

Ахкубекова А. А., Тамахина А. Я.

Akhkubekova A. A., Tamakhina A. Ya.

РОЛЬ АЛЛАНТОИНА В АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ
СЕМЕЙСТВА BORAGINACEAE

THE ROLE OF ALLANTOIN IN THE ADAPTATION OF PLANTS
IN THE BORAGINACEAE FAMILY

Аллантин является продуктом вторичного метаболизма растений и играет определённую роль в контроле клеточной пролиферации, защите от действия экстремальных факторов среды. В связи с недостаточной изученностью роли аллантина в адаптации растений разных видов актуальным является выяснение механизма накопления аллантина в надземных и подземных органах растений, произрастающих в различных экологических условиях. Объектами исследования стали окопник шершавый (*Symphytum asperum*), окопник кавказский (*Symphytum caucasicum*), синяк обыкновенный (*Echium vulgare*) и медуница мягкая (*Pulmonaria mollis*), произрастающие на территории Кабардино-Балкарской Республики в различных экологических условиях. Количественное определение аллантина проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии по площади пика, используя метод внешнего стандарта. На примере видов семейства Boraginaceae установлено, что синтез и накопление аллантина в органах растений видоспецифично и зависит от содержания азота в почве, температуры, осадков и освещённости. Накопление аллантина в побегах и корнях минимально в фазе плодоношения и максимально в конце вегетации. Содержание аллантина в корнях, как месте синтеза аллантина, превышает аналогичный показатель в побегах. Уровень накопления аллантина в корнях снижается в ряду *S. asperum* > *S. caucasicum* > *P. mollis* > *E. vulgare*, а в побегах *S. asperum* > *P. mollis* > *E. vulgare* > *S. caucasicum*.

Ключевые слова: аллантин, *Symphytum asperum*, *Symphytum caucasicum*, *Echium vulgare*, *Pulmonaria mollis*, адаптация, стресс-факторы, экологическая стратегия.

Allantoin is a product of the secondary metabolism of plants and plays certain a role in the control of cell proliferation, protection against extreme environmental factors. In connection with the insufficient study of the role of allantoin in the adaptation of plants of different species, it is urgent to elucidate the mechanism of accumulation of allantoin in the aboveground and underground organs of plants growing under various environmental conditions. The objects of study were rough comfrey (*Symphytum asperum*), caucasian comfrey (*Symphytum caucasicum*), blueweed (*Echium vulgare*), and soft lungwort (*Pulmonaria mollis*), growing on the territory of the Kabardino-Balkarian Republic under various environmental conditions. Allantoin was quantified by high performance liquid chromatography over the peak area using an external standard method. Using the example of species of the family Boraginaceae, it was found that the synthesis and accumulation of allantoin in plant organs is species-specific and depends on the nitrogen content in the soil, temperature, precipitation, and light exposure. The accumulation of allantoin in shoots and roots is minimal in the fruiting phase and maximum at the end of the growing season. The content of allantoin in the roots, as a place of synthesis of allantoin, exceeds the same indicator in the shoots. In general, the level of allantoin accumulation in the roots decreases in the series *S. asperum* > *S. caucasicum* > *P. mollis* > *E. vulgare* and in the shoots of *S. asperum* > *P. mollis* > *E. vulgare* > *S. caucasicum*.

Key words: allantoin, *Symphytum asperum*, *Symphytum caucasicum*, *Echium vulgare*, *Pulmonaria mollis*, adaptation, stress factors, ecological strategy.

Ахкубекова Амина Анатольевна – аспирант кафедры товароведения, туризма и права, ФГБОУ ВО Кабардино-Балкарский ГАУ, г. Нальчик
Тел.: 8 (8662) 40 41 07
E-mail: aminaahk2018@mail.ru.

Тамахина Аида Яковлевна – доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры товароведения, туризма и права, ФГБОУ ВО Кабардино-Балкарский ГАУ, г. Нальчик
Тел.: 8 928 709 36 52
E-mail: aida17032007@yandex.ru

Akhkubekova Amina Anatolyevna – Postgraduate Student at the Department of Commodity research, tourism and law, FSBEI HE Kabardino-Balkarian SAU, Nalchik
Tel.: 8 (8662) 40 41 07
E-mail: aminaahk2018@mail.ru.

