

АДАПТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ПЛОДА *Malus domestica* Borkh. (*Rosaceae*) В УСЛОВИЯХ ВЫСОТНОЙ ПОЯСНОСТИ

© 2019 г. А. С. Воронков^{а, *}, Т. В. Иванова^а, Э. И. Кузнецова^а, Т. Х. Кумахова^б

^аФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений
им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия

^бФедеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования
Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, Россия

*e-mail: voronkov_as@mail.ru

Поступила в редакцию 24.12.2018 г.

После доработки 28.02.2019 г.

Принята к публикации 01.03.2019 г.

Изучены некоторые цитофизиологические адаптивные возможности плодов яблони (*Malus domestica* Borkh.) на разных высотах – 300, 500, 700 и 1200 м над уровнем моря в горах Северного Кавказа. Условия произрастания плодовых деревьев отличались комплексом ограничивающих факторов в зависимости от высоты, ведущая роль принадлежала высоким дозам солнечного излучения и низким температурам. Впервые выявлено, что с увеличением высоты в наружных слоях плода *M. domestica* возрастало число клеток, содержащих вещества фенольной природы и количество этих веществ, а также повышалось содержание полиненасыщенных жирных кислот, что обуславливало рост индекса ненасыщенности (ИН). Фенольные соединения предохраняют наружные ткани плода, экранируя их от высоких доз УФ и являясь мощными антиоксидантами, а вследствие роста ИН, вероятнее всего, поддерживаются физиологические параметры текучести мембран клеток при низких температурах. Таким образом, установлено, что адаптация плода к комплексным изменениям условий произрастания с увеличением высоты над уровнем моря обусловлена совокупностью структурно-функциональных приспособлений наружных тканей, способствующих сохранению гомеостаза внутренних слоев клеток. Наблюдаемые комбинированные изменения параметров тканей плода *M. domestica* позволяют ей не только произрастать в перманентно изменяющихся условиях высотной поясности, но и успешно плодоносить на всех высотах.

Ключевые слова: *Malus domestica*, фенольные соединения, жирные кислоты, высотная поясность, адаптация

DOI: 10.1134/S0015330319060150

ВВЕДЕНИЕ

Изучение адаптации и стрессоустойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды – одно из востребованных направлений современной биологии, особенно экологической физиологии растений [1]. Чрезвычайно актуальными для исследований являются вопросы повышения устойчивости культурных растений, которые зачастую оказываются в экстремальных условиях под воздействием абиотических и биотических стрессоров [2]. Горные агробиоценозы в этом плане представляют собой уникальные природные модели для исследования приспособительных возможностей различных форм культурных расте-

ний, так как условия произрастания изменяются не только сообразно смене времен года, но также напрямую зависят от высоты расположения над уровнем моря. Произрастание в горных экосистемах сопряжено с рядом особенностей. Растительный покров в горах сильно препятствует теплообмену со свободно циркулирующим атмосферным воздухом, поэтому днем благодаря высоким дозам инсоляции на поверхности почвы могут возникать тропические температуры. В ясные ночи тепловая отдача сильно понижает температуру поверхности растительных насаждений по сравнению с температурой воздуха, что может повлечь за собой значительные повреждения мембран клеток и их внутренних компартментов. Комплексное воздействие рельефа и микроклимата подвергает растения воздействию температур и сильной солнечной радиации, в особенности жесткому ультрафиолетовому облучению [3].

Сокращения: ГТК – гидротермический коэффициент; ИН – индекс ненасыщенности; МЭЖК – метиловые эфиры жирных кислот; ТГ – танноглобула; ТЭМ – трансмиссионный электронный микроскоп; ФеС – фенольные соединения; ЭПМ – электронно-плотный материал.

С увеличением высоты произрастания над уровнем моря сочетание и контрастность перечисленных абиотических факторов среды будут иметь все больший спектр воздействия на организм растения. Таким образом, данные динамические изменения условий произрастания в горах могут оказывать широкое комплексное воздействие на растительные организмы на различных уровнях их организации. Тем не менее, адаптивные возможности культиваров в столь сложных условиях горных агробиоценозов в настоящее время изучены недостаточно и заслуживают большего внимания. Кроме фундаментальной ценности таких исследований, они необходимы и для разработки методологических подходов по сохранению генофонда, отбору наиболее приспособленных форм растений, их интродукции и выращивания в условиях культуры, а также адаптивного сельского хозяйства в зонах рискованного земледелия и техногенных ландшафтов. В связи с этим, модельным объектом для исследования мы выбрали плоды яблони домашней *Malus domestica* Borkh. (*Rosaceae*) как одного из наиболее широко распространенных культиваров, исторически возделываемого в горных агроландшафтах и имеющего большое экономическое и продовольственное значение.

Структурная организация и функциональные особенности плодов, несмотря на относительную их консервативность, выступают как индикаторы адаптивных преобразований. Эти особенности плодов так же, как и семян, расцениваются многими исследователями как “информационная память” о прошлых эколого-географических условиях произрастания растений [4]. По мнению А.Л. Тахтаджяна [5], плод является венцом приспособительной эволюции покрытосеменных и его значение выходит далеко за пределы этих растений. Плоды не просто органы в пределах тела растения, которые, как и многие другие части, выполняют определенные функции, они также наделены важной ролью (функциональностью) в системе фитосферы и биосферы в целом.

Цель работы – выявление некоторых цитологических приспособлений тканей плода *Malus domestica* к условиям высотной поясности по накоплению веществ фенольной природы и составу жирных кислот суммарных липидов как возможных структурно-функциональных и биохимических маркеров ответа на совокупность основных абиотических воздействий горной среды.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования. В качестве объекта исследования были использованы плоды яблони домашней (*Malus domestica* Borkh.) позднелетнего сорта Ренет Симиренко, произрастающей на высотах 300, 500, 700 и 1200 м над уровнем моря в

центральной части предгорий Северного Кавказа, в частности Кабардино-Балкарии (табл. 1) [6, 7].

Образцы для исследований (зрелые плоды на стадии съемной зрелости) были собраны в 3-кратной повторности из средней части кроны, где отсутствует прямое солнечное облучение, трех модельных деревьев в специально заложенных опытных и коллекционных посадках Северо-Кавказского научно-исследовательского института горного и предгорного садоводства (ФГБНУ СевКавНИИГиПС). В степной зоне (300 м над уровнем моря) использовали площадки Терского – “Урожайненские сады” и Урванского – КФХ “Долов” районов; в предгорной (500 м) – Затишненский опытный полигон ФГБНУ СевКавНИИГиПС (г. Нальчик); лесогорной (700 м) – ОАО “Кенже”, Баксанский и Зольский районы; горностепной (1200 м) – Черекский и Эльбрусский районы. Сроки наступления съемной зрелости плодов существенно изменяются в зависимости от экологических условий. Съемная зрелость сорта Ренет Симиренко после полного цветения (10–16 мая) наступает в разные сроки: на высоте 300 м через 149–162 дня (28 сентября–13 октября); 500 м – 155–169 дней (08–25 октября); 700 и 1200 м – 162–176 дней (10–20 октября).

