

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЯ НА СОДЕРЖАНИЕ И СОСТАВ СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ ЛИСТЬЕВ *PLANTAGO MEDIA* L

Г. Н. Табаленкова, Е. В. Силина

Институт биологии Коми научный центр УрО РАН
Поступила в редакцию 10.08.2022 г.

Аннотация. Исследовали количественные и качественные изменения свободных аминокислот (САК) и растворимого белка в листьях растений *Plantago media* L. светового и теневого фенотипов в двух географически удаленных районах: Южный Тиман (62° 45'с.ш., 55°49'в.д.), пойма р. Вымь (62° 17'с.ш., 50°40'в.д.). Районы исследований отличаются по продолжительности вегетационного периода (130 и 150 дней) и среднегодовой температуре воздуха (+1.5 и -0.3°C) Южный Тиман и пойма р. Вычегда соответственно. Освещенность местообитаний световых фенотипов достигала 1600 мкмоль/(м² с), темновых была в три раза меньше. По содержанию общего азота листья *P. media* из обоих географически удаленных районов различались незначительно (12-14 мг/г сухой массы), а количество растворимого белка достоверно выше в листьях растений, произрастающих в условиях поймы р. Вымь. В листьях *P. media* обнаружено 22 САК: аспарагиновая, глутаминовая, аланин, валин, серин, лизин, изолейцин, лейцин, тирозин, аргинин, пролин, глицин, фенилаланин, γ -аминомасляная кислота, цитрулин, цистеин, метионин, орнитин, гидроксизин, гистидин, 1-метилгистидин, 3-метилгистидин и 2 амида – аспарагин и глутамин. Количество свободных аминокислот определялось географическим положением популяции и достоверно ниже в растениях, произрастающих на Южном Тимане при более высоком содержании в них стрессовых аминокислот в основном аланина. Отмечено повышенное соотношение дикарбоновых/ароматических аминокислот, что может свидетельствовать об более интенсивном их метаболизме, обеспечивающим поддержание энергетического баланса тканей растений, в более суровых условиях Южного Тимана. Количество свободных САК статистически значимо коррелирует с концентрацией растворимого белка. В составе САК обнаружены непротеиногенные аминокислоты: γ -аминомасляная, орнитин, цитрулин, их доля составляла 1-2% от суммы аминокислот. Долговременная адаптация *P. media* к произрастанию в условиях сильной инсоляции приводила к формированию фенотипа с более низким содержанием САК за счет уменьшения содержания дикарбоновых аминокислот и более высокой величиной соотношения серин/глицин, что в определенной степени обеспечивает жизнеспособность популяций в разных эколого-ценотических условиях.

Ключевые слова: *Plantago media*, световой, теневой фенотипы, свободные аминокислоты.

Рост и развитие растений происходит в постоянно меняющихся условиях среды, которые оказывают влияние на метаболизм растений. Наиболее ярко это можно наблюдать при прохождении суточного цикла. Растения вынуждены постоянно подстраиваться к колебаниям температуры среды обитания и освещенности, что оказывает существенное влияние на интенсивность и направленность физиологических и биохимических процессов. Условия освещенности в местах обитания во многом определяют физиологические реакции растений. Многие

виды растений формируют фенотипы, способные эффективно использовать световую энергию разной интенсивности и предотвращать развитие фотокислительного стресса при избыточной инсоляции. Давно установлено, что в отличие от специализированных приспособлений на физиологическом, морфологическом и других уровнях, биохимическая адаптация, определяет качественное и количественное своеобразие метаболических функций, необходимых для функциональной активности макромолекул [1]. Одной из важнейших групп биомолекул, которые обеспечивают жизнедеятельность клетки, являются аминокислоты, которые образуются в про-

цессе фотосинтеза или в результате синтетической деятельности корней, в дальнейшем участвуют в разнообразных биохимических процессах. Аминокислоты - активнейшие участники практически всех сторон метаболизма растения. По сути, они являются материалом, благодаря которому происходит строительство растительных клеток. Кроме того, показано, что аминокислоты могут выступать в качестве сигнальных молекул при адаптивных реакциях на стрессовые факторы [2, 3, 4], являются предшественниками структурных компонентов некоторых гормонов растений [2] и могут выступать в качестве предшественников ряда вторичных метаболитов [5] и т.д.