Tamakhina Aida Yakovlevna – Doctor of Agricultural Sciences, Professor, Department of Commodity research, tourism and law, FSBEI HE Kabardino-Balkarian SAU, Nalchik
Tel.: 8 928 709 36 52
E-mail: aida17032007@yandex.ru

Введение. Аллантиин (5-уреидогидантоин или глиоксалилдвумочевина) синтезируется большинством видов растений. Впервые аллантиин был обнаружен в корнях окопника лекарственного (*Symphytum officinale* L.). Наличие аллантиина характерно и для других видов семейства Boraginaceae (*Pulmonaria officinalis*, *P. mollis*, *Cynoglossum officinale*) [1].

Аллантиин является продуктом вторичного метаболизма растений и играет определённую роль в контроле клеточной пролиферации, защите от действия экстремальных факторов среды [2-4]. Подтверждено накопление аллантиина растениями в условиях засухи [5-7], холода [8], высокой засоленности [9], дефиците азота в почве [10].

В основе фармакологического действия аллантиина лежит стимулирование пролиферации и регенерации соединительной ткани, противомикробные и противовоспалительные свойства, что делает его незаменимым компонентом средств для лечения кожных заболеваний [11]. Аллантиин растительного происхождения блокирует теломеразу и индуцирует апоптоз в раковых клетках, на чем основана фитотерапия и профилактика опухолевого процесса [12]. Антиоксидантные и антимуtagenные свойства аллантиина позволяют его использовать в качестве регулятора роста растений, вводить в состав удобрений и ветеринарных дезинфицирующих средств [13].

Снижение уровня аллантиина в корневищах с увеличением фотопериода

является следствием увеличения активности фермента аллантииназы при усилении освещения [14].

Накопление аллантиина в корнях растений зависит от климатических условий места произрастания и фазы развития [15].

В связи с вышесказанным, теоретическую и практическую значимость имеет выяснение механизма накопления аллантиина в надземных и подземных органах растений, произрастающих в различных экологических условиях.

Объекты и методы исследования. Объектами исследования стали побеги и корни видов семейства Бурачниковые – окопника шершавого (*Symphytum asperum*), окопника кавказского (*Symphytum caucasicum*), синяка обыкновенного (*Echium vulgare*) и медуницы мягкой (*Pulmonaria mollis*). Отбор материала осуществляли в фазах цветения, плодоношения и в конце вегетации растений. Пробоподготовка включала измельчение корней и побегов, экстракцию в смеси спирта и воды, фильтрацию. Анализ аллантиина осуществляли методом ВЭЖХ. Идентификацию аллантиина проводили путём сопоставления времени удерживания компонентов смеси со временем удерживания стандартного раствора аллантиина. Количественное определение аллантиина проводили по площади пика, используя метод внешнего стандарта [16].

Результаты исследования. Для выявления закономерностей накопления аллантиина в корнях и побегах растений нами

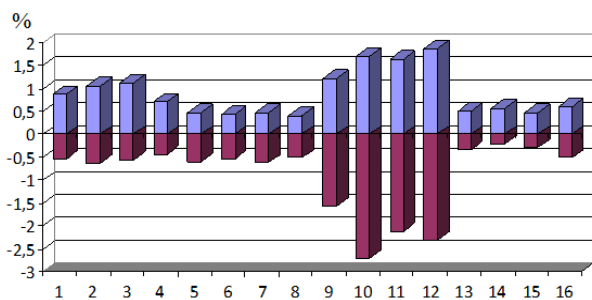
выделены наиболее значимые факторы, влияющие на этот показатель: средняя температура и сумма осадков за период вегетации, высота над уровнем моря, содержание гумуса в почве (табл. 1).

