

ISSN 1561-8323 (print)

УДК 581.143:577.175.1

Поступило в редакцию 27.02.2017

Received 27.02.2017

А. П. Волынец, В. П. Шуканов, С. Н. Полянская¹*Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Республика Беларусь***О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОМ СТАТУСЕ
НЕКОТОРЫХ СТЕРОИДНЫХ ГЛИКОЗИДОВ РАСТЕНИЙ***(Представлено академиком В. И. Парфеновым)*

Изучение процессов роста разных органов и видов растений в опытах *in vivo* и *in vitro*, особенностей органогенеза, физиолого-биохимических реакций и функций стероидных гликозидов на фоне известных фитогормонов ауксинов, гиббереллинов и цитокининов позволило выявить как общие, так и специфические свойства этой группы природных регуляторов роста, по совокупности которых они отнесены к новой группе стероидных фитогормонов, имеющих наиболее широкое сходство с ауксином. К общим свойствам стероидных гликозидов можно отнести рост растяжением coleoptилей злаков, интенсификацию роста стеблей, листьев и корней пшеницы, апикальное доминирование у ячменя и пшеницы, ускорение прорастания свежесобранных клубней картофеля, повышение содержания пигментов в листьях злаков, семядолях тыквы и проростках ширицы, накопление биомассы в растениях клевера, т. е. оптимизирование всех известных процессов роста и формообразования, а также аттрагирующую способность и регуляцию физиолого-биохимических процессов растений. Отличительные особенности новых фитогормонов – гидрофильные конъюгаты, активирующие ювенильный и объемный рост, обладающие пролонгированной активностью, высокой стабильностью и транспортабельностью в растениях.

Ключевые слова: стероидные гликозиды, фитогормоны, регуляция роста и морфогенеза, физиолого-биохимические процессы

Aleksandr P. Volynets, Vladimir P. Shukanov, Svetlana N. Polyanskaya*V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus***PHYSIOLOGICAL STATUS OF SOME STEROID PLANT GLYCOSIDES***(Communicated by Academician V. I. Parfenov)*

The comparative study of the processes of growth, organ formation and physiological and biochemical responses of plants in experiences *in vitro* and *in vivo* are carried out under influence steroid glycosides and plant hormones (auxins, gibberellins and cytokinins). The common and specific properties of these connections are revealed. On the strength of these properties, the steroid glycosides are referred to new group steroid phytohormones. The general properties of steroid glycosides are optimization of all the known processes of growth and morphogenesis (intensification of the growth of stems, leaves and roots of wheat, apical dominance in barley and wheat, accelerating germination of freshly harvested potato tubers, the increase of pigment content in the cereals leaves, the cotyledons of pumpkin and amaranth seedlings, the accumulation of biomass in clover plants), attractability and regulation of physiological and biochemical processes of plants. The new plant hormones are hydrophilic conjugate that activates juvenile and volumetric growth, with prolonged activity, high stability and transportability in plants.

Keywords: steroidal glycosides, phytohormones, regulation of growth and morphogenesis, physiological and biochemical processes

Введение. Рост растений осуществляется с помощью комплекса эндогенных регуляторов роста гормональной и негормональной природы. В настоящее время общепринятыми являются шесть групп фитогормонов [1]. Но по мере развития науки состав их пополняется. Так, за последние 30 лет фитогормонами признаны салициловая и жасмоновая кислоты [2], аналогичный статус получили конъюгаты галловой и протокатеховой кислот, названные фитогормонами «тургоринами» [3]. Можно допустить, что состав их будет расширяться и дальше за счет новых метаболитов регуляторного типа. Такими метаболитами могут стать стероидные гликозиды растений как вещества, близкие по структуре к уже известным гормонам человека и животных и brassinosteroidным гормонам растений [4].

Молекулы стероидных гликозидов состоят из 5 или 6 циклов и содержат 27 углеродных атомов. Пятициклические их структуры относятся к фураностаноловым гликозидам, а шестичклические – к спиростаноловым [5]. Тривиальные названия фураностаноловых гликозидов образуются от видового названия растения – источника выделения и окончания «озид», а спиростаноловые того же основания и окончания «ин», например, капсикозид и томатозид и соответственно капсиказин и томатонин, т. е. гликозиды, выделенные из семян перца (*Capsicum annuum* L.) и семян томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.).

Материалы и методы исследования. Указанные стероидные гликозиды были подвергнуты нами многолетнему исследованию на предмет установления их физиологического статуса. Выделение и очистку стероидных гликозидов осуществляли молдавские ученые доктора химических наук П. К. Кинтя и В. А. Бабейко из Института генетики, физиологии и защиты растений АН Молдовы. Содержание действующего вещества в препаратах составляло не менее 95 %. Они же обеспечили препаратами стероидных гликозидов и нас.

