

Функциональные характеристики почек возобновления *Heracleum sosnowskyi* Manden. в период подготовки к перезимовке

© 2024. С. П. Маслова, д. б. н., в. н. с., О. В. Дымова, д. б. н., в. н. с.,
Р. В. Малышев, к. б. н., н. с., И. В. Далькэ, к. б. н., зав. лабораторией,
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: maslova@ib.komisc.ru

На основе изучения структурных и физиолого-биохимических характеристик почек возобновления *Heracleum sosnowskyi* Manden. выявлены функциональные адаптации в период подготовки растений к перезимовке. Температура замерзания воды в тканях почек возобновления в октябре составляла минус 12 °С при сохранении высокой оводнённости (более 80%). Сравнительно высокая эффективность дыхания почек возобновления при низких положительных температурах (2–5 °С) благоприятствует морфообразовательным процессам в конусе нарастания побега осенью. В период подготовки к перезимовке почки возобновления накапливали осморегуляторы – растворимые сахара, свободные аминокислоты, в том числе пролин. Ткани почек возобновления характеризовались сравнительно высоким уровнем гормонов роста цитокининов, что способствует формообразовательным процессам осенью и повышает холодоустойчивость растений. В декабре, при установлении устойчивого снежного покрова, обнаружено увеличение содержания абсцизовой кислоты – ингибитора роста и гормона покоя и снижение уровня цитокининов. Растения *H. sosnowskyi* формировали почки возобновления, различающиеся по уровню содержания фотосинтетических пигментов. Наибольшее количество хлорофиллов и каротиноидов накапливали почки с зелёными покровными чешуями, наименьшее – с красно-бурыми и жёлтыми. Накопление каротиноидов в тканях зелёных почек возобновления защищает сформированный фотосинтетический аппарат в условиях низких положительных температур поздней осенью.

Ключевые слова: *Heracleum sosnowskyi*, почки возобновления, дыхание, неструктурные углеводы, аминокислоты, фотосинтетические пигменты, фитогормоны, перезимовка.

Functional characteristics of *Heracleum sosnowskyi* Manden. terminal buds during preparation for overwintering

© 2024. S. P. Maslova ORCID: 0000-0002-5269-5129, O. V. Dymova ORCID: 0000-0003-2008-6350,
R. V. Malyshev ORCID: 0000-0001-6716-6118, I. V. Dalke ORCID: 0000-0001-5711-9916,
Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: maslova@ib.komisc.ru

Based on the study of the physiological and biochemical characteristics of *Heracleum sosnowskyi* buds we identified functional adaptations during the preparation of plants for overwintering. The freezing point of water in the buds tissues was –12 °C in October, while maintaining high water content (more than 80%). Buds has a relatively high efficiency of respiration at low positive temperatures (2–5 °C), which favors morphogenesis processes in the shoot vegetative cone in autumn. During the preparation for overwintering the buds accumulated osmoregulators – soluble sugars, free amino acids, including proline. A relatively high level of cytokinin growth hormones was found in the buds tissues. This contributes to morphogenesis processes and increases plant cold tolerance. We found that in December the abscisic acid (a growth inhibitor and resting hormone) content increases and the level of cytokinins decrease. *Heracleum sosnowskyi* formed buds differing in the photosynthetic pigments content. Buds with green scale leaves accumulated the greatest amount of chlorophylls and carotenoids, while those with red-brown and yellow ones accumulated the least. The carotenoids accumulation in the green buds tissues protects the formed photosynthetic apparatus at low positive temperatures in autumn. The results on the functional state of *H. sosnowskyi* terminal buds

in natural populations indicate the absence of deep dormancy in plants, and morphogenesis processes in meristems tissues are limited by winter temperatures.

Keywords: *Heracleum sosnowskyi*, buds, respiration, non-structural carbohydrates, amino acids, photosynthetic pigments, phytohormones, overwintering.

Одним из важных эволюционных приобретений многолетних растений является периодичность роста, формирование почек регулярного возобновления. Почки возобновления растений являются зонами интенсивного роста с высокой долей меристематических тканей, в них осуществляются морфогенетические процессы развития в течение всего годичного цикла развития побега. Сведения о функциональных перестройках, осуществляемых в процессе роста и морфогенеза почек возобновления многолетних трав, малочисленны [1–3]. В период «холодового закаливания» в почках возобновления многолетних растений происходит накопление энерго-пластических веществ и криопротекторов (растворимых углеводов и защитных белков), меняется гормональный баланс, сдвигается температурный оптимум роста и метаболических процессов в сторону низких положительных температур. Это способствует сохранению жизнеспособности меристем в зимний период и обеспечивает высокую скорость роста многолетних растений весной.

