

УДК 581.1:631.529

І. О. Зайцева, Л. Г. Долгова

Дніпропетровський національний університет

ОСОБЛИВОСТІ СЕЗОННИХ ЗМІН БІЛКОВОГО ОБМІНУ ВИДІВ РОДУ *SYRINGA L.*, ІНТРОДУКОВАНИХ У СТЕПОВЕ ПРИДНІПРОВ'Я

Визначені особливості динаміки вмісту розчинних білків та специфічність їх накопичення у пагонах та листках шести видів бузків залежно від перебігу фенофаз сезонного розвитку та впливу температурного фактора і умов зволоження із застосуванням методу регресійного аналізу.

The creative legitimacies of the dynamics albumen maintenance and peculiarity of them accumulation in sprouts and leafs six lilac species under dependence of the phenophase seasonal development and influence of hydrottemperature factors were investigated. the regression methods of analysis were used in this investigation.

На основі порівняльно-фізіологічних досліджень інтродуцентів можна виявити найбільш пристосовані форми з широкими адаптаційними можливостями. Серед численних абіотичних факторів, які впливають на процес інтродукції, температура та зволоженість є найбільш важливими. На цей час існує багато відомостей, часто досить суперечних, щодо фізіолого-біохімічних механізмів стійкості рослин до дії екстремальних гідротермічних умов [1; 9; 12; 15]. Фізіологічні механізми пошкодження рослин звичайно пов'язані з порушенням узгодженості метаболічних процесів. Так, за умови низьких температур спостерігається зсув оптимумів основних фізіологічних процесів у бік низьких температур. Ці зміни мають компенсаторний характер і забезпечуються підвищенням енергетичного потенціалу рослин, акумуляцією АТФ, збільшенням білоксинтезуючої активності, підвищенням активності ферментів тощо [16; 7; 14]. У посушливих умовах неспецифічні реакції метаболізму проявляються насамперед у зменшенні інтенсивності фотосинтезу, вмісту пластичних речовин рослинної клітини – вуглеводів і білків, підсиленні фотодихання [18; 17; 6].

Велике значення у формуванні адаптаційного синдрому має білоксинтезуюча система. За даними дослідників [8; 11; 10], відповідна реакція білоксинтезуючої системи на дію різних стресорів має як спільні, так і специфічні ознаки. Так, вплив водного стресу проявляється у змінах білкового метаболізму, спрямованих на зростання активності протеолітичних ферментів, хоча накопичення вільних амінокислот, яке одночасно відбувається, пов'язане не тільки з протеолізом білків, але і з синтезом деяких амінокислот [2].

Основні адаптивні реакції білкової системи відбуваються в перші години після стресу і полягають у значному зростанні протеолітичної активності та невеликому збільшенні вмісту загального білка [3]. За даними інших дослідників [13], формування властивостей холодо- та морозостійкості значною мірою корелює з абсолютним вмістом білка в клітині. В процесі холодогового загартування індукуються помітні зміни білкового обміну вегетативних органів рослин: збільшення вмісту сумарних розчинних білків та змінення їх поліпептидного складу, що проявляється у появі нових поліпептидів, число й молекулярна маса яких може варіювати залежно від виду тканини і ступеня морозостійкості.

Дослідження білкового обміну рослин є важливою складовою вивчення

механізмів інтродукційної адаптації. У зв'язку з цим метою наших досліджень було встановлення певних закономірностей динаміки вмісту розчинних білків у тканинах вегетативних органів рослин-інтродуцентів на прикладі видів родового комплексу *Syringa L.*, інтродукованих у Степове Придніпров'я. Інтродукція бузків, яких налічується близько 30 таксонів, у степову зону України представляє як практичний інтерес завдяки високим декоративним якостям посадкового матеріалу, так і теоретичну цінність щодо вивчення процесу адаптації мезофітних і недостатньо морозостійких рослин у даному районі.

Матеріали та методи

Об'єктами досліджень служили рослини шести видів бузків колекції ботанічного саду ДНУ, які представляють основні райони природного зростання роду та характеризуються різним ступенем адаптивних можливостей у даному інтродукційному районі: *S. vulgaris*, *S. josikae* (Південна Європа, Карпати), *S. persicae* (Середня Азія) та три китайських види *S. oblata*, *S. reflexa* та *S. yunnanensis* (Північно-Східний, Центральний та Південно-Західний Китай відповідно). Погодні умови року спостережень були несприятливими для життєдіяльності рослин – практично відсутні опади у травні і вересні (4,6 та 6,7 мм проти 46 та 37 мм за нормою) спричинили розвиток глибокої та тривалої посухи.

