

ПОСЛЕУБОРОЧНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И СТАРЕНИЕ СРЕЗАННЫХ ЦВЕТОВ

Н.В. ПИЛЬЩИКОВА, О.Ф. ПАНФИЛОВА

(ФГБОУ ВО Российский государственный аграрный университет –
МСХА имени К.А. Тимирязева)

В статье обсуждаются проблемы послеуборочной физиологии в связи с сохранением качества продукции цветоводства. Лепестки являются перспективной модельной системой для изучения процессов старения и запрограммированной гибели растительных клеток. Представлены достижения молекулярной биологии и эпигенетики в изучении механизмов регуляции старения и клеточной гибели, их роль в утрате декоративных качеств цветков. Изучение водного обмена, активности антиоксидантных систем, стабильности клеточных мембран показало, что их изменения начинаются на ранних стадиях развития цветка и предшествуют видимым признакам утраты декоративных качеств. Отмечены общие черты и различия в динамике процессов старения листьев и лепестков. Поддержание водного статуса облиственных побегов является важным фактором сохранения качества цветочной продукции. С использованием ингибиторного метода (STS, 1-МСП) показано, что только у ограниченного круга растений этилен является триггером процесса старения. Многие современные гибриды гвоздики садовой, считающейся этилен чувствительной, нечувствительны к этилену. У альстромерии, лилии и фрезии этилен участвует только на финальной стадии старения цветка и опадения лепестков. Ведущим в запуске механизмов старения может выступать пороговое значение активности гидролитических ферментов, обеспечивающих мобилизацию белков и липидов. Этилен лишь повышает эффективность использования питательных веществ для формирования семян и плодов.

Исследования с использованием физиологических, биохимических и генетических подходов должны дать более четкую картину старения и его регуляции. Для оценки общих и различающихся сигнальных путей в разных органах растения перспективным является изучение роли АФК и антиоксидантных систем. 5-сульфосалициловая кислота, повышающая активность антиоксидантных систем, может занять достойное место в ряду препаратов для замедления старения срезки цветов, особенно у нечувствительных к этилену видов.

Ключевые слова: антиоксидантные системы, жизнь в вазе, индекс стабильности мембран, 1-метилциклопропен (1-МСП), старение лепестков, 5-сульфосалициловая кислота (5-SSA), тиосульфат серебра (STS), цветочная срезка, этилен.

Одним из приоритетных направлений современной биологии является физиология продовольственных и цветочных культур в послеуборочный период и ее приращение к решению практических задач.

Для цветоводства сохранение качества имеет особое значение. Ввиду удлинения цепи распределения цветочной продукции одним из важных параметров становится продолжительность сохранения декоративных качеств в срезке. Необходимо учитывать принципиальные различия между цветами и другой сельскохозяйственной продукцией, которая обычно представлена единственной морфологической

и функциональной единицей и поэтому достаточно однородна. Срезанные цветы – это облиственный цветоносный побег, в котором даже отдельный цветок состоит из нескольких морфологических единиц, включающих в себя чашелистики, лепестки, андроцей, гинецей. Каждая из этих структур выполняет разные функции и отличается физиологически. Кроме того, цветок находится в тесном взаимодействии с листьями и стеблем.

Состояние стебля – один из главных факторов, определяющих долговечность срезки хризантемы и альстромерии. Листья для цветка являются донорами сахаров и активными участниками водного обмена. Их высокая испаряющая способность и завядание часто приводят к преждевременной утрате декоративной ценности хризантемы, статицы, альстромерии.

Неблагоприятными последствиями срезки цветов являются нарушение целостности, приводящее к изменению гормонального баланса и метаболизма в отсутствие поступления из корней цитокининов и возрастания содержания этилена, затруднение поступления воды вследствие эмболии сосудов, активация окислительного стресса с образованием активных форм кислорода.

При обсуждении особенностей сохранения цветочной продукции необходимо также учитывать, что большинство плодов и овощей убирают после того, как они закончили развитие. Кроме некоторых дополнительных приемов дозревания, задача состоит только в задержке старения. Срезку проводят в стадии бутона. Следует различать два периода в развитии цветка. Первый период заключается в формировании зародыша и развитии околоцветника, во время второго периода происходят старение и завядание лепестков.

Как показали исследования, у срезки розы особое значение имеет первый период. Для оптимального развития цветка из окрашенного бутона необходимы поступление питательных и регуляторных веществ, высокая тургесцентность тканей. Использование эндогенных сахаров на срезке розы показало их более высокую эффективность для раскрытия цветка по сравнению с продолжительностью жизни в вазе [19] и значение инвертазы для роста лепестков [31]. Возрастание экспрессии генов *RhAA* и *RhCG*, ответственных за процессы деградации веществ, свидетельствует о значении осмотически активных веществ и больших энергетических затратах при открывании цветка [18].

У роз, сохраняющих связь с материнским растением, окрашенный бутон открывается в течение 3–4 дней, цветок 1–2 недели сохраняет свойственную сорту форму. В срезке весьма важным является поддержание водного статуса побега. В отсутствие эффективной устьичной регуляции транспирации листьев в результате водного стресса цветки не проходят весь процесс естественного развития. Утрата декоративных качеств происходит ввиду затруднения раскрытия цветков за счет тургорных явлений, увядания и засыхания лепестков неполностью развитого цветка [12].

Особый интерес представляют вопросы регуляции старения цветка. Многие аспекты этой проблемы выходят на качественно новый уровень в связи со значительным прогрессом в изучении старения и запрограммированной гибели животных клеток (ЗКГ).