Таблица 1 – Экологические условия мест произрастания растений

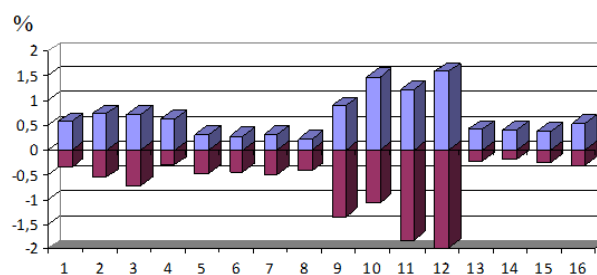
Вид	№ участка	Средняя температура за период вегетации, °С	Сумма осадков за период вегетации, мм	Высота, м н. у. м.	Гумус, %
<i>P. mollis</i>	1	16,96	408,8	847	2,83
	2	10,25	346,7	2380	3,11
	3	16,62	402,6	264	3,25
	4	16,96	408,8	830	2,64
<i>S. caucasicum</i>	5	16,82	380,5	570	3,27
	6	18,28	350,6	255	3,73
	7	19,43	315,2	848	3,86
	8	19,16	327,2	680	3,32
<i>S. asperum</i>	9	18,31	320,2	514	2,80
	10	16,37	408,8	880	6,44
	11	11,30	364,1	1120	2,54
	12	18,12	332,3	260	2,23
<i>E. vulgare</i>	13	17,52	390,8	226	3,57
	14	18,38	328,4	1128	0,78
	15	14,43	397,1	620	3,02
	16	18,02	360,4	648	6,15

Для изучаемых видов общей закономерностью является снижение содержания аллантиина, как в подземных, так и надземных органах растений, в фазе плодообразования и значительное увеличение

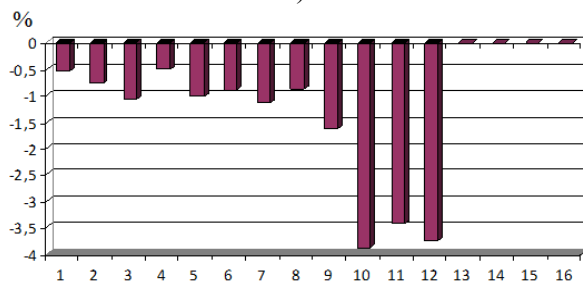
в конце вегетации. Наибольшее содержание аллантиина в конце осени установлено в корнях *S. asperum*, а наименьшее – в корнях *P. mollis* (рис. 1).



а)



б)



в)

■ содержание аллантиина в побегах
■ содержание аллантиина в корнях

Рисунок 1 – Динамика содержания аллантиина в органах растений, % от абс. с.в., в фазы цветения (а), плодоношения (б) и в конце вегетации (в):

1-4 – *P. mollis*, 5-8 – *S. caucasicum*, 9-12 – *S. asperum*, 13-16 – *E. vulgare*

В течение вегетационного периода среднее содержание аллантиина в побегах и корнях *P. mollis*, *S. caucasicum*, *S. asperum* и *E. vulgare* снижается соответственно в 1,23-1,60 и 1,13-1,40 раза. В конце вегетации содержание аллантиина в корнях резко повышается по сравнению с фазой плодоношения: *P. mollis* – в 1,53, *S. caucasicum* – в 2,14, *S. asperum* – в 2,05 раза. У синяка обыкновенного, являющегося монокарпиком, данный показатель не определялся. В целом, уровень накопления аллантиина в корнях снижается в ряду *S. asperum* > *S. caucasicum* > *P. mollis* > *E. vulgare*, а в побегах *S. asperum* > *P. mollis* > *E. vulgare* > *S. caucasicum*. Полученные данные согласуются с имеющимися в научной литературе сведениями о накоплении аллантиина осенью в корнях растений, где он хранится до начала вегетации [15, 17].

По результатам корреляционного анализа установлены видоспецифичные взаимосвязи содержания аллантиина в побегах и корнях с температурой, осадками, уровнем освещённости и содержанием азота. В побегах медуницы мягкой в фазе цветения взаимосвязь содержания аллантиина с температурой и осадками отрицательная, умеренная, с азотом в почве – высокая. В фазе плодоношения связь накопления аллантиина с температурой и освещённостью усиливается и переходит в разряд заметной и умеренной, высокая связь с азотом в почве сохраняется.

