

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ СТЕБЛЕВЫХ И ЛИСТОВЫХ СУККУЛЕНТОВ

Т.Б. ГУБАНОВА, кандидат биологических наук

Введение

Изучение механизмов криоадаптации высших растений – одно из необходимых условий при решении задач интродукции и селекции. В настоящее время считается доказанным, что повреждения и гибель зимующих растений обусловлены замерзанием воды в межклетниках и клетках, которое сопровождается дегидратацией, осмотическим шоком и механическими повреждениями мембран [7, 8, 10]. Из двух основных типов замерзания растений – внутриклеточное, в большинстве случаев, является летальным. К адаптивным реакциям растений на действие отрицательных температур относят процессы накопления некоторых моно- и олигосахаридов. [6, 13]. Водорастворимые углеводы оказывают криопротекторное действие на мембранную систему, являются осморегуляторами и тем самым препятствуют образованию внутриклеточного льда [7,18]. Однако, многие аспекты механизмов приспособления растительных организмов к отрицательным температурам до сих пор остаются предметом дискуссий [3, 6, 13].

Следует отметить, что в большей части работ по проблеме морозостойкости видов древесных и травянистых объектами исследований служили в основном мезофиты и некоторые ксерофиты. Группа суккулентов в этом отношении практически не изучена. В царстве растений суккулентные виды присущи более чем 40 семействам и насчитывают около 9000 видов, среди которых есть ценные декоративные, лекарственные и краснокнижные виды. В Крыму они составляют около 2% от общего количества высших растений [2]. Изучение морозостойкости суккулентов, проводившееся ранее в нашей стране и за рубежом путем наблюдений за зимующими растениями, в основном было связано с подбором видов, пригодных для круглогодичной экспозиции в незащищенном грунте [1, 4, 11, 17]. В течение ряда лет нами также была проведена оценка морозостойкости некоторых представителей сем. Crassulaceae и Sactaceae. Установлено, что для морозостойких видов характерно увеличение количества связанной воды и накопление раффинозы и пентозанов в тканях в зимний период.

В связи с вышесказанным предполагается следующая цель исследований: определить температурные параметры морозостойкости, выявить типы и характер повреждений у представителей семейств Crassulaceae, и Sactaceae, выделить наиболее морозостойкие виды. На примере контрастных по устойчивости видов выявить особенности углеводного обмена и водного режима, функционально связанных с

формированием морозостойкости суккулентов, для разработки методов косвенной диагностики и прогнозирования районов их интродукции.

Объекты и методы исследований

Для исследований нами были выбраны листовые суккуленты 4 вида *Sedum* L. (*S. reflexum* L., *S. album* L. Genuina., *S. palidum* L. и *S. rubrotinctum* R.T.Glausen., *Sedum acre* L., *S. luteoviride*) и стеблевые суккуленты - виды подсемейства *Opuntioideae* K. Sch., относящиеся к 3 родам (1 вид *Austrocyllindropuntia*, 3 вида, *Cylindropuntia* (Eng.) Knuth. Emeng.Backbg., *Opuntia* Mill. – 7 видов). *Austrocyllindropuntia subulata* (Muehlhf.) Backb., *Cylindropuntia imbricata* (Haw.) Knuth., *C. tunicata* (Lehm.) Knuth., *C. molesta* (Brand.) Knuth., *Opuntia engelmannii* Eng., *O. robusta* Wendl., *O. leucotricha* DC., *O. microdasis* (Lehm.) Pfeiff., *O. ficus-indica* (L.) Mill., *O. phaeacanta* Eng., *O. lindhimerii* SD.