Механизмы ЗКГ многообразны и представляют собой сложные многоэтапные процессы. Активированные рецепторы включают каскад цистеиновых протеаз. Протеолитические ферменты, участвующие в регуляции ЗКГ растений, локализованы в различных компартментах клеток растений: метакаспазы в цитоплазме, вакуолярная протеаза (VPE) в вакуолях, фитаспаза в апопласте [16]. Внутренние сигналы могут восприниматься белками BAX и DRP-1, взаимодействующими с помощью

мембранных липидов. В качестве внеклеточных индукторов апоптоза у растений выступают фитогормоны (этилен, цитокинин, ауксин, абсцизовая кислота), жасмоновая и салициловая кислоты, элисторы. Морфология гибели клеток у растений и животных состоит в конденсации хроматина, фрагментации ядра, олигонуклеотидной деградации ДНК, сжатии протопласта, его дроблении на везикулы, разрыве плазмодесм. У животных апоптозные везикулы фагоцитируются соседними клетками и фагоцитами. У растений везикулы протопласта разрушаются гидролазами самих везикул [7].

Растения используют ЗГК как один из механизмов, который необходим для нормального развития в ходе онтогенеза и органогенеза. В жизненном цикле цветка это удаление тканей с эфемерными функциями, например, суспенсора и тапетума, формирование функционально однополых цветков из бисексуального примордия, отмирание лепестков.

Особенностью гибели цветка является то, что его органы имеют разное назначение и судьбу. На завершающих стадиях развития пыльцы разрушается тапетум, выстилающий пыльник. Содержимое клеток используется для гетеротрофного питания микроспор и способствует их высвобождению из пыльника. Наблюдаемые при этом конденсация хроматина, фрагментация ядерной ДНК, сжатие цитоплазмы, сморщивание цитоплазматической мембраны и клеточной стенки свидетельствуют о ЗГК. Типичными примерами ЗГК являются также прорастание пыльцевой трубки с образованием «транзитного тракта», отмирание нуцеллярной ткани, выстилающей зародышевый мешок на ранних стадиях развития зародыша, деградация суспенсора при формировании семени [4].

У растений наиболее изучено развитие ЗГК листа как основного органа, обеспечивающего продукционный процесс. В стареющем листе происходит не только снижение фотосинтетической деятельности, но и активирование гидролитических процессов, обеспечивающих реутилизацию веществ. Причиной является усиление образования активных форм кислорода (АФК) и изменения в гормональном балансе [27].

Жизнь цветка в вазе определяется темпами старения лепестков, которое следует за физиологической зрелостью и ведет к эндогенно регулируемой клеточной гибели. Лепестки цветков имеют листовое происхождение, и ключевой особенностью старения этих органов является реутилизация питательных веществ.

Гибель клеток при естественном старении листьев и лепестков цветка имеет отличие от других видов ЗГК. Обычно ЗГК происходит в ограниченном числе клеток органа, листья и лепестки отмирают полностью. При этом скорость гибели клеток значительно меньше, что обеспечивает реутилизацию питательных веществ. Важно, что превращение хлоропластов в геронтопласты в листьях является обратимым. Удаление верхушки стебля у альстремерии приводит к восстановлению зеленой окраски нижележащих листьев. В лепестках происходят более быстрые и необратимые процессы старения. Старение клетки является активным и строго регулируемым на генетическом уровне процессом. При старении листа происходит уменьшение экспрессии генов *CAB2*, *PRS*, *RBS*, обеспечивающих осуществление фотосинтеза и биосинтеза белка. Одновременно увеличивается экспрессия генов нуклеаз, протеаз, ферментов липидного и углеводного обмена, реутилизации веществ [4]. Листья и лепестки отличаются по характеру и продолжительности жизни. Тем не менее показано сходство экспрессии 25–30% генов при старении листьев и лепестков у *Arabidopsis* [27]. Общим ЗГК листа и лепестков является реутилизация азота и углерода для формирования репродуктивных органов. В лепестках эти процессы идут более интенсивно.

Увеличение числа ядер и межнуклеосомная фрагментация ДНК являются характерными маркерами старения. В обзоре Н.И. Александровской и Б.Ф. Ванюшина [1] обобщены данные литературы по апоптозной деградаци ДНК на завершающих этапах старения лепестков. Установлено, что у лепестков петунии, антуриума и ипомеи резко увеличивается олигонуклеосомная фрагментация ДНК при одновременном возрастании нуклеазной активности. Это явление аналогично образованию апоптозных телец в животных клетках. При этом индукция нуклеаз в лепестках происходит еще до появления видимых признаков увядания.

Представляют несомненный интерес эпигенетические механизмы регуляции старения: энзиматическое метилирование ДНК и замалчивание генов малыми РНК (miRNA, siRNA). Обычно эти процессы взаимосвязаны и обеспечивают изменение структурной и функциональной организации хроматина. Глобальное метилирование ДНК видоспецифично, оно изменяется при прорастании семян, переходе растений к цветению, различных вирусных и грибных инфекциях и уменьшается с возрастом. Специфические изменения в характере метилирования ДНК происходят на протяжении всей жизни растения: от прорастания семян и вплоть до его гибели, запрограммированной или вызванной разными агентами и факторами биологической и абиотической природы. Регуляторные малые РНК впервые были выделены у петунии, и было показано, что они контролируют экспрессию генов, отвечающих за синтез пигментов, и определяют характер окраски цветка [2].

Существующие в клетке множественные эпигенетические системы и сигналы часто взаимосвязаны. Во многом это имеет некий подстраховочный смысл, чтобы гарантированно обеспечить надежность регуляторного сигнала. Конкретные цепочки и взаимосвязи сигналов еще очень далеки от полного понимания. Однако нет никакого сомнения в том, что метилирование ДНК и модификации гистонов, а также избирательный сайленсинг генов малыми РНК играют весьма важную роль в жизни клетки и организма, поэтому эпигенетике принадлежит исключительная роль в решении многих общебиологических проблем, в том числе послеуборочной физиологии растений. Однако генетических исследований недостаточно для воссоздания картины формирования и старения цветка. Для физиологов в первую очередь интерес вызывают проблемы гормональной регуляции этих процессов.