Удобной моделью для изучения механизмов роста и морфогенеза побега на начальных этапах развития являются почки возобновления борщевика Сосновского – *Heracleum sosnowskyi*. Растения *H. sosnowskyi* характеризуются высоким накоплением биомассы, эффективностью использования ресурсов среды и устойчивостью к неблагоприятным факторам за счёт формирования значительного банка семян и почек возобновления [4]. Взрослые вегетативные и генеративные растения отрастают весной благодаря почкам возобновления, которые закладываются на стеблекорне осенью предыдущего года [5]. Почки возобновления *H. sosnowskyi* окружены многослойными покровными чешуями и располагаются на глубине 8–10 см в почве, что позволяет им избегать действия низкой отрицательной температуры в осенне-зимний и ранневесенний периоды [6]. Мы полагаем, что структурные адаптации почек возобновления *H. sosnowskyi* связаны с физиолого-биохимическими приспособлениями меристематических тканей к низким температурам в осенне-зимний период.

Целью исследований было изучить физиолого-биохимические характеристики

почек возобновления *H. sosnowskyi* в осенний период с целью выявления адаптивных приспособлений растений в период подготовки к перезимовке.

Материалы и методы исследований

Моделью для исследований были терминальные, зимующие почки возобновления растений борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.), формирующиеся на верхушке подземного каудекса [4]. Это многолетний летнезелёный, травянистый, стержнекорневой, моноподиально нарастающий монокарпик с полурозеточным прямостоячим побегом [7] из семейства Зонтичные.

Опыты проводили в 2019–2020 гг. на экспериментальном участке с зарослями *H. sosnowskyi* вблизи г. Сыктывкара (61,6764 с. ш., 50,8099 в. д.). Осенью (сентябрь–октябрь) и зимой (декабрь) ювенильные и взрослые вегетативные растения в возрасте 2-х – 6-ти лет выкапывали, отмывали и отбирали терминальные почки возобновления.

Осенние почки *H. sosnowskyi* отличаются по окраске покровных чешуй, формируя зелёные, красно-бурые и жёлтые почки возобновления. У разнокачественных почек изучали содержание фотосинтетических пигментов – хлорофиллов и каротиноидов. В средней пробе из почек разной окраски определяли концентрацию растворимых углеводов, свободных аминокислот, свободных фитогормонов, скорость метаболического тепловыделения и дыхания, температуру замерзания воды в тканях.

Определение температуры замерзания воды. В тканях почек возобновления определяли температуру замерзания воды с помощью дифференциального калориметра DSC-60 («Shimadzu», Япония) [3]. Сегмент апекса побега длиной около 5 мм помещали в алюминиевый контейнер объёмом 100 мм³. Образцы охлаждали от 5 до минус 30 °С со скоростью 1 °С/мин. Температуру начала кристаллизации воды (начало фазового перехода вода – лёд) рассчитывали с помощью программного обеспечения (TA-60WS).

Измерение калореспиromетрических показателей. Скорость метаболического тепловыделения почек измеряли методом прямого

калориметрирования [7]. Измерения тепловыделения (q , мкВт/мг сухой массы) и дыхания (R_{CO_2} , нмоль/мг сухой массы ч с) проводили на микрокалориметре «Биотест-2» (Институт биологического приборостроения Российской Академии наук, г. Пущино, Россия). В каждую ячейку «Биотест-2» помещали по одной почке возобновления с одного растения (сырая масса 150–200 мг) и определяли q . Интенсивность R_{CO_2} рассчитывали по тепловому эффекту реакции выделяемого почками CO_2 с 0,4 М раствором NaOH [8]. На основании термодинамической модели [8] рассчитывали скорость запасаения энергии на рост в эквивалентах запасённой энергии ($\Delta H_B R_{SG}$, мкВт/мг сухой массы). Для выявления влияния температуры на метаболизм почек возобновления – скорость тепловыделения, дыхания и запасаения энергии измеряли при 5, 10, 15, 20, 25, 30 и 35 °С. При каждой температуре использовали по 4–7 проб свежего материала, включающих почки возобновления.