Объектами исследований были растения разных видов и их органы, выращенные в лабораторных, вегетационных и полевых условиях.

Изучали основные свойства и функции стероидных гликозидов на фоне известных фитогормонов ауксинов, гиббереллинов и цитокининов в опытах *in vitro* и *in vivo* по методам, описанным в [5].

Результаты и их обсуждение. На гормональных биотестах стероидные гликозиды проявляли активность, но на более низком уровне, чем известные гормоны. Зато на интактных растениях они не уступали или превосходили эффекты указанных фитогормонов. Стероидные гликозиды стимулировали растяжение колеоптилей злаков, интенсифицировали рост стеблей, листьев и корней пшеницы, активировали апикальное доминирование у растений пшеницы и ячменя, ускоряли прорастание свежесобранной клубней картофеля, повышали содержание пигментов в листьях злаков, семядолях тыквы, проростках щирцы и накопление биомассы в растениях клевера, т. е. оптимизировали все известные процессы роста и формообразования [5].

Как известно, к фитогормонам относятся эндогенные низкомолекулярные органические вещества растений, синтезируемые в одних органах, передвигающиеся и оказывающие регуляторное влияние в других в ничтожно малой концентрации. Всеми этими признаками обладают стероидные гликозиды. Так, они стимулировали рост растений и грибов уже в концентрации 0,1 мг/л, а накопление пигментов в разбавлении 0,02 мг/л [5].

Подобно фитогормонам, стероидные гликозиды активировали физиолого-биохимические процессы растений (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Влияние стероидных гликозидов на содержание белка (мг/мл) в растениях яровой пшеницы сорта Белорусская 80

Table 1. Influence of steroid glycosides on the protein content (mg/ml) in the plants of spring wheat of the variety "Belarusian 80"

Вариант Variant	Концентрация, мг/мл Concentration, mg/ml	Экспозиция, сутки Exposure, day		
		1	6	10
Контроль (вода) Control (water)	–	0,116	0,166	0,165
Капсикозид Capsicoside	0,1	0,163	0,174	0,154
	1,0	0,136	0,210	0,241
	10,0	0,149	0,321	0,226
Капсикозин Capsicosine	0,1	0,205	0,205	0,216
	1,0	0,180	0,136	0,257
	10,0	0,198	0,177	0,107

Примечание. $p = 95$.

Note. $p = 95$.

Характерное свойство фитогормонов – проявление аттрагирующей (притягивающей) способности ассимилятов, минеральных веществ и воды к центрам высокой метаболической активности. Указанное свойство хорошо проявилось у стероидных гликозидов (табл. 2), что является одним из важнейших факторов повышения продуктивности.

Т а б л и ц а 2. Аттрагирующая способность колоса пшеницы под влиянием стероидных гликозидов

Table 2. Attenuating ability of wheat ear influenced by steroid glycosides

Вариант Variant	Длина колоса, % Ear length, %	Масса колоса, % Ear mass, %	Количество семян в колосе, % Number of ear seeds, %	Масса семян в колосе, % Ear seed mass, %	Масса 1000 семян, % Mass of 1000 seeds, %
Индолилуксусная кислота, 10 ⁻⁴ М Indolylacetic acid, 10 ⁻⁴ М	99,7	106,0	116,7	120,4	121,3
Капсикозид, 1, мг/л Capsicoside, 1, mg/l	116,9	147,8	131,9	152,7	133,6
Капсикозид, 10, мг/л Capsicoside, 10, mg/l	108,4	131,3	125,1	123,0	120,0
Капсикозин, 1, мг/л Capsicosine, 1, mg/l	107,7	134,6	123,3	106,0	117,3
Капсикозин, 10, мг/л Capsicosine, 10, mg/l	107,9	160,7	139,2	141,7	130,8

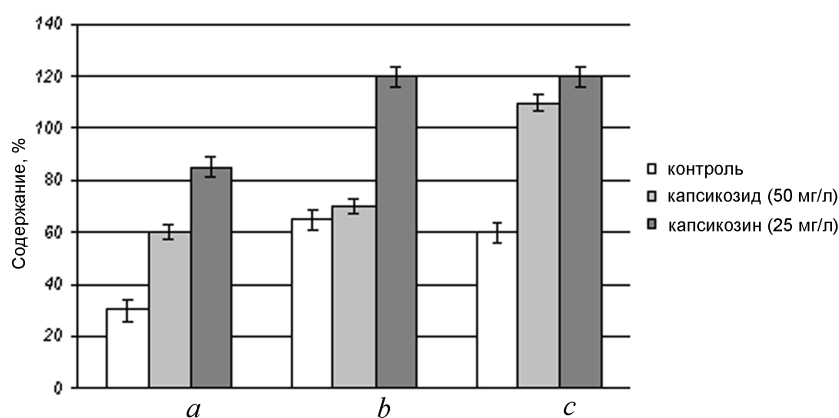
Примечание. $p = 97$.

