



УДК 581.1:582.572.8

ИЗМЕНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ТКАНЕЙ ПОЧКИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ТЮЛЬПАНА ЭЙХЛЕРА (*TULIPA EICHLERI* REGEN) В ПРОЦЕССЕ ЗИМОВКИ

В.В. Кондратьева**М.В. Семенова****Т.В. Воронкова****О.В. Шелепова**

Учреждение Российской академии наук Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН (ГБС РАН), 127276, г. Москва, ул. Ботаническая, 4

e-mail: lab-physiol@mail.ru

Изучали биометрические параметры, содержание фитогормонов (абсцизовой кислоты и цитокининов), углеводов и макроэлементов (азота, фосфора и калия) в тканях почки возобновления тюльпана Эйхлера в период зимовки 2008-2009 гг., которая отличалась аномально теплой осенью и сильным промерзанием почвы с декабря по февраль. Интенсивность ростовых процессов, гормональный и углеводный статус, уровень макроэлементов изменялись в тканях почки возобновления сопряженно с температурой воздуха и почвы. Это позволило растениям адекватно реагировать на изменение погодных условий и в итоге сформировать весной полноценные цветущие побеги, что указывает на высокую экологическую пластичность тюльпана Эйхлера.

Ключевые слова: тюльпан Эйхлера, фитогормоны, АБК, цитокинины, углеводы, макроэлементы, зимовка.

В последние годы в Средней полосе России участились отклонения от климатической нормы зимовки растений. Особенно это касается температурного режима. Чередование оттепелей и морозных периодов при отсутствии снежного покрова, промерзание и оттаивание почвы могут оказывать стрессовые воздействия на зимующие растения, приводить к их полной или частичной гибели как для интродуцированных, так и для аборигенных видов. Адаптация к новым условиям вызывает существенные изменения в жизненной стратегии растительных организмов. На всех уровнях организации от клетки до целого организма происходит комплексное преобразование обмена веществ, меняется активность функциональных систем, кинетика физиологических процессов и ритмика развития [1]. Для многолетних травянистых растений особенно важны физиолого-биохимические изменения, происходящие в зимующих органах, на которых расположены почки возобновления побегов будущего года вегетации. При координации обменных процессов клетки важную роль играет ее гормональный статус [2]. Изменение соотношения фитогормонов является составной частью механизма запуска антистрессовых программ, необходимых для мобилизации адаптационного потенциала и выживания растений в изменившихся условиях окружающей среды [3]. Защита растений от абиотического стресса – это сложная система взаимосвязанных метаболических процессов, в которой существенную роль играют неструктурные углеводы. Наряду с осморегуляторной, энергетической и рядом других функций они могут быть и криопротекторами, препятствуя повреждению белково-липидного комплекса мембран при дегидратации и переохлаждении растительных тканей [4]. Особенности зимовки травянистых растений в нетипичных почвенно-климатических условиях исследуется в лаборатории физиологии и биохимии растений ГБС РАН в течение нескольких последних лет. В холодную зиму 2005-2006 гг. было проведено изучение гормонального и углеводного пула, а также динамики макроэлементов в тканях интродуцированных многолетних травянистых растений, зимующих в виде луковиц и корневищ, и двулетнего растения, переживающего зиму в розеточной форме [5, 6]. Была выявлена сопряженность температуры воздуха и почвы с физиолого-биохимическими изменениями в тканях зимующих органов.



В представленной работе проанализированы углеводный и гормональный статус, уровень макроэлементов в тканях почки возобновления интродуцированного в Среднюю полосу России тюльпана Эйхлера в период зимовки 2008-2009 гг., который отличался аномально теплой осенью и сильным промерзанием почвы с декабря по февраль на глубине залегания луковиц. Отмечали также изменение интенсивности ростовых процессов в тканях почки возобновления.