Определение содержания неструктурных углеводов. Разделение и определение содержания растворимых углеводов проводили методом ВЭЖХ с нормальной фазой. Для фиксации проб свежего растительного материала (1–3 г) и экстрагирования из них углеводов использовали 96%- и 80%-ный этиловый спирт соответственно. С целью очищения растительных экстрактов от примесей проводили твёрдофазную экстракцию на концентрирующих патронах Диапак-амин («БиоХимМак», Россия). Разделение углеводов – на колонке «250Ч4 мм Диасорб-130-АМИН», зернение – 6 мкм («БиоХимМак», Россия) с рефрактометром в качестве детектора. Элюентом служила смесь ацетонитрил:вода (соотношение 70:30), скорость элюирования – 0,6 мл/мин. Анализ вели с применением стандартных растворов: D-Кси, D-Фру, D-мальтозы, D-Гал, D-Глю, Сах, D-раффинозы.

Изучение содержания свободных аминокислот. Свободные аминокислоты извлекали 40%-ным этанолом и определяли на анализаторе «ААА-400» (Чехия) в системе литиевых буферов. Качественный состав и количественное содержание белковых аминокислот определяли на аминокислотном анализаторе («ААА Т-339») после гидролиза навески в 6 н HCl при 105 °С в течение 24 ч. Содержание общего азота определяли с помощью элементного CHNS-O анализатора «EA-111» (Италия).

Измерение концентрации свободных фитогормонов. Для определения ИУК, цито-

кининов (ЦК) и абсцизовой кислоты (АБК) навески лиофилизированных растительных тканей гомогенизировали, заливали холодным 70%-ным этанолом и экстрагировали 18 ч при +4 °С. Осадок отделяли центрифугированием, супернатант упаривали до водного остатка, который делили на 2 части: одна часть – для определения АБК и ИУК, другая – для определения цитокининов [9]. Из аликвоты водного остатка АБК и ИУК экстрагировали диэтиловым эфиром, подкисленным до pH 2,5, переводили из органической фазы в 1%-ный раствор гидрокарбоната натрия и реэкстрагировали эфиром после подкисления, метелировали диазометаном. Для определения содержания гормонов методом ИФА использовали антитела к АБК и ИУК [10]. Цитокинины из аликвоты водного остатка (после центрифугирования) концентрировали на колонке C_{18} , после чего гормоны элюировали 80% этанолом. Разделение ЦК проводили с помощью ТСХ в системе растворителей бутанол:аммиак:вода (6:1:2 v/v). Элюаты из силуфола, соответствующие цитокининовым стандартам зон, центрифугировали и использовали для иммуноанализа с применением сыворотки с антителами к зеатинрибозиду (ZR).

Содержание хлорофиллов и каротиноидов. Определение проводили на спектрофотометре UV-1700 («Shimadzu», Япония) в ацетоновой вытяжке при максимумах поглощения – 662 и 644 нм для хлорофилла *a* и *b* соответственно, 478 нм – для каротиноидов [11].

Все биохимические анализы проводили в 2–3-кратной аналитической повторности на 3–5 независимых образцах.

Статистическая обработка данных. Статистическую обработку данных осуществляли с использованием программы Statistica 10 («StatSoft Inc.», США). Значимость различий между средними величинами измеряемых показателей оценивали с применением однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и критерия Дункана. В таблицах и на рисунках приведены средние арифметические значения со стандартной ошибкой.

Результаты и обсуждение

Растения *H. sosnowskyi* формируют вегетативные почки возобновления, которые закладываются на каудексе осенью [4, 5]. Судя по глубине залегания почек возобновления в почве (табл. 1), растения *H. sosnowskyi* следует отнести к геофитам, а не гемикриптофитам, как было описано ранее [5] со ссылкой

Таблица 1 / Table 1

Структурно-функциональные характеристики почек возобновления *Heracleum sosnowskyi* в осенний период / Structural and functional indicators of *Heracleum sosnowskyi* buds in autumn

Показатели / Index	Значение / Value
Глубина залегания почек возобновления, см / Renewal bud depth, cm	9,0±1,0
Температура замерзания воды, °C / Freezing point of water, °C	-12,2±0,6
Оводнённость, % / Hydration, %	83,3±3,0
Концентрация растворимых углеводов, мг/г сухой массы Concentration of soluble carbohydrates, mg/g DW	22,8±0,6* 88,4±3,2**
Концентрация общего азота, % / Total nitrogen concentration, %	3,7±0,4

Примечание: * – моносахариды, ** – дисахариды.
Note: * – monosaccharides, ** – disaccharides.