Note. $p = 97$.

Не менее важной особенностью для каждого фитогормона следует считать биотестирование его ростовой активности на специфических объектах, на которые действие других гормонов не распространяется или сказывается слабо. Такой ростовой моделью для стероидных гликозидов может служить стимуляция роста интактных coleoptiles пшеницы и накопление биомассы клевера красного. Так, рост coleoptiles пшеницы сорта Triso при воздействии капсикозидом и капсикозином в концентрации 1 мг/л составлял 131 и 128 %, а при обработке томатыном и томатонином 177 и 188 % соответственно. Прирост сухой биомассы клевера увеличивался на 21 и 62 % после опрыскивания его капсикозидом и томатыном в концентрации 25 мг/л [5].

Отличительным признаком фитогормонов считается наличие взаимодействия их друг с другом в процессах роста и физиолого-биохимических реакциях. В первом случае наблюдается интенсификация роста, во втором – происходит повышение содержания этих веществ. Обработка стероидными гликозидами растений ячменя приводила к существенному увеличению уровня ауксинов, цитокининов и абсцизовой кислоты (рисунок).

Таким образом, стероидные гликозиды ведут себя в процессах роста, формообразования и физиолого-биохимических реакциях как типичные регуляторы, какими являются ауксины, гиббереллины и цитокинины. Наиболее близкое сходство у них наблюдается с ауксинами: стимуляция роста растяжением, ускорение корнеобразования, проявление апикального доминирования и аттрагирующей способности, интенсификация плодообразования. Как фитогормоны



Изменение содержания фитогормонов при обработке растений ячменя стероидными гликозидами: *a* – β-индолилуксусная кислота; *b* – абсцизовая кислота; *c* – цитокинины

Change in the phytohormone content when treating barley plants by steroid glycosides: *a* – β-indoleacetic acid; *b* – abscisic acid; *c* – cytokinins

они полифункциональны, обладают росторегуляторной активностью и избирательностью действия, активным взаимодействием не только с описанными гормонами-моделями, но и с брассиностероидами и фенольными соединениями [6].

Известные сегодня фитогормоны активны в свободной форме, тогда как конъюгаты их малоактивны. В то же время стероидные гликозиды встречаются в растениях только в лабильно-связанной форме. Казалось бы это исключение, не имеющее аналогов. Однако давно известны такие регуляторы роста, как антоцианы, которые присутствуют в растениях только в конъюгированной форме с углеводами [7]. Более того, недавно открытые фенольные фитогормоны «тургорины» также активны лишь в лабильно-связанной форме. Поэтому росторегулирующее действие стероидных гликозидов следует рассматривать не как исключение, а как природную закономерность.

Напрашивается вывод, что растениям нужны не только липофильные фитогормоны, какими являются ныне известные ауксины, гиббереллины и цитокинины, но и гидрофильные регуляторы роста, к которым относятся антоцианы, фенольные «тургорины» и стероидные гликозиды. На самом деле трудно себе представить открытие и закрытие цветков (функция «тургоринов») или накопление сырой биомассы (функция стероидных гликозидов) без участия водорастворимых веществ – регуляторов. Гидрофильные регуляторы роста имеют и другие преимущества перед липофильными фитогормонами. Они более устойчивы и транспортабельны в растениях.

Все известные сегодня природные регуляторы роста по своей функциональной активности можно разделить на три группы. К первой группе относятся гормональные регуляторы роста ауксины, гиббереллины, цитокинины и брассиностероиды, которые максимально активны в первой половине вегетации, когда происходит активный рост и формирование органов. Ко второй группе регуляторов роста можно причислить абсцизины и этилен, функции которых проявляются в максимальной степени в период созревания и покоя растений. Третью группу составляют стероидные гликозиды и фенольные соединения, которые функционируют в течение всего онтогенеза. Об этом свидетельствуют такие факты, как проявление аттрагирующей активности, защитного действия и сохранения зеленой окраски листьев у растений после обработки этими регуляторами роста вплоть до прекращения жизнеспособности [6].