Натурализовавшиеся в Крыму виды были приняты в качестве эталонов устойчивости к отрицательным температурам. Морозостойкость оценивали методом прямого промораживания в условиях лаборатории и путем визуальных наблюдений за зимующими в открытом грунте растениями. Градиент понижения и повышения температуры в камере был равен 2 °С в час. Оценку повреждений осуществляли на седьмой, десятый и тринадцатый день. Состав сахаров определяли в развивающихся сегментах видов подсем. *Opuntioideae*. Экстракцию растворимых сахаров осуществляли 70% этанолом (соотношение сырье : растворитель -1 : 5). Полисахаридный коллоид подвергали кислотному гидролизу с 2N HCl. Разделение смеси сахаров проводили методом нисходящей хроматографии на бумаге в системе растворителей н-бутанол – уксусная кислота – вода в соотношении 4 : 1 : 1. Для проявления альдосахаров использовали анилинфталатный реактив, для кетосахаров – спиртовой раствор мочевины с добавлением соляной кислоты. Количество моносахаридов определяли колориметрически [9].

Оводненность водозапасающих тканей определяли методом прямого высушивания в термостате при температуре 105°C., а степень гидрофильности коллоидов – индикаторным рефрактометрическим методом [16]. Интенсивность перекисного окисления липидов оценена по концентрации конечного продукта окисления гидроперекисей – малонового диальдегида (МДА) в тканях фотокolorиметрическим методом [12].

Результаты и обсуждение

С целью изучения реакции листовых и стеблевых суккулентов на действие отрицательных температур нами проводились опыты по искусственному промораживанию их однолетних побегов и осуществлялись визуальные наблюдения за высаженными в незащищенный грунт растениями.

Применение метода прямого промораживания позволило выявить не только температурные параметры морозостойкости изучаемых видов, но и установить сходство и различия типов морозных повреждений у стеблевых и листовых суккулентов. Ранее нами были определены значения критических температур для видов подсемейства *Opuntioideae* [5]. Определено, что для *O. ficus-indica*, *A. subulata* температура -10°C является критической, а для видов *Opuntia* *O. robusta*, *O. tomentosa*, *O. leucotricha*, *O. microdasys*, -15°C . Виды *O. engelmannii*, *O. lindheimerii*, *O. linguiformis*, *O. phaeacanta*, *O. leptocaulis* проявили высокую степень морозостойкости. Значения критических температур для них в пределах -20°C . Среди трех видов рода *Cylindropuntia* минимальная морозостойкость характерна для *C. tunicata* (критическая температура -15°C). Виды *C. imbricata*, *C. molesta* обладают высокой морозоустойчивостью (-20°C). Летальный тип повреждений у видов рода *Opuntia* – инфильтрационные пятна, а у видов *Cylindropuntia* – значительная некротизация верхушки сегментов и ее усыхание. Образование поверхностных некрозов, изменение окраски сегментов появление на их поверхности оксалатов не влияет на жизнеспособность побегов. Следует отметить, что образование инфильтрационных пятен у представителей рода *Cylindropuntia*, наблюдалось в зимой 2003-2004г, что связано с нетипичными погодными условиями. По данным агрометеостанции «Никитский сад» зима этого периода, характеризовалась неустойчивой с волнами тепла и холода, погодой и сильными осадками в виде дождя и снега (121% нормы). В это же время наблюдалось появление точечных некрозов у натурализовавшихся в Крыму видов *O. engelmannii*, *O. lindheimerii*, *O. phaeacanta*.

На основании полученных данных, изучаемые виды объединены в три группы в соответствии со степенью морозоустойчивости. В первую группу отнесены виды с минимальной устойчивостью к отрицательным температурам: *O. ficus-indica* и *A. subulata* критическая температура -10°C . Вторую группу составили виды, гибнущие при температуре 5°C (*O. robusta*, *O. tomentosa*, *O. leucotricha*, *C. tunicata*). Наиболее морозоустойчивые виды (критическая температура от -18 до -20°C) объединены в третью группу: *O. phaeacanta*, *O. engelmannii*, *O. lindheimerii*, *O. linguiformis*, *C. imbricata*, *C. molesta*, *O. leptocaulis*.