Объект и методы исследования

Тюльпан Эйхлера (*Tulipa eichleri* Regel) – редкий вид Восточного Закавказья, произрастающий на сухих склонах. Основными преимуществами дикорастущих видов тюльпана являются их высокая устойчивость к вирусу пестролепестности, возвратным заморозкам, а также способность в течение нескольких лет расти на одном месте без ежегодной выкопки [7]. Тюльпан Эйхлера успешно интродуцирован в Средней полосе России, в коллекции ГБС РАН с 1994 года. Этот вид может успешно использоваться в декоративном цветоводстве для оформления клумб и альпийских горок, благодаря высоким декоративным качествам: ярко-красные цветки высотой 6-8 см, высота растения – до 30 см. В ГБС РАН растения цветут в первой-второй декаде мая, заканчивают вегетацию во второй половине июня, образуя луковицу диаметром 2,0-4,0 см, в которой содержится запас питательных веществ, необходимый растению для прохождения периодов летнего сухопокоя, зимовки и быстрого формирования побега в ранневесенний период [8]. Опытные растения выращены на экспериментальном участке лаборатории. Пробы для анализов брали ежемесячно с октября (посадка луковиц в грунт) до апреля (начало отрастания). Выделяли почки возобновления, растительный материал лиофилизировали, измельчали, брали навеску для определения углеводов, фитогормонов (цитокининов и абсцизовой кислоты) и макроэлементов (N, P, K). Цитокинины (ЦТК) и свободную абсцизовую кислоту (АБК) определяли по разработанной ранее в лаборатории методике [9] с использованием на завершающем этапе метода ВЭЖХ. Качественный и количественный состав неструктурных сахаров определяли в водной вытяжке после экстракции в ультразвуковой ванне и центрифугирования фотокolorиметрически по разработанной в лаборатории методике [12, 13]. Для анализа макроэлементов применяли метод атомно-адсорбционной спектроскопии и фотометрии согласно ГОСТу 27262-97.

Результаты и обсуждение

Температура воздуха с октября 2008 по апрель 2009 г. была в основном выше средней многолетней, и только в конце декабря – первой декаде января она опустилась ниже нормы на 5-7°C, а в конце февраля стала близкой к средней многолетней (рис. 1). При этом устойчивый снежный покров 15-17 см сформировался только во второй декаде января. В первой декаде октября (посадка луковиц) температура воздуха на 3-4°C превышала среднюю многолетнюю. После посадки в грунт почка возобновления начала активно расти: за 20 дней прирост сухой массы составил около 100% от исходной величины. До третьей декады декабря температура воздуха оставалась выше средней многолетней, почва не замерзла. Почка возобновления продолжала расти, но темпы роста замедлились до 30-38% сухой массы в месяц. В конце декабря – начале января температура воздуха резко снизилась, при этом высота снежного покрова была только 3-4 см. Почва сильно промерзла на глубине залегания луковиц. Отрицательные температуры воздуха, близкие к норме, и глубокое промерзание почвы (несмотря на 20-23 см снежного покрова) сохранялись до конца февраля. Ростовые процессы в почке возобновления не прекратились. Так, в январе прирост составил более 50% сухого вещества, а в феврале только 1,6%.

В первой декаде марта температура воздуха на 3-4°C превысила среднюю многолетнюю, но по ночам отмечались заморозки, почва начала оттаивать (глубина промерзания 10-12 см), ростовые процессы в почке возобновления активизировались (прирост сухого вещества около 60%). В первой декаде апреля началось таяние снега,



и почва полностью оттаяла. Над ее поверхностью появился росток длиной 4,5 см, общая длина развивающегося из почки возобновления побега достигла 20 см.