Микроскопические исследования клеток плодов *M. domestica* проводили на микроскопе AxioImager D1 (“Carl Zeiss”, Германия) в проходящем свете. Срезы для анатомических и гистохимических исследований изготавливали из 3–4 секций наружной ткани (эпидерма, гиподерма) и паренхимной части, взятых с противоположных участков в области экватора плода на одинаковом расстоянии от долей чашечки и плодоножки, с помощью микротомы с вибрирующим лезвием Microm HM 650V (“Thermo Scientific”, Германия), толщина срезов 30–50 мкм. Для визуализации фенольных соединений (FeC) срезы обрабатывали хлоридом железа (III) ($FeCl_3$), бихроматом калия ($K_2Cr_2O_7$) [8] или 4-(Dimethylamino)cinnamaldehyde (DMACA, “Sigma-Aldrich”, США) [9]. Микрофотографии получали с помощью камеры AxioCam MRC (“Carl Zeiss”, Германия). Изображения обрабатывали в программе ZEN lite 2012. Для обмеров использовали не менее 50 микрофотографий для каждой из трех биологических повторностей.

Электронно-микроскопические исследования осуществляли на трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ) JEM-1400 (“JEOL Ltd.”, Япония). Подготовку материала проводили по модифицированной ранее методике [10]. Материал фиксировали глутаровым альдегидом (на 0.1 М фосфатном буфере, pH 7.2) и 1% раствором четырехокиси осмия. Затем образцы обезвоживали в серии спиртов и ацетонов возрастающей концентрации и заливали в Эпон-812. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме LKB-III-8801A

Таблица 1. Климатические характеристики экологических зон произрастания *Malus domestica*

Показатель	Экологическая зона			
	степная	предгорная	лесогорная	горно-степная
Высота площадки сбора материала над уровнем моря, м	300	500	700	1200
Сумма эффективных температур, °С	3200–3400	3000–3200	2600–2800	1800–2600
ГТК*	0.9–1.2	1.3	1.6–1.9	1.8–2
Количество осадков в год, мм	435	630	650–780	550–750
Количество осадков за вегетационный период, мм	315	450	500	350–600
Влажность воздуха за вегетационный период, %	66	74	78–80	76–80
Количество суховеев, дней	70	35–40	15–20	8
Среднесуточная температура июля, °С	24.6	21.9	20.0	15.6
Максимальная температура, °С	42	39	38	36
Солнечных дней в вегетационный период	118	80–85	85	80–90
Пасмурных дней в вегетационный период	74	90–100	80–90	60–70
Продолжительность вегетационного периода, дней	195	185	175	150

Примечание. * ГТК – Гидротермический коэффициент увлажнения, $K = R/0.1\Sigma t$; где R представляет собой сумму осадков в миллиметрах за период с температурами выше +10°C, Σt определяет сумму температур в °С за то же время.

(“LKB Bromma”, США). Срезы контрастировали 2% водным раствором уранил-ацетата (37°C) и цитратом свинца по Рейнольдсу.

Определение состава ЖК суммарных липидов.

Полностью препарированные наружные ткани и всю паренхимную часть плода *M. domestica* фиксировали по отдельности в кипящем изопропанол (предварительно смыв поверхностные воска хлороформом), содержащем 0.001% ионола в качестве антиоксиданта, и гомогенизировали. Абсолютное содержание и состав ЖК суммарных липидов в полученных гомогенатах определяли, как описано ранее [11]. Идентификацию и определение количественного содержания метиловых эфиров ЖК (МЭЖК) выполняли с помощью ГЖХ-МС на приборе Agilent 7890A GC (“Agilent Technologies Inc.”, США) с 60-метровой капиллярной колонкой с внутренним диаметром 0.25 мм (DB-23, № US8897617H). Для оценки уровня ненасыщенности ЖК в липидах околоплодника рассчитывали индекс ненасыщенности (ИН) [12]. Абсолютное содержание липидов выражали в мкмольях этерифицированных ЖК в расчете на 1 г сырой массы [13].

Все опыты были выполнены в трех биологических и трех аналитических повторностях. В таблицах и на графиках представлены средние значения и их стандартные отклонения. Достоверность различий между средними значениями оценена по t -критерию Стьюдента при $P \leq 0.05$. Количественные данные обрабатывали с помощью однофакторного и двухфакторного диспер-

сионного анализа, достоверно различающиеся между собой величины обозначены разными буквами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Толщина кутикулы

Наиболее толстая кутикула была отмечена у плодов *M. domestica* на высоте 300 м (~14 мкм). У образцов, собранных с деревьев на других высотах, она была более тонкой и достоверно между собой не различалась (рис. 1а).

Фенольные соединения

Гистохимический скрининг общего содержания FeC с помощью FeCl₃ [14], а также проантоцианидинов (танинов) – бихроматом калия (рис. 2б–д, темно-коричневое окрашивание) или ДМАСА (рис. 2е–ж, синее окрашивание) [9, 15–17] показал значительное накопление в клетках наружных тканей плодов яблони веществ фенольной природы. Клетки, содержащие FeC, не отличались по размеру от обычных (рис. 1б), т.е. являлись неспециализированными клетками эпидермы и гиподермы, в которых индуцирован синтез и накопление FeC. С увеличением высоты (до 500, 700 и 1200 м над уровнем моря) происходило уменьшение размеров клеток эпидермы и гиподермы, причем первой в большей степени (рис. 2в–д). Несмотря на мелкоклеточность (рис. 1б), с увеличе-

