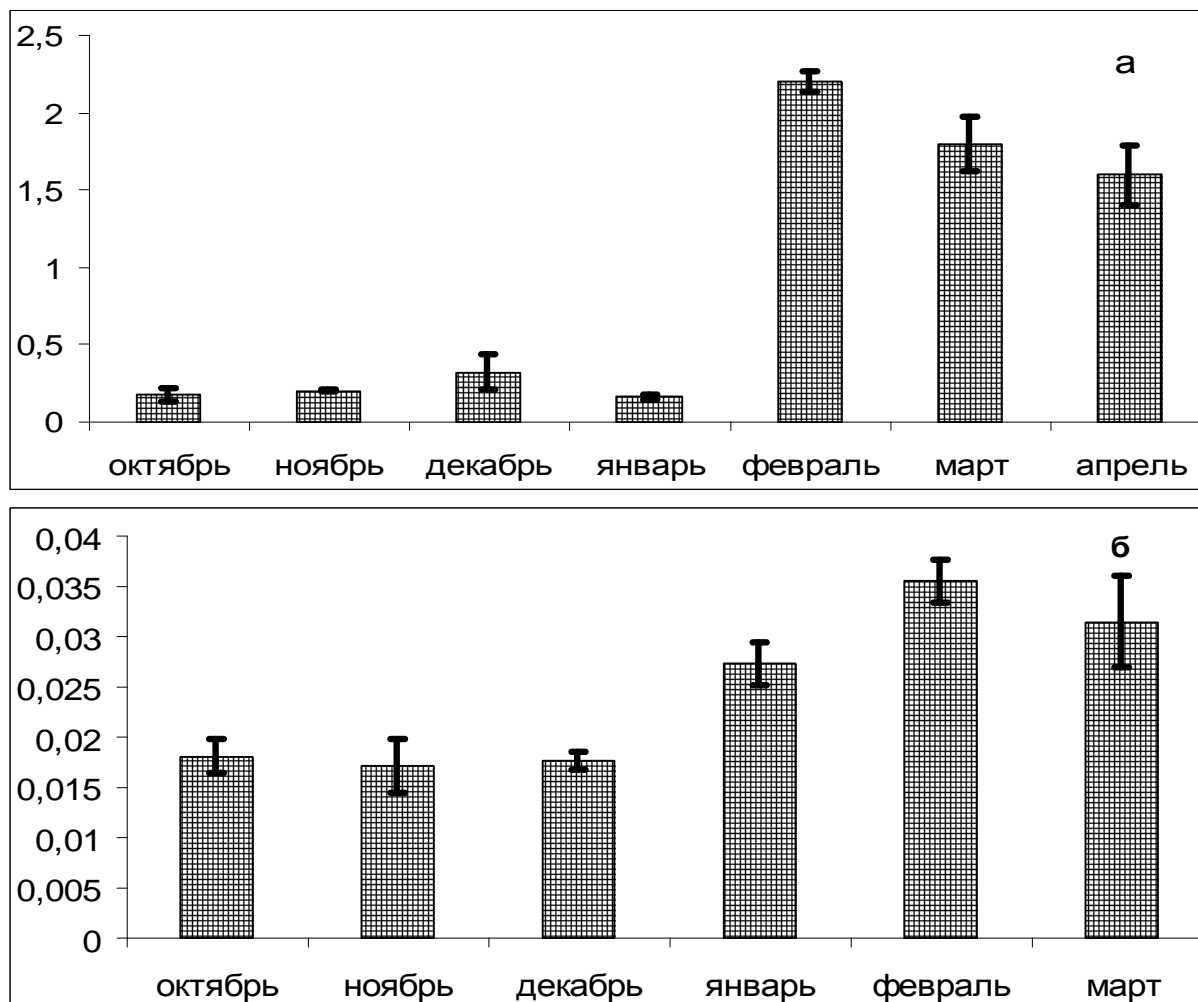


Рис. 3. Содержание свободной абсцизовой кислоты в тканях зимующих органов.

Примечание. А – корневища лапчатки белой (мкг/г сухого вещества);
 б – верхушечная почка подснежника снежного (мкг/1 растение).

