

ОСМОТИЧНО АКТИВНІ РЕЧОВИНИ В ЛИСТКАХ РОСЛИН-ІНТРОДУЦЕНТІВ РОДУ CHAENOMELES LINDL.

Досліджено динаміку вмісту фракцій неструктурних цукрів та розчинних білків у листках видів роду Chaenomeles Lindl. протягом вегетації. Встановлено залежність їхнього кількісного складу від фази сезонного розвитку рослин та гідротермічних факторів району інтродукції. За умов водного і температурного стресу значно зростає кількість осмотично активних речовин — лабільних форм білків та вуглеводів, які виконують протекторну функцію і підвищують стійкість інтродуцентів до посухи та перегріву у степовій зоні України.

Ключові слова: осмотично активні речовини, Chaenomeles Lindl.

Площа природних лісових ценозів у степовій зоні на території Дніпропетровської області становить 3–5% [4], тому актуальне значення для підвищення біорізноманітності має інтродукція рослин з інших ботаніко-географічних областей. Інтродукція рослин є найважливішим засобом збагачення культурної флори, а також невід’ємною складовою системи заходів щодо збільшення рослинно-сировинних ресурсів. Особливого значення вивчення підсумків інтродукційних випробувань деревних і кущових рослин набуває у степовій зоні України, яка зазнає найсильнішого антропогенного тиску на рослинність.

Розроблені теоретичні та методологічні основи інтродукції рослин ґрунтуються насамперед на вивченні ботаніко-географічних, флористичних та екологічних особливостей інтродукованих рослин. Існують різні методичні підходи до оцінки результатів інтродукції, більшість з яких передбачає дослідження морфометричних показників, залишаючи поза увагою функціональні аспекти життєдіяльності інтродуцентів, фізіолого-біохімічні механізми їх пристосувальних реакцій в умовах району інтродукції. Вивчення цих питань є актуальним, оскільки в умовах інтродукції відбуваються значні зміни метаболізму (процесів асиміляції і

дисиміляції, енергії росту тощо), внаслідок чого розширюється спектр адаптивних реакцій у відповідь на вплив факторів середовища. Особливого значення такі дослідження набувають в умовах степової зони України, які характеризуються вираженою континентальністю, що зумовлює необхідність відбору форм інтродуцентів, стійких до гідротермічних стресів.

Здатність рослин реагувати відповідним чином на зовнішні впливи є необхідною умовою їхнього існування та адаптації до умов довкілля. В рослинному організмі метаболічні процеси збалансовані, що забезпечується механізмами регуляції пристосувальних реакцій, серед яких важливу роль відіграють осмотично активні речовини. До останніх належать розчинні вуглеводи, білки, пролін та інші амінокислоти [14, 17]. Завдяки здатності цих речовин впливати на осмотичний потенціал вони функціонують як осморегулятори. Їхніми особливостями є те, що вони не здатні подолати клітинні мембрани без допомоги енергозалежних транспортних систем і більшість з них є електронейтральними в середовищі з рН 7,0. Остання властивість дає змогу акумулювати високі внутрішні концентрації осмотично активних речовин без суттєвого порушення вмісту макромолекул [9]. Крім осморегуляторної дії, деякі

осмотично активні речовини, які накопичуються за несприятливих умов, володіють протекторними якостями, що виявляється їхньою здатністю до взаємодії з клітинними макромолекулами і стабілізації їх нативної конфорації [21].

Вміст осмотично активних речовин залежить від умов існування рослин. Так, за умов водного дефіциту у рослин відбувається порушення відтоку метаболітів, гальмування біосинтетичних процесів, зниження інтенсивності фотосинтезу [9]. Вуглеводний обмін у стресових умовах змінюється в бік накопичення розчинних цукрів, які виступають як осморегулятори, що підвищують водоутримувальну здатність рослин [17]. Інші функції розчинних вуглеводів можуть бути пов'язані з нейтралізацією вільних радикалів, метаболічною детоксикацією [18]. Продуктивність та стійкість рослин значною мірою залежать від білкового обміну, зокрема від синтезу фракції розчинних білків [13], які є також осмотично активними речовинами і беруть участь у створенні осмотичного тиску [19] та осморегуляції клітин [5], що є одним з механізмів адаптації рослин, зокрема до низьких температур [1] та посушливих

умов [3]. У зв'язку з цим метою роботи було визначення стійкості рослин-інтродуцентів за кількісним складом осмотично активних речовин у листках за різних гідротермічних умов періоду вегетації.