Подорожник средний (*Plantago media* L.) – многолетнее травянистое растение сем. Plantaginaceae. Бореальный евроазиатский вид [6]. На территории Республики Коми встречается на пойменных лугах, по обочинам дорог, в разреженных лесах, бывает пионером на отмелях и обнажениях известняка. Все виды рода *Plantago*, проявляют высокую морфофизиологическую пластичность, способность формировать фенотипы, адаптированные к обитанию в разных экотопах [7]. Подобно многим другим видам рода *Plantago* подорожник средний характеризуется высокой фенотипической пластичностью, что послужило выбором данного растения в качестве модельного объекта.

Целью работы было исследовать количественные и качественные изменения свободных аминокислот листьев растений *Plantago media* L., формирующих световые и теневые фенотипы при длительной адаптации в открытых и затененных местообитаниях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в двух географически удаленных районах: Южном Тимане на открытом, слабо заросшем склоне от водораздела к надпойменной террасе р. Сойва (62°45' с. ш., 55°49' в. д.) и на пойменном лугу р. Вымь (62°17' с. ш., 50°40' в. д.). В каждом районе исследовали растения из местообитаний, отличающихся по световому режиму.

Район Южного Тимана относится к атлантико-арктической области умеренного климатического пояса характеризуется избыточно влажным умеренно-континентальным климатом с продолжительной зимой, коротким и сравнительно теплым летом [8]. Среднегодовая температура составляет -1.5°C, средняя температура самого теплого месяца – июля около +15°C. Сумма осадков за вегетацион-

ный период варьирует от 315 до 365 мм. Продолжительность вегетационного периода составляет 130 дней. Исследуемые популяции *P. media* произрастали на слабо заросшем склоне юго-восточной экспозиции (С-растения) и на террасе у подошвы склона в густом травостое (Т-растения). Почва участков – дерново-карбонатная, щебенчатая, с низким содержанием гумуса. Величина рН водной вытяжки из почвы находилась в пределах 7 - 8, что обусловлено выходом на поверхность известняков.

Район нижнего течения р. Вымь относится к атлантико-континентальной зоне. Климат умеренно-континентальный с продолжительной зимой и сравнительно теплым летом. Среднегодовая температура составляет +0.3°C, средняя температура июля около +17°C. За вегетационный период выпадает порядка 340 мм осадков. Продолжительность вегетационного периода составляет 150 дней. Опыты проводили с растениями, произрастающими на разных участках пойменного луга: на открытых у кромки поймы (С₁-растения) и на лугу в густом травостое (Т₁-растения). Почва дерново-слоисто-песчано-супесчаная, хорошо дренируемая с низким содержанием гумуса. Величина рН водной вытяжки из почвы находилась в пределах 5.6 – 6.0.

Микроклиматические условия: освещенность, температуру и влажность воздуха в местообитаниях регистрировали на уровне растений с помощью портативной метеостанции LI-1400 (“LI-COR”, США) с набором датчиков. Для биохимических анализов листья *P. media* отбирали с 10–15 растений несколько раз в течение суток. Образцы листьев фиксировали в жидком азоте и хранили при температуре -80°C. Определение свободных аминокислот проводили в лиофильно высушенном материале на аминокислотном анализаторе ААА-400 (Чехия) в системе литиевых буферов. Для их определения навески 3х-кратно экстрагировали 40% этанолом, выпаривали при температуре +50 °С. Упаренный экстракт разводили в цитрат-литиевом буфере (рН 2.2), центрифугировали 10 мин. при 15 тыс. оборотов, фильтрат наносили на ионообменную колонку. Идентификацию и количественное содержание аминокислот в исследуемых образцах проводили по результатам разделения стандартной смеси аминокислот. Содержание растворимого белка определяли методом Bradford [9], используя в качестве стандарта бычий сывороточный альбумин. Общий азот определяли методом элементного CHNS-O анализатора «EA-111 (Чехия). Рассчитывали средние значения из трех биологических и двух аналитических повторностях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Измерения микроклиматических показателей показали, что в условиях Южного Тимана световая популяция (С-растения) получали существенно больше света и тепла. В утренние часы интенсивность ФАР на уровне растений достигала 1600 мкмоль/(м² с). В темновой популяции (Т-растения) максимальная освещенность наблюдалась в полуденное время и была втрое ниже, чем у С-растений [10]. Освещенность растений, обитающих на открытых участках у кромки поймы р. Вымь (С₁-растения) также достигала 1600 – 1700 мкмоль/(м² с), тогда как в густом травостое на лугу (Т₁-растения) была в 5-7 раз меньше. Различия в световом режиме местообитаний проявлялись во все годы проведения исследований, независимо от того как складывались погодные условия вегетационного периода. Различия в температуре и относительной влажности были менее существенны.