При изучении реакций видов листовых суккулентов (сем. *Crassulaceae*) на действие отрицательных температур выявлен ряд особенностей. Установлено, что при понижении температуры воздуха до отрицательных значений у видов рода *Sedum* наблюдалось снижение тургесцентности тканей листьев и стеблей, изменение их окраски и образование инфильтрационных пятен. Изменение окраски, вероятно, связано с активацией синтеза антоцианов. Морозные повреждения листовых суккулентов распространяются базипетально. Основные типы повреждений – потеря тургора, изменение окраски и развитие инфильтраций. Изменение окраски у листовых суккулентов отмечено при

понижении температуры от 0⁰С до -7⁰С, дальнейшее нарастание криостресса сопровождалось снижением тургесцентности тканей и развитием инфильтраций.

Появление инфильтрационных пятен у видов рода *Sedum* также в дальнейшем приводит к гибели целого побега, что позволило считать значения температур, способствующих развитию именно этого типа повреждений – критическими. На основании анализа результатов опытов по искусственному промораживанию установлены температурные границы морозостойкости видов рода *Sedum* (табл. 1).

Таблица 1

Значения критических температур для видов рода *Sedum*
(средние данные за 2002-2006 гг)

вид	Температура ⁰ С
Морозостойкие виды	
<i>S. reflexum</i>	-17
<i>S. album</i>	-15
<i>S. acre</i>	-15
Среднеустойчивый вид	
<i>S. palidum</i>	-13
Слабоустойчивые виды	
<i>S. rubrotinctum</i>	-7
<i>S. luteoviride</i>	-8

Таким образом, применение метода прямого промораживания позволило выделить наиболее морозостойкие виды очитков: *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre*. Вид *S. palidum*, отнесенный нами к группе среднеустойчивых к отрицательным температурам, может быть рекомендован для круглогодичной экспозиции в парках Южного берега Крыма.

Известно, что морозоустойчивость того или иного вида может меняться в течение зимовки, и зависит от продолжительности вегетации, глубины покоя, способности к закаливанию и ряда других факторов [14]. Сопоставление потенциальной морозостойкости видов стеблевых и листовых суккулентов, интродуцированных на Южном берегу Крыма и изменение минимальной температуры воздуха в зимне-весенний период на территории Никитского ботанического сада [15], позволило выделить наиболее перспективные для круглогодичной экспозиции в парках ЮБК, виды, а также оценить вероятность их повреждения весенними заморозками (рис. 1, 2).

Известно, повреждение растительных тканей отрицательными температурами часто связано с образованием внутриклеточного льда. Поэтому особое значение в формировании морозостойкости приобретают особенности водного режима: уровень оводненности тканей сегментов, степень гидратации коллоидов, осмотическое давление клеточного сока.