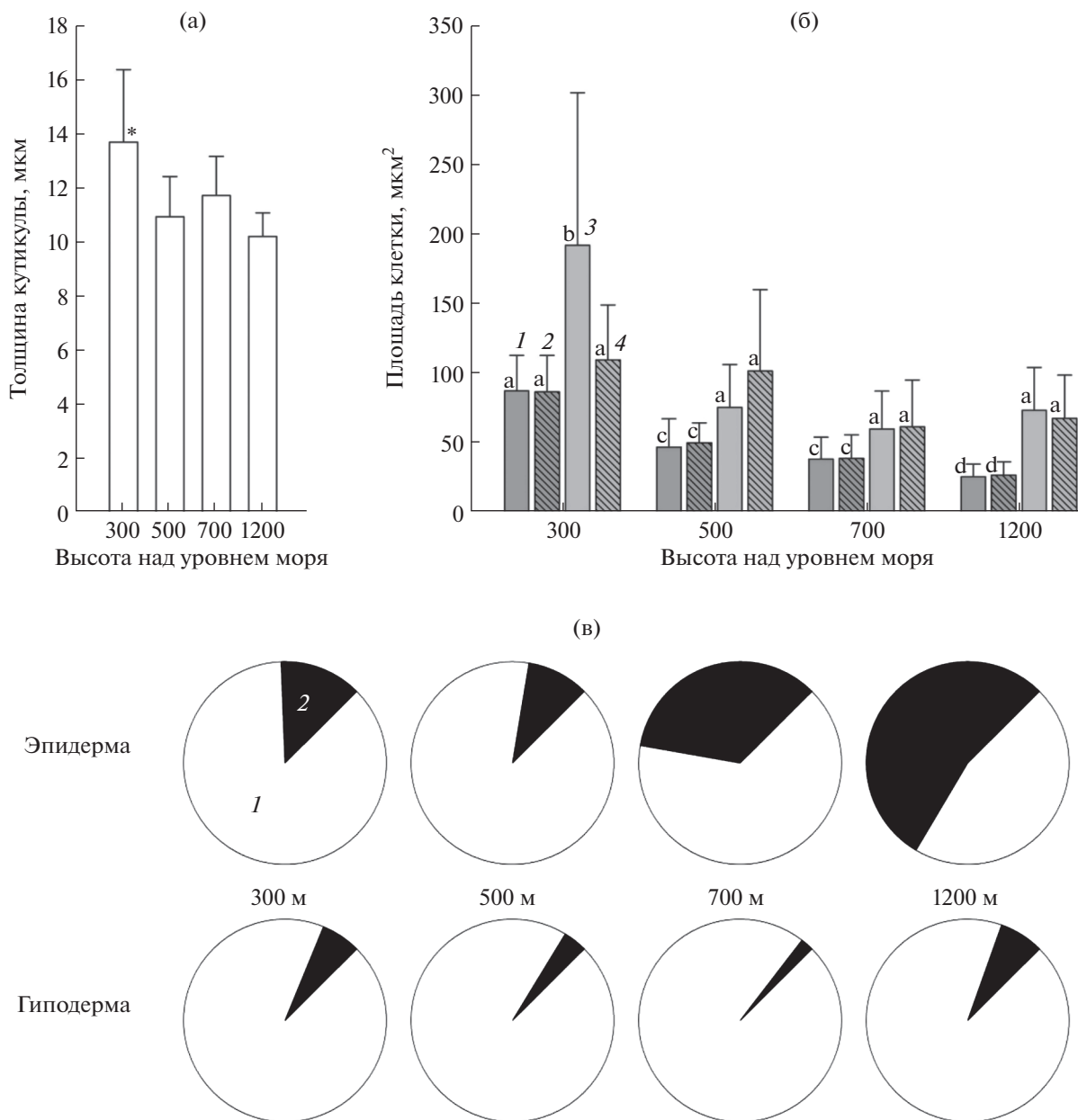


Рис. 1. Морфометрические показатели наружных тканей плода *Malus domestica*: (а) — толщина кутикулы на разных высотах, * — достоверно отличающиеся величины; (б) — площадь клеток эпидермиса не содержащих (1) и содержащих (2) FeС, гиподермиса не содержащих FeС (3) и с FeС (4), разными буквами обозначены достоверно отличающиеся величины; (в) — поверхность не экранированная (1) и экранированная (2) FeС.

нием высоты количество клеток, содержащих FeС, становилось больше (рис 2б–д), особенно в эпидермальной ткани, где на высоте 1200 м этими веществами экранировано более 50% поверхности плода (рис. 1в).

Проведенные электронно-микроскопические исследования наглядно показали, что увеличение высоты произрастания над уровнем моря изменяло не только количество клеток с FeС (рис. 1в), но и характер отложений этих веществ в клетке

(рис. 3). Так, на высоте 300 м над уровнем моря в клетках наружных тканей плода *M. domestica* электронно-плотный материал (ЭПМ) был немногочисленным, встречался главным образом на тонопласте центральной вакуоли в виде отдельных небольших образований (рис. 3а) и более крупных скоплений в цитоплазме (рис. 3б), или же накапливался в мелких цитоплазматических вакуолях (рис. 3в). У яблок с высоты 500 м над уровнем моря ЭПМ так же представлен отдель-