Таблица 2 / Table 2

Зависимость интенсивности метаболизма почек возобновления *Heracleum sosnowskyi* от температуры в осенний период / Dependence of *Heracleum sosnowskyi* bud metabolic rate on temperature in autumn

Температура, °C Temperature, °C	q , мкВт/мг сухой массы q , $\mu\text{W}/\text{mg DW}$	R_{CO_2} , нмоль/мг сухой массы с R_{CO_2} , nmol/mg DW s	$DH_B R_{SG}$, мкВт/мг сухой массы $DH_B R_{SG}$, $\mu\text{W}/\text{mg DW}$	$q/455R_{CO_2}$
2	5,7±1,2	0,06±0,01	21,4±3,5	0,20±0,03
5	3,8±0,6	0,030±0,003	11,4±1,1	0,20±0,03
10	10,2±1,4	0,040±0,003	9,6±2,2	0,50±0,06
15	15,3±1,2	0,050±0,006	8,2±1,5	0,60±0,03
20	25,4±1,2	0,070±0,004	7,5±1,6	0,80±0,05
25	32,0±2,9	0,080±0,005	5,2±1,4	0,80±0,06
30	34,0±1,4	0,090±0,006	9,5±3,4	0,80±0,07

на систему жизненных форм Раункиера. Растения-геофиты прячут почки возобновления глубоко в почву, защищаясь от низких температур в условиях сезонного климата. На севере закладка зимующих почек осуществляется в августе, а заложение генеративных органов происходит в конце мая [5]. Сокращение длительности органогенеза растений *H. sosnowskyi* является одним из приспособлений к короткому периоду вегетации, когда развитие репродуктивных структур происходит в один вегетационный период года зацветания.

Осенью почки возобновления *H. sosnowskyi* имели высокую дыхательную способность, около 5 мг CO₂/(г сухой массы ч). Это вдвое выше дыхания листьев дикорастущих видов в период их активного роста в условиях севера [12, 13]. Скорость дыхания тканей почек возобновления *H. sosnowskyi* возростала экспоненциально от 1,5 до 17 мг CO₂/(г сухой массы ч) в диапазоне температуры 5–40 °C [14].

Расчёты, основанные на данных калориметрических определений температурной зависимости скорости дыхания и тепловыделения, показали сравнительно высокую эффективность дыхания (запасание образующейся в дыхании энергии) в терминальных почках при низкой положительной температуре (табл. 2).

Судя по показателю скорости запасаания энергии ($\Delta H_B R_{SG}$) и величине соотношения $q/455R_{CO_2}$, температуры в области 2–5 °C наиболее благоприятны для роста и эффективного использования энергии в морфообразовательных процессах почек возобновления *H. sosnowskyi* в осенне-зимний период.

Наши наблюдения показали, что растения *H. sosnowskyi* «втягиваются» в почву на глубину до 9 см (табл. 1), где почвенный слой промерзает в зимний период до минус 3 °C. Осенью и зимой температура фазового перехода вода – лёд в почках возобновления составляла около минус 12 °C. Это говорит о запасе прочности тканей почек возобновления к низким температурам при перезимовке растений.

При подготовке растений к перезимовке почки возобновления содержали более 100 мг/г сухой массы сахаров, 75% которых приходилось на дисахариды (табл. 1). Ткани почек возобновления накапливали более 50 мг/г сухой массы свободных аминокислот и амидов, 90% которых составляли богатые азотом амиды – глутамин и аспарагин (табл. 3). Кроме амидов, в тканях почек возобновления *H. sosnowskyi* обнаружено 18 аминокислот, из них 3 – непотеиногенные (γ -аминомасляная кислота, орнитин и β -аланин). Содержание пролина – аминокислоты, ответственной за

осморегуляцию, – составляло 1,3 мг/г сухой массы. Почки возобновления содержали значительное количество мочевины, являющейся депо азота. Концентрация общего азота в тканях почек возобновления была сравнительно высокой, около 4% (табл. 1). Вещества первичного метаболизма могут служить осморегуляторами в осенне-зимнее время, повышая устойчивость меристематических тканей к низким температурам.

Фитогормоны являются химическими медиаторами, которые выполняют широкий спектр функций, в том числе регуляцию роста и развития растений. Осенью в конце сентября – начале октября, когда температура в почве на глубине обитания почек возобновления опускалась до +2 °С, ткани характеризовались сравнительно высоким уровнем ЦК и низким – АБК (табл. 4). Это можно рассматривать как результат морфогенетических процессов в тканях почек возобновления в осеннее время, когда закладываются ткани и органы в конусе нарастания побега. Высокий уровень ЦК может способствовать фор-

мообразовательным процессам, связанным с начальными этапами органогенеза – пролиферация и дифференциация клеток и органелл. Подобные результаты были получены для подземных почек длиннокорневищных растений мяты перечной [1] и канареечника тростниковидного [15]. Кроме того, ЦК могут повышать холодоустойчивость растений, регулируя активность белоксинтезирующего аппарата [16] и активацию ферментов антиоксидантной защиты [17].