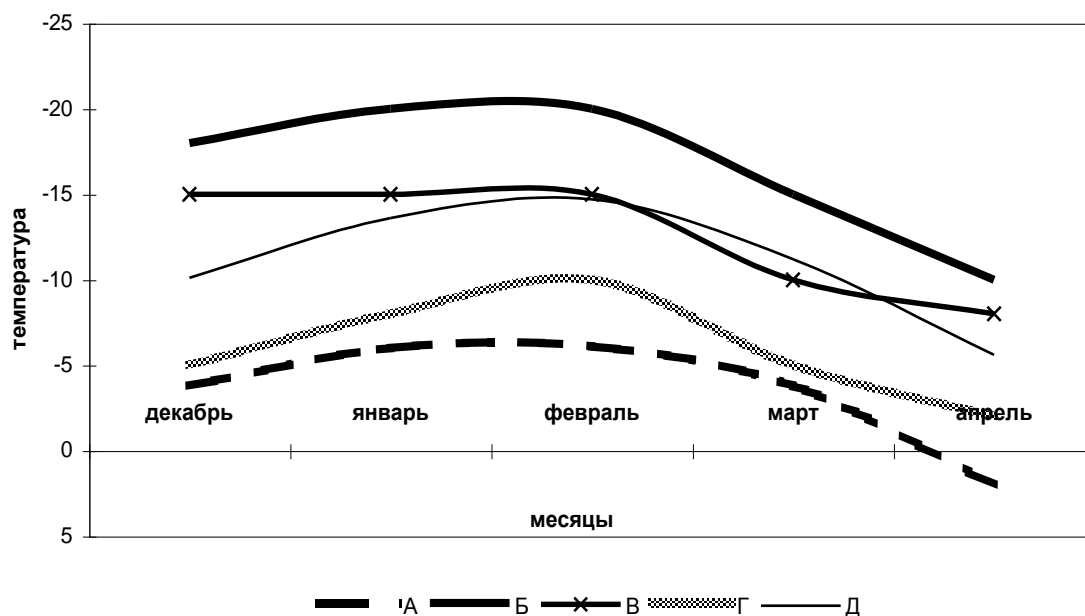


Рис.1. Потенциальная морозостойкость однолетних сегментов видов подсем. Oruntioideae в условиях Южного берега Крыма; А – средний из абсолютных минимумов температуры воздуха с 1930г по 2003г; Б – потенциальная морозостойкость *S. molesta*; В – потенциальная морозостойкость *O. robusta*; Г – потенциальная морозостойкость *O. ficus-indica*; Д – абсолютный минимум температуры воздуха с 1930г по 2003г.

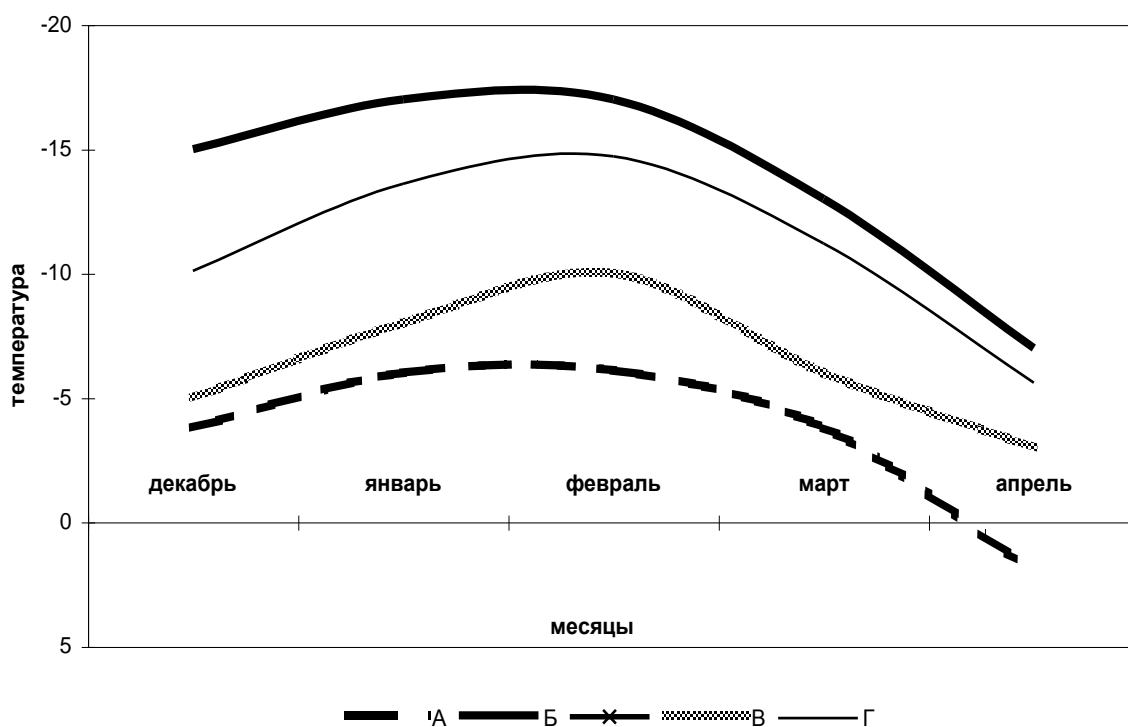


Рис.2. Потенциальная морозостойкость видов рода *Sedum* в условиях Южного берега Крыма; А – средний из абсолютных минимумов температуры воздуха с 1930г по 2003г; Б – потенциальная морозостойкость *S. reflexum*; В – потенциальная морозостойкость *S. luteovyrinde*; Г – абсолютный минимум температуры воздуха с 1930г по 2003г.