Дослідження проводили впродовж року, щомісячно відбираючи проби листя та пагонів. Вміст білків визначали у повітряно-сухих рослинних тканинах за методом Бредфорд [19]. Речовину екстрагували боратним буфером; кількісно визначали на ФЕК.

Результати дослідів співставляли із фазами сезонного росту й розвитку рослин, для чого проводили фенологічні спостереження. За загальноприйнятими методиками [5] фіксували строки настання та тривалість фенофаз вегетативного та генеративного розвитку рослин, входження у стан фізіологічного спокою та вихід із нього.

Результати та їх обговорення

Аналіз одержаних даних свідчить про те, що динаміка накопичення сумарних білків у листках і пагонах видів бузків змінюється в річному циклі розвитку та певною мірою залежить від кліматичних умов. Результати експериментальних досліджень, які відображують динаміку змінення вмісту сумарних розчинних білків у тканинах листя та однорічних пагонів бузків, представлені на рис.1–4. Наведені результати дають підстави припустити наявність певних закономірностей, якими визначається білковий метаболізм рослин-інтродуцентів протягом періоду вегетації та зимового спокою. Спрямованість та ступінь прояву цих зв'язків може слугувати одним із критеріїв стійкості рослин в умовах даного району інтродукції – Степового Придніпров'я.

Динаміка накопичення сумарних білків у вегетативних органах бузків визначається зовнішніми факторами – температурними умовами та зволоженістю, а також залежить від фізіологічного стану рослин у тій чи іншій фазі сезонного розвитку. Для усіх досліджуваних видів характерний підвищений вміст білка на початку вегетації – у першій декаді березня, коли спостерігається перша фаза весняного відновлення вегетації – набухання бруньок. Цьому періоду передують тривалий період зимового (відносного) спокою однорічних пагонів. Тому рівень вмісту білків у пагонах у ранньовесняний період залежить від інтенсивності накопичення запасних речовин у передзимовий період та витричання їх під час відносного спокою. Більш ранні строки відновлення вегетації відмічені у видів з високим вмістом білка в пагонах (1,255–1,517 мг/г·10⁻¹). Пізніше за інші види виходять із стану відносного спокою *S. josikae* та *S. reflexa* з низьким вмістом білка в пагонах (1,099 та 0,901 мг/г·10⁻¹).

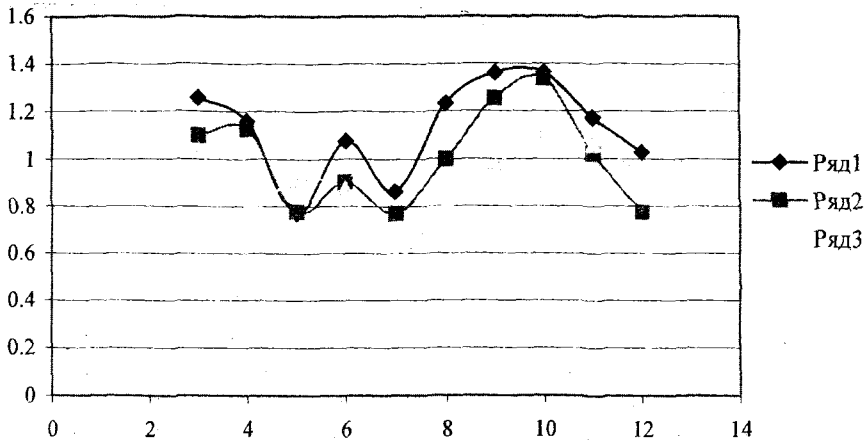


Рис. 1. Вміст білка в пагонах бузків по місяцях, мг/100 мг сухої речовини:
ряд 1 – *S. vulgaris*; ряд 2 – *S. josikae*; ряд 3 – *S. persicae*