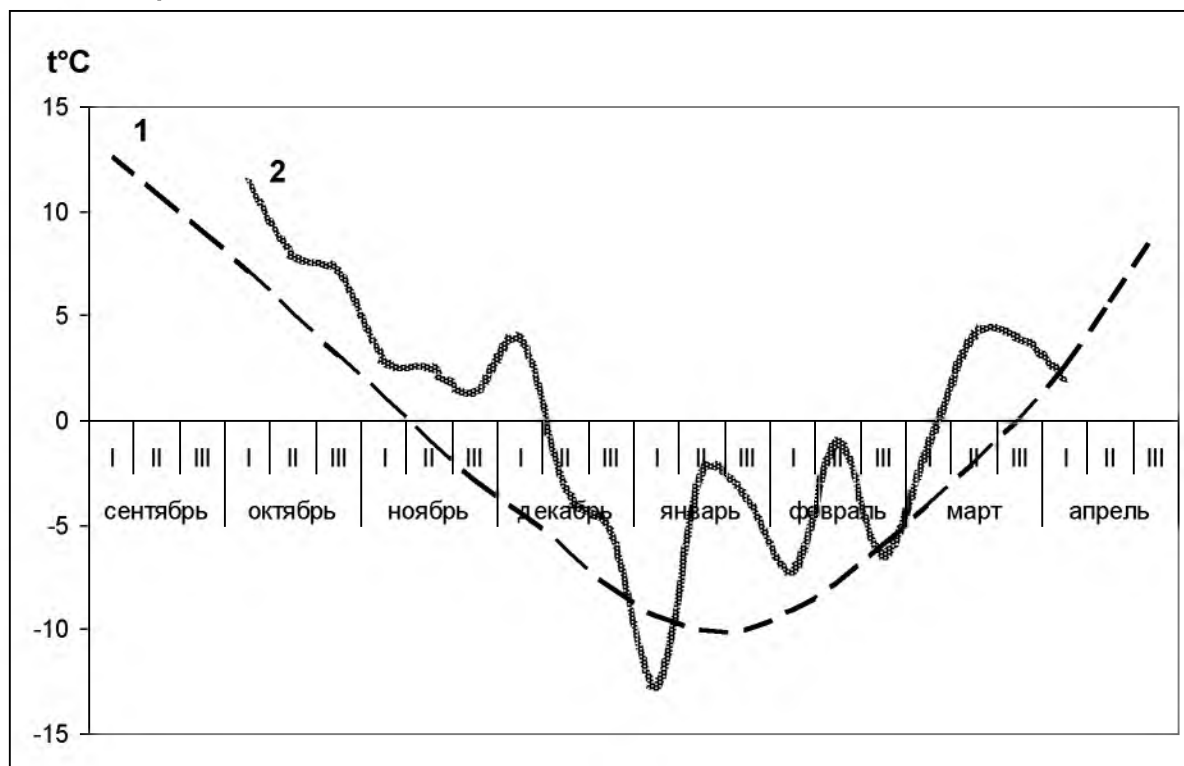


Рис. 1. Среднедекадная температура воздуха: 1 – средняя многолетняя по данным м.с. ВДНХ; 2 – температура в период зимовки 2008-2009 гг.

Неотъемлемой частью координации ростовых процессов в растении являются фитогормоны. Существует предположение, что эти вещества участвуют в регуляции активности генома по принципу транскрипционных каскадов [10]. В управлении одним и тем же процессом задействовано несколько фитогормонов, что делает систему регуляции более мобильной и позволяет быстро изменить интенсивность обмена веществ. Так, цитокинины на транскрипционном и трансляционном уровне воздействуют на активацию синтеза и новообразование белков, необходимых для повышения устойчивости растений при негативных внешних воздействиях. АБК участвует в экспрессии генов, регулирующих биохимические и физиологические процессы, поддерживающие гомеостаз тканей растительных организмов [11].