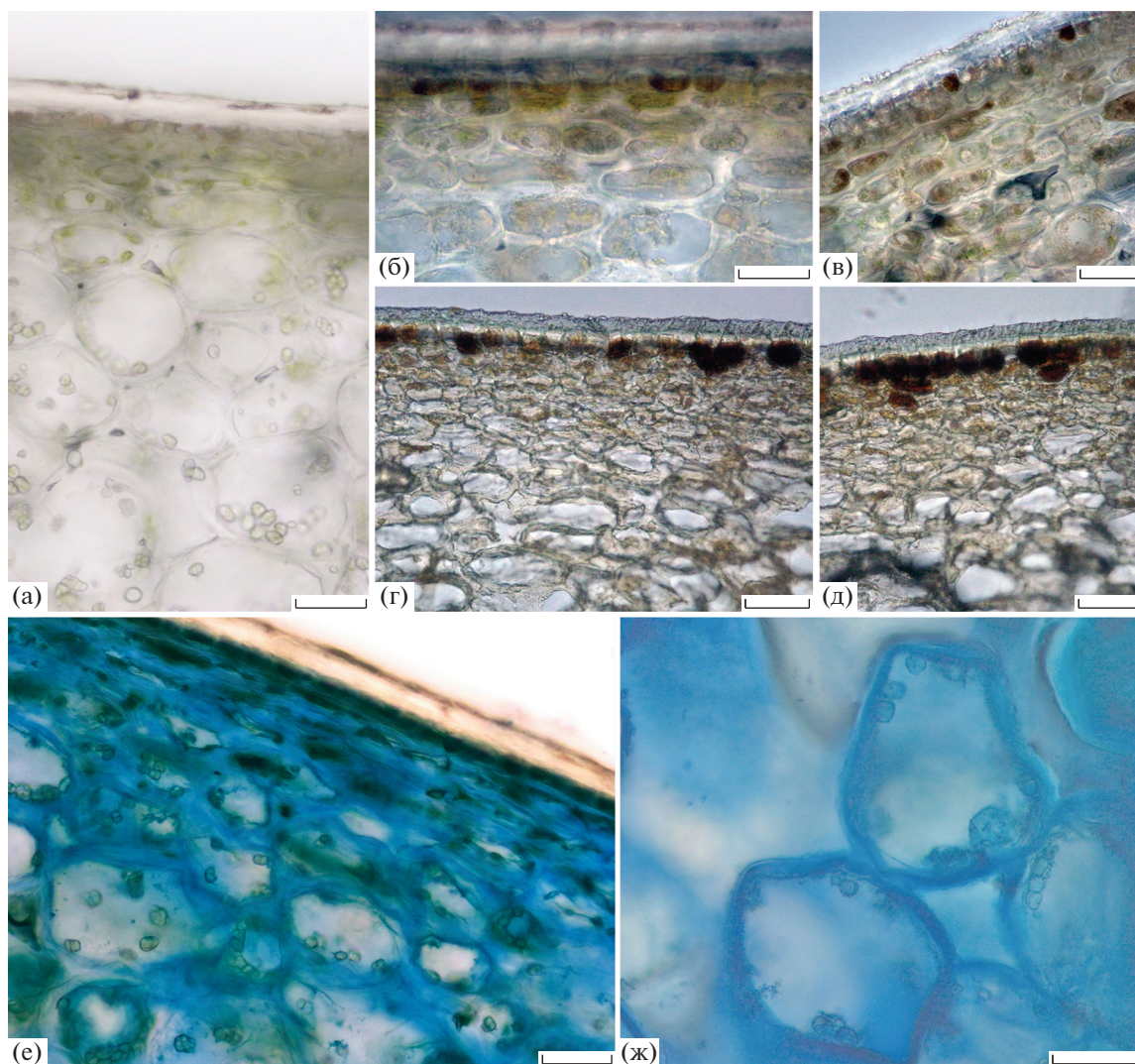


Рис. 2. Гистологические срезы плода *Malus domestica* с разных высот над уровнем моря: (а) — неокрашенный (700 м); (б, в, г, д) — окрашенные $K_2Cr_2O_7$ (300, 500, 700 и 1200 м, соответственно), темно-коричневое окрашивание; (е, ж) — окрашенные DMACA (700 и 1200 м, соответственно), синее окрашивание. Масштабная шкала — 50 мкм.

ными мелкими образованиями на тонопласте и крупными танноглобулами (ТГ) [14] в центральной вакуоли (рис. 3г) либо более крупными отдельными или сгруппированными отложениями (рис. 3д). На высоте 700 м ЭПМ сконцентрирован в центральной вакуоли, либо в виде ТГ (рис. 3е–ж), либо на тонопласте слоем из мелких сливающихся образований (рис. 3ж, указано стрелками). На 1200 м ЭПМ располагался в виде множества отдельных крупных конгломератов на тонопласте (рис. 3з, указано стрелками), либо образовывал на нем сплошной слой (рис. 3и, указано стрелками) наряду с содержанием в центре вакуоли ТГ (рис. 3з–и). Подобную картину в виде сплошного синего канта по периметру клетки можно было наблюдать и при окрашивании препаратов плода DMACA (рис. 2ж), что является дополнительным

свидетельством в пользу полифенольной природы ЭПМ, наблюдаемого на ТЭМ-микрографиях (рис. 3а–и).

Морфометрический анализ электронных микрографий показал, что в абсолютных величинах ($мкм^2$) площадь, занимаемая ФЕС в клетке, становилась меньше с увеличением высоты (рис. 3к) произрастания плодовых деревьев, но при этом следует учесть, что в предгорной, лесогорной и горно-степной экологических зонах наблюдалась мелкоклеточность наружных тканей (рис. 1б). Поэтому на процент от площади одной клетки количество полифенолов постепенно возрастало с увеличением высоты над уровнем моря (на 300 м — ЭПМ занимал 15 и 4% от площади клетки эпидермы и гиподермы, соответственно; на 500 м — 18 и 4%; на 700 м — 24 и 3%; на 1200 м — 27 и 13%).