Растения *P. media*, из открытых местообитаний, формировали листья меньшей площади с более высоким показателем УППЛ по сравнению с растениями, обитающими в густом травостое. В условиях Южного Тимана сырая надземная масса *P. media* составляла 1.4±0.5 и 3.6±1.2 для С-растений и Т-растений соответственно [10]. В ценопопуляциях поймы р. Вымь сырая надземная масса соответственно была 4.4±1.3 и 6.5±2.0 для С₁-растений и Т₁-растений. Затененные листья были сильнее оводнены, содержание сухого вещества в них было 15-20%, тогда как у хорошо освещаемых составляло 22-26%.

По содержанию общего азота листья *P. media* из обоих географически удаленных районов различались незначительно и в среднем составляли 14.0±1.5 для теневых и 12±1.2 мг/г сухой массы для световых популяций и в течение суток практически не менялось. Основную массу азотистых веществ листьев представляют белки. Содержание растворимого белка в листьях *P. media*, произрастающего в условиях поймы р. Вымь достоверно выше, чем в условиях Южного Тимана. У растений, произрастающих в условиях Южного Тимана, не наблюдалось достоверной суточной динамики содержания растворимого белка. Для растений из поймы р. Вымь максимальное накопление растворимого белка зарегистрировано в полуденные часы, особенно для растений, произрастающих при низкой освещенности (табл.1).

Аминокислоты являются наиболее распространенной группой подвижных азотистых соединений. Всего в листьях *P. media*, было обнаружено

Таблица 1.

Суточные изменения содержания растворимого белка в листьях *Plantago media*, из местообитаний с высокой и низкой освещенностью, мг/г сух массы

Время суток, ч	Район исследований	
	Южный Тиман	пойма р. Вымь
Высокая освещенность		
6:00	3.2±0.2	3.8±0.1
12:00	2.9±0.3	4.2±0.1
22:00	3.6±0.4	4.0±0.2
Средняя за сутки	3.2±0.2	4.0±0.2
Низкая освещенность		
6:00	2.9±0.2	4.3±0.2
12:00	3.2±0.2	5.4±0.2
22:00	3.1±0.3	4.0±0.2
Средняя за сутки	3.1±0.1	4.6±0.2

22 свободных аминокислоты и 2 амида. В составе аминокислот из обоих географических районов доминируют 7 соединений, среднее содержание которых превышает 2% от суммы, это аспарагиновая, глутаминовая кислоты, глутамин, аланин, валин, серин, лизин. Доля изолейцина, лейцина, тирозина, аргинина, γ-аминомасляной кислоты составляла более 1% суммы (табл. 2, 3). Доля пролина, глицина, фенилаланина, цитрулина, цистеина, метионина, орнитина, гидроксизина, гистидина, 1-метилгистидина, 3-метилгистидина, аспарагина — менее 1% от суммы аминокислот. В среднем в течение суток содержания свободных аминокислот листьях *P. media*, произрастающего в условиях поймы р. Вымь достоверно выше, чем в условиях Южного Тимана (рис.1). Причём независимо от района произрастания количество аминокислот в листьях, произрастающих в условиях сильной инсоляции меньше, чем в травостое (рис.1). Эти изменения сводятся в основном к уменьшению содержания свободных аминокислот без качественного изменения аминокислотного состава. Однако следует отметить, что для растений, произрастающих в районе Южного Тимана доля дикарбоновых кислот, особенно глутаминовой, в листьях теневых и световых растений (Т, С- растения) значительно выше, а глутамин ниже, чем в аналогичных популяциях из района поймы р.Вымь (табл.3). Содержание свободных аминокислот статистически значимо коррелирует с концентрацией растворимого белка. Отмечена определенная суточная динамика содержания свободных аминокислот в листьях *P. media*. Наиболее четко она проявляется у С₁-растений, из поймы р. Вымь (рис.1). Наблюдалось увеличение в полдень содержания глутаминовой кислоты и аргинина (табл.2). Подобные данные были получены на растениях дикого арбуза, где было показано накопление аргини-

на и глютаминовой кислоты в присутствии сильного солнечного света [11].

Как было отмечено, растения, произрастающие в затененных условиях, накапливали большую надземную массу, чем растения на сильном свете. При этом, листья отличались более высоким содержанием аспарагиновой и глютаминовой кислот и аланина (табл. 2). Известно [12]), что аланин является транспортной кислотой. Поэтому большое количество этого соединения в листьях, может быть связано с возможностями его экспорта из листьев в другие части растения [13].