Перед посадкой луковиц в тканях почки возобновления отмечен высокий суммарный уровень ЦТК (преобладал зеатин-рибозид) и свободной АБК (13,8 мкг/г с.в.). В октябре, когда после посадки луковиц в грунт, шел активный рост почки возобновления, содержание свободной АБК в тканях снизилось в 2 раза (рис. 2), а суммарное содержание цитокининов осталось высоким. Однако следует отметить, что существенно изменился качественный состав ЦТК (рис. 3): после перехода от покоя к активному росту почти в 2 раза снизился уровень зеатина и зеатин-рибозида и значительно возрос уровень изопентиладенозина (ИПА-Р). В дальнейшем, с октября по февраль, суммарное содержание ЦТК снижалось, достигнув минимума в феврале, когда прирост массы почки возобновления был наименьшим. Качественный состав ЦТК в это время мало менялся – преобладали зеатин и его рибозид. Содержание свободной АБК незначительно возросло в декабре. Возможно, это была реакция на сильный мороз и промерзание почвы. К февралю уровень этого фитогормона снизился в 1,5 раза по сравнению с январем. В марте метаболические процессы в тканях почки возобновления активизировались. Гормональный статус ее тканей в этот период сходен с таковым в октябре, когда шло увеличение массы генеративного побега,



более чем на 40% поднялся уровень ЦТК за счет резкого увеличения (почти в 9 раз) содержания ИПА-Р. Возросло количество свободной АБК, возможно, этот подъем связан с отрицательными ночными температурами. В апреле сумма ЦТК и уровень АБК в тканях растущего из почки побега несколько снизились по сравнению с зимними месяцами. В составе цитокининов преобладали в это время ИПА-Р.