В побегах окопника кавказского в фазе цветения и плодоношения содержание аллантиина слабо коррелирует с температурой, осадками и освещённостью, но заметно – с азотом. В побегах окопника шершавого в фазу цветения и плодоношения отмечена слабая связь со всеми изучаемыми экологическими факторами, кроме осадков. В побегах синяка обыкновенного в фазе цветения взаимосвязь содержания аллантиина с температурой и осадками высокая, с освещённостью и азотом – умеренная; в фазе плодоношения связь накопления аллантиина с температурой и осадками снижается, а с азотом – повышается.

В корнях медуницы мягкой в фазе цветения взаимосвязь содержания аллантиина с температурой, осадками и азотом высокая, а с освещённостью – заметная. В фазе

плодоношения связь накопления аллантиина с температурой и осадками снижается до умеренной, с освещённостью – до слабой, с азотом – повышается до весьма высокой.

В корнях окопника кавказского в фазе цветения связь накопления аллантиина с температурой, осадками, азотом слабая, а с освещённостью – заметная. В фазе плодоношения усиливается связь накопления аллантиина в корнях с осадками и азотом в почве.

В корнях окопника шершавого в фазы цветения и плодоношения содержание аллантиина слабо коррелирует с температурой и освещённостью, а с осадками и азотом – заметно. В корнях синяка обыкновенного в фазе цветения и плодоношения связь содержания аллантиина с температурой слабая, с освещённостью – умеренная, с азотом – весьма высокая, с осадками – от слабой до умеренной.

Особенности накопления аллантиина свидетельствуют об S- и R-признаках экологической стратегии изученных видов. Содержание аллантиина возрастает с нарастанием стресса. Повышенное содержание в листьях и стеблях азота и абсцизовой кислоты обусловлено опосредованным воздействием аллантиина [18, 19]. Полученные данные подтверждают важную роль аллантиина в неферментативной антиоксидантной системе адаптации растений к стресс-факторам.

Область применения результатов: экология и физиология растений.

Заключение. На примере видов семейства Boraginaceae установлено, что синтез и накопление аллантиина в органах растений видоспецифично и зависит от содержания азота в почве, температуры, осадков и освещённости. Накопление аллантиина в побегах и корнях минимально в фазе плодоношения и максимально в конце вегетации. Содержание аллантиина в корнях, как месте его синтеза, превышает аналогичный показатель в побегах. В целом уровень накопления аллантиина в корнях снижается в ряду *S. asperum* > *S. caucasicum* > *P. mollis* > *E. vulgare*, а в побегах *S. asperum* > *P. mollis* > *E. vulgare* > *S. caucasicum*.

Литература

1. Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав,

использование; Семейства *Caprifoliaceae–Plantagi-naceae*. – Ленинград: Наука, 1990. – 328 с.