Непосредственно с ростом растений связано и амидообразование, поскольку амиды играют важную роль в качестве резерва дикарбоновых кислот. По нашим данным содержание глютамина и его доля в пуле аминокислот значительно ниже в растениях *P. media*, с меньшей надземной массой (табл.2, 3), что может свидетельствовать об опосредствованной взаимосвязи аминокислотного обмена с ростовыми процессами. Эта зависимость, по видимому, осуществляется через участие аминокислот в регуляции синтеза белка как необходимого условия ростовой активности растений.

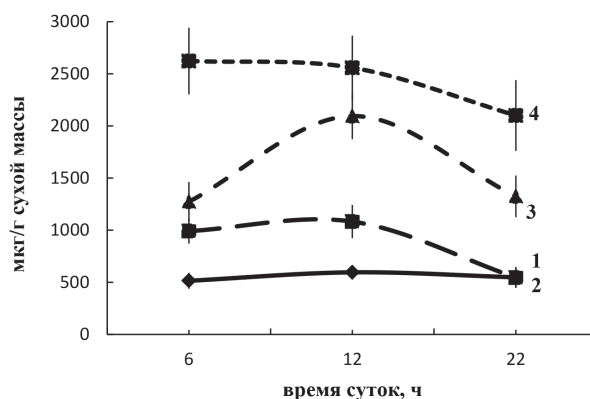


Рис. 1. Суточные изменения содержания свободных аминокислот в листьях *Plantago media*. 1, 2— С-растения, Т-растения Южный Тиман; 3,4 — С1-растения, Т1 –растения пойма р. Вымь.

В составе свободных аминокислот листьев *P. media* обнаружены непротеиногенные аминокислоты: γ -аминомасляная, орнитин, цитрулин. Доля непротеиногенных аминокислот составляла 1- 2% от суммы аминокислот. Суточную динамику непротеиногенных аминокислот определяла в основном γ -аминомасляная кислота. Содержание

Таблица 2.

Суточная динамика содержания свободных аминокислот в листьях *Plantago media*, мкг/г сухой массы

Аминокислоты	Пойма р. Вымь			Южный Тиман		
	*6:00	12:00	22:00	*6:00	12:00	22:00
Высокая освещенность						
Аспарагиновая	169	239	150	35	38	119
Треонин	19	28	18	9	13	14
Серин	51	90	58	50	67	32
Глютаминовая	243	352	241	202	220	301
Глютамин	450	895	505	49	43	161
Аланин	74	105	75	61	72	87
Валин	33	41	32	21	33	18
Изолейцин	10	19	10	7	12	9
Лейцин	13	32	19	4	6	5
Тирозин	15	26	15	9	12	9
γ -аминомасляная	9	17	13	7	6	5
Лизин	29	64	41	13	9	12
Аргинин	18	45	25	38	46	2
Низкая освещенность						
Аспарагиновая	255	386	299	105	70	61
Треонин	39	43	30	28	27	14
Серин	124	132	71	86	101	46
Глютаминовая	369	527	391	351	479	174
Глютамин	1312	771	763	171	176	90
Аланин	151	193	120	75	84	35
Валин	65	70	57	41	48	23
Изолейцин	28	3	27	12	11	10
Лейцин	38	33	26	11	5	7
Тирозин	30	36	29	12	11	9
γ -аминомасляная	27	53	26	9	11	3
Лизин	65	60	50	24	18	14
Аргинин	44	49	24	10	20	6

Примечание: представлены аминокислоты, содержание которых превышает 1% от суммы. * - время отбора проб, ч

Таблица 3.

Суточная динамика содержания свободных аминокислот в листьях *Plantago media*, % от суммы аминокислот

Аминокислоты	Пойма р. Вынь			Южный Тиман		
	*6:00	12:00	22:00	*6:00	12:00	22:00
Высокая освещенность						
Аспарагиновая	13.3	11.4	11.3	6.8	6.4	15.2
Треонин	1.5	1.3	1.4	1.7	2.2	1.8
Серин	4.0	4.3	4.4	9.6	11.2	4.1
Глутаминовая	19.1	16.8	18.2	39.1	36.9	38.4
Глутамин	35.3	42.7	38.1	9.5	7.2	20.6
Аланин	5.8	5.0	5.7	11.8	12.1	11.1
Валин	2.6	2.0	2.4	4.1	5.4	2.3
Изолейцин	0.8	0.9	0.8	1.4	2.0	1.1
Лейцин	1.0	1.5	1.4	0.8	1.0	0.6
Тирозин	1.2	1.2	1.1	1.7	2.0	1.1
У- аминокислотная	0.7	0.8	1.0	1.4	1.0	0.6
Лизин	2.3	3.1	3.1	2.5	1.5	1.5
Аргинин	1.4	2.1	1.9	7.4	7.6	2.0
Низкая освещенность						
Аспарагиновая	9.7	14.9	14.2	10.6	6.6	11.3
Треонин	1.5	1.7	1.4	2.8	2.5	2.6
Серин	4.7	5.1	3.4	8.7	9.3	8.4
Глутаминовая	14.1	20.3	18.5	35.4	44.2	32.0
Глутамин	50.0	29.7	36.1	17.3	16.3	16.5
Аланин	5.8	7.4	5.7	7.6	7.7	6.4
Валин	2.5	2.7	2.7	4.1	4.4	4.2
Изолейцин	1.1	0.1	1.3	1.2	1.0	1.8
Лейцин	1.4	1.3	1.2	1.1	0.5	1.3
Тирозин	1.1	1.4	1.4	1.2	1.0	1.6
У- аминокислотная	1.0	2.0	1.2	0.9	1.0	0.5
Лизин	2.5	2.3	2.4	2.4	1.7	2.6
Аргинин	1.7	1.9	1.1	1.0	1.8	1.1