Наряду с фитогормонами протекторную функцию в растительной клетке может выполнять и салициловая кислота (СК) [4]. В тканях корневища *P. alba*, пик её содержания отмечен в конце января-феврале, т. е. при наиболее низкой температуре воздуха и промерзании почвы, затем к середине марта уровень СК упал почти в 8 раз (рис. 4а). В тканях почки возобновления *G. nivalis* с октября по

январь СК зафиксирована в небольшом количестве, в феврале её содержание возросло почти в 4 раза, а марте – снизилось в 2 раза (рис. 4б). Таким образом, в наиболее холодный месяц изучаемого периода в тканях зимующих органов растений обоих видов резко возрастал уровень салициловой и свободной формы абсцизовой кислот на фоне относительно высокого содержания уровня

цитокининов. У *P. alba* отмечена тенденция к снижению уровня ЦТК в это время, а у *G. nivalis* – он был максимальным.

В реализации корректного ответа

на стрессовый сигнал существенную роль играли водорастворимые сахара, выполняющие в клетке наряду с энергетической криопротекторную функцию [5].

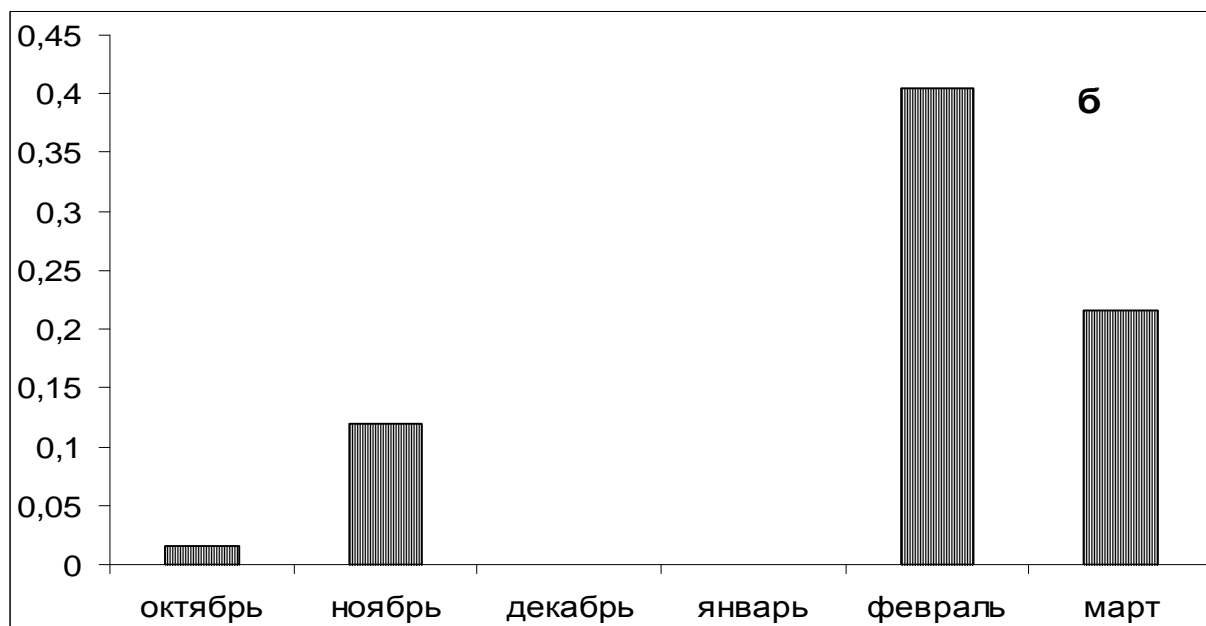
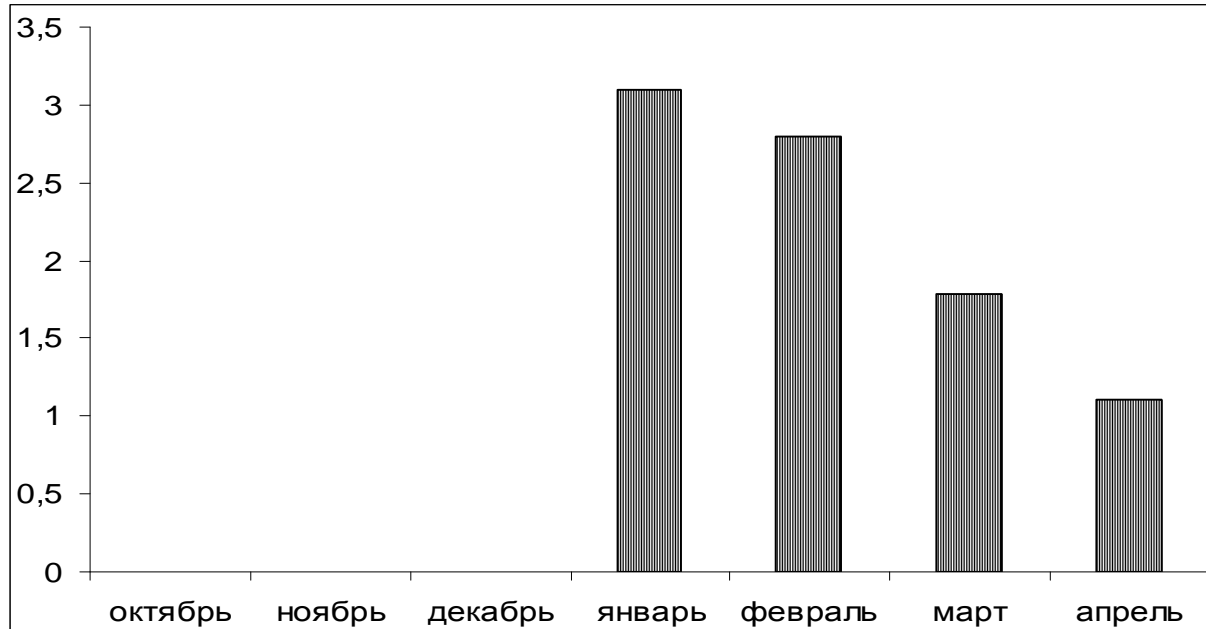