References

1. Rastitel'nye resursy SSSR. Cvetkovye rasteniya, ih himicheskij sostav, ispol'zovanie; Semejstva *Caprifoliaceae–Plantaginaceae*. – Ленинград: Nauka, 1990. – 328 s.
2. Гуськов Е.П., Прокофьев В.Н., Клецкий М.Е. и др. Аллантин как витамин // Доклады Академии Наук. Биохимия и биофизика. – 2004. – Т. 398. – № 6. – С. 1-6.
3. Аллантин и урат как супрессоры генотоксического эффекта ультрафиолетового излучения длиной волны 300-400 нм / М.А. Сазыкина, В.А. Чистяков, М.А. Коленко, К.В. Азарин // Экологическая генетика. – 2009. – Т. VII. – № 2. – С. 44-46.
4. Чистяков В.А., Азарин К.В., Усатов А.В. Антиоксидантный потенциал некоторых природных азотсодержащих соединений // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. – 2008. – № 5. – С. 75-77.
5. Bowne J.B., Erwin T.A., Juttner J., Schnurbusch T., Langridge P., Bacic A., Roessner U. Drought responses of leaf tissues from wheat cultivars of differing drought tolerance at the metabolite level // *Molecular Plant*. – 2011. – Vol. 5. – P. 418-429.
6. Casartelli A., Riewe D., Hubberten H.M., Altmann T., Hoefgen R., Heuer S. Exploring traditional aus-type rice for metabolites conferring drought tolerance // *Rice*. – 2018. – Vol. 11. – Iss. 1. – P. 9.
7. Lescano C.I., Martini C., Gonzalez C.A., Desimone M. Allantoin accumulation mediated by allantoinase downregulation and transport by Ureide Permease 5 confers salt stress tolerance to *Arabidopsis* plants // *Plant Molecular Biology*. – 2016. – Vol. 91. – N 4-5. – P. 581-595.
8. Kaplan F., Kopka J., Haskell D.W., Zhao W., Schiller K.C., Gatzke N., Sung D.Y., Guy C.L. Exploring the temperature-stress metabolome of *Arabidopsis* // *Plant Physiology*. – 2004. – Vol. 136. – P. 4159-4168.
9. Kanani H., Dutta B., Klapa M.I. Individual vs. combinatorial effect of elevated CO₂ conditions and salinity stress on *Arabidopsis thaliana* liquid cultures: comparing the early molecular response using time-series transcriptomic and metabolomic analyses // *BMC Systems Biology*. – 2010. – Vol. 4. – P. 177-177.
10. Coneva V., Simopoulos C., Casaretto J.A. et al. Metabolic and co-expression network-based analyses associated with nitrate response in rice // *BMC Genom.* – 2014. – Vol. 15. – P. 1056.
11. Becker L.C., Bergfeld W.F., Belsito D.V. et al. Final report of the safety assessment of allantoin and its related complexes // *International Journal of Toxicology*. – 2010. – N 29. – P. 84-97.
2. Gus'kov E. P., Prokof'ev V. N., Kleckij M.E. i dr. Allantoin kak vitamin // *Doklady Akademii Nauk. Biohimiya i biofizika*. – 2004. – Т. 398. – № 6. – S. 1-6.
3. Allantoin i urat kak supressory genotoksicheskogo effekta ul'trafiioletovogo izlucheniya dlinoj volny 300-400 nm / M.A. Sazykina, V.A. Chistyakov, M.A. Kolenko, K.V. Azarin // *Ekologicheskaya genetika*. – 2009. – Т. VII. – № 2. – S. 44-46.
4. Chistyakov V.A., Azarin K.V., Usatov A.V. Antioksidantnyj potencial nekotoryh prirodnyh azotsoderzhashchih soedinenij // *Izvestiya vuzov. Severo-Kavkazskij region. Estestvennye nauki*. – 2008. – № 5. – S. 75-77.
5. Bowne J.B., Erwin T.A., Juttner J., Schnurbusch T., Langridge P., Bacic A., Roessner U. Drought responses of leaf tissues from wheat cultivars of differing drought tolerance at the metabolite level // *Molecular Plant*. – 2011. – Vol. 5. – P. 418-429.
6. Casartelli A., Riewe D., Hubberten H.M., Altmann T., Hoefgen R., Heuer S. Exploring traditional aus-type rice for metabolites conferring drought tolerance // *Rice*. – 2018. – Vol. 11. – Iss. 1. – P. 9.
7. Lescano C.I., Martini C., Gonzalez C.A., Desimone M. Allantoin accumulation mediated by allantoinase downregulation and transport by Ureide Permease 5 confers salt stress tolerance to *Arabidopsis* plants // *Plant Molecular Biology*. – 2016. – Vol. 91. – N 4-5. – P. 581-595.
8. Kaplan F., Kopka J., Haskell D.W., Zhao W., Schiller K.C., Gatzke N., Sung D.Y., Guy C.L. Exploring the temperature-stress metabolome of *Arabidopsis* // *Plant Physiology*. – 2004. – Vol. 136. – P. 4159-4168.
9. Kanani H., Dutta B., Klapa M.I. Individual vs. combinatorial effect of elevated CO₂ conditions and salinity stress on *Arabidopsis thaliana* liquid cultures: comparing the early molecular response using time-series transcriptomic and metabolomic analyses // *BMC Systems Biology*. – 2010. – Vol. 4. – P. 177-177.