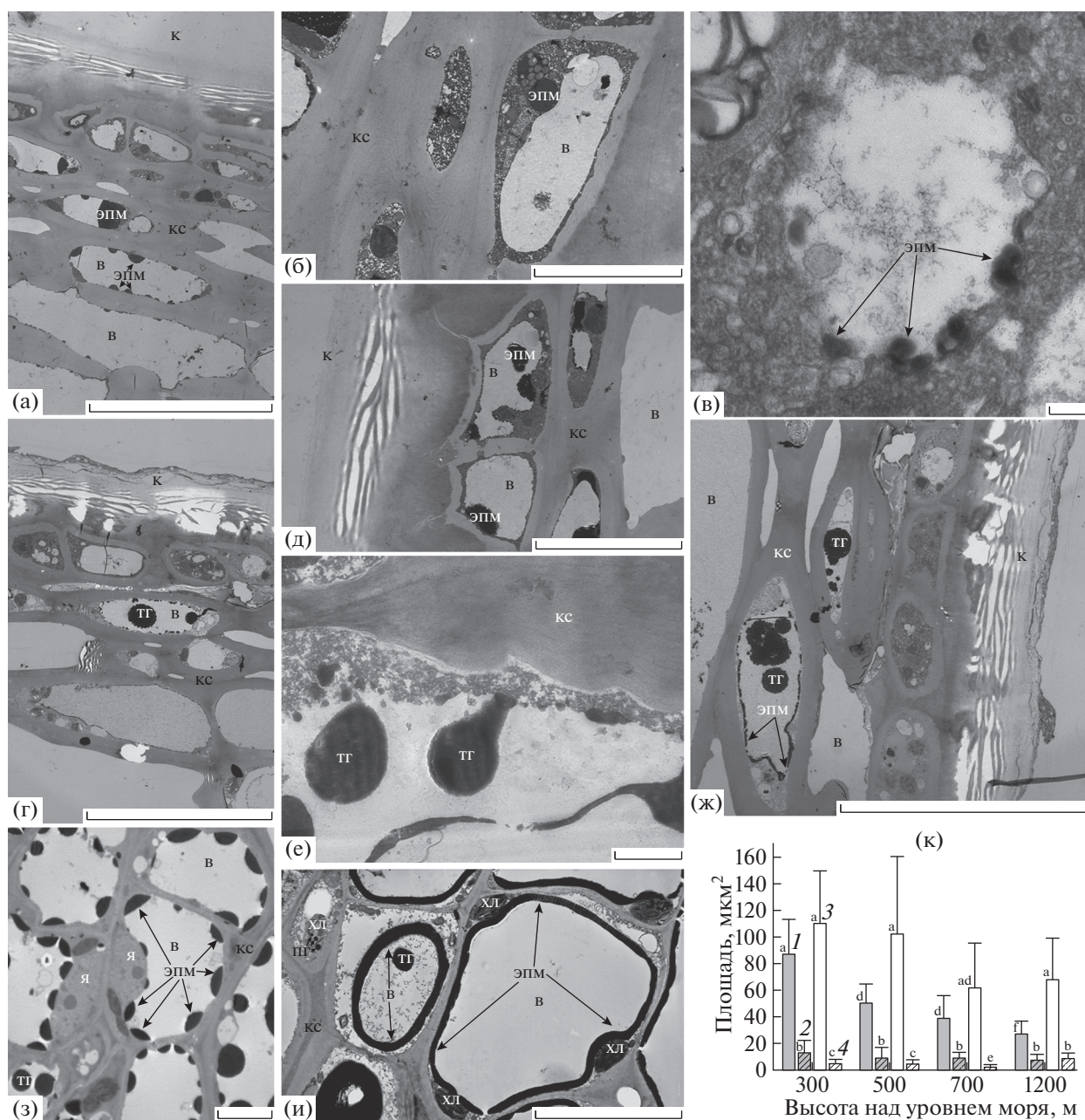


Рис. 3. Микрографии (а–и) и морфометрические характеристики (к) плода *Malus domestica* с разных высот над уровнем моря: (а) – 300 м, масштабная шкала (МШ) = 50 мкм; (б) – 300 м, МШ = 10 мкм; (в) – 300 м, МШ = 0.2 мкм; (г) – 500 м, МШ = 50 мкм; (д) – 500 м, МШ = 20 мкм; (е) – 700 м, МШ = 1 мкм; (ж) – 700 м, МШ = 50 мкм; (з) – 1200 м, МШ = 5 мкм; (и) – 1200 м, МШ = 10 мкм; (к) – площадь клеток эпидермы (1), гиподермы (3) и занимаемая FeC в них площадь (2 и 4, соответственно). Разными буквами обозначены достоверно отличающиеся величины. В – вакуоль, К – кутикула, КС – клеточная стенка, ПГ – пластоглобула, ТГ – танноглобула, ХЛ – хлоропласт, ЭПМ – электронно-плотный материал, Я – ядро.

Состав жирных кислот суммарных липидов

Состав ЖК суммарных липидов наружных слоев (эпидерма + гиподерма) плода *M. domestica* был представлен 21 индивидуальным видом ЖК на высоте 300 м над уровнем моря, при этом с увеличением высоты произрастания происходило уменьшение видового состава ЖК до 15 кислот

(табл. 2). Главными кислотами в наружных слоях плодов на всех высотах произрастания плодовых деревьев (300, 500, 700 и 1200 м над уровнем моря) являлись пальмитиновая ($C_{16:0}$), стеариновая ($C_{18:0}$), олеиновая ($C_{18:1\Delta 9}$), линолевая ($C_{18:2\Delta 9,12}$), линоленовая ($C_{18:3\Delta 9,12,15}$) (табл. 2). С увеличением высоты доля главных ЖК в составе липидов уве-

Таблица 2. ЖК-состав липидов наружной зоны плодов *Malus domestica* на разных высотах (масса % от суммы МЭЖК)

ЖК	Высота над уровнем моря, м			
	300	500	700	1200
C _{12:0}	0.4 ± 0.05 ^a	0.5 ± 0.053 ^a	0.3 ± 0.05 ^a	0.6 ± 0.06 ^a
C _{13:0}	0.1 ± 0.01 ^a	—	0.1 ± 0.01 ^a	—
C _{14:0}	1.4 ± 0.119 ^a	1.2 ± 0.11 ^a	1.3 ± 0.12 ^a	1.9 ± 0.12 ^b
C _{15:0}	0.4 ± 0.05 ^a	0.3 ± 0.45 ^b	0.5 ± 0.05 ^a	0.4 ± 0.05 ^a
C _{16:0}	20.7 ± 1.25 ^a	16.9 ± 1.35 ^b	17.9 ± 1.36 ^b	18.6 ± 1.4 ^{ab}
C _{16:1Δ7}	0.3 ± 0.05 ^a	—	0.9 ± 0.06 ^b	—
C _{16:1Δ9}	0.4 ± 0.05 ^a	0.3 ± 0.05 ^a	0.2 ± 0.03 ^b	0.6 ± 0.05 ^c
C _{17:1Δ10}	0.1 ± 0.01 ^a	0.1 ± 0.01 ^a	0.2 ± 0.013 ^b	—
C _{17:2Δ9,12}	—	0.2 ± 0.03 ^a	0.3 ± 0.05 ^b	—
C _{18:0}	10.6 ± 0.63 ^a	8.6 ± 0.42 ^b	8.8 ± 0.43 ^b	8.7 ± 0.42 ^b
C _{18:1Δ7}	6.9 ± 0.43 ^a	—	0.1 ± 0.012 ^b	0.5 ± 0.045 ^c
C _{18:1Δ9}	15.9 ± 1.58 ^a	7.3 ± 0.87 ^b	7.8 ± 0.85 ^b	7.7 ± 0.9 ^b
C _{18:1Δ11}	0.7 ± 0.175 ^a	0.5 ± 0.195 ^b	0.6 ± 0.187 ^{ab}	0.3 ± 0.174 ^b
C _{18:1Δ13}	3.1 ± 0.27	—	—	—
C _{18:2Δ10,13}	0.1 ± 0.095 ^a	—	—	1.1 ± 0.46 ^b
C _{18:2Δ9,12}	31.0 ± 2.77 ^a	38.5 ± 2.43 ^b	44.2 ± 3.9 ^b	40.7 ± 3.25 ^b
C _{19:0}	0.4 ± 0.05 ^a	0.3 ± 0.05 ^a	0.2 ± 0.03 ^b	0.3 ± 0.05 ^a
C _{18:3Δ9,12,15}	6.2 ± 0.93 ^a	23.8 ± 4.28 ^b	14.6 ± 1.6 ^c	17.6 ± 2.11 ^{bc}
C _{20:0}	1.0 ± 0.2 ^a	1.2 ± 0.3 ^a	1.2 ± 0.3 ^a	1.1 ± 0.33 ^a
C _{20:1Δ11}	0.1 ± 0.4	—	—	—
C _{20:2Δ11,14}	0.02 ± 0.01 ^a	—	0.2 ± 0.06 ^b	—
C _{22:0}	0.2 ± 0.06 ^a	0.4 ± 0.05 ^b	0.3 ± 0.05 ^b	0.1 ± 0.02 ^c
ИН	1.084 ± 0.065 ^a	1.568 ± 0.094 ^b	1.432 ± 0.075 ^b	1.455 ± 0.08 ^b
Масса ЖК на 1 г сырого веса, мкмоль	5.46 ± 0.3 ^a	5.214 ± 0.28 ^{ab}	4.801 ± 0.2 ^b	1.78 ± 0.09 ^c
Масса ЖК на 1 г сухого веса, мкмоль	25.10 ± 1.5 ^a	18.35 ± 0.97 ^b	18.45 ± 0.1 ^b	6.40 ± 0.38 ^c
Сухой вес, %	21.8 ± 1.9 ^a	28.4 ± 1.4 ^b	26.0 ± 1.3 ^b	27.8 ± 1.4 ^b