Рис. 4. Содержание салициловой кислоты в тканях зимующих органов.

Примечание. А – корневища лапчатки белой (мкг/г сухого вещества);

б – верхушечная почка подснежника снежного (мкг/1 растение).

В углеводном пуле тканей корневищ *P. alba* с октября по март преобладали моносахара (глюкоза и фруктоза) (табл. 1). Максимальное их количество зафиксировано при снижении темпе-

ратуры в конце января-феврале. Высокий уровень этих основных энергетических субстратов указывает на интенсивные метаболические процессы, про-

текающие в тканях зимующих корневищ в этот период.

В тканях почки возобновления *G. nivalis* отмечен также высокий уровень глюкозы и фруктозы, но максимум их содержания приходился на март, когда резко активизировались процессы роста, а побег появился в среднем на 5 см над

поверхностью почвы. В этот период наблюдений в углеводном пуле почки возобновления *G. nivalis* присутствовали в большом количестве сахара и раффиноза, которые участвовали в защите мембран клеток от свободных радикалов.

Таблица 1

Содержание водорастворимых сахаров и макроэлементов в тканях подземных органов интродуцируемых растений в процессе зимовки, мг/г сухого веса.

Углевод	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март
Водорастворимые сахара						
<i>P. alba</i>						
фруктоза	15,2	35,3	44,1	51,4	61,1	28,2
глюкоза	20,5	32,1	45,4	47,1	53,4	32,9
сахароза	1,1	3,0	7,0	3,3	2,5	4,3
<i>G. nivalis</i>						
фруктоза	56,3	49,2	50,1	56,9	51,2	78,2
глюкоза	63,2	51,2	56,5	44,7	46,7	76,2
сахароза	71,9	96,7	82,0	80,1	77,4	32,4
раффиноза	87,0	73,8	80,6	61,7	46,5	70,0
Макроэлементы						
<i>P. alba</i>						
N	10.97	8.22	8.21	9.57	9.18	10.1
P	2.54	2.14	2.12	1.96	2.25	1.98
K	4.69	3.33	3.73	3.11	3.8	3.67
<i>G. nivalis</i>						
N	-	27.57	32.92	30.37	29.06	24.89
P	-	5.39	5.56	4.68	5.11	4.62
K	-	20.99	22.04	22.96	20.85	21.38