10. Coneva V., Simopoulos C., Casaretto J.A. et al. Metabolic and co-expression network-based analyses associated with nitrate response in rice // *BMC Genom.* – 2014. – Vol. 15. – P. 1056.
11. Becker L.C., Bergfeld W.F., Belsito D.V. et al. Final report of the safety assessment of allantoin and its related complexes // *International Journal of Toxicology.* – 2010. – N 29. – P. 84-97.
12. Корсун В.Ф., Корсун Е.В. О роли апоптоза в фитотерапии раковых заболеваний // *Практическая фитотерапия.* – 2011. – № 1. – С. 14-21.
13. Fox L.K., Gradle C., Dee A. Short communication: disinfectant containing a complex of skin conditioners // *Journal of Dairy Science.* – 2006. – N 89. – P. 2539–2541.
14. Castro A.H.F., Young M.C.M., Alvarenga A.A., Alves J.D. Influence of photoperiod on the accumulation of allantoin in comfrey plants // *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal.* – 2001. – Vol. 13(1). – P. 49-54.
15. Гонтова Т.М. Динаміка накопичення основних діючих речовин у коренях живокосту лікарського // *Здобутки клінічної і експериментальної медицини.* – 2012. – № 2 (17). – С. 46-47.
16. Тамашина А.Я., Ахкубекова А.А., Имтиев А.Б. Динамика накопления аллантаина в подземной фитомассе видов семейства *Boraginaceae* и его роль в адаптации растений к неблагоприятным экологическим факторам // *Юг России: экология, развитие.* – 2019. – Т. 14. – №1. – С. 126-136.
17. Зузук Б.М., Куцик Р.В., Костюк И.Р., Мельничук Г.Г., Гайдук Р.Й. Окопник лекарственный. *Symphytum officinale* L. (Аналитический обзор) // *Провизор.* – 2004. – № 18. – С. 25-28.
18. Пьянков В.И., Иванов Л.А., Ламберс Х. Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // *Экология.* – 2001. – № 4. – С. 243-251.
19. Casartelly A., Melino V.J., Baumann U., Riboni M., Suchecki R. et al. Opposite fates of the purine metabolite allantoin under water and nitrogen limitations in bread wheat // *Plant Molecular Biology.* – 2019. – Vol. 99. – P. 477-497.
12. Korsun V.F., Korsun E.V. О роли апоптоза в фитотерапии раковых заболеваний // *Практическая фитотерапия.* – 2011. – № 1. – С. 14-21.
13. Fox L.K., Gradle C., Dee A. Short communication: disinfectant containing a complex of skin conditioners // *Journal of Dairy Science.* – 2006. – N 89. – P. 2539–2541.
14. Castro A.H.F., Young M.C.M., Alvarenga A.A., Alves J.D. Influence of photoperiod on the accumulation of allantoin in comfrey plants // *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal.* – 2001. – Vol. 13(1). – P. 49-54.
15. Gontova T.M. Dinamika nakopichennya osnovnih diyuchih rechovin u korenyah zhivokostu likars'kogo // *Zdobutki klinichnoi i eksperimental'noi medicini.* – 2012. – № 2 (17). – S. 46-47.
16. Tamahina A.YA., Ahkubekova A.A., Itti-ev A.B. Dinamika nakopleniya allantoina v podzemnoj fitomasse vidov semejstva Boraginaceae i ego rol' v adaptacii rastenij k neblagopriyatnym ekologicheskim faktoram // *YUg Rossii: ekologiya, razvitie.* – 2019. – T. 14. – №1. – S. 126-136.
17. Zuzuk B.M., Kucik R.V., Kostyuk I.R., Mel'nichuk G.G., Gajduk R.J. Okopnik lekarstvennyj. *Symphytum officinale* L. (Analiticheskij obzor) // *Provizor.* – 2004. – № 18. – S. 25-28.
18. P'yankov V.I., Ivanov L.A., Lambers H. Harakteristika himicheskogo sostava list'ev rastenij boreal'noj zony s raznymi tipami ekologicheskikh strategij // *Ekologiya.* – 2001. – № 4. – S. 243-251.
19. Casartelly A., Melino V.J., Baumann U., Riboni M., Suchecki R. et al. Opposite fates of the purine metabolite allantoin under water and nitrogen limitations in bread wheat // *Plant Molecular Biology.* – 2019. – Vol. 99. – P. 477-497.