Специальных исследований, касающихся поиска рецепторов и механизма действия стероидных гликозидов, не проводили. Однако следует отметить, что широкое участие этих регуляторов роста в ростовых процессах невозможно без наличия посредников. То же можно сказать о механизме действия стероидных гликозидов. Образование белка, вызываемое этими соединениями, не может обходиться без активации генома и повышения содержания нуклеиновых кислот. Это означает, что и в этих областях стероидные гликозиды ведут себя подобно обычным фитогормонам [1].

Заключение. Обобщая всю совокупность полученных экспериментальных данных, касающихся биологической активности, физиолого-биохимических особенностей действия и функций стероидных гликозидов в растениях, следует отнести их к новой группе стероидных фитогормонов, отличающихся от известных гормонов формой связи (это конъюгаты), гидрофильностью (водорастворимые вещества), ростовой спецификой (ювенильный и объемный рост), пролонгированной активностью (онтогенез), высокой стабильностью и транспортабельностью в растениях.

Список использованных источников

1. Полевой, В. В. Фитогормоны / В. В. Полевой. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. – 246 с.
2. Медведев, С. С. Физиология растений / С. С. Медведев. – СПб.: Издательство Санкт-Петербургского ун-та, 2004. – 337 с.
3. Запрометов, М. Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях / М. Н. Запрометов. – М.: Наука, 1993. – 272 с.
4. Хрипач, В. А. Брассиностероиды / В. А. Хрипач, Ф. А. Лахвич, В. Н. Жабинский. – Минск: Навука і тэхніка, 1993. – 287 с.
5. Волынец, А. П. Стероидные гликозиды – новые фиторегуляторы гормонального типа / А. П. Волынец, В. П. Шуканов, С. Н. Полянская. – Минск: Право и экономика, 2003. – 133 с.
6. Физиология патогенеза и болезнеустойчивости растений / А. П. Волынец [и др.]. – Минск: Беларуская навука, 2016. – 252 с.

7. Деева, А. М. Роль антоцианов в функционировании антиоксидантной системы растений сем. Брусничные (*Vaccinium corombosum* L., *Vaccinium uliginosum* L.): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.01.05 / А. М. Деева. – Минск, 2015. – 24 с.

References

1. Polevoi V. V. *Phytohormones*. Leningrad, Publishing house of the Leningrad State University, 1982. 246 p.
2. Medvedev S. S. *Plant physiology*. Saint-Petersburg, Publishing house of St. Petersburg University, 2004. 337 p.
3. Zaprometov M. N. *Phenol compounds: spread, metabolism and functions in plants*. Moscow, Nauka Publ., 1993. 272 p.
4. Khripach V. A., Lakhvich F. A., Zhabinskii V. N. *Brassinosteroids*. Minsk, Navuka i tekhnika Publ., 1993. 287 p.
5. Volynets A. P., Shukanov V. P., Polianskaia S. N. *Steroid glycosides – new phyto regulators of hormone type*. Minsk, Pravo i ekonomika Publ., 2003. 133 p.
6. Volynets A. P., Shukanov V. P., Poliakova N. V., Bashko N. P., Nedved' E. L., Mel'nikova E. V., Koryt'ko L. A., Karpuk V. V., Manzhelsova N. E., Polianskaia S. N., Golub I. A., Shanbanovich G. N., Savel'ev N. S. *Physiology of pathogenesis and disease resistance of plants*. Minsk, Belarusskaya navuka Publ., 2016. 252 p.
7. Deeva A. M. *Role of anthocyanins in the functioning of the antioxidant system of plants of the family "Cowberry"* (*Vaccinium corombosum* L., *Vaccinium uliginosum* L.). Minsk, 2015. 24 p.

Информация об авторах

Волынец Александр Потопович – д-р биол. наук, профессор, гл. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: patphysio@mail.ru.

Шуканов Владимир Петрович – канд. биол. наук, заведующий лабораторией. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: patphysio@mail.ru.

Полянская Светлана Николаевна – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: patphysio@mail.ru.

Для цитирования

Волынец, А. П. О физиологическом статусе некоторых стероидных гликозидов растений / А. П. Волынец, В. П. Шуканов, С. Н. Полянская // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2017. – Т. 61, № 3. – С. 73–77.

Information about the authors

Volynets Aleksandr Potapovich – D. Sc. (Biology), Professor, Chief researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: patphysio@mail.ru.

Shukanov Vladimir Petrovich – Ph. D. (Biology), Head of the Laboratory. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: patphysio@mail.ru.

Polyanskaya Svetlana Nikolaevna – Ph. D. (Biology), Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: patphysio@mail.ru.

For citation

Volynets A. P., Shukanov V. P., Polyanskaya S. N. Physiological status of some steroid plant glycosides. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi* [Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus], 2017, vol. 61, no. 3, pp. 73–77 (in Russian).