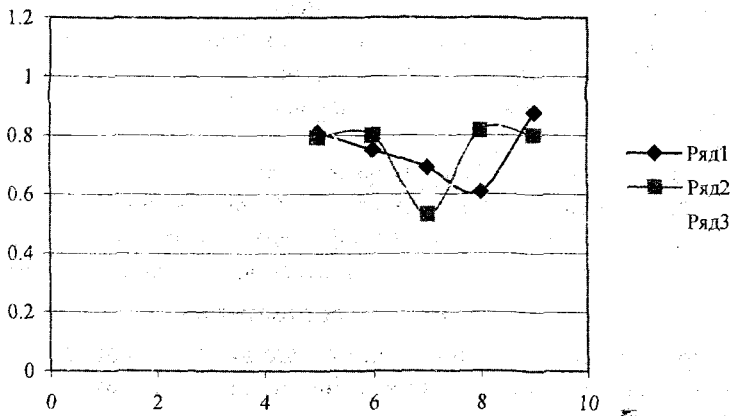


Рис. 2. Вміст білка в листках бузків по місяцях, мг/100 мг сухої речовини:
ряд 1 – *S. vulgaris*; ряд 2 – *S. josikae*; ряд 3 – *S. persicae*

Надалі узагальнений хід динаміки вмісту сумарних білків характеризується такими особливостями: зниженням кількості білків у фазі активного росту пагонів та листків та у перший критичний період розвитку рослин – під час цвітіння, коли інтенсивно витрачаються енергомісткі та пластичні запасні речовини; збільшенням кількості білків при переході пагонів від лінійного росту до вторинного (прихованого) росту, коли відбувається формування вторинних тканин пагонів, їх здерев'яніння та активні синтетичні процеси.

Другий мінімум вмісту білка співпадає із наступним критичним періодом розвитку рослин – зав'язуванням плодів, яке у бузків відбувається у червні. Ця фаза сезонного розвитку пов'язана також із значними витратами пластичних речовин та енергетичних ресурсів рослини. В подальшому кількість білка в однорічних пагонах поступово підвищується, досягаючи максимуму у жовтні. Протягом цього часу у липні-серпні закінчується визрівання і вторинний (прихований) ріст пагонів, відбувається накопичення запасних речовин, підготовка пагонів до зимового періоду та перехід їх у стан глибокого (фізіологічного) спокою.

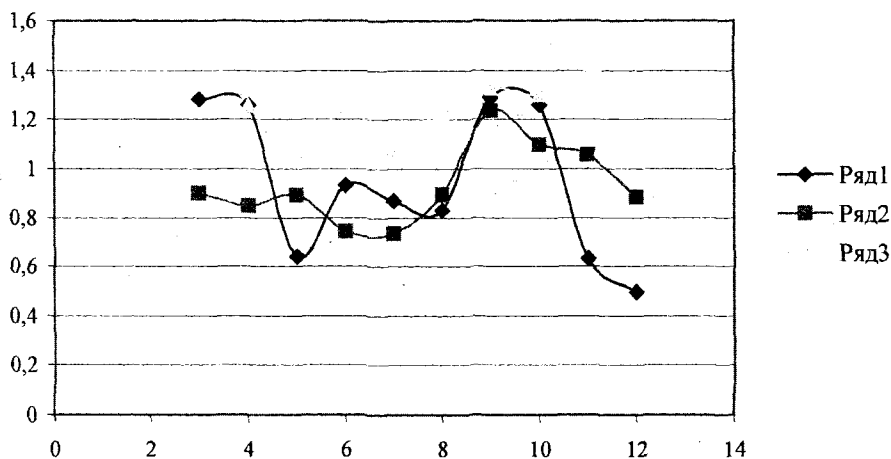


Рис. 3. Вміст білка в пагонах бузків по місяцях, мг/100 мг сухої речовини:
ряд 1 – *S. oblata*; ряд 2 – *S. reflexa*; ряд 3 – *S. yunnanensis*