В тканях корневищ *P. alba* сахара присутствовала в небольшом количестве, поэтому генеративные побеги его нуждались в дополнительной защите, поскольку подснежник цветёт более чем на месяц раньше лапчатки и угроза сильных заморозков для него более вероятна.

В период зимовки интенсивность метаболических процессов в тканях существенно менялась. В связи с этим мы проследили динамику основных макроэлементов в тканях корневищ *P. alba* и почке возобновления *G. nivalis*.

Содержание общего азота в тканях корневищ колебалось от 8,2 до 10,9 мг/г сухого вещества, снижаясь к декабрю и возрастая к середине марта. В почке возобновления, наоборот, максимальное количество этого элемента

было в декабре (32,9 мг/г сухого вещества), а к марту медленно снижалось. Динамика содержания фосфора, элемента связанного с обеспечением нормальной работы митохондрий и сохранением целостности мембран, имела много общего. В январе и марте, когда среднедекадная температура превысила норму, отмечено снижение уровня фосфора, а в декабре и феврале, т.е. при первом сильном похолодании и в наиболее холодный месяц зимовки – повышение. Содержание калия, регулирующего работу ряда ферментов, в тканях корневища было максимальным в октябре (интенсивный рост камбиального слоя, развитие листьев осенней формации), к январю оно снижалось, затем вновь возрастало в феврале-марте. В почке возобновления *G. nivalis*

уровень калия возрастал в декабре и достигал максимума, затем в феврале снижался, а в марте, когда начался интенсивный рост побега из почки, снова отмечен его подъём.

Выводы. В тканях подземных органов *P. alba* и *G. nivalis*, зимующих в условиях аномально тёплой зимы, происходят существенные преобразования обмена веществ, обеспечивающие адекватную реакцию на чередование длительных оттепелей (начало декабря-январь) и морозов (конец декабря-февраль). После аномально теплой осени первое декабрьское похолодание привело к изменению соотношения фитогормонов, углеводного пула, содержания СК и макроэлементов в тканях корневища *P. alba* и почке возобновления *G. nivalis*. В процессе зимовки эти показатели были сопряжены с изменением погодных условий (температурой воздуха, высотой снежного покрова, промерзанием почвы). По-видимому, изменение интенсивности метаболизма в тканях зимующих органов, адекватное воздействию внешней среды, позволило сохранить оптимальный уровень обмена веществ и поддержать гомеостаз клеток. Таким образом, благодаря своему адаптационному потенциалу оба растения смогли без повреждений перезимовать и сформировать весной полноценные генеративные побеги.

Использованная литература:

1. Базилевская, Н. А. Об основах теории адаптации растений при интродукции. / Н. А. Базилевская. // Бюллетень Главного ботанического сада. АН СССР. 1981. – Вып. 120. – С. 3-9.
2. Haberer G, Kieber J.J. Cytokinins. New Insights into a Classic Phytohormone // Plant Physiol. – 2002.– Vol. 128. – P. 354-362.
3. Тарчевский, И. А. Метаболизм растений при стрессе. / И. А. Тарчевский. – Казань: Фэн, 2001. – 448 с.
4. Веселов, А. П. Система перекисного гомеостаза в ответных реакциях растений на стрессовые воздействия. / А. П. Веселов, Л. Н. Курганова, Л. Н. Олюнина [и другие]. // Тезисы докладов V съезда общества физиологов растений России. – Пенза, 2003. – С. 257.

5. Трунова, Т. И. Растения и низкотемпературный стресс. / Т. И. Трунова. // 64 ежегодные Тимирязевские чтения 3 июня 2003. – М.: Наука, 2007. – 53 с.