Примечание: представлены аминокислоты, содержание которых превышает 1% от суммы. * - время отбора проб, ч

непротеиногенных аминокислот статистически значимо коррелирует с концентрацией растворимого белка в листьях ($r=0.8$).

Для характеристики интенсивности метаболических процессов в растительной клетке используется соотношение дикарбоновых кислот (аспарагиновая+глутаминовая к-ты) к ароматическим (тирозин+ фенилаланин). В опытах на проростках было показано, что при высоких скоростях метаболизма соотношение дикарбоновых кислот к ароматическим меняется в сторону накопления дикарбоновых аминокислот, при низких ароматических [14]. В определенных рамках этот показатель можно использовать и для растений, произрастающих в естественных условиях. По нашим данным на отношение дикарбоновые/ароматические кислоты более значительное влияние оказало географическое расположение популяций, чем условия освещения. Для растений Южного Тимана оно равнялось 21-24, для растений поймы р. Вынь — 16. Возможно, более интенсивный метаболизм у растений Южного Тимана является жизненно необходимым для произрастания в условиях более короткого веге-

тационного периода.

Давно обнаружено, что на свету при фотосинтезе происходит значительное усиление включения углерода в серин, что связано с увеличением количества гликолевой кислоты [15]. Позднее в опытах на картофеле с использованием ^{14}C было показано, что у затененных растений сокращалось соотношение серин/глицин, что, по мнению авторов, свидетельствует о проблемах с продвижением потока углерода по гликолатному пути [13,16]. Отдавая отчет, что в полевом опыте на растения помимо освещенности влияют и другие факторы среды, мы проанализировали изменения соотношения серин/глицин в листьях растений *P. media*, формирующих при длительной адаптации световые и теневые фенотипы. Установлено, что листья затененных растений отличались более низкой величиной соотношения серин/глицин по сравнению с растениями, произрастающими в условиях сильной инсоляции (рис.2), что может быть связано с менее интенсивным фотосинтезом характерным для затененных растений [10, 17].

В качестве индикатора стресса часто используют группу так называемых стрессовых аминокис-

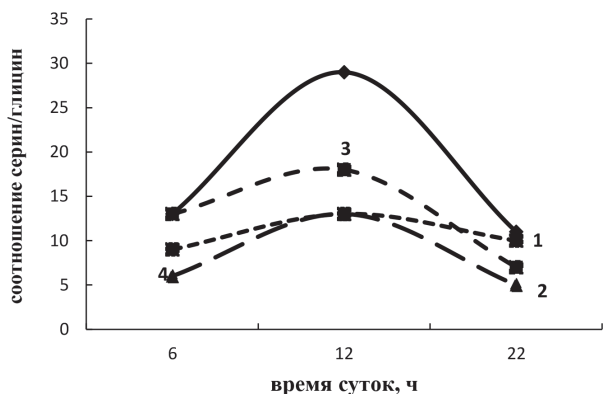


Рис. 2. Суточные изменения соотношения серин/глицин в листьях *Plantago media*. 1, 2 — С-растения, Т-растения Южный Тиман; 3, 4 — С1-растения, Т1-растения пойма р. Вынь