Об'єкти та методи досліджень

Об'єктами дослідження були представники роду *Chaenomeles* Lindl. (*Rosaceae* Juss.), інтродуковані у ботанічному саду Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара: *Ch. japonica* (Thunb.) Lindl., *Ch. maulei* (Mast.) Schneid., *Ch. cathayensis* (Hemsl.) C.K. Schneid., *Ch. sinensis* (Thouin) Koehne Gatt. Останній вид, який тривалий час відносили за *A. Rehder* [20] до роду *Chaenomeles*, внаслідок чого в облікових відомостях та каталозі Ботанічного саду його розглядають як хеномелес китайський, за сучасними уявленнями [15] є представником монотипного роду *Pseudocydonia* — *P. sinensis* C.K. Schneid. У зв'язку з цим більш коректною буде узагальнена назва об'єктів дослідження як представників групи айвоподібних порід підродини *Maloideae* [6].

Природні ареали досліджуваних видів розташовані у Східній Азії: *Ch. japonica* — у Ки-

Таблиця 1. Погодні умови періодів вегетації

Місяць	Середньомісячна температура повітря, °С			Температура, °С		Сума опадів за місяць, мм		
	норма*	фактична	відхилення від норми	мінімальна	максимальна	норма*	фактична	% від норми
Травень	15,9	14,5	-1,4	2,0	28,4	46	26,6	59
		15,5	-0,9	4,4	27,3		61,8	135
Червень	19,6	19,8	+0,2	6,8	30,5	59	10,3	17
		22,5	+2,9	9,8	37,8		13,4	22
Липень	21,3	22,2	+0,9	11,5	38,0	56	76,8	138
		24,1	+2,8	13,3	38,0		42,5	77
Серпень	20,4	23,6	+3,2	10,2	38,9	37	23,3	62
		20,8	+0,4	7,7	31,9		12,3	32
Вересень	15,1	15,3	+0,2	4,3	32,3	36	71,0	197
		17,0	+1,9	4,0	29,4		75,0	208

Примітка: * — середньобагаторічні значення кліматичних показників; у чисельнику наведено дані за вегетаційний період 2008 р., у знаменнику — 2009 р.

таї та Японії, *Ch. maulei* — у Японії, *Ch. cathayensis* — у Західному Китаї, *Ch. sinensis* — у Південно-Східному Китаї. Більшість видів є помірно посухостійкими, але недостатньо зимостійкими. Рідко трапляються в культурі, здебільшого в ботанічних садах і дендропарках, крім *Ch. maulei*, який є найбільш стійким та широко розповсюдженим в Україні як декоративна і плодова рослина [7]. Плоди хеномелесів мають цінні поживні якості [8], але як плодові рослини в Україні хеномелеси ще не набули поширення. Більш відомі вони в культурі як гарноквітучі рослини, які цінують також за невеликі розміри, але в умовах інтродукції хеномелеси можуть бути недостатньо стійкими до екстремальних факторів довкілля [2], що зумовлює необхідність проведення дослідження ступеня стійкості хеномелесів до умов степової зони.

Динаміку вмісту розчинних білків у листках вивчали за методом Braedford [16], неструктурних вуглеводів (відновлюючих цукрів і сахарози) — за методом, описаним Х.Н. Починком [10]. Проводили аналіз сухого рослинного матеріалу у п'яти повторностях. Результати обробляли статистично за загальноприйнятими методами [11].

Дослідження проводили впродовж двох вегетаційних періодів, які відзначалися стресо-

вими умовами для рослин (табл. 1). Аналіз кліматичних даних свідчить, що температурний режим вегетаційного періоду 2008 р. вирізнявся більш високими середньомісячними температурами, досягаючи найбільшої різниці з нормою (на 3,2 °С) у другій половині літа (у серпні). Найбільш зволуженими були липень та вересень (опаді відповідно 138 та 197% від норми). У 2008 р. спостерігали два періоди глибокої тривалої посухи: у травні—червні більш критичним був фактор зневоднення, у серпні — надмірно високі температури, які спричиняють підвищення випаровування води, поглиблення водного стресу і перегріву рослин.

У 2009 р. найбільш спекотною була перша половина літа — у червні та липні середньомісячна температура перевищувала норму на 2,9 та 2,8 °С відповідно. Літні місяці відзначалися меншою кількістю опадів, що спричинило більш тривалу посуху у червні—серпні порівняно з попереднім сезоном. Стресові умови зумовлені поєднанням малої кількості опадів (22; 77 і 32 % від норми) і високої температури повітря, яка досягала максимальних значень — 31–38 °С.