6. Федотова, Т. А. Корреляции в развитии листьев и деятельности камбия зимнезеленого растения *Potentilla alba* L. / Т. А. Федотова. // Ботанический журнал. – 1976. – Т. 61, № 5. – С. 629-643.

7. Бельнская, Е. В., Цитокинины и абсцизовая кислота в годичном цикле морфогенеза корневищ мяты. / Е. В. Бельнская, В. В. Кондратьева, Е. Б. Кириченко. // Изв. РАН., сер. биол. 1997. № 3. – С. 274-279.

8. Таланова, В. В. Роль фитогормонов в процессах адаптации растений к действию низких и высоких температур. / В. В. Таланова, А. Ф. Титова, Н. П. Боева. // Регуляторы роста и развития растений: тезисы докладов на V междунар. конфер. – М., 1999. – С. 66-67.

УДК 581.1:582.711.712

Кондратьева В. В., Семенова М. В., Воронкова Т. В., Шелепова О. В., Данилина Н. Н. Фізіолого-біохімічні зміни в підземних пагонах лапчатки білої *Potentilla alba* L. і проліска білосніжного *Galanthus nivalis* L. у процесі зимування за інтродукції. // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин: науково-практичний журнал. / М-во аграрної політики України, Державна служба з охорони прав на сорти рослин, Український інститут експертизи сортів рослин; голов. ред. Хаджиматов В. А. [та ін.]. – К., 2009. – № 2 (10).

Вивчався гормональний і вуглеводний статус, а також уміст основних макроелементів (азот, фосфор, калій) у підземних органах *P. alba* и *G. Nivalis* у процесі зимування 2006-2007 рр. за аномально теплих погодних умов у середній смузі Росії. Встановлено споріднені з температурою повітря і промерзанням ґрунту зміни речовин, що вивчалися. Обговорюється роль фітогормонів і вільних цукрів у реалізації адаптаційного потенціалу рослин.

Ключові слова: підземні пагони лапчатки білої, пролісок білосніжний, макроелементи (азот, фосфор, калій),

погодні умови, фітогормони, вільні цукри цибулинний ефемероїд.

УДК 581.1:582.711.712

Кондратьева В. В., Семенова М. В., Воронкова Т. В., Шелепова О. В., Данилина Н. Н. Физиолого-биохимические изменения в подземных побегах лапчатки белой *Potentilla alba* L. и подснежника белоснежного *Galanthus nivalis* L. в процессе зимовки при интродукции. // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин: науково-практичний журнал. / М-во аграрної політики України, Державна служба з охорони прав на сорти рослин, Український інститут експертизи сортів рослин; голов. ред. Хаджиматов В. А. [та ін.]. – К., 2009. – № 2 (10).

Изучался гормональный и углеводный статус, а также содержание основных макроэлементов (азот, фосфор, калий) в подземных органах *P. alba* и *G. nivalis* в процессе зимовки в 2006-2007 гг. при аномально тёплых погодных условиях в средней полосе России. Установлено сопряжённое с температурой воздуха и промерзанием почвы изменения изучавшихся веществ. Обсуждается роль фитогормонов и свободных сахаров в реализации адаптационного потенциала растений.

УДК 581.1:582.711.712

V. Kondratieva, M. Semenova, T. Voronkova, O. Shelepova, N. Danylyna. Physiological and Biological Changes in the Underground Shoots of White Cinquefoil and *Potentilla alba* L. and Snowdrop *Galanthus nivalis* L. during Wintering at Introduction. // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин: науково-практичний журнал. / М-во аграрної політики України, Державна служба з охорони прав на сорти рослин, Український інститут експертизи сортів рослин; голов. ред.. Хаджиматов В. А. [та ін.]. – К., 2009. – № 2 (10).

Water-soluble carbohydrates, cytokinins, ABA, salicylic acid and microelements content's dynamics in wintering underground organs of *P.alba* and *G.nivalis* were studied. Correlation between substance's level and air temperature, ground freezing depth, snow layer thickness fluctuations was determined. The role of

phytohormons and free sugars in adaptive potential realization are discussed.