кислот, таких как пролин, аланин, фенилаланин и γ -аминомасляную кислоту [4, 18, 19, 20, 21]. Доля стрессовых аминокислот в листьях *P. media* составляла в среднем 8.5, 7.2% от суммы свободных аминокислот в популяциях поймы р. Вынь; 8.9 и 13.4% популяциях Южного Тимана для теневых и световых фенотипов соответственно (рис. 3). Коэффициент вариации в течение суток составлял соответственно 17.3, 5.8, 7.9, 8.7, что свидетельствует о незначительной вариативности доли стрессовых аминокислот в течение суток. Превосходство той или иной аминокислоты этой группы во многом зависит от вида растений. Показано [22], что в условиях засоления листья *Artemisia santonica* накапливали до 80% пролина, а *Limonium gmelinii* до 30% аланина. В листьях *P. media*, основную часть стрессовых аминокислот составлял аланин, что позволяет снизить неблагоприятное воздействие на растения условий окружающей среды [23, 24]. Причем доля аланина в листьях растений, произрастающих

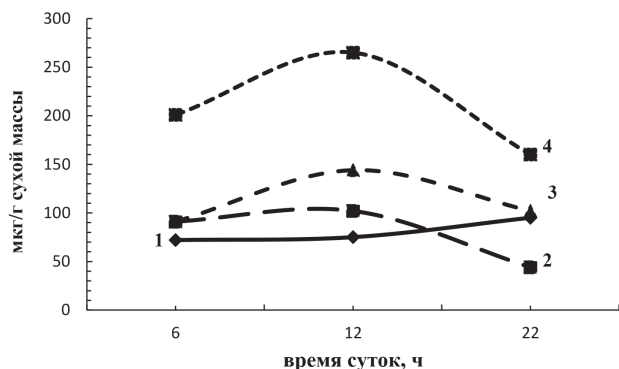


Рис. 3. Суточные изменения содержания стрессовых аминокислот в листьях *Plantago media*. 1, 2 — С-растения, Т-растения Южный Тиман; 3, 4 — С1-растения, Т1-растения пойма р. Вынь

на Южном Тимане выше (81, 87%), чем в растениях поймы р. Вынь (74, 76% от суммы стрессовых аминокислот) для теневых и световых растений соответственно. Возможно, высокая доля аланина в растениях *P. media* Южного Тимана является одним из необходимых факторов для адаптации растений к условиям произрастания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение влияния аминокислотного состава растений *Plantago media* L., формирующих световые и теневые фенотипы позволило выявить особенности их адаптации к условиям произрастания. В листьях *P. media* обнаружено 22 свободных аминокислоты и 2 амида. Количество свободных аминокислот определялось географическим положением популяций и было достоверно ниже в растениях, произрастающих на Южном Тимане, при более высоком содержании в них стрессовых аминокислот в основном аланина. В них отмечено повышенное соотношение дикарбоновых/ароматических аминокислот, что может свидетельствовать об более интенсивном их метаболизме, обеспечивающим поддержание энергетического баланса тканей растений, в более суровых условиях Южного Тимана. В условиях сильной инсоляции листья *P. media* отличались более низким содержанием свободных аминокислот за счет снижения количества дикарбоновых аминокислот и более высокой величиной соотношения серин/глицин.

Таким образом, долговременная адаптация *P. media* к произрастанию при разных уровнях освещенности проявляется в формировании фенотипов с определенными характеристиками аминокислотного состава, что в определенной степени обеспечивает жизнеспособность популяций в разных эколого-ценотических условиях.

Исследование проведено по теме государственного задания «Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)» (1021062311434-4-1.6.11;1.6.19)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. Москва, Мир, 1988. 568 с.
2. Walch-Liu P., Remans T., Forde B.G., Lin L.-H., Tester M. // Plant and Cell Physiology. 2006. V. 47. № 8. P. 1045–1057.
3. Forde B.G., Lea P.J. // Journal of Experimental Botany. 2007. V. 58. №9. P. 1-20.
4. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Активные формы кислорода, антиоксиданты и устойчивость

растений к действию стрессоров. Киев, Логос, 2019. 277 с.

5. Pinheiro C., Passarinho J.A., Ricardo C.P. // *Journal of Plant Physiology*. 2004. V. 161. № 11. P. 1203-1210.

6. Флора северо-востока Европейской части СССР. Семейства Umbelliferae-Compositae / Под ред. Толмачева А.И. Ленинград, Наука, Ленингр. отделение, 1977, Т. 4, 312 с.

7. Захожий И.Г., Шадрин Д.М., Пылина Я.И., Чадин И.Ф., Головки Т.К. // *Экологическая генетика*. 2020. Т. 18. № 2. С. 139-148.

8. Леса Республики Коми / Под ред. Козубова Г.М., Таскаева А.И. Москва, 1992, 331 с.