личивалась на ~10% и происходило перераспределение их состава: доля C_{18:1Δ9} уменьшалась в 2 раза при увеличении на треть C_{18:2Δ9,12} и в несколько раз C_{18:3Δ9,12,15}.

Состав ЖК суммарных липидов паренхимной части плодов *M. domestica* представлен 21 индивидуальным видом на высоте 300 м над уровнем моря, а на 1200 м их количество уменьшалось до 10 (табл. 3). Главными кислотами паренхимы плода на всех высотах являлись пальмитиновая, стеариновая, олеиновая, линолевая, линоленовая. Содержание этих кислот существенно не изменялось с повышением высоты произрастания, за исключением C_{18:3Δ9,12,15}: на высотах 500, 700 и 1200 м

над уровнем моря ее доля в составе ЖК липидов вырастала в ~2 раза. В содержании минорных кислот заметные изменения наблюдались у эйкозановой кислоты (C_{20:0}), при этом с увеличением высоты произрастания ее количество снижалось более чем в 10 раз (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ литературных данных показал, что все экологические зоны, в которых произрастали модельные плодовые растения, с которых собирали образцы, характеризуются широкой амплитудой значений множества климатических

Таблица 3. ЖК-состав липидов паренхимной зоны плодов *Malus domestica* на разных высотах (масса % от суммы МЭЖК)

ЖК	Высота над уровнем моря, м			
	300	500	700	1200
C _{12:0}	0.3 ± 0.045 ^a	0.1 ± 0.02 ^b	0.2 ± 0.035 ^c	0.3 ± 0.05 ^a
C _{13:0}	0.1 ± 0.012 ^a	—	0.02 ± 0.009 ^b	—
C _{14:0}	0.9 ± 0.07 ^a	0.5 ± 0.06 ^b	0.7 ± 0.07 ^b	0.8 ± 0.075 ^{ab}
C _{15:0}	0.5 ± 0.04 ^a	0.3 ± 0.025 ^b	0.3 ± 0.03 ^b	0.5 ± 0.05 ^a
C _{16:0}	23.3 ± 1.9 ^a	22.3 ± 1.6 ^{ab}	18.5 ± 2.3 ^{bc}	16.9 ± 1.7 ^c
C _{16:1Δ7}	0.8 ± 0.04 ^a	0.2 ± 0.04 ^b	0.1 ± 0.025 ^c	—
C _{16:1Δ9}	0.2 ± 0.06 ^a	0.1 ± 0.045 ^a	0.1 ± 0.04 ^a	1.2 ± 0.11 ^b
C _{17:1Δ10}	—	0.03 ± 0.014	—	—
C _{18:0}	3.9 ± 0.32 ^a	2.7 ± 0.16 ^b	1.4 ± 0.08 ^c	2.4 ± 0.16 ^b
C _{18:1Δ7}	0.2 ± 0.07	—	—	—
C _{18:1Δ9}	5.5 ± 0.33 ^a	3.4 ± 0.2 ^b	2.5 ± 0.2 ^c	3.7 ± 0.2 ^b
C _{18:1Δ11}	0.8 ± 0.12 ^a	0.3 ± 0.027 ^b	0.2 ± 0.02 ^c	—
C _{18:2Δ10,13}	1.1 ± 0.06 ^a	0.4 ± 0.04 ^b	—	—
C _{18:2Δ9,12}	52.2 ± 3.13 ^a	50.1 ± 4.85 ^{ab}	60.3 ± 4.63 ^c	57.8 ± 4.36 ^{ac}
C _{19:0}	0.4 ± 0.03 ^a	0.1 ± 0.01 ^b	—	—
C _{18:3Δ9,12,15}	8.2 ± 0.56 ^a	19.5 ± 1.44 ^b	15.6 ± 1.1 ^c	15.9 ± 1.1 ^c
C _{20:0}	1.3 ± 0.07 ^a	0.1 ± 0.03 ^b	0.1 ± 0.034 ^b	0.5 ± 0.06 ^c
C _{20:1Δ11}	0.02 ± 0.008	—	—	—
C _{21:0}	0.1 ± 0.02	—	—	—
C _{22:0}	0.2 ± 0.036	—	—	—
C _{23:0}	0.01 ± 0.003	—	—	—
C _{24:0}	0.01 ± 0.002	—	—	—
ИН	1.386 ± 0.072 ^a	1.633 ± 0.086 ^b	1.703 ± 0.078 ^b	1.685 ± 0.085 ^b
Масса ЖК на 1 г сырого веса, мкмоль	1.909 ± 0.12 ^a	3.018 ± 0.18 ^b	3.705 ± 0.22 ^c	3.977 ± 0.24 ^c
Масса ЖК на 1 г сухого веса, мкмоль	18.42 ± 1.19 ^a	21.05 ± 1.4 ^b	35.87 ± 2.4 ^c	30.05 ± 1.95 ^d
Сухой вес, %	10.4 ± 0.55 ^a	14.3 ± 0.85 ^b	10.3 ± 0.55 ^a	13.2 ± 1.05 ^b

показателей [6, 7]. С повышением высоты происходит снижение средних показателей температур и, напротив, возрастает освещенность (табл. 1). На высоте 300 м над уровнем моря гидротермический коэффициент увлажнения (ГКТ) [18] в разные годы колеблется около единицы, что является краем границы степной зоны, однако в условиях данного агробиоценоза *M. domestica* успешно произрастает и плодоносит. С увеличением высоты произрастания количество осадков за вегетационный сезон неуклонно возрастает. Кроме того, с повышением высоты над уровнем моря на каждые 100 м величина солнечной радиации возрастает на ~1.5% [19], поэтому для образцов, со-

бранных с площадки 1200 м индекс УФ-облучения более чем на 10% выше, чем для плодов *M. domestica* с высоты 300 м. Учитывая также, что количество солнечных дней с повышением высоты практически не изменяется в предгорной, лесогорной и горно-степной зонах (табл. 1), плоды на высоте 1200 м подвергаются большему облучению в сравнении с образцами, собранными с других высот. Таким образом, основными ограничивающими факторами в условиях высотной поясности Северного Кавказа можно считать температуру и УФ-излучение.