В начале зимы, когда снежный покров составляет около 30 см, а температура в почве на глубине 10–12 см минус 0,3 °С, наблюдали увеличение соотношения АБК/ЦК выше единицы, что свидетельствует о превалировании ингибитора роста и гормона покоя – АБК. Следовательно, морфообразовательные процессы с участием гормонов роста ЦК, ИУК в тканях почек возобновления могут осуществляться до глубокой осени и появления устойчивого снежного покрова.

Почки возобновления *H. sosnowskyi* окружены многослойными покровными чешуями,

Таблица 3 / Table 3
Содержание свободных аминокислот и амидов в почках возобновления *H. sosnowskyi* в октябре
Free amino acids and amides content in *H. sosnowskyi* buds in October

Аминокислоты, амиды Amino acids and amides	Содержание, мг/г сухой массы Content, mg/g DW
Аспарагиновая / Aspartic acid	0,92
Треонин / Threonine	0,27
Серин / Serin	0,32
Аспарагин / Asparagine	16,25
Глутаминовая / Glutamic acid	0,94
Глутамин / Glutamine	31,00
Пролин / Proline	0,71
Глицин / Glycine	0,03
Аланин / Alanin	0,38
Цитрулин / Citrulline	0,02
Валин / Valin	0,52
Изолейцин / Isoleucine	0,25
Лейцин / Leucine	0,16
Тирозин / Tyrosine	0,29
Фенилаланин / Phenylalanine	0,10
β-аланин / β-alanine	0,01
γ-аминомасляная / γ-aminobutyric acid	0,38
Орнитин / Ornithine	0,01
Лизин / Lysine	0,03
Гистидин / Histidine	0,24
Аргинин / Arginine	0,81
Сумма аминокислот / The sum of amino acids	53,63
Мочевина / Urea	72,02
Азот мочевины / Urea Nitrogen	33,57

Таблица 4 / Table 4

Концентрация фитогормонов в почках возобновления *H. sosnowskyi* в осенне-зимний период, мг/г сухой массы / Concentration of phytohormones in *H. sosnowskyi* buds in the autumn-winter period, mg/g DW

Концентрация фитогормонов Phytohormone concentration	28 сентября 2020 г. September 28, 2020	17 декабря 2019 г. December 17, 2019
АБК / Abscisic acid	212,1±7,3	501,5±116,4
ИУК / Indolylacetic acid	165,8±12,5	183,2±17,0
ЦК / Cytokinins	415,6±7,4	295,2±7,9
АБК/ЦК / Abscisic acid/Cytokinins	0,5	1,7

Таблица 5 / Table 5

Содержание и соотношение хлорофиллов (Хл) и каротиноидов (Кар) в почках возобновления растений *Heracleum sosnowskyi* в осенний период, мг/г сухой массы

The content and ratio of chlorophylls (Chl) and carotenoids (Car) in *Heracleum sosnowskyi* buds in autumn, mg/g DW

Почки возобновления Buds	Хл a / Chl a	Хл b / Chl b	Хл (a + b) Chl (a + b)	Хл a/Хл b Chl a/Chl b	Кар / Car	Хл/Кар Chl/Car
Зелёные / Green	0,75±0,11 ^a	0,30±0,06 ^a	1,05±0,17 ^a	2,24±0,17 ^a	0,28±0,04 ^a	3,80±0,20 ^a
Красно-бурые Red-brown	0,12±0,02 ^b	0,12±0,02 ^b	0,24±0,04 ^b	1,06±0,04 ^b	0,10±0,02 ^b	2,30±0,06 ^b
Жёлтые / Yellow	0,05±0,01 ^b	0,04±0,01 ^b	0,09±0,01 ^b	1,13±0,01 ^{ab}	0,06±0,01 ^b	1,50±0,02 ^c

Примечание: Приведены среднее значение ± стандартная ошибка; разные надстрочные символы (a, b, c) обозначают значимость изменений параметра (тест Дункана, при p<0,05).

Note: The average value ± standard error is given; different superscript characters (a, b, c) indicate the significance of the differences (Duncan test, p<0.05).

которые защищают меристематические ткани побега от механических повреждений и низких температур. При подготовке к перезимовке растения формировали разнокачественные почки возобновления, отличающиеся по окраске покровных чешуй: зелёные, красно-бурые и жёлтые.