Результати та обговорення

Одержані дані свідчать, що динаміка накопичення цукрів у листках хеномелесів за-

Таблиця 2. Вміст розчинних цукрів у листках хеномелесів у різні фази сезонного розвитку рослин, % на суху масу

Вид	Фаза								
	Активний ріст			Прихований ріст			Фізіологічний спокій		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Ch. japonica</i>	12,40	5,30	7,10	10,70	4,49	5,47	11,93	4,74	6,93
	12,06	5,06	6,89	11,31	5,00	6,31	12,03	5,45	6,58
<i>Ch. maulei</i>	13,31	5,09	7,95	11,34	4,44	6,67	12,31	5,23	6,80
	12,86	4,95	6,85	11,45	5,25	6,19	12,21	5,58	6,63
<i>Ch. cathayensis</i>	13,12	4,61	8,25	11,26	4,42	6,61	12,10	4,75	7,41
	12,31	5,21	7,10	11,13	5,16	6,02	12,34	5,21	7,13
<i>Ch. sinensis</i>	14,65	5,32	9,20	11,78	4,71	6,82	12,05	4,95	6,83
	12,44	5,82	6,86	11,76	5,88	6,19	11,90	5,23	6,53

Примітка: 1 — сума цукрів; 2 — сахароза; 3 — редуруючі цукри; у чисельнику наведено дані за вегетаційний період 2008 р., у знаменнику — 2009 р.

лежить як від фази сезонного росту і розвитку рослин, так і від гідротермічних умов регіону. В 2008 р. відносно високий вміст цукрів (12,68–14,65%) спостерігався у період, коли рослини перебували у фазі активного росту, що пояснюється активністю метаболічних процесів, зокрема фототрофного живлення рослин (табл. 2). У цей час гідротермічні умови зволоження були не досить сприятливими для рослин.

Проходження рослинами фази вторинного (прихованого) росту відбувалося у більш сприятливих умовах, а вміст цукрів знизився до 10,70–11,78%. У цей період активізувалася донорська функція листків, пов'язана з відтоком асимілятів в інші органи рослин, що, поряд з достатнім зволоженням, зумовило зменшення кількості розчинних цукрів у листках. Наступна фаза фізіологічного спокою рослин та підготовки до осіннього загартовування, яка припадає на кінець літа — початок осені, відбувалася за умов надмірно високих температур і недостатнього зволоження. За таких умов спостерігається зростання сумарного вмісту розчинних цукрів (11,93–12,37%). Визначення якісного складу цукрів виявило переважання редуруючих форм порівняно із сахарозою. Одержані дані узгоджуються з літературними даними [9] про те, що вищий порівняно з іншими формами вміст моноцукрів є показником стійкості рослин до посухи.

Результати вивчення динаміки вмісту розчинних цукрів протягом періоду вегетації 2009 р. (табл. 3) підтвердили виявлені закономірності зміни суми цукрів у листках хеномелесів за стресових умов. Так, під час активного росту за умов посухи сума цукрів становила 11,86–12,44%. У липні, коли кількість опадів дещо збільшилася, спостерігали зменшення вмісту цукрів (11,13–11,76%).

З огляду на отримані результати синтезу розчинних білків видів роду *Chaenomeles* залежить від гідротермічних умов періоду вегетації, видових особливостей та фази сезонного росту і розвитку рослин. У період вегетації 2008 р. (див. табл. 3) на посушливі умови червня рослини видів *Ch. maulei*, *Ch. cathayensis* відреагували підвищеним синтезом розчинних білків (1,874–2,109 мг/г). Ця тенденція особливо чітко виявилася у серпні, за умов водного і температурного стресу, коли в усіх видів хеномелесів значно підвищився рівень розчинної білкової фракції, порівняно з досить сприятливим для рослин липнем: у *Ch. japonica* — на 34,9%, у *Ch. cathayensis* — на 73,8%, у *Ch. sinensis* — на 137,8%, а у *Ch. maulei* — більше ніж на два порядки. Найбільшим вміст білків у цей час був у *Ch. sinensis* — 3,182 мг/г.