С повышением высоты произрастания над уровнем моря происходит понижение температу-

ры воздуха, увеличивается влажность и уровень солнечной радиации, в особенности ультрафиолета-В (УФ-В) [20]. Первым препятствием для проникновения УФ в ткани плода является кутикула, которая может рассеивать свет и снижать интенсивность облучения в среднем на 20% [21]. Однако нами не было обнаружено достоверных различий в толщине кутикулы с повышением высоты произрастания. Более толстая кутикула на поверхности эпидермы *M. domestica* с высоты 300 м связана, вероятнее всего, с большим количеством суховеев за вегетационный период (70 дней) в данной экологической зоне (табл. 1). Таким образом, эта адаптационная особенность плодов с наименьшей высоты способствует сохранению определенного константного уровня оводненности (100% – сухой вес) их клеток как в наружных тканях (табл. 2), так и в паренхиме (табл. 3).

По многочисленным литературным данным, облучение клеток растений УФ [22], в частности листьев винограда *Vitis vinifera* L. [23] и плодов *M. domestica* [21, 24] приводит к образованию и накоплению в них ряда фенольных соединений [25, 26]. Действительно, с увеличением высоты произрастания мы зарегистрировали увеличение количества ФeС в наружных слоях плодов яблони. Причем следует отметить важный факт, что изменения носят двойственный характер, а именно увеличивается как количество клеток, содержащих ФeС, так и процент, занимаемый ФeС от площади каждой такой клетки.

В ходе исследования нами была обнаружена мелкоклеточность наружных тканей плодов *M. domestica*, произрастающих на площадках 500, 700 и 1200 м. Можно было бы предположить, что это ксероморфный признак, но с увеличением высоты количество осадков и показатель ГКТ возрастает (табл. 1) и, вероятнее всего, обнаруженные изменения размеров клеток вызваны низкими температурами среды (табл. 1) и большими энергетическими затратами клеток по накоплению пластического материала (ФeС).

Таким образом, чем больше высота произрастания *M. domestica* над уровнем моря, тем больше в наружных слоях плода, непосредственно подвергающихся УФ-облучению, содержится ФeС. Благодаря этому, плоды *M. domestica* с подъемом в горы приспособляются к увеличивающейся солнечной радиации вследствие экранирования клеток наружных слоев фенольными соединениями [21, 25, 26]. Особенно актуальна такая защита на больших высотах с более низкими среднесуточными температурами, где ферментативные системы деактивации активных форм кислорода, образуемые при УФ-облучении, функционируют слабее [27]. Эта особенность обусловлена приспособлением растительного организма к увеличению УФ-облучения [28] с изменением высоты

произрастания над уровнем моря плодовых деревьев. Известно, что ФeС обладают выраженными антиоксидантными свойствами, а высокие дозы УФ вызывают окислительный стресс в растительной клетке. Следовательно, увеличение количества ФeС является защитным механизмом, позволяющим тканям плода *M. domestica* успешно завершить программу созревания на высотах с контрастными почвенно-климатическими условиями, сохраняя при этом генетический материал семян от вредного воздействия высоких доз УФ.

УФ-излучение может приводить к изменениям в составе ЖК липидов мембран клеток [22, 29]. Из анализа полученных результатов состава МЭЖК ацилсодержащих суммарных липидов следует, что качественные и количественные отличия в паренхиме плодов *M. domestica* на всех высотах (300–1200 м над уровнем моря) носят минимальный характер, а явные различия обнаружены нами снова в их наружных слоях. Также с повышением высоты произрастания *M. domestica* до 1200 м в наружных тканях плода наблюдается увеличение значения индекса ненасыщенности (ИН) по сравнению с высотой 300 м (1.455 и 1.084, соответственно) (табл. 2). Эта закономерность объясняется повышением содержания в наружных слоях плодов *M. domestica* полиненасыщенных $C_{18:2}$ и $C_{18:3}$ жирных кислот. Как известно, с повышением высоты понижается среднесуточная температура (табл. 1), что может вызывать изменение состояния клеточных мембран (снижение текучести). Однако из-за способности растений адаптироваться к холоду происходит гомеостатирование текучести мембраны путем синтеза полиненасыщенных ЖК [30], благодаря чему клетки наружных слоев плодов поддерживают физиологические параметры текучести своих мембран.

Таким образом, в ходе исследования был выявлен ряд приспособительных возможностей тканей плодов *M. domestica* в условиях высотной полярности: прежде всего, накопление в клетках наружных слоев ФeС и увеличение ИН. Причем эти адаптационные механизмы работают взаимосвязанно, приспособляя плоды *M. domestica* к изменяющимся сублимитирующим факторам окружающей среды. Накопление ФeС, по нашему мнению, в первую очередь связано с возрастающим в горах индексом УФ-облучения, а рост доли полиненасыщенных ЖК суммарных липидов – с резкими колебательными изменениями температур в горах. Мы видим, что с увеличением высоты произрастания накопление ФeС и изменение ИН происходит сообразно изменениям каждого из ограничивающих развитие факторов среды, и так как модуляция погоды в горах обусловлена изменением ряда климатических факторов, то и невозможно представить, что какой-то один адаптационный механизм сможет обеспечить результативное приспособление. Следовательно, именно ком-