Почки с зелёными покровными чешуями накапливали наибольшее количество хлорофиллов и каротиноидов (табл. 5). В начале октября, когда температура почвы снижалась до 5–6 °С, ткани покровных чешуй зелёных почек возобновления содержали в среднем 1 мг хлорофиллов (Хл) на грамм сухой массы. Содержание хлорофиллов в красно-бурых и жёлтых почках было ниже в 5 и 10 раз соответственно. При этом соотношение Хл a и Хл b было близко к 1.

Судя по соотношению Хл/Кар, доля каротиноидов увеличивалась в ряду жёлтые > красно-бурые > зелёные почки. Сумма каротиноидов (Кар) в зелёных почках возобновления была выше по сравнению с красно-бурыми и жёлтыми и составляла в среднем 0,3 мг/г сухой массы. Каротиноиды, являясь соединениями липидной природы с ненасыщенными двойными связями, увеличивают гибкость мембран хлоропластов, что важно для функционирования фотосинтетического аппарата

при пониженных температурах [18, 19]. Это позволяет растениям своевременно завершить процесс закаливания и уйти под снег в зелёном состоянии.

Зелёные почки возобновления *H. sosnowskyi* сопоставимы по содержанию пигментов с зеленеющими верхушками сарментов *Achillea millefolium*, у которых отмечали формирование хлоропластов с развитой гранальной системой [11]. Жёлтые и красно-бурые почки возобновления *H. sosnowskyi* сравнимы по содержанию хлорофилла с этиолированными верхушками корневищ *A. millefolium*, которые характеризуются слабо развитой мембранной системой хлоропластов, представленной одиночными тилакоидами. Почки со слабо развитым пигментным комплексом могут быть меристематическим резервом в ценопопуляциях *H. sosnowskyi* на Севере.

Заключение

Получены оригинальные данные по структурным и физиолого-биохимическим адаптациям почек возобновления *H. sosnowskyi* в осенний период в условиях Севера. Почки возобновления покрыты многослойными почечными чешуями, втягиваются в почву на глубину 8–10 см. Температура замерзания

воды в тканях почек возобновления в октябре составляла минус 12 °С при сохранении высокой оводнённости (более 80%). Осенью в тканях почек возобновления поддерживаются активные формообразовательные процессы, о чём говорит сравнительно высокая эффективность дыхания меристематических тканей при низкой положительной температуре (2–5 °С). В тканях почек возобновления обнаружено накопление фитогормонов роста цитокининов, ИУК поздно осенью, что способствует росту и морфообразовательным процессам в меристематических тканях до появления устойчивого снежного покрова. В начале зимы наблюдали увеличение АБК – ингибитора роста и гормона покоя и снижение уровня ЦК. Показано формирование разнокачественных почек возобновления, различающихся по уровню содержания фотосинтетических пигментов. Наибольшее количество хлорофиллов и каротиноидов накапливали почки с зелёными покровными чешуями, наименьшее – с красно-бурными и жёлтыми. Почки с зелёными покровными чешуями имеют более развитый фотосинтетический аппарат и могут отрастать ранней весной ещё под снегом. Накопление каротиноидов в тканях зелёных почек возобновления защищает сформированный фотосинтетический аппарат в условиях низких температур при перезимовке. Полученные результаты по функциональному состоянию почек возобновления *H. sosnowskyi* в природных ценопопуляциях свидетельствуют об отсутствии глубокого покоя у растений, а морфообразовательные процессы в меристемах ограничиваются лишь зимними температурами.

Авторы благодарят д. б. н. Л.Б. Высоцкую (лаборатория физиологии растений, УИБ УФИЦ РАН) за определение фитогормонов.

Исследование выполнено в рамках НИОКТР «Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)» (№ 122040600021-А).

Литература

1. Кондратьева В.В., Кириченко Е.Б., Сафронова Л.М., Воронкова Т.В. Фитогормоны корневищ мяты различного географического происхождения в годичном цикле её развития // Известия АН. Серия биологическая. 2000. № 5. С. 563–568.
2. Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Malyshev R.V., Golovko T.K. Seasonal changes in growth and meta-

bolic activity of underground shoots of yarrow // Russ. J. Plant Physiol. 2013. V. 60. P. 821–829. doi: 10.1134/S1021443713060071

3. Malyshev R.V., Shelyakin M.A., Golovko T.K. Bud dormancy breaking affects respiration and energy balance of bilberry shoots in the initial stage of growth // Russ. J. Plant Physiol. 2016. V. 63. P. 409–416. doi: 10.1134/S1021443716030092

4. Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhozhiy I.G., Malyshev R.V., Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Golovko T.K. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLoS ONE. 2015. V. 10 (11). Article No. e0142833. doi: 10.1371/journal.pone.0142833

5. Скупченко Л.А. Семеноведение борщевика на Севере. Л.: Наука, 1989. 119 с.