Вегетаційний сезон 2009 р. у Степовому Придніпров'ї був більш посушливим порівняно з попереднім сезоном. Такі умови

Таблиця 3. Вміст розчинних білків у листках хеномелесів протягом вегетації, мг/г сухої маси

Вид	Травень	Червень	Липень	Серпень	Вересень
<i>Ch. japonica</i>	<u>3,384±0,218</u>	<u>1,815±0,103</u>	<u>1,527±0,013</u>	<u>2,061±0,095</u>	<u>0,768±0,017</u>
	4,640±0,020	6,790±0,030	6,880±0,008	7,400±0,020	—
<i>Ch. maulei</i>	<u>0,604±0,078</u>	<u>1,874±0,093</u>	<u>0,092±0,007</u>	<u>1,083±0,047</u>	<u>0,727±0,059</u>
	5,740±0,090	6,440±0,050	8,760±0,020	9,160±0,160	—
<i>Ch. cathayensis</i>	<u>1,954±0,123</u>	<u>2,109±0,247</u>	<u>1,438±0,105</u>	<u>2,491±0,146</u>	<u>2,260±0,056</u>
	7,320±0,060	7,690±0,050	8,530±0,030	10,580±0,050	—
<i>Ch. sinensis</i>	<u>2,728±0,211</u>	<u>2,978±0,123</u>	<u>1,338±0,136</u>	<u>3,182±0,203</u>	<u>0,810±0,069</u>
	4,730±0,007	6,700±0,060	8,390±0,090	9,190±0,070	—

Примітка: у чисельнику наведено дані за вегетаційний період 2008 р., у знаменнику — 2009 р.

сприяли накопиченню більшої кількості розчинних білків у всіх досліджуваних видів. Так, якщо прийняти вміст білків у листках хеномелесів у відповідні місяці 2008 р. за 100%, то наступного року значення цього показника зросли на 137,1–950 % у фазі активного росту, на 225,0–364,6 % — у фазі прихованого (вторинного) росту, на 450,5–925,2 % — у фазі фізіологічного спокою рослин.

Проведений кореляційний аналіз засвідчив, що між кількістю опадів і вмістом розчинних білків існує зворотний зв'язок ($r = -0,67 \dots -0,86$), що підтверджується даними двох років спостережень про зростання вмісту фракції лабільних білків, які відіграють важливу осморегуляторну роль. Протекторна роль осмотично активних речовин полягає у біохімічному захисті рослин у посушливих умовах, при цьому існує певний зв'язок між вмістом розчинних цукрів і білків [12] — цукри забезпечують стійкість клітин за рахунок оптимального розподілу в цитоплазмі чутливої до температури фракції білків. Захист останніх відбувається шляхом утворення водневих зв'язків між СО- і NH- групами поліпептидного ланцюга білкових молекул з ОН-групами низькомолекулярних цукрів [1].

Таким чином, у ході досліджень виявлено залежність кількісного складу цукрів від гідротермічних умов навколишнього середовища. Одержані дані засвідчили, що несприятливі фактори (недостатнє зволоження, підвищена температура) зумовлюють синтез вуглеводів у листках рослин роду *Chaenomeles*.

Накопичення неструктурних вуглеводів залежить також від фази сезонного розвитку рослин. Серед розчинних цукрів переважають відновлюючі цукри, що свідчить про достатню стійкість досліджуваних видів хеномелесів до умов вегетації в даному інтродукційному районі. За результатами досліджень встановлено, що посушливі умови та високі температури сприяють збільшенню вмісту розчинних білків.

Накопичення осмотично активних речовин у тканинах листків свідчить про наявність біохімічного механізму, який активно реагує на стресові умови і забезпечує успішну адаптацію до несприятливих факторів вегетаційного періоду видів роду *Chaenomeles*, інтродукованих у степову зону України.

1. Бухольцев А.Н. Биохимические особенности проростков кукурузы, закаленных к холоду постоянно пониженной и переменной температурами // Физиологические механизмы адаптации и устойчивости растений. — Новосибирск, 1988. — С. 84–96.

2. Дендрофлора України. Дикорослі й культивовані дерева і кущі. Покритонасінні / М.А. Кохно, Н.М. Трофименко, Л.І. Пархоменко та ін. — Ч. 2. — К.: Фітосоціоцентр, 2005. — 716 с.

3. Долгова Л.Г. Деякі питання білкового обміну рослин-інтродуцентів // Матеріали міжнар. наук.-практ. конф. «Наука і освіта». — Дніпропетровськ, 2003. — С. 15–16.

4. Екологічний атлас Дніпропетровської області. — Дніпропетровськ, 2003. — 46 с.

5. Жолкевич В.Н., Зубкова Н.К., Маевская С.Н. и др. Взаимодействие теплового шока и водного стресса у растений. Осморегуляция в листьях растений хлопчатника при последовательном действии кратковременной гипертермии и почвенной засухи // Физиология растений. — 1997. — 44, № 4. — С. 613–623.

6. Клименко С.В. Айва: биоэкология, морфология, репродукция, сорта. — К.: Логос, 2011. — 243 с.