Хорошо изучена роль АБК в опадении листьев, предпосылками для которого являются ускоренный распад белков, нуклеиновых кислот и хлорофилла, повышение активности пектиназ и целлюлаз, усиливающих образование отделительного слоя в листовых черешках. Для старения лепестков АБК считается усилителем процесса, вызванным этиленом в большей степени, чем инициирующим фактором, поскольку обработка АБК не влияет на старение, если проведена предобработка ингибиторами действия этилена [4].

Активно изучается роль этилена как триггера включения программы старения органов растений. В исследованиях используются такие подходы, как определение содержания эндогенного гормона в стареющих лепестках, изучение действия на старение и опадение лепестков газообразного этилена, этиленпродуцента 2-хлорэтилфосфоновой кислотой [21, 30, 32], ингибитора синтеза этилена – тиосульфата серебра [13, 14, 32], ингибитора чувствительности к этилену – 1-метилциклопропена [32]. Среди цветочных культур выделяют группу с этилен чувствительным старением, к которой относятся гвоздика садовая, петуния гибридная и орхидеи. Классические примеры этилен нечувствительного старения цветков – ночная красавица, ирис голландский [4].

Исследования, проведенные нами [5, 14] на гвоздике садовой (*Dianthus caryophyllus L.*) с пульсирующей обработкой 0,2 мМ тиосульфата серебра (STS),

подтвердили значительное увеличение времени сохранения декоративных качеств у гибридов Eskimo, Grana, Tico Tico. Однако у Everest, Selima, Charon и North Wind обработка не дала значимого положительного эффекта. Вероятно, для получения этих гибридов использованы нечувствительные к этилену линии с нарушением развития гена *et-1* [21].

Изучение функционального состояния гвоздики в срезке показало достаточно высокую способность поддерживать водный статус в течение 10–15 дней. Поглощение воды шло равномерно и составляло 8–10 мл в сутки. Интенсивность транспирации листьев составляла 150–200 мг/(г·ч), у лепестков, несмотря на их более высокую оводненность, она была примерно в 2 раза ниже. Регистрируемым признаком старения цветков является потеря избирательной проницаемости мембран и выход электролитов. Уже через 15 дней опыта выход веществ из тканей лепестков увеличился. Индекс стабильности мембран составлял 33%, что в 2,5 раза меньше, чем в лепестках только начавшего открываться бутона.

Для декоративных качеств срезки большое значение имеет сохранение зеленой окраски листьев. Определение в динамике содержания фотосинтетических пигментов показало плавное снижение содержания хлорофиллов от 0,23 до 0,14% в основном за счет хлорофилла *b*. Причиной этого могли быть нарушение ред-окс баланса хлоропластов и повышение содержания активных форм кислорода (АФК). Установлено, что сигналы АФК предшествуют изменению гормонального баланса при стрессовых воздействиях [4].

В последние годы все большее внимание цветоводов привлекает альстромерия (*Alstroemeria L.*). Работа проведена на перспективных гибридах Virginia, Cosmo, Climate, Granada, Nadya, Tornado с белой, желтой и красной окраской лепестков [6, 9, 10]. Развитие цветка альстромерии от бутона до опадения лепестков при легком прикосновении делится на 7 стадий и происходит в течение 10–12 дней. На 3-й стадии происходит раскрытие цветка. Установлено, что индекс стабильности мембран мало изменялся до 4-й стадии развития цветка и составлял примерно 80%, к 5-й стадии развития цветка происходит резкое нарушение избирательной проницаемости мембран, к 6-й стадии индекс стабильности медленно снижается до 35%, и далее он уже практически не изменяется. Белые лепестки у Virginia не отличались по стабильности мембран на соответствующих стадиях развития цветка, но 4-я, фактически переломная в развитии, происходит на 2–3 дня раньше. Virginia характеризуется и меньшим временем сохранения декоративных качеств.

С учетом большого значения накопления АФК и роли антиоксидантных ферментов в процессах старения проведено изучение активности каталазы и пероксидазы. Активность каталазы в лепестках постепенно снижалась по мере развития цветка. Активность пероксидазы в 1,5–2,8 раза возрастала на 3-й стадии развития цветка, при этом более существенное увеличение активности фермента наблюдалось у Virginia. По мере развития цветка происходило изменение окраски лепестков. На белых лепестках Virginia после 4-й стадии появлялись прозрачные пятна. Опадали целиком прозрачные лепестки. Цвет окрашенных лепестков усиливался до 3–4 стадий, что особенно было заметно на красных лепестках Tornado, причиной чего могло быть накопление обладающих антиоксидантной активностью флавоноидов. Старение лепестков после 4-й стадии сопровождалось разрушением пигментов. Лепестки Cosmo равномерно по всей площади и постепенно снижали интенсивность окраски, что связано с разрушением каротиноидов и хромопластов. У основания ярко-красных лепестков Tornado на 4-й стадии появились белые пятна, размеры которых в дальнейшем быстро увеличивались. Это может свидетельствовать о нарушении тонопласта и выходе антоцианов из вакуолей.

Изученные гибриды характеризовались разной реакцией на тиосульфат серебра. Наблюдалось положительное действие на замедление старения цветков Virginia, Granada и Nadya, что свидетельствует об их более высокой этилен чувствительности по сравнению с Cosmo. Эффективной оказалась также обработка блокирующим рецепторы этилена 1-MCP [13]. При этом во всех случаях наблюдалось увеличение времени прохождения заключительных этапов старения. На отсутствие триггерной роли этилена в старении цветков альстромерии указывает также отсутствие реакции на обработку газообразным этиленом [21].

Сульфосалициловая кислота (5-SSA) у всех изученных сортов задерживала старение лепестков на 3–5 дней. Это может быть обусловлено сохранением избирательной проницаемости мембран за счет блокирования активных форм кислорода и перекисного окисления липидов. 1%-ный раствор сахарозы несколько ускорил развитие цветков и усилил накопление пигментов, но замедления старения не наблюдалось [5].