9. Bradford M.M. // *Analytical Biochemistry*. 1976. V. 72, № 1-2. P. 248.

10. Головки Т.К., Далькэ И.В., Захожий И.Г., Дымова О.В., Табаленкова Г.Н. // *Физиология растений*. 2011. Т. 58. № 4. С. 490-501.

11. Yokota A., Kawasaki S., Iwano M., Nakamura S., Miyake, Akashi K. // *Annals of Botany*. 2002. V. 89. № 7. P. 825-832.

12. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. Москва, Наука, 1976. 647 с.

13. Чиков В.И., Михайлов А.Л., Тимофеева О.А., Хамидуллина Л.А. // *Физиология растений*. 2016. Т.63. №1. С. 76-82.

14. Епринцев А.Т., Солодилова О.С., Хожайнова Г.Н. // *Вестник ВГУ: Серия: Химия, Биология*, Фармация. 2003. №2. С.132-135.

15. Тарчевский И.А., Курмаева С.А., Вдовина А.И. // *Ботанический журнал*. 1962. №47 (9). С. 1366-1369.

16. Novitskaya L.L., Trevanion S.J., Driscoll S., Foyer C.H., Noctor G. // *Plant Cell Environ*. 2002. V. 25. P. 821-835.

17. Головки Т.К., Захожий И.Г., Шелякин М.А., Силина Е.В., Табаленкова Г.Н., Малышев Р.В., Далькэ И.В. // *Физиология растений*. 2022. Т. 68. №6. С. 652-664.

18. Кузнецов В.В., Шевякова Н.И. // *Физиология растений*. 1999. Т. 46, № 2. С. 321-336.

19. Франко О., Мелоф Р. // *Физиология растений*. 2000. Т. 47. № 1. С. 152-159.

20. Hare P. D., Cress W. A., van Staden J. // *Plant Cell Environ*. 1998. V. 21. P. 535-553.

21. Ибрагимова С.С., Горелова В.В., Кочетов А.В., Шумный В.К. // *Вестник Новосибирского государственного университета. Серия: Биология, клиническая медицина*. 2010. Т. 8. вып. 3. С. 98-103.

22. Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С., Табаленкова Г.Н., Захожий И.Г. // *Сиб. экол. журн*. 2016. №1. С. 117-126.

23. Sousa C.A.F., Sodek L. // *Environmental and Experimental Botany*. 2003. V. 50. № 1. P. 1-8.

24. Limami A.M., Glevares G., Ricoult C., Cliquet J.B., Planchet E. // *Journal of Experimental Botany*. 2008. V. 59. № 9. P. 2325-2335.

Институт биологии Коми научный центр УрО РАН

*Табаленкова Г. Н., доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологической физиологии растений
e-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru

Силина Е. В., кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории экологической физиологии растений
e-mail: silina@ib.komisc.ru

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of RAS

Tabalenkova G. N., PhD., DSci., leading research, department ecological physiology of plants
e-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru

Silina E. V., PhD., junior researcher, department ecological physiology of plants
e-mail: silina@ib.komisc.ru

INFLUENCE OF HABITAT CONDITIONS ON THE CONTENT AND COMPOSITION OF FREE AMINO ACIDS OF *PLANTAGO MEDIA* L. LEAVES

G. N. Tabalenkona, E. V. Silina

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of RAS

Abstract. Quantitative and qualitative changes in free amino acids (FAA) and soluble protein in the leaves of *Plantago media* plants of sun and shade phenotypes from two geographically remote areas (South

Timan (62°45'N, 55°49'E) and Vym River floodplain (62°17'N, 50°40'E)) were investigated. The study areas differ in the duration of the growing season (130 and 150 days) and the average annual air temperature (+1.5 and -0.3 °C) of the South Timan and the of the Vychegda River floodplain, respectively. The illumination of the habitats of sun phenotypes reached 1600 $\mu\text{mol} / (\text{m}^2 \text{ s})$, shade phenotypes was three times lower. The total nitrogen content of *P. media* leaves differed slightly (12-14 mg/g of dry weight), and the amount of soluble protein was significantly higher in the plants of the floodplain of the Vym river. In the leaves of *P. media* there were 22 FAA: aspartic, glutamic, alanine, valine, serine, lysine, isoleucine, leucine, tyrosine, arginine, proline, glycine, phenylalanine, γ -aminobutyric acid, citrulline, cysteine, methionine, ornithine, hydroxylysin, histidine, 1-methylhistidine, 3-methylhistidine and 2 amides - asparagine and glutamine. The amount of free amino acids depended on the geographical location of the population and is significantly lower in the plants of South Timan, with a higher content of stress amino acids, mainly alanine. In the plants of South Timan, an increased ratio of dicarboxylic/aromatic amino acids was observed. This may indicate their more intensive metabolism, which ensures the maintenance of the energy balance of plant tissues. The amount of FAA statistically correlates significantly with the concentration of the soluble protein. In the FAA composition the non-proteinogenic amino acids were found, among them γ -aminobutyric, ornithine, citrulline, their share was 1-2% of the sum of amino acids. Long-term adaptation of *P. media* to growth under conditions of strong insolation led to the formation of a phenotype with a lower FAA content due to a decrease in the content of dicarboxylic amino acids and a higher value of serine/glycine ratio, which to a certain extent ensures the viability of populations in different ecological and cenotic conditions.