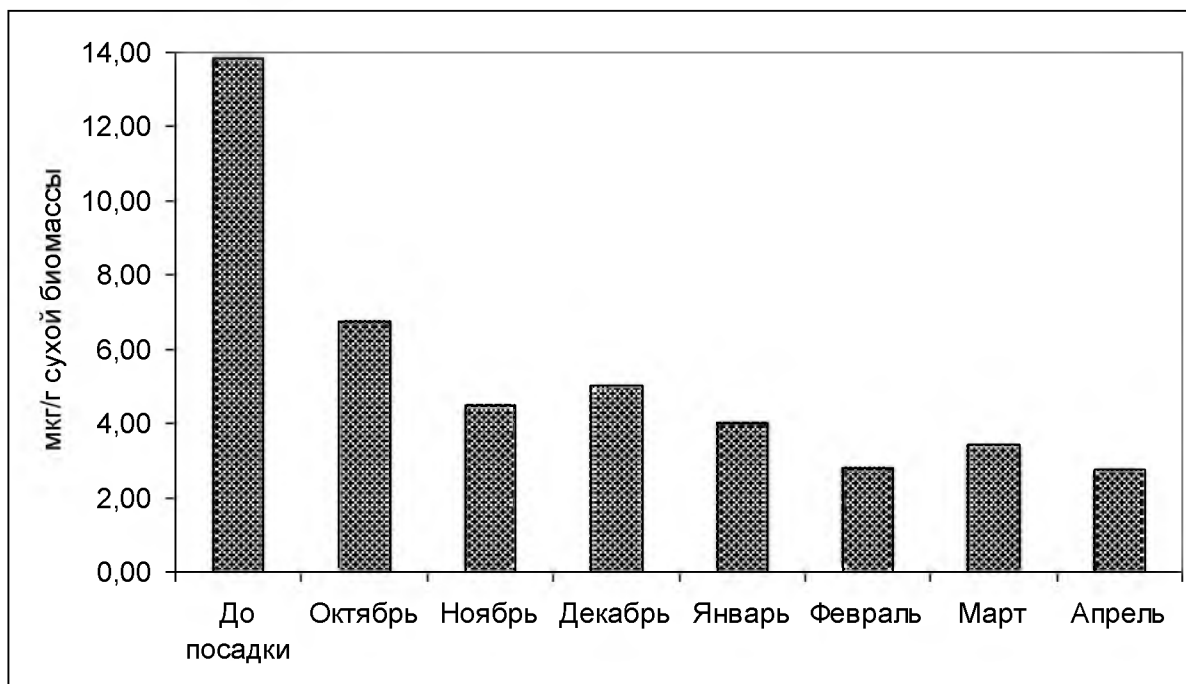


Рис.2. Динамика содержания АБК в тканях почки возобновления тюльпана Эйхлера

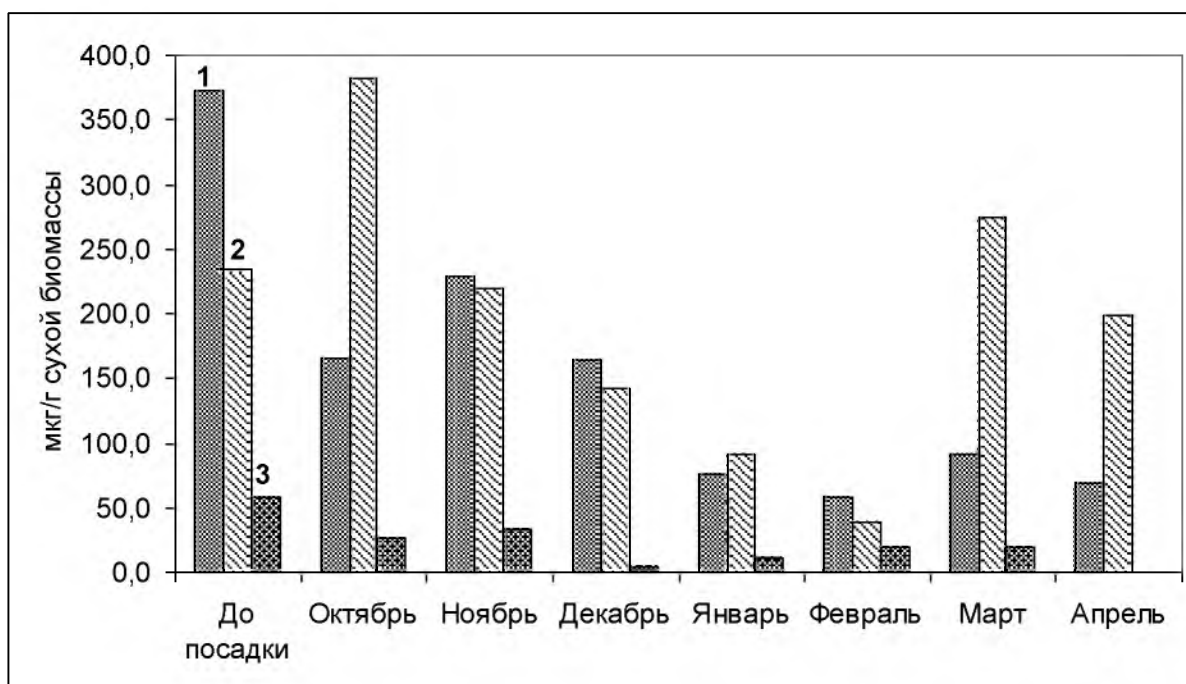


Рис.3. Динамика содержания цитокининов в тканях почки возобновления т. Эйхлера: 1- зеатин-рибозид; 2- ИПА-рибозид; 3 – зеатин.



В механизм регуляции метаболических изменений в тканях растения, который обеспечивает адекватную реакцию на изменения внешней среды, входят неструктурные углеводы. Они не только являются основным энергетическим субстратом, но и выполняют криопротекторную функцию. Эти вещества способны сохранять структуру белков мембраны и снижать концентрацию токсических соединений при охлаждении растений [4]. В углеводном пуле тканей почки возобновления перед посадкой луковиц преобладали водорастворимые полисахариды и крахмал (рис. 4). Уровень моносахаров (глюкозы и фруктозы) был по сравнению с ними в 2,5 раза ниже. В дальнейшем содержание моносахаров постепенно возросло, достигнув максимума (в 3 раза выше исходного) в марте – апреле, то есть в период интенсивного роста генеративного побега из почки, а количество крахмала медленно снижалось. В декабре-январе, при наиболее низких температурах воздуха отмечено повышение в 1,5 раза уровня водорастворимых полисахаридов, что, возможно, связано с протекторной функцией углеводов.