В литературе есть указания на возрастание экспрессии цистеин протеазы и резкое снижение липоксигеназной активности уже на 1–2 стадиях развития цветка [32]. Анализ литературы и наших экспериментальных данных позволяет заключить, что реализация программы старения в клетках начинается на ранних стадиях развития цветка. В период старения возросший уровень АФК связан не только с повышенным образованием радикалов, но и с потерей компенсаторной функции антиоксидантных систем. При этом АФК могут иметь значение как для этилен чувствительных, так и нечувствительных цветков. Резкое снижение стабильности мембран к окончанию формирования зародышевого мешка свидетельствует об аутофагном типе гибели клеток лепестков.

Данные об участии этилена в старении цветков лилии (*Lilium L.*) и фрезии (*Freesia × hybrida*) малочисленны и весьма противоречивы [22]. В проведенных нами опытах [8, 11] пульсирующая обработка тиосульфатом серебра только на 1–2 дня задерживала опадение лепестков. При этом действие, как и у альстромерии, состояло в задержке финальной стадии.

Таким образом, чувствительность или нечувствительность к этилену является не абсолютной, а относительной. Предполагается, что этилен нечувствительное старение является основным путем, а этилен чувствительность связана с опылением насекомыми. После оплодотворения органы, привлекающие опылителей, отмирают или меняют окраску. Это снижает конкуренцию и повышает эффективность опыления.

По имеющимся в литературе данным, складывается представление о том, что в ответ на поступающий из рыльца пестика стимул первоначально этилен образуется в гинецее и запускает автокаталитический синтез этилена в лепестках, приводящий к их завяданию. Нарушение синтеза этилена у гвоздики и петунии задерживает, но не предотвращает гибель цветков. Возможно, что при этом функционируют те же самые механизмы, которые запускают старение у этилен нечувствительных видов. Точный характер первичного сигнала опыления до сих пор является неясным, не исключена его гормональная природа.

В настоящее время у растений найдено множество разнообразных пептидов, регулирующих клеточную дифференцировку и апоптоз. Считается, что их главной функцией является межклеточное взаимодействие (cell-to-cell crosstalk). Среди растительных пептидов структурно и функционально изучены пептиды семейства CLAVATA (CLE). Их гены выявлены у самых разнообразных растительных объектов, включающих в себя водоросли, мхи, покрытосеменные растения. Показано, что в апоптозе клеток по пути прорастающей пыльцевой трубки участвует CLE45

пептид [26]. При абиотических стрессах, в том числе повышенных температурах, происходит усиление CLE сигналинга [3, 23].

Опадение листьев, цветков, плодов – физиологически активный, также регулируемый пептидами процесс. Наиболее изученным среди них является 12-членный пептид IDA (Inflorescence Deficient in Abscission). Сигнальное действие этого пептида опосредовано MAP-киназой индукцией генов, кодирующих CWR-ферменты. IDA-пептиды консервативны и довольно сходны по аминокислотной последовательности у арабидопсиса и цитрусовых [24]. В качестве одного из возможных механизмов регуляторного действия коротких пептидов обсуждается его эпигенетическая природа, основанная на связывании с промоторными областями генов и ингибировании их метилирования. Короткие пептиды также могут включаться в классический гормональный баланс.

Включение программы старения может осуществляться донорно-акцепторными связями. Сигналом может служить изменение соотношения сухой и сырой массы донора. У альстромерии при раскрытии цветка происходит повышение оводненности, и соотношение сухой и сырой массы снижается с 0,33 до 0,20. Оно сохраняется на этом уровне у полностью раскрытого цветка, а затем постепенно возрастает до 0,38. У молодых листьев это соотношение составляет 0,26, затем снижается и сохраняется на уровне 0,20–0,22, при пожелтении листа намечается тенденция увеличения до 0,34. Таким образом, в лепестках соотношение сухой и сырой массы возрастало до появления видимых признаков увядания, тогда как в листьях увеличение соотношения совпало во времени со снижением содержания хлорофилла [6]. Эти данные сходны с полученными для Tulipa, но изменения значительно ниже, чем для Nemerocallis, у которого сырая масса снижается до 2%, а сухая – до 33% от значения при полном роспуске цветка [27]. Это свидетельствует о разной способности к ретилизации веществ стареющими лепестками.

Наблюдаемое при полном роспуске цветка уменьшение сырой и сухой массы и усиление дыхания [25] свидетельствуют о высокой энергозависимости инициации старения, в чем существенную роль играют активные формы кислорода (АФК) и антиоксидантные системы. Прогрессирующая дестабилизация мембран, проявляющаяся в резком снижении индекса стабильности, когда нет еще видимых признаков старения цветка, свидетельствует о том, что реализация программы старения начинается раньше.

Одной из причин утраты избирательной проницаемости может быть наблюдаемые рядом авторов уменьшение синтеза и усиление деградационных процессов мембранных белков [25, 28]. Другая, не менее важная причина, – перекисное окисление липидов, к которому самое непосредственное отношение имеют генерация АФК и снижение антиоксидантной активности [17, 20, 29]. Существенная задержка старения лепестков под действием 5-сульфосалициловой кислоты может быть следствием как поддержания в более активном состоянии антиоксидантных ферментов, так и возможного связывания активных форм кислорода. При этом эффективность в сохранении декоративных качеств у 5-сульфосалициловой кислоты оказалась выше, чем у ингибиторов этилена – STS и 1-MCP [10]. Подобная эффективность 5-сульфосалициловой кислоты установлена также для срезки гладиолусов [25] и розы [17].