7. Клименко С.В., Недвига О.Н., Клименко С.Б. Перспективные формы хеномелеса (*Chaenomeles* Lindl.) на севере Украины // Интродукция и акклиматизация растений. — К.: Наук. думка, 1989. — Вып. 11. — С. 84–87.

8. Клименко С.В., Недвига О.Н., Скрипка Е.В. Биологически активные вещества новых плодовых растений // Матеріали III Всеукр. конф. з мед. ботаніки. — К.: Б. в., 1992. — С. 66–67.

9. Майор П.С., Козіна Г.Я., Сливка Л.В. Вміст розчинних цукрів у рослинах озимої пшениці протягом осінньо-зимового періоду // Фізіологія та біохімія культурних рослин. — 2010. — 42, № 2. — С. 174–182.

10. Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. — К.: Наук. думка, 1976. — 386 с.

11. *Приседський Ю.Г.* Статистична обробка результатів біологічних експериментів. — Донецьк: Кассіопея, 1999. — 210 с.
12. *Трунова Т.И., Кузина Г.В., Бочарова М.А., Астахова Н.В.* Рост и морозостойкость растений // Рост и устойчивость растений. — Новосибирск: Наука, 1988. — С. 133–144.
13. *Шацька Р.М.* Зміна фракційного складу білків у листках деревних рослин в умовах підвищеного вмісту цинку // Інтродукція та акліматизація рослин. — 1982. — Вип. 21. — С. 69–72.
14. *Шевякова Н.И., Рощупкин Н.В., Парамонова Н.В., Кузнецов В.В.* Стрессорный ответ клеток *Nicotiana sylvestris* L. на засоление и высокую температуру // Физиология растений. — 1994. — **41**. — С. 558–565.
15. *Bartish I.V., Rumpunen K., Nybom H.* Genetic diversity in *Chaenomeles* (Rosaceae) revealed by RAPD analysis // Plant Syst. Evol. — 1999. — N 214. — P. 131–145.
16. *Braedford M.M.* A rapid and sensitive method quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding // Anal. Biochem. — 1976. — P. 248–254.
17. *Brown A., Simpson J.* Water relations of sugar-tolerant yeasts: the role of intracellular polyols // J. Gen. Microbiol. — 1972. — P. 589–591.
18. *Pharr D.M., Stoop J. M.H., Williamson J.D. et al.* The dual role of mannitol as osmoprotectant and protoassimilate in celery // Hortscience. — 1995. — **30**. — P. 1182–1188.
19. *Pritchard J., Wylh Jones R.W., Tomos A.D.* Turgor growth and rheological gradients of wheat root following osmotic stress // J. Exp. Bot. — 1991. — **42**. — P. 1043–1049.
20. *Rehder A.* Manual of cultivated trees and shrubs Hardy in North America. — New York, 1949. — P. 399–401.
21. *Samuel D., Kumer R.K.S. et al.* Proline is a protein solubilizing solute // Biochem. Mol. Biol. — 1997. — **41**. — P. 235–242.

Рекомендувала до друку С.В. Клименко

И.А. Зайцева, Л.Г. Долгова

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Украина, г. Днепропетровск

ОСМОТИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ ВЕЩЕСТВА В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ-ИНТРОДУЦЕНТОВ РОДА *CHAENOMELES* LINDL.

Изучена динамика содержания фракций неструктурных сахаров и растворимых белков в листьях видов рода *Chaenomeles* Lindl. в течение вегетации. Установлена зависимость их количественного состава от фазы сезонного развития растений и гидротермических факторов района интродукции. В условиях водного и температурного стресса значительно возрастает количество осмотически активных веществ — лабильных форм белков и углеводов, которые выполняют протекторную функцию и повышают устойчивость интродуцентов к засухе и перегреву в степной зоне Украины.

Ключевые слова: осмотически активные вещества, *Chaenomeles* Lindl.

I.O. Zaitseva, L.G. Dolgova

Oles' Gonchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine, Dnipropetrovsk

THE OSMOTIC ACTIVE SUBSTANCES IN LEAVES OF INTRODUCED SPECIES OF GENUS *CHAENOMELES* LINDL.

The dynamic quantity of fractions of soluble sugars and proteins in leaves of species of genus *Chaenomeles* Lindl. have been studied during vegetative periods. Dependence of their content on phases of seasonal development and hydrothermal factors in the introduction region is determined. The content of osmotic substances increased under the conditions of water and temperature stresses. The infinite complex of sugars and proteins plays protective function and increase resistance of introduced plants to draught and overheat in Steppe zone of Ukraine.

Key words: osmotic active substances, *Chaenomeles* Lindl.