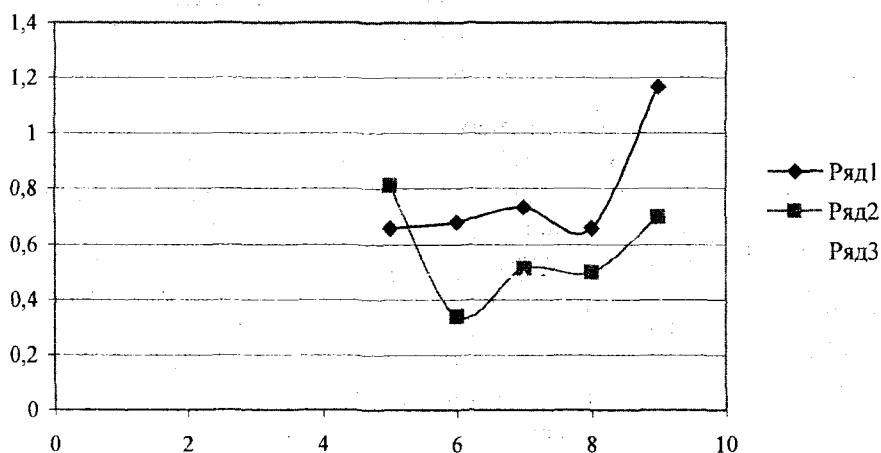


Рис. 4. Вміст білка в листках бузків по місяцях, мг/100 мг сухої речовини:
ряд 1 – *S. oblata*; ряд 2 – *S. reflexa*; ряд 3 – *S. yunnanensis*

Пагони бузків, які знаходяться у стані глибокого спокою (вересень-жовтень), характеризуються максимальним вмістом сумарних білків, що пов'язано із гальмуванням усіх метаболічних процесів. У цей час, навіть за сприятливих умов, пагони не здатні до відновлення ростових процесів. Глибокий спокій пагонів розглядається як один з механізмів пристосування рослин до сезонних змін клімату в помірних широтах, який пов'язаний з біологічною ритмікою розвитку рослин [4]. Найбільший рівень накопичення білка за весь період вегетації, який спостерігається при підготовці до зими під час глибокого спокою ($1,234\text{--}1,362\text{ мг/г}\cdot 10^{-1}$), свідчить про важливу роль розчинних білків як кріопротекторів, які зв'язують значну кількість води, підвищують в'язкість та осмотичний потенціал протопласта клітини. Вихід пагонів із фізіологічного спокою супроводжується підсиленням метаболічних процесів, у зв'язку з чим у пагонах зменшується вміст сумарних білків у стані відносного спокою в листопаді та грудні.

Результати аналізу рівня накопичення білка залежно від фаз сезонного розвитку рослин представлені у табл. 1.

Таблиця 1

**Вміст розчинних білків у вегетативних органах бузків і фазах сезонного розвитку,
мг/г·10⁻¹ сух. речовини**

Вид		Фази сезонного розвитку					
		початок вегетації	ріст пагонів, цвітіння	зав'язуван- ня плодів	прихований ріст пагонів	Стан спокою пагонів	
						глибокий	відносний
<i>S. vulgaris</i>	1	1,207	0,771	0,863	1,153	1,360	1,099
	2		0,810	0,692	0,678	0,879	
<i>S. josikae</i>	1	1,113	0,777	0,770	0,949	1,295	0,896
	2		0,793	0,533	0,808	0,801	
<i>S. persicae</i>	1	0,917	0,908	0,586	0,843	1,037	1,000
	2		0,869	0,621	0,674	1,098	
<i>S. oblata</i>	1	1,270	0,639	0,869	0,881	1,273	0,563
	2		0,656	0,731	0,667	1,165	
<i>S. reflexa</i>	1	0,874	0,893	0,736	0,819	1,165	0,969
	2		0,813	0,512	0,419	0,698	
<i>S. yunnanensis</i>	1	1,387	1,035	1,079	1,237	1,313	1,379
	2		0,495	0,475	0,428	0,548	

Примітка: 1 – вміст білка в пагонах; 2 – вміст білка в листках

Рівень накопичення білка у листках, як правило, нижчий (0,475–1,098 мг/г·10⁻¹) порівняно з пагонами в період з травня по вересень. Динаміка вмісту сумарних розчинних білків у листках бузків меншою мірою залежить від феноритміки сезонного розвитку рослин. Можна відзначити тільки характерне для всіх видів збільшення білоксинтезуючої активності наприкінці вегетації (вересень), що співпадає з осіннім максимумом вмісту білка в пагонах, які перебувають у стані глибокого спокою. Таким чином, змінення величини вмісту білка у листках бузків ймовірно обумовлюється насамперед зовнішніми гідротермічними факторами.

Поряд із загальними закономірностями накопичення білків видами роду *Syringa L.*, можна відзначити деякі видові особливості, пов'язані з екологічними властивостями рослин, які походять з різних флористичних та фізико-географічних районів. Для *S. yunnanensis* характерний найбільш високий рівень вмісту білка в пагонах (1,035–1,517 мг/г·10⁻¹) та низький – у листках (0,368–0,548 мг/г·10⁻¹), що свідчить про найбільшу ефективність відтоку асимілятів та накопичення їх у тканинах пагонів. Для цього виду відмічені незначні коливання величини показника протягом року. Відносна стабільність вмісту білка в пагонах у складних гідротермічних умовах свідчить про підвищену посухостійкість *S. yunnanensis*. У той же час, відсутність осіннього максимуму може бути пов'язана з недостатньою морозостійкістю цього виду, який природно зростає в Південно-Західному Китаї.