6. Dalke I.V., Chadin I.F., Malyshev R.V., Zakhozhiy I.G., Tishin D.V., Kharevsky A.A., Solod E.G., Shaikina M.N., Popova M.Y., Polyudchenkov I.P., Tagunova I.I., Lyazev P.A., Belyaeva A.V. Laboratory and field assessment of the frost resistance of Sosnowsky's hogweed // Russ. J. Biol. Invasions. 2020. V. 11. No. 1. P. 9–20. doi: 10.1134/S2075111720010026

7. Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 295 с.

8. Hansen L.D., Hopkin M.S., Rank D.R., Anekonda T.S., Breidenbach R.W., Criddle R.S. The relation between plant growth and respiration: A thermodynamic model // Planta. 1994. V. 194. P. 77–85. doi: 10.1007/BF00201037

9. Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Veselov S.Y., Dodd I.C., Kudoyarova G.R. ABA mediation of shoot cytokinin oxidase activity: assessing its impacts on cytokinin status and biomass allocation of nutrient deprived durum wheat // Funct. Plant Biol. 2009. V. 36. No. 1. P. 66–72. doi: 10.1007/s11738-016-2127-5

10. Vysotskaya L.B., Trekozova A.W., Kudoyarova G.R. Effect of phosphorus starvation on hormone content and growth of barley plants // Acta Physiol. Plant. 2016. V. 38. Article No. 108. doi: 10.1007/s11738-016-2127-5

11. Маслова С.П., Дымова О.В., Плюснина С.Н. Изменение ультраструктуры пластид и пигментного комплекса в процессе морфогенеза подземных побегов *Achillea millefolium* (Asteraceae) // Ботанический журнал. 2019. Т. 104. С. 1727–1739. doi: 10.1134/S0006813619110127

12. Головки Т.Г., Далькэ И.В., Табаленкова Г.Н., Гармаш Е.В. Дыхание растений Приполярного Урала // Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 8. С. 1216–1226.

13. Гармаш Е.В., Маслова С.П., Далькэ И.В., Плюснина С.Н. Сравнительное исследование роста, фотосинтеза и дыхания некоторых бореальных видов в условиях средней и крайне-северной тайги // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 2. С. 91–100. doi: 10.25750/1995-4301-2014-2-091-100

14. Далькэ И.В., Малышев Р.В., Маслова С.П. Экофизиология дыхания растений *Heracleum sosnowskyi* в условиях севера // Теоретическая и прикладная экология. 2020. № 2. С. 77–82. doi: 10.25750/1995-4301-2020-2-077-082

15. Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Kurenkova S.V., Plusnina S.N. Seasonal changes in anatomical and morphological structure and the content of phytohormones and sugars in underground shoots of a long-rhizome perennial grass *Phalaroides arundinacea* // Russ. J. Plant Physiol. 2007. V. 54. No. 4. P. 491–497. doi: 10.1134/S1021443707040097

16. Титов А.Ф., Таланова В.В. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 206 с.

17. Romanov G.A. How do cytokinins affect the cell? // Russ. J. Plant Physiol. 2009. V. 56. P. 268–290. doi: 10.1134/S1021443709020174

18. Havaux M. Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts // Trends Plant Sci. 1998. V. 3. No. 4. P. 147–151. doi: 10.1016/S1360-1385(98)01200-X

19. Strzałka K., Kostecka-Gugała A., Latowski D. Carotenoids and environmental stress in plants: significance of carotenoid-mediated modulation of membrane physical properties // Russ. J. Plant Physiol. 2003. V. 50. No. 2. P. 168–172. doi: 10.1023/A:1022960828050

References

1. Kondrat'eva V.V., Kirichenko E.B., Safronova L.M., Voronkova T.V. Phytohormones of rhizomes of the mint of various geographic origin in its annual developmental cycle // Izv. Akad. Nauk. Ser. Biol. 2000. V. 27. No. 5. P. 563–568 (in Russian).

2. Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Malyshev R.V., Golovko T.K. Seasonal changes in growth and metabolic activity of underground shoots of yarrow // Russ. J. Plant Physiol. 2013. V. 60. P. 821–829. doi: 10.1134/S1021443713060071.