Выводы

Относительно немногочисленные исследования физиологии цветка и старения лепестков трудно объяснить, потому что лепестки являются превосходной модельной системой для изучения фундаментальных процессов старения. Время между

зрелостью и старением лепестка в отличие от листа гораздо короче, строго регламентировано видовой принадлежностью и фактически не зависит от внешних условий. Поэтому можно изучать процессы естественного старения, не прибегая к часто используемым обработкам для старения тканей при изучении старения листа.

С использованием ингибиторов синтеза этилена (STS) и чувствительности к этилену (1-MCP) показано, что только у ограниченного круга растений этилен является триггером процесса старения. Даже у классического этилен чувствительного объекта – гвоздики садовой – существует ряд нечувствительных к этилену гибридов. У альстромерии, лилии и фрезии этилен участвует в координации процессов финальной стадии старения цветка и опадения лепестков. Ведущим в запуске механизмов старения может выступать пороговое значение активности гидролитических ферментов, обеспечивающих мобилизацию белков и липидов. Этилен лишь повышает эффективность использования питательных веществ для формирования семян и плодов.

Исследования с использованием физиологических, биохимических и генетических подходов должны дать более четкую картину старения и его регуляции. Для оценки общих и различающихся сигнальных путей в разных органах растения перспективным является изучение роли АФК и антиоксидантных систем. 5-сульфосалициловая кислота, повышающая активность антиоксидантных систем, может занять достойное место в ряду препаратов для замедления старения срезки цветов, особенно у нечувствительных к этилену видов.

Успехи биотехнологии открывают перспективы замедления старения цветков и листьев с использованием промоторов, контролирующих биосинтез цитокининов, этилена и рецепторов этилена. Показано, что промотеры MjXB3 и AtSAG12 являются эффективным инструментом для изучения и управления механизмами старения у декоративных растений [15].

Дальнейшее изучение механизмов регуляции старения и гибели клеток имеет важное практическое значение для разработки путей длительного сохранения качества цветочной продукции.

Библиографический список

1. *Александрюшкина Н.И.* Эндонуклеазы и их участие в апоптозе растений / Н.И. Александрюшкина, Б.В. Ванюшин // Физиология растений. – 2009. – Т. 56. – № 3. – С. 323–339.
2. *Ванюшин Б.В.* Эпигенетика сегодня и завтра / Б.В. Ванюшин // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Т. 17. – № 4/2. – С. 805–832.
3. *Ванюшин Б.Ф.* Регуляторные пептиды у растений / Б.Ф. Ванюшин, В.В. Ашпакин, Н.И. Александрюшкина // Биохимия. – 2017. – Т. 82. – Вып. 2. – С. 189–195.
4. *Кошкин Е.И.* Физиологические основы качества продукции цветоводства: Учебное пособие / Е.И. Кошкин, В.Н. Адрианов, О.Ф. Панфилова, Н.В. Пильщикова. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА, 2012. – 295 с.
5. *Панфилова О.Ф.* Жизнь в вазе срезанных цветов гвоздики садовой и альстромерии / О.Ф. Панфилова, Н.В. Пильщикова // Субтропическое и декоративное садоводство: Научные труды. – Сочи: ВНИИЦиСК, 2014. – Вып. 51. – С. 248–255.
6. *Панфилова О.Ф.* Особенности старения и отмирания лепестков и листьев срезанных цветов альстромерии (*Alstroemeria L.*) / О.Ф. Панфилова, Н.В. Пильщикова // Фундаментальные и прикладные проблемы современной экспериментальной биологии растений: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием. – М.: ИФР РАН, 2015. – С. 796–800.

7. Панфилова О.Ф. Апоптоз и жизнь в вазе срезанных цветов / О.Ф. Панфилова, Н.В. Пильщикова // IX Международная научно-практическая конференция: Сборник статей. – Пенза: ПДЗ, 2016. – С. 82–85.
8. Панфилова О.Ф. Возможное участие этилена в старении цветков Фрезии гибридной (*Freesia × hybrida*) / О.Ф. Панфилова, Н.В. Пильщикова // Сигнальные системы растений: от рецептора до ответной реакции организма: Сборник материалов Годичного собрания Общества физиологов растений России, 2016 г. – СПб.: Санкт-Петербургский государственный университет, 2016. – С. 71–73.
9. Панфилова О.Ф. Старение органов растения как реализация генетической программы развития / О.Ф. Панфилова, Н.В. Пильщикова // Субтропическое и декоративное садоводство. – Сочи: ВНИИЦиСК, 2017. – Вып. 61. – С. 174–180.
10. Панфилова О.Ф. Участие редокс-процессов в старении лепестков и время жизни цветов в вазе / О.Ф. Панфилова, Н.В. Пильщикова // Молекулярные аспекты редокс-метаболизма растений. Роль активных форм кислорода в жизни растений: Сборник материалов II Международного симпозиума и международной научной школы, 2017 г. – Уфа, 2017. – С. 196–199.
11. Панфилова О.Ф. Развитие цветка и сохранение декоративных качеств цветов лилии (*Lilium L.*) азиатских гибридов / О.Ф. Панфилова, Н.В. Пильщикова // Субтропическое и декоративное садоводство. – Сочи: ВНИИЦиСК, 2018. – Вып. 65. – С. 74–80.
12. Панфилова О.Ф. Сохранение декоративных качеств срезки розы (*Rosa Hybrid*) / О.Ф. Панфилова, Н.В. Пильщикова // Плодоводство и ягодоводство России. – 2019. – Т. 57. – С. 102–109.
13. Панфилова О.Ф. Физиологические подходы задержки старения лепестков в связи с жизнью в вазе срезанных цветов / О.Ф. Панфилова, Н.В. Пильщикова // Субтропическое и декоративное садоводство. – 2019. – № 68. – С. 190–196.
14. Пильщикова Н.В. Чувствительность к этилену и регуляция старения лепестков гвоздики и альстромерии / О.Ф. Панфилова, Н.В. Пильщикова // Доклады ТСХА. – 2016. – № 288–1. – С. 68–72.
15. Смирнова О.Г. Регуляторные последовательности для конститутивной, тканеспецифичной и индуцированной экспрессии генов у декоративных растений / О.Г. Смирнова, В.К. Шумный, А.В. Кочетов // Физиология растений. – 2019. – Т. 66. – № 5. – С. 323–338.
16. Фомичева А.С. Программированная клеточная смерть у растений / А.С. Фомичева, А.И. Тужиков, Р.Е. Белошистов, С.В. Трусова, Р.А. Галиуллина, Л.В. Мочалова, Н.В. Чичкова, А.Б. Вартапетян // Успехи биологической химии. – 2012. – Т. 52. – С. 97–126.
17. Alaei M. Effect of pre- and postharvest salicylic acid treatment on physio-chemical attributes in relation to vase-life of rose cut flowers / M. Alaei, M. Babalar, M. Kafi // Postharvest Biology and Technology. – 2011. – № 1. – P. 91–94.
18. Bayanati M. Isolation and expression patterns of two novel senescence-associated genes *RhAA* and *RhCGin* in rose (*Rosa hybrida*) / M. Bayanati, K. Razavi, A. Tehranifar, T. Lohrasebi, S.H. Neamati, N. Ahmadi // Postharvest Biology and Technology. – 2019. – V. 152. – P. 60–64.
19. Byung-Chun In, Jin Hee Lim. Potential vase life of cut roses: Seasonal variation and relationships with growth conditions, phenotypes, and gene expressions // Postharvest Biology and Technology. – 2018. – Vol. 135. – P. 93–103.
20. Cavaiuola M. The Antioxidants Changes in Ornamental Flowers during Development and Senescence / M. Cavaiuola, G. Cocetta, A. Ftrrante // Antioxidants (Basel). – 2013. – Vol. 2(3). – P. 132–155.