плексное приспособление на клеточном и биохимическом уровнях определяет не только успешное произрастание *M. domestica* в жестких климатических условиях высотной поясности, но дает возможность для продуктивного завершения вегетационного периода, а именно программы созревания плода.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Колупаев Ю.Е., Трунова Т.И., Мошков И.Е. Всероссийский симпозиум "Растение и стресс" (9–12 ноября, 2010 г., Москва) // Физиология растений. 2011. Т. 58. С. 797.
2. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. Москва: Агрорус, 2008. Т. 1. 814 с.
3. Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В., Брезински А., Кёрнер К. Ботаника. Учебник для вузов. Т. 4. Экология / на основе учебника Э. Страсбургера и др.; пер. с нем. Поспеловой Е.Б. / Под ред. А.Г. Еленевского, В.Н. Павлова. Москва: Академия, 2007. 256 с.
4. Матиенко Б.Т. Адаптивная природа функциональности плодов и проблема формирования и обеспечения их лежкоспособности // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1985. С. 3.
5. Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. Москва: Московское общество испытателей природы, 1948. 301 с.
6. Шидаков Р.С. Сортимент яблони и совершенствование его путем селекции в предгорьях Северного Кавказа. Нальчик: Эльбрус, 1991. 303 с.
7. Шидаков Р.С., Шидакова А.С. Экономическая оценка сортов и элит яблони в агроландшафтах в разных экологических зонах Северного Кавказа // Успехи современного естествознания. 2006. № 11. С. 12.
8. Marin M., Jasnić N., Lakušić D., Duletić-Laušević S., Ascensão L. The micromorphological, histochemical and confocal analysis of *Satureja subspicata* Bartl. ex Vis. glandular trichomes // Arch. Biol. Sci. 2010. V. 62. P. 1143. <https://doi.org/10.2298/ABS1004137G>
9. Brillouet J.-M., Escoute J. A new technique for visualizing proanthocyanidins by light microscopy // Biotech. Histochem. 2012. V. 87. P. 195. <https://doi.org/10.3109/10520295.2011.603703>
10. Кумахова Т.Х., Меликян А.П. Ультраструктура кутикулы плодов разных сортов *Malus domestica* (Rosaceae) // Ботанический журнал. 1989. Т. 74. С. 328.
11. Цыдендамбаев В.Д., Иванова Т.В., Халилова Л.А., Куркова Е.Б., Мясоедов Н.А., Балнокин Ю.В. Жирнокислотный состав липидов вегетативных органов галофита *Suaeda altissima* при разном уровне засоления // Физиология растений 2013. Т. 60. С. 700. <https://doi.org/10.7868/S001533031305014X>
12. Lyons J.M., Weaton T.A., Pratt H.K. Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plants // Plant Physiol. 1964. V. 39. P. 262
13. Иванова Т.В., Майорова О.В., Орлова Ю.В., Кузнецова Э.И., Халилова Л.А., Мясоедов Н.А., Балнокин Ю.В., Цыдендамбаев В.Д. Ультраструктура и жирнокислотный состав липидов клеток вегетативных органов *Chenopodium album* L. в условиях солевого стресса // Физиология растений. 2016. Т. 63. С. 783. <https://doi.org/10.7868/S0015330316060051>
14. Кумахова Т.Х., Воронков А.С., Орлова Ю.В., Жиров В.К. Танносомы в клетках перикарпия *Maloideae* (Rosaceae) // Докл. Акад. наук. 2018. Т. 482. С. 605. <https://doi.org/10.31857/S086956520002994-6>
15. Brillouet J.-M., Romieu C., Schoefs B., Solymosi K., Cheynier V., Fulcrand H., Verdeil J.-L., Conejero G. The tannosome is an organelle forming condensed tannins in the chlorophyllous organs of Tracheophyta // Ann. Bot. 2013. V. 112. P. 1003. <https://doi.org/10.1093/aob/mct168>
16. Cadot Y., Minana Castello M.T., Chevalier M. Flavan-3-ol compositional changes in grape berries (*Vitis vinifera* L. cv Cabernet Franc) before veraison, using two complementary analytical approaches, HPLC reversed phase and histochemistry // Anal. Chim. Acta. 2006. V. 563. P. 65. <https://doi.org/10.1016/j.aca.2006.01.063>
17. Fleurat-Lessard P., Béré E., Lallemand M., Dédaldé-champ F., Gabriel Roblin G. Co-occurrence of tannin and tannin-less vacuoles in sensitive plants // Protoplasma. 2016. V. 253. № 3. P. 821. <https://doi.org/10.1007/s00709-015-0844-z>
18. Taparauskiene L., Miseckaite O. Comparison of water-mark soil moisture content with Selyaninov hydrothermal coefficient // AGROFOR Selyaninov International Journal. 2017. V. 2. P. 106.
19. Алисов Б.П., Полтараус Б.В. Климатология // М.: Изд-во Моск. ун-та. 1974. 299 с.
20. Bondarenko S.L., Savchuk D.A. Response of conifers to UV-B and climate in mountain areas // Global J. Environ. Sci. Manage. 2018. V. 4. P. 299. <https://doi.org/10.22034/gjesm.2018.03.004>
21. Solovchenko A., Merzlyak M. Optical properties and contribution of cuticle to UV protection in plants: experiments with apple fruit // Photochem. Photobiol. Sci. 2003. V. 2. P. 861. <https://doi.org/10.1039/b302478d>
22. Hollosy F. Effects of ultraviolet radiation on plant cells // Micron. 2002. V. 33. P. 179.
23. Verdaguera D., Jansenb M.A.K., Llorensa L., Moralesc L.O., Neugardt S. UV-A radiation effects on higher plants: Exploring the known unknown // Plant Science. 2017. V. 255. P. 72. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.11.014>
24. Assumpcao C.F., Hermes V.S., Pagnoa C., Castagna A., Mannucci A., Sgherri C., Pinzino C., Ranieri A., Flores S.H., Rios A.O. Phenolic enrichment in apple skin following

- post-harvest fruit UV-B treatment // *Postharvest Biol. Technol.* 2018. V. 138. P. 37.
<https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2017.12.010>
25. *Solovchenko A., Schmitz-Eiberger M.* Significance of skin flavonoids for UV-B-protection in apple fruits // *J. Exp. Bot.* 2003. V. 54. № 389. P. 1977.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erg199>
26. *Merzlyak M.N., Solovchenko A.E., Smagin A.I., Gitelson A.A.* Apple flavonols during fruit adaptation to solar radiation: Spectral features and technique for non-destructive assessment // *J. Plant Physiol.* 2005. V. 162. P. 151.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.07.002>
27. *Oncel I., Yurdakulol E., Keles Y., Kurt L., Yildiz A.* Role of antioxidant defense system and biochemical adaptation on stress tolerance of high mountain and steppe plants // *Acta Oecol.* 2004. V. 26. P. 211.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2004.04.004>
28. *Berli F., D'Angelo J., Cavagnaro B., Bottini R., Wuilloud R., Silva M.F.* Phenolic composition in grape (*Vitis vinifera* L. cv. Malbec) ripened with different solar UV-B radiation levels by capillary zone electrophoresis // *J. Agric. Food Chem.* 2008. V. 56. P. 2892.
<https://doi.org/10.1021/jf073421+>
29. *Santin M., Lucini L., Castagna A., Chiodelli G., Hauser M.-T., Ranieri A.* Post-harvest UV-B radiation modulates metabolite profile in peach fruit // *Postharvest Biol. Technol.* 2018. V. 139. P. 127.
<https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2018.02.001>
30. *Лось Д.А.* Десатуразы жирных кислот. Москва: Научный мир, 2014. 372 с.