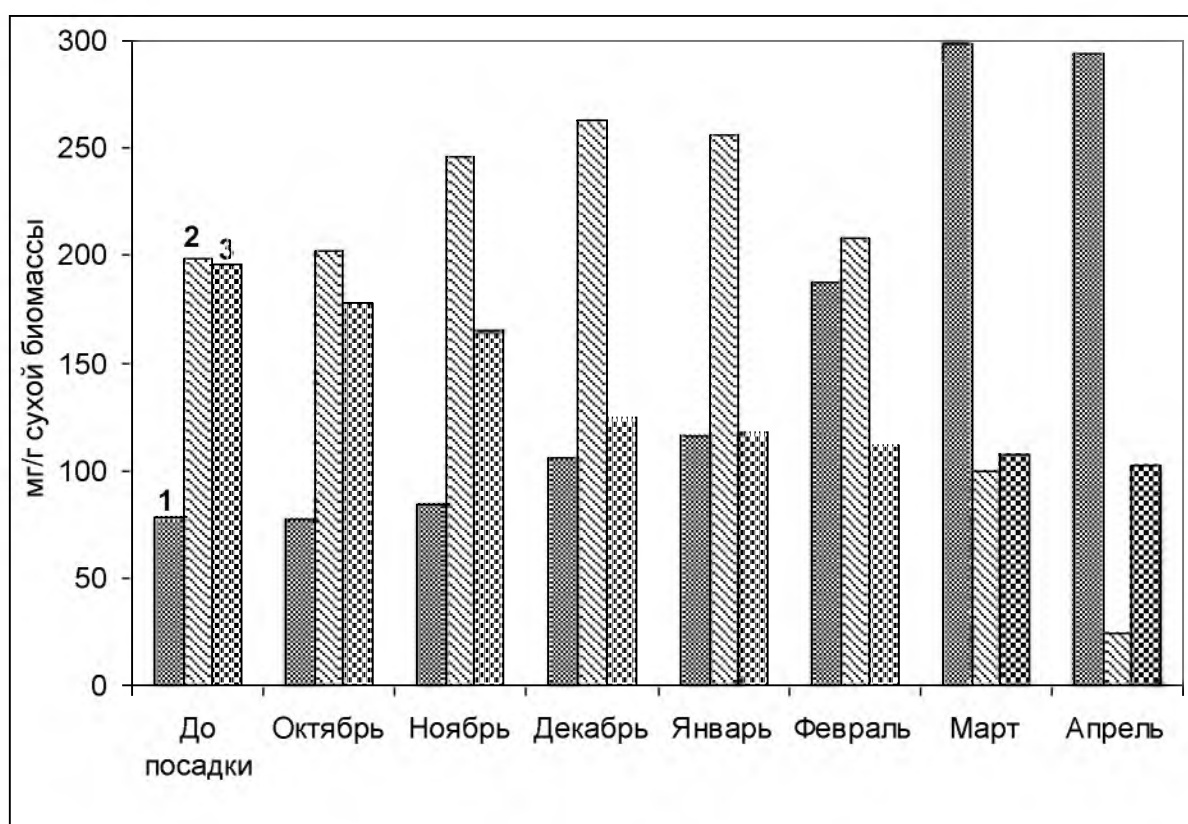


Рис. 4. Динамика содержания углеводов в тканях почки возобновления т. Эйхлера: 1 – моносахара; 2 – водорастворимые полисахариды; 3 – крахмал.

В период зимовки интенсивность метаболических процессов в тканях зимующих органов существенно меняется. В связи с этим была изучена динамика основных макроэлементов (азота, фосфора, калия) в тканях почки возобновления (рис.5). Содержание азота с октября постепенно повышалось, достигнув максимума в декабре, а затем вновь снижалось. Возможно, этот пик можно отнести к действию защитных механизмов, инициирующих синтез протекторных белков. Уровень фосфора, элемента обеспечивающего нормальную работу митохондрий и связанного с целостностью фосфолипидного слоя мембран клеток, в тканях почек возобновления повышен в октябре, когда нарастание массы почки возобновления было максимальным. Далее он постепенно снижался, достигнув минимума в феврале (наименьший прирост массы в почке возобновления); в марте-апреле, при возобновлении активного роста по-



бега, вновь увеличился. Повышенное содержание калия, регулирующего работу ряда ферментов, также было отмечено в периоды наибольшего нарастания массы почки возобновления (осень, весна).