21. Doorn W.G. Physiology and molecular biology of petal senescence / W.G. Doorn, E.J. Woltering // *Journal of Experimental Botany*. – 2008. – V. 59. – № 3. – P. 435–480.
22. Ebrahimzadeh A.S. Evaluation of ethylene production by ten Mediterranean carnation cultivars and their response to ethylene exposure / A.S. Ebrahimzadeh, A. Jimenez-Becker S. Manzano-Medina Jamilena M. Quesada M.T. Lao-Arenas // *Spanish Journal of Agricultural Research*. – 2011. – Vol. 9. – № 2. – P. 524–530.
23. Endo S. A novel pollen pistil interaction conferring high temperature tolerance during reproduction via CLE45 signaling / S. Endo, H. Shinohara, Y. Matsubayashi, H. Fukuda // *Curr. Biol.* – 2013. – V. 23. – P. 1670–1676.
24. Estornell L.H. The IDA peptide controls abscission in *Arabidopsis* and *Citrus* / L.H. Estornell, M. Wildhagen, M.A. Perez Amador M. Talyn F. Tadeo, M.A. Butenko // *Front. Plant Sci.* – 2015. – V. 6. – P. 1003.
25. Ezhilmathi K. Effect of 5-sulfosalicylic acid on antioxidant activity in relation to vase life of Gladiolus cut flowers / K. Ezhilmathi, V.P. Singh, A. Arora, R.K. Sairam // *Plant Growth Regul.* – 2007. – Vol. 51. – P. 99–108.
26. Kanaoka M. Peptide signaling in pollen tube guidance / M. Kanaoka, T. Higashiyama // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2015. – V. 28. – P. 127–136.
27. Prise A.M. Comparison of leaf and petal senescence in *Wallflower* reveals common and distinct patterns of gene expression and physiology / A.M. Prise, D. Orellana, F. Salleh, R. Stevens, R. Acock, V. Buchanan-Wollaston D. Stead H. Rogers // *Plant Physiology*. – 2008. – Vol. 147. – P. 1898–1912.
28. Rogers H. Programmed cell death in floral organs: how and why do flowers die? / H. Rogers // *Annals of Botany*. – 2006. – Vol. 97. – P. 309–315.
29. Rogers H. Production and Scavenging of Reactive Oxygen Species and Redox Signaling during Leaf and Flower Senescence: Similar but Different / H. Rogers, S. Munne-Bosch // *Plant Physiol.* – 2016. – Vol. 171(3). – P. 1560–1568.
30. Scariot V. Ethylene control in cut flowers: Classical and innovative approaches / V. Scariot, P. Paradiso, H. Rogers, S. Pascale // *Postharvest Biology and Technology*. – 2014. – Vol. 97. – P. 83–92.
31. Takanori H. Effects of auxin and methyl jasmonate on cut rose petal growth through activation of acid invertase / H. Takanori, Y. Shohei Y. Kunio // *Postharvest Biology and Technology*. – 2013. – V. 86. – P. 195–200.
32. Wagstaff C. Ethylene and flower longevity in *Alstroemeria*: relationship between tepal senescence, abscission and ethylene biosynthesis / C. Wagstaff, U. Chanasut, F.J. Harren, L-J. Laarhoven B. Tomas H.J. Rogers, A.D. Stead // *J. Exp. Bot.* – 2005. – Vol. 56. – № 413. – P. 1007–1016.

POST-HARVEST PHYSIOLOGY AND AGING OF CUT FLOWERS

N.V. PILSHCHIKOVA, O.F. PANFILOVA

(Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy)

The review paper discusses the problems of postharvest physiology associated with maintaining the quality of floriculture products. Petals are an excellent model system for studying the aging process and programmed death of plant cells. The authors outline achievements of molecular biology and epigenetics in studying the regulation mechanisms of aging and cell death, and state their role in the loss of the decorative qualities of flowers. The study of water metabolism, the activity of antioxidant systems, and the stability of cell membranes has shown that their changes begin in the early stages of flower development and precede visible signs of the loss of decorative qualities.