Види європейського походження – *S. vulgaris*, *S. josikae* – мають типовий для бузків хід динаміки вмісту білків, який характеризує ці види як недостатньо посухостійкі та відносно морозостійкі. Бузок із Середньої Азії – *S. persicae* – має схожу динаміку накопичення білка в пагонах, але відсутність весняного мінімуму і мало виражений осінній максимум свідчать про більш високу стійкість до посухи та низьку – до зимових умов. У видів з Північно-Східного та Центрального Китаю – *S. oblata* та *S. reflexa* – відмічений найбільш нестабільний характер білкового обміну протягом вегетації, на який, напевне, значною мірою впливають зовнішні умови.

Як показав аналіз експериментальних даних, часова залежність процесів накопичення білка пов'язана також із зовнішніми абіотичними факторами. Тому

був проведений регресійний аналіз динаміки вмісту білка із вологозабезпеченістю рослин та температурними умовами. Крива середньодекадних температур найбільш точно описується поліноміальною функцією ($R^2=0,95$). Часова залежність температурного фактора виражається рівнянням $y=-1,32x^2+18,49x-43,71$. Динаміка кількості опадів по декадах відрізняється великою варіабельністю, тому найбільша величина коефіцієнта статистичної значущості апроксимації складає тільки $R^2=0,28$ (для поліноміальної функції).

Апроксимація динамічних рядів вмісту білка у пагонах та листках, а також залежності цих показників від температури та кількості опадів показала, що в більшості випадків найбільш значущою є поліноміальна функція, яка описує зв'язок вмісту білка у листках з досліджуваними факторами, в окремих випадках – інші функції. Це свідчить про провідну роль впливу зовнішніх погодних факторів на окремі ланки білкового обміну листків, які виявляються найбільш чутливими до їх дії. В табл. 2 наведені найбільш значущі коефіцієнти регресії та відповідні фактори.

Таблиця 2

Регресійний аналіз залежності вмісту білка від зовнішніх факторів у річному циклі росту і розвитку бузків

Вид	Фактори	Вміст білка	R^2 (функція)	Вид	Фактори	Вміст білка	R^2 (функція)
<i>S. vulgaris</i>	місяці	листя	0,662(1)	<i>S. oblata</i>	місяці	листя	0,835(1)
	$t, ^\circ\text{C}$	- " -	0,731(1)		$t, ^\circ\text{C}$	- " -	0,868(1)
	E, %	- " -	0,809(2)		E, %	- " -	0,624(3)
<i>S. josikae</i>	місяці	- " -	0,559(1)	<i>S. reflexa</i>	місяці	- " -	0,839(1)
	$t, ^\circ\text{C}$	пагони	0,751(1)		$t, ^\circ\text{C}$	- " -	0,916(1)
	E, %	листя	0,543(2)		E, %	- " -	0,808(1)
<i>S. persicae</i>	місяці	- " -	0,981(1)	<i>S. yunnana-nensis</i>	місяці	пагони	0,966(1)
	$t, ^\circ\text{C}$	- " -	0,806(1)		$t, ^\circ\text{C}$	листя	0,596(1)
	E, %	- " -	0,937(1)		E, %	- " -	0,640(3)

Примітка: 1 – поліноміальна; 2 – лінійна; 3 – логарифмічна функції; R^2 – величина вірогідності апроксимації

Регресійний аналіз залежності вмісту білка у листі та пагонах показав наявність зв'язку з високим ступенем вірогідності (R^2 від 0,547 до 0,896), який також описується поліноміальною функцією.

Висновки

Накопичення розчинних білків у пагонах відбувається у відповідності до фаз сезонного розвитку рослин. Величина цього показника визначається, головним чином, процесами росту, диференціації та підготовки тканин пагону до зимового періоду. Перебіг генеративних фаз розвитку бузків супроводжується витриванням білків та значним зниженням їх вмісту у пагонах.