3. Malyshev R.V., Shelyakin M.A., Golovko T.K. Bud dormancy breaking affects respiration and energy balance of bilberry shoots in the initial stage of growth // Russ. J. Plant Physiol. 2016. V. 63. P. 409–416. doi: 10.1134/S1021443716030092

4. Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhozhiy I.G., Malyshev R.V., Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Golovko T.K. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLoS ONE. 2015. V. 10 (11). Article No. e0142833. doi: 10.1371/journal.pone.0142833

5. Skupchenko L.A. Seed science of hogweed in the North. Leningrad: Nauka, 1989. 119 p. (in Russian).

6. Dalke I.V., Chadin I.F., Malyshev R.V., Zakhozhiy I.G., Tishin D.V., Kharevsky A.A., Solod E.G., Shaikina M.N., Popova M.Y., Polyudchenkov I.P., Tagunova I.I., Lyazev P.A., Belyaeva A.V. Laboratory and field assessment of the frost resistance of Sosnowsky's hogweed // Russ. J. Biol. Invasions. 2020. V. 11. No. 1. P. 9–20. doi: 10.1134/S2075111720010026

7. Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A. Life forms of seed plants of the Russian Far East. Vladivostok: Dalnauka, 2006. 295 p. (in Russian).

8. Hansen L.D., Hopkin M.S., Rank D.R., Anekonda T.S., Breidenbach R.W., Criddle R.S. The relation between plant growth and respiration: A thermodynamic model // Planta. 1994. V. 194. P. 77–85. doi: 10.1007/BF00201037

9. Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Veselov S.Y., Dodd I.C., Kudoyarova G.R. ABA mediation of shoot cytokinin oxidase activity: assessing its impacts on cytokinin status and biomass allocation of nutrient deprived durum wheat // Funct. Plant Biol. 2009. V. 36. No. 1. P. 66–72. doi: 10.1071/FP08187

10. Vysotskaya L.B., Trekozova A.W., Kudoyarova G.R. Effect of phosphorus starvation on hormone content and growth of barley plants // Acta Physiol. Plant. 2016. V. 38. Article No. 108. doi: 10.1007/s11738-016-2127-5

11. Maslova S.P., Dymova O.V., Plyusnina S.N. Ultrastructure of plastids and pigment complex in underground shoots of *Achillea millefolium* (Asteraceae) during their morphogenesis // Botanicheskii zhurnal. 2019. V. 104. No. 11. P. 1727–1739 (in Russian). doi: 10.1134/S0006813619110127

12. Golovko T.G., Dalke I.V., Tabalenkova G.N., Garmash E.V. Respiration of the subpolar Urals plants // Botanicheskii zhurnal. 2009. V. 94. No. 8. P. 1216–1226 (in Russian).

13. Garmash E.V., Maslova S.P., Dalke I.V., Plusnina S.N. Comparative study of growth, photosynthesis and respiration of several boreal species under the conditions of the north and extreme-north taiga // Theoretical and Applied Ecology. 2014. No. 2. P. 91–100 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2014-2-091-100

14. Dalke I.V., Malyshev R.V., Maslova S.P. Ecophysiology of *Heracleum sosnowskyi* plant respiration in the north // Theoretical and Applied Ecology. 2020. No. 2. P. 77–82 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2020-2-077-082

15. Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Kurenkova S.V., Plusnina S.N. Seasonal changes in anatomical and morphological structure and the content of phytohormones and sugars in underground shoots of a long-rhizome perennial grass *Phalaroides arundinacea* // Russ. J. Plant Physiol. 2007. V. 54. No. 4. P. 491–497. doi: 10.1134/S1021443707040097

16. Titov A.F., Talanova V.V. Plant resistance and phytohormones. Petrozavodsk: KarSC RAS, 2009. 206 p. (in Russian).

17. Romanov G.A. How do cytokinins affect the cell? // Russ. J. Plant Physiol. 2009. V. 56. P. 268–290. doi: 10.1134/S1021443709020174

18. Havaux M. Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts // Trends Plant Sci. 1998. V. 3. No. 4. P. 147–151. doi: 10.1016/S1360-1385(98)01200-X

19. Strzałka K., Kostecka-Gugała A., Latowski D. Carotenoids and environmental stress in plants: significance of carotenoid-mediated modulation of membrane physical properties // Russ. J. Plant Physiol. 2003. V. 50. No. 2. P. 168–172. doi: 10.1023/A:1022960828050