Common features and differences in the aging dynamics of leaves and petals are noted. Maintaining the water status of leafy shoots is an important factor in maintaining the quality of flower products. Using the inhibitory method (STS, 1-MCP) the authors have shown that ethylene is a trigger of the aging process only in a limited range of plants. Many modern hybrids of garden cloves that are typically considered ethylene sensitive are not sensitive to ethylene. In alstroemeria, lilies, and freesia, ethylene is involved only in the final stage of flower aging and petal fall. The threshold value of the activity of hydrolytic enzymes that ensure the mobilization of proteins and lipids can be a leading factor in starting the aging mechanisms. Ethylene only increases the efficiency of using nutrients to form seeds and fruits. Research based on physiological, biochemical, and genetic approaches should provide a clearer picture of aging and its regulation. Studying the role of ROS and antioxidant systems can be quite promising for assessing the common and different signaling pathways in different parts of a plant. 5-sulfosalicylic acid, which increases the activity of antioxidant systems, can gain its rightful place in a series of products to slow down the aging of cut flowers, especially in ethylene-insensitive species.

Key words: antioxidant systems, vase life, membrane stability index, 1-methylcyclopropene (1-MCP), petal aging, 5-sulfosalicylic acid (5-SSA), silver thiosulfate (STS), flower cut, ethylene.

References

1. Aleksandrushkina N.I., Vanyushin B.V. Endonukleazy i ikh uchastie v apoptoze rasteniy [Endonucleases and their participation in plant apoptosis] // Fiziologiya rasteniy. 2009; 56; 3: 323–339. (In Rus.)
2. Vanyushin B.V. Epigenetika segodnya i zavtra [Epigenetics of today and tomorrow] // Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii. 2013; 17; 4/2: 805–832. (In Rus.)
3. Vanyushin B.F., Ashapkin V.V., Aleksandrushkina N.I. Regulyatorne peptidy u rasteniy [Regulatory peptides in plants] // Biokhimiya. 2017; 82; 2: 189–195. (In Rus.)
4. Koshkin E.I. Fiziologicheskie osnovy kachestva produktsii cvetovodstva: uchebnoe posobie [Physiological foundations of the quality of floriculture products: Study manual] / E.I. Koshkin, V.N. Adrianov, O.F. Panfilova, N.V. Pil'shchikova. M.: RGAU-MSKHA. 2012: 295. (In Rus.)
5. Panfilova O.F., Pilshchikova N.V. Zhizn' v vase srezannykh tsvetov gvozdiki sadovoy i al'stomerii [Vase life of the cut flowers of garden carnation and alstroemeria] // Nauchne trudy Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo. Sochi: VNIICiSK. 2014; 51: 248–255. (In Rus.)
6. Panfilova O.F., Pilshchikova N.V. Osobennosti stareniya i otmiraniya lepkov i list'ev srezannykh tsvetov al'stomerii (Alstroemeria L.) [Aging and dying off peculiarities of petals and leaves of cut alstroemeria flowers (Alstroemeria L.)]. Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem "Fundamental'nye i prikladnye problemy sovremennoy eksperimental'noy biologii rasteniy". M.: IFR RAN. 2015: 796–800. (In Rus.)
7. Panfilova O.F., Pilshchikova N.V. Apoptoz i zhizn' v vase srezannykh tsvetov [Apoptosis and vase life of cut flowers] // IX Mezhdunarodnaya nauchno-prakticheskaya konferentsiya. Sbornik statey. Penza: PDZ. 2016: 82–85. (In Rus.)
8. Panfilova O.F., Pilshchikova N.V. Vozmozhnoe uchastie etilena v starenii tsvetkov Frezii gibridnoy (Freesia × hybrida) [Possible participation of ethylene in the aging of Freesia hybrid (Freesia × hybrida) flowers] // Godichnoe sobranie obshchestva fiziologov rasteniy Rossii. In "Signal'ne sistemy rasteniy: ot retseptora do otvetnoy reaktsii organizma". Sankt-Peterburgskiy gosudarstvenniy universitet. 2016: 71–73. (In Rus.)
9. Panfilova O.F., Pilshchikova N.V. Starenie organov rasteniya kak realizatsiya geneticheskoy programmy razvitiya [Aging of plant parts as the implementation of the genetic