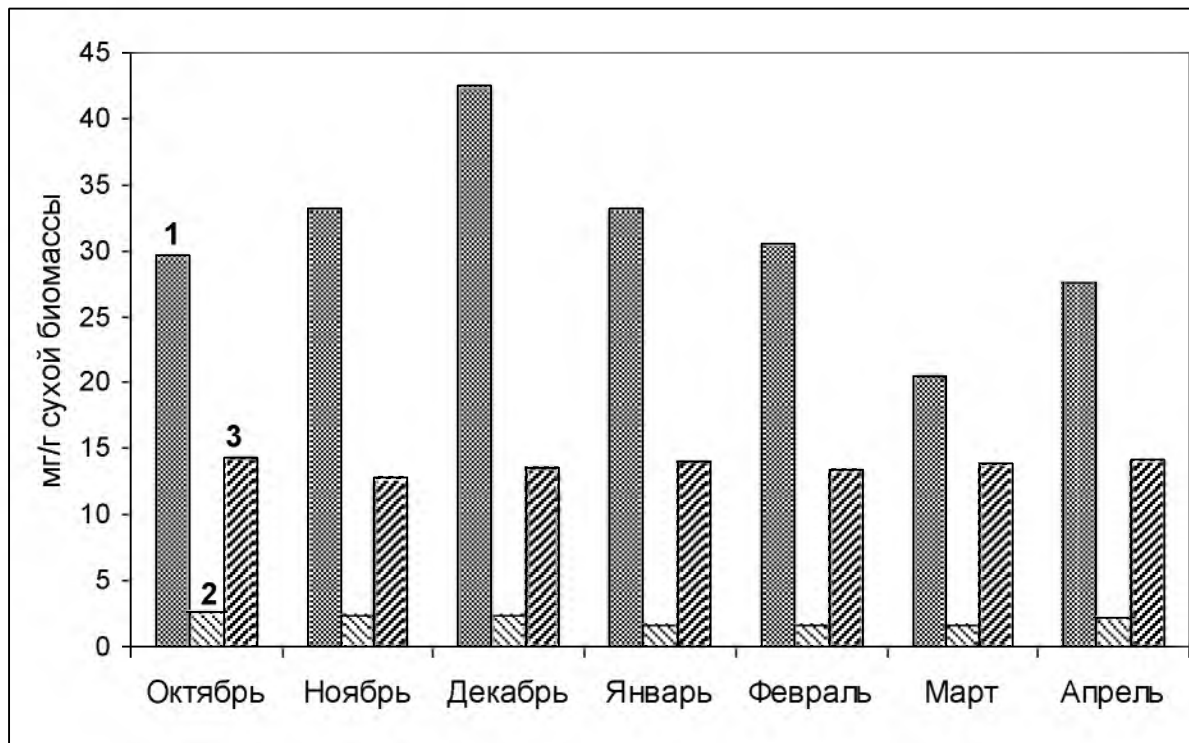


Рис. 5. Динамика содержания макроэлементов в тканях почки возобновления тюльпана Эйхлера: 1 – азот; 2 – фосфор; 3 – калий

Итак, после anomalно теплой осени резкое похолодание в третьей декаде декабря привело к изменению соотношения фитогормонов, углеводного пула и макроэлементов в тканях почки возобновления тюльпана Эйхлера. Далее в процессе зимовки эти показатели были частично сопряжены с погодными условиями. Вероятно, изменение интенсивности метаболизма в тканях зимующих луковиц, адекватное воздействию внешней среды позволило сохранить оптимальный уровень обмена веществ, поддержать гомеостаз клеток тканей и в итоге весной сформировать полноценный цветущий побег.