Накопичення білків у пагонах є наслідком процесів синтезу та відтоку асимілятів з листя, про що свідчить наявність регресійного зв'язку з високим коефіцієнтом статистичної значущості.

У листках досліджуваних видів бузків рівень вмісту білків нижчий порівняно із пагонами впродовж усього вегетаційного періоду. Накопичення білків у листі відбувається переважно під впливом умов зростання. Залежність вмісту білків у листі від гідротермічних факторів з високим ступенем вірогідності описується поліноміальною функцією.

Величина вмісту білків у вегетативних органах є критерієм стійкості інтродукованих у Степове Придніпров'я видів бузків. За цим показником, найбільшу пристосованість до умов недостатнього зволоження показали *S. yunnanensis*, *S. persicae*; до низьких зимових температур – *S. vulgaris*, *S. josikae*, *S. oblata*.

Бібліографічні посилання

1. Андреев А. Н. Физиологические аспекты устойчивости растений к абиотическим и биотическим факторам при интродукции растений // Бюлл. Главного бот. сада. – М.: Наука, 1992. – Вып. 166. – С. 18–23.
2. Авксентьева О. О. Білоксинтезуюча система паростків озимої пшениці в умовах стресу // Онтогенез рослин у природному та трансформованому середовищі. – Матер. міжнар. конф. – Львів, 1998. – С. 184.
3. Волчевська-Козак О. Є. Білковий комплекс рослин ріпака при абіотичних стресах / О. Є. Волчевська-Козак, І. М. Кифорук // Онтогенез рослин у природному та трансформованому середовищі. – Матер. міжнар. конф. – Львів, 1998. – С. 193.
4. Дерюгина Т. Ф. Сезонный рост лиственных древесных пород. – Минск: Наука и техника, 1984. – 120 с.
5. Зайцев Г. Н. Фенология древесных растений. – М.: Наука, 1981.
6. Измайлова Н. Н. О регуляции водного обмена растений в связи с приспособлением к условиям среды // Регуляция водного обмена растений. – К.: Наук. думка, 1986. – С. 93–95.
7. Канивец В. И. Механизмы устойчивости видов рода *Juglans* к низкотемпературному воздействию / В. И. Канивец, В. Д. Мануйльский, А. К. Дорошенко // Интродукция и акклиматизация растений. – 1994. – Вып. 19. – С. 80–84.
8. Колесниченко А. В. Характеристика белков низкотемпературного стресса / А. В. Колесниченко, Т. П. Побежилова, В. К. Войников // Физиология растений. – 2000. – Т. 47. – № 4. – С. 624–630.
9. Колупаев Ю. Є. Стресові реакції рослин: молекулярно-клітинний рівень. – Харків, 2004.
10. Косаківська І. В. Особливості функціонування білкової системи в умовах стресу // Український ботанічний журнал. – 1996. – Т. 53. – № 3. – С. 238–251.
11. Косаківська І. В. Роль білків та фітогормонів у загальній стратегії адаптації рослин до стресів // Физиология та біохімія культурних рослин, 2003. – Т. 35. – № 6. – С. 517–521.
12. Косаковская И. В., Майдебуря Е. В. Молекулярные механизмы адаптации высших растений к стрессу // Интродукция и акклиматизация растений, 1995. – Вып. 23. – С. 97–108.
13. Новожилова О. А. Изменение полипептидного состава белков узла кушения пшеницы в процессе зимовки / О. А. Новожилова, Л. П. Арефьев, Е. Б. Кириченко, А. Н. Прусаков, Ф. Д. Семихов // Бюлл. Главного бот. сада. – М.: Наука, 1994. – Вып. 169. – С. 36–40.
14. Петровская-Баранова Т. П. Физиология адаптации и интродукция растений. – М.: Наука, 1983.
15. Петухова И. П. Эколого-физиологические основы интродукции древесных растений. – М.: Наука, 1981.
16. Сергеева К. А. Физиологические и биохимические основы зимостойкости растений. – М.: Наука, 1971.
17. Творус Е. К. Влияние засухи и повышения температур на активность рибонуклеазы в растениях // Физиология растений. – 1970. – Т. 17. – № 4. – С. 784–797.
18. Шматько И. Г. Устойчивость растений к водному и температурному стрессам / И. Г. Шматько, И. А. Григорюк, О. Е. Шведова. – К.: Наук. думка, 1989.
19. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. – 1976. – Vol. 72. – P. 248–254.

Надійшла до редколегії 23.03.05