Keywords: *Plantago media*, sun and shade phenotypes, free amino acids

REFERENCES

- Hochachka P., Somero Dzh. Biohimicheskaya adaptaciya. Moskva, Mir, 1988, 568 s.
- Walch-Liu P., Remans T., Forde B.G., Lin L.-H., Tester M., Plant and Cell Physiology, 2006, V. 47, № 8, pp. 1045–1057.
- Forde B.G., Lea P.J., Journal of Experimental Botany, 2007, V. 58, №9, pp. 1-20.
- Kolupaev Yu.E., Karpec Yu.V. Aktivnyye formy kisloroda, antioksidanty i ustojchivost' rastenij k dejstvu stressorov. Kiev, Logos, 2019, 277 s.
- Pinheiro C., Passarinho J.A., Ricardo C.P., Journal of Plant Physiology, 2004, V. 161, № 11, pp. 1203-1210.
- Flora severo-vostoka Evropejskoj chasti SSSR. Cemejstva Umbelliferae-Compositae / Pod red. Tolmacheva A.I. Leningrad, Nauka, Leningr. otdelenie, 1977, V. 4, 312 s.
- Zahozhij I.G., Shadrin D.M., Pylina Ya.I., Chadin I.F., Golovko T.K., Ekologicheskaya genetika, 2020, V. 18, № 2, pp. 139-148.
- Lesya Respubliki Komi / Pod red. Kozubova G.M., Taskaeva A.I. Moskva, 1992, 331 s.
- Bradford M.M., Analytical Biochemistry, 1976, V. 72, № 1–2, p. 248.
- Golovko T.K., Dal'ke I.V., Zahozhij I.G., Dymova O.V., Tabalenkova G.N., Fiziologiya rastenij, 2011, V. 58, № 4, pp. 490–501.
- Yokota A., Kawasaki S., Iwano M., Nakamura C., Miyake, Akashi K., Annals of Botany, 2002, V. 89, № 7, pp. 825-832.
- Kursanov A.L. Transport assimilyatov v rastenii. Moskva, Nauka, 1976, 647 s.
- Chikov V.I., Mihajlov A.L., Timofeeva O.A., Hamidullina L.A., Fiziologiya rastenij, 2016, V.63, №1, pp. 76-82.
- Eprincev A.T., Solodilova O.S., Hozhainova G.N., Vestnik VGU: Seriya: Himiya, Biologiya, Farmaciya, 2003, №2, pp.132-135.
- Tarchevskij I.A., Kurmaeva S.A., Vdovina A.I., Botanicheskij zhurnal, 1962, № 47(9), pp. 1366-1369.
- Novitskaya L.L., Trevanion S.J., Driscoll S., Foyer C.H., Noctor G., Plant Cell Environ, 2002, V. 25, pp. 821-835.
- Golovko T.K., Zahozhij I.G., SHelyakin M.A., Silina E.V., Tabalenkova G.N., Malyshev R.V., Dal'ke I.V., Fiziologiya rastenij, 2022, V. 68, №6, pp. 652-664.
- Franko O., Melof R., Fiziologiya rastenij, 2000, V. 47, № 1, pp. 152–159.
- Hare P. D., Cress W. A., van Staden J., Plant Cell Environ, 1998, V. 21, pp. 535–553.
- Ibragimova S.S., Gorelova V.V., Kochetov A.V., Shumnyj V.K., Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya, klinicheskaya medicina, 2010, V. 8, №. 3, pp. 98-103.
- Rozenctvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S., Tabalenkova G.N., Zahozhij I.G., Sib. ekol. zhurn, 2016, №1, pp. 117-126.
- Sousa C.A.F., Sodek L. Environmental and Experimental Botany, 2003, V. 50, № 1, pp. 1-8.
- Limami A.M., Glevares G., Ricoult C., Cliquet J.B., Planchet E., Journal of Experimental Botany, 2008, V. 59, № 9, pp. 2325-2335.