- development program] // Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo. Sochi: VNIICiSK. 2017; 61: 174–180. (In Rus.)
10. *Panfilova O.F., Pilshchikova N.V.* Uchastie redoks-processov v starenii lepestkov i vremya zhizni tsvetov v vaze [Participation of redox processes in the aging of petals and the lifetime of flowers in a vase] // In: Molekulyarne aspekty redoks-metabolizma rasteniy. Rol' aktivnykh form kisloroda v zhizni rasteniy". Materialy II Mezhdunarodnogo simpoziuma i mezhdunarodnoy nauchnoy shkoly. Ufa. 2017: 196–199. (In Rus.)
11. *Panfilova O.F., Pilshchikova N.V.* Razvitie tsvetka i sokhranenie dekorativnykh kachestv tsvetov lilii (*Lilium L.*) aziatskikh gibridov [Flower development and preservation of decorative qualities of lily flowers (*Lilium L.*) of Asian hybrids] // Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo. Sochi: VNIICiSK. 2018; 65: 74–80 (In Rus.)
12. *Panfilova O.F., Pilshchikova N.V.* Sokhranenie dekorativnykh kachestv srezki rozy (*Rosa Hybrida*) [Preservation of the decorative qualities of rose cuttings (*Rosa Hybrida*)] // Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii. 2019; 57: 102–109. (In Rus.)
13. *Panfilova O.F., Pilshchikova N.V.* Fiziologicheskie podkhody zaderzhki stareniya lepestkov v svyazi s zhizn'yu v vaze srezannykh tsvetov [Physiological approaches to delaying the aging of petals due to vase life of cut flowers] // Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo. 2019; 68: 190–196. (In Rus.)
14. *Pilshchikova N.V., Panfilova O.F.* Chuvstvitel'nost' k etilenu i regulyatsiya stareniya lepestkov gvozdiki i al'stromerii [Sensitivity to ethylene and regulation of aging of clove and alstroemeria petals] // Doklady TSKHA. 2016; 288–1: 68–72. (In Rus.)
15. *Smirnova O.G., Shumnyi V.K., Kochetov A.V.* Regulyatorne posledovatel'nosti dlya konstitutivnoy, tkanespetsifichnoy i indutsirovannoy ekspressii genov u dekorativnykh rasteniy [Regulatory sequences for constitutive, tissue-specific and induced gene expression in ornamental plants] // Fiziologiya rasteniy. 2019; 66; 5: 323–338. (In Rus.)
16. *Fomicheva A.S., Tuzhikov A.I., Beloshistov R.E. Trusova S.V., Galiullina R.A., Mochalova L.V., N.V. Chichkova N.V., Vartapetyan A.B.* Programmirovannaya kletochnaya smert' u rasteniy [Programmed cell death in plants] // Uspekhi biologicheskoy khimii. 2012; 52: 97–126. (In Rus.)
17. *Alaey M., Babalar M., Naderi R., Kafî M.* Effect of pre- and postharvest salicylic acid treatment on physio-chemical attributes in relation to vase-life of rose cut flowers // Postharvest Biology and Technology. 2011; 1: 91–94.
18. *Bayanati M., Razavi K., Tehrinfar A., Lohrasebi T., Neamati S.H., Ahmadi N.* Isolation and expression patterns of two novel senescence-associated genes *RhAA* and *RhCGin* in rose (*Rosa hybrida*) // Postharvest Biology and Technology. 2019; 152: 60–64.
19. *Byung-Chun In, Jin Hee Lim* Potential vase life of cut roses: Seasonal variation and relationships with growth conditions, phenotypes, and gene expressions // Postharvest Biology and Technology. 2018; 135: 93–103.
20. *Cavaiuolo M., Cocetta G., Ferrante A.* The Antioxidants Changes in Ornamental Flowers during Development and Senescence // Antioxidants (Basel). 2013; 2(3): 132–155.
21. *Doorn W.G., Woltering E.J.* Physiology and molecular biology of petal senescence // Journal of Experimental Botany. 2008; 59; 3: 435–480.
22. *Ebrahimzadeh A.S., Jimenez-Becker A., Manzano-Medina S., JAMILENA- QUESADA M., Lao-Arenas M.T.* Evaluation of ethylene production by ten Mediterranean carnation cultivars and their response to ethylene exposure // Spanish Journal of Agricultural Research. 2011; 9; 2: 524–530.
23. *Endo S., Shinohara H., Matsubayashi Y., Fukuda H.* A novel pollen pistil interaction conferring high temperature tolerance during reproduction via CLE45 signaling // Curr. Biol. 2013; 23: 1670–1676.

24. *Estornell L.H., Wildhagen M., Perez Amador M.A., Talyn M., Tadeo F., Butenko M.A.* The IDA peptide controls abscission in *Arabidopsis* and *Citrus* // *Front. Plant Sci.* 2015; 6: 1003.

25. *Ezhilmathi K., Singh V.P., Arora A., Sairam R.K.* Effect of 5-sulfosalicylic acid on antioxidant activity in relation to vase life of *Gladiolus* cut flowers // *Plant Growth Regul.* 2007; 51: 99–108.

26. *Kanaoka M., Higashiyama T.* Peptide signaling in pollen tube guidance // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2015; 28: 127–136.

27. *Prise A.M., Orellana D., Salleh F., Stevens R., Acock R., Buchanan-Wollaston V., Stead D., Rogers H.* Comparison of leaf and petal senescence in *Wallflower* reveals common and distinct patterns of gene expression and physiology // *Plant Physiology.* 2008; 147: 1898–1912.

28. *Rogers H.* Programmed cell death in floral organs: how and why do flowers die? // *Annals of Botany.* 2006; 97: 309–315.

29. *Rogers H., Munne-Bosch S.* Production and Scavenging of Reactive Oxygen Species and Redox Signaling during Leaf and Flower Senescence: Similar but Different // *Plant Physiol.* 2016; 171(3): 1560–1568.

30. *Scariot V., Paradiso P., Rogers H., Pascale S.* Ethylene control in cut flowers: Classical and innovative approaches. // *Postharvest Biology and Technology.* 2014; 97: 83–92.

31. *Takanori H., Shohei Y., Kunio Y.* Effects of auxin and methyl jasmonate on cut rose petal growth through activation of acid invertase // *Postharvest Biology and Technology.* 2013; 86: 195–200.

32. *Wagstaff C., Chanasut U., Harren F.J. M., Laarhoven L-J, Tomas B., Rogers H.J., Stead A.D.* Ethylene and flower longevity in *Alstroemeria*: relationship between tepal senescence, abscission and ethylene biosynthesis // *J. Exp. Bot.* 2005; 56: 413: 1007–1016.

Пильщикова Наталия Владимировна, кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (915) 468-86-22; e-mail: sad200805@mail.ru).

Панфилова Ольга Федоровна, кандидат с.-х. наук, доцент кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (910) 412-04-13; e-mail: panfilova.of@yandex.ru).

Nataliya V. Pilshchikova, PhD (Bio), Associate Professor, the Department of Plant Physiology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, 127550, Moscow, Timiryazevskaya Str., 49, phone: (915) 468-86-22; e-mail: sad200805@mail.ru.

Olga F. Panfilova, PhD (Ag), Associate Professor, the Department of Plant Physiology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, 127550, Moscow, Timiryazevskaya Str., 49, phone: (910) 412-04-13; e-mail: panfilova.of@yandex.ru