Список литературы

1. Базилевская Н.А. Об основах теории адаптации растений при интродукции // Бюл. Гл. бот. сада. АН СССР. – 1981. – Вып. 120. – С. 3-9.
2. Sakakibara H. Cytokinin Biosynthesis and Metabolism // Plant Hormones. Biosynthesis, Signal Transduction, Action / Ed. Davies P.I. Dordrent. – Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 2004. – P. 95–114.
3. Кулаева О.Н., Кузнецов В.В. Новейшие достижения и перспективы в области изучения цитокининов // Физиология растений. – 2002. – Т. 49. – С. 626–640.
4. Трунова Т.И. Растения и низкотемпературный стресс // 64 ежегодные Тимирязевские чтения 3 июня 2003. – М., 2007. – 53 с.
5. Кондратьева В.В., Семенова М.В., Олехнович Л.С. Гормональные аспекты зимовки лапчатки белой (*Potentilla alba*) и подснежника снежного (*Galanthus nivalis*) в средней полосе России // Мат. VII междунар. симпозиума «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». – М. Изд. РУДН, 2007. – Т.2. – С. 204-207.
6. Кондратьева В.В., Воронкова Т.В., Шелепова О.В., Олехнович Л.С. Физиолого-биохимические аспекты зимовки шалфея мускатного (*Salvia sclarea* L.) в средней полосе России // Изв. РАН. сер.биол. – 2008. – №3. – С.296-303.
7. Воронин В.В. Тюльпаны степей и гор. Алма-Ата: Кайнар, 1987. – 224 с.



8. Воронкова Т.В., Семенова М.В. Особенности роста побега и динамика содержания неструктурных углеводов в зимующих органах тюльпана Эйхлера // Мат-лы Междун. Науч. конф., посвящ. 75-летию основания Национального ботанического сада им. Н.Н. Гришко НАН Украины «Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах і дендропарках». – Київ: Фітосоціоцентр, 2010. – С. 445-446.

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

10. Романов Г.А. Как цитокинины действуют на клетку // Физиология растений. 2009. Т. 56.- № 2. – С. 295-319.

11. Yong J., Zhong J., Wang Z. Abscisic acid and cytokinins in the root exudates and leaves and their relationship to senescence and remobilization of carbon reserves in rice subjected to water stress during grain filling // Planta. – 2002. – V. 215. – № 4. – P. 645-652.

12. Воронкова Т.В., Шелепова О.В. Способ определения содержания водорастворимых углеводов и крахмала из одной навески. Патент №2406293.

13. Воронкова Т.В., Шелепова О.В. Способ определения содержания крахмала по содержанию глюкозы с учетом индивидуального коэффициента пересчета в растительном материале. Патент №2405306

CHANGES IN SOME PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL CHARACTERISTICS OF *TULIPA EICHLERI* REGEL BUDS TISSUES DURING WINTERING

V.V. Kondrat'eva

M.V. Semenova

T.V. Voronkova

O.V. Shelepova

*Institution of Russian Academy
of Science Main Botanical
Garden named after N.V. Tsitsin
RAS, Botanicheskaya st., 4,
Moscow, 127276, Russia*

e-mail:lab-physiol@mail.ru

Biometric parameters, the content of phytohormones (abscisic acid and cytokinins), carbohydrate and macroelements (N, P, K) in the *Tulipa eichleri* Regel central buds tissues during wintering 2008-2009, which is distinguished by an abnormally warm autumn and a strong freezing of the soil from December till February, were studied. Hormonal and carbohydrate status, level of macroelements changed in the tissues of bud depending on the temperature of air and soil, as well as intensity of growth processes in developing shoot. This allowed the tulip plants adequately responded to changing weather conditions.

Key words: *Tulipa eichleri* Regel, phytohormones, ABA, cytokinins, carbohydrates, macroelements, wintering