В предыдущие годы нами были получены данные, характеризующие динамику содержания воды в тканях и ее распределения по высоте сегментов у интродуцированных на ЮБК представителей подсем. *Opuntioideae* в годичном цикле. Результаты этих исследований показали, что их степень морозостойкости зависит от уровня обводненности тканей. Виды, содержащие в начале зимы 85 – 90 % воды в тканях сегментов, в большей степени повреждаются отрицательными температурами, по сравнению с видами, сегменты которых обводнены в среднем на 68-75%. Для опунций с низкой степенью морозостойкости, характерно сохранение достоверных различий в количестве воды между верхушкой и основанием сегментов в течение всего периода вегетации. Причем, более обводненные верхушки сегментов сильнее повреждаются отрицательными температурами, по сравнению с их основаниями.

В результате сравнительного анализа содержания воды в водозапасающих органах стеблевых и листовых суккулентов выявлено, что степень морозостойкости изучаемых видов связана с уровнем обводненности тканей (табл.2).

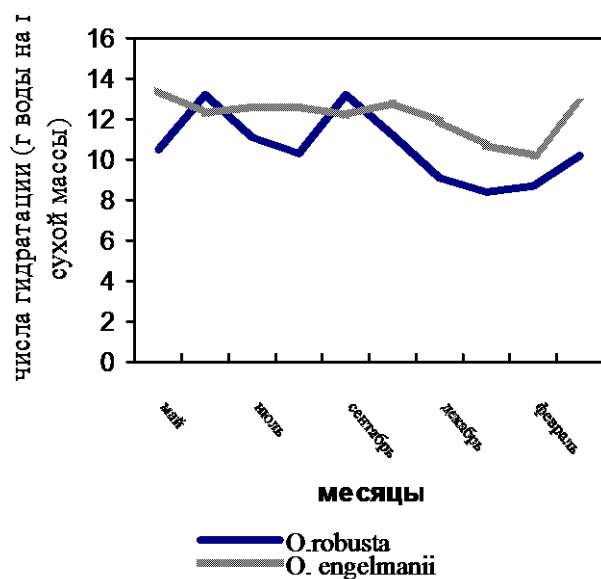
Таблица 2

Изменение общей обводненности водозапасающих тканей у видов стеблевых и листовых суккулентов в течение вегетационного периода

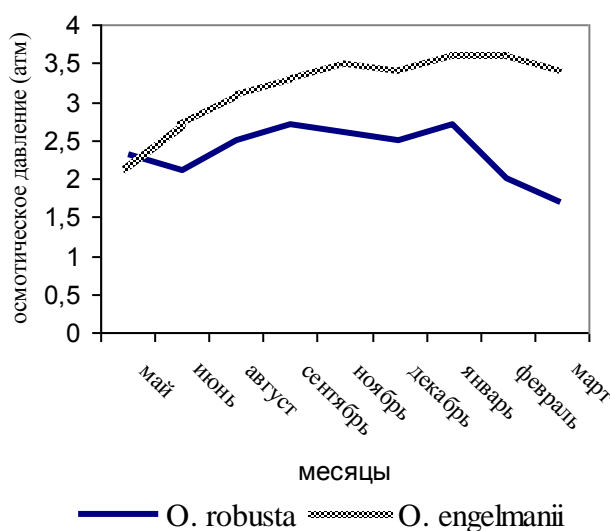
виды	Количество воды в % по отношению к сырому веществу										
	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март
Стеблевые суккуленты											
<i>O. robusta</i>	98	94	94	86	82	84	80	77	79	75	80
<i>O. engelmannii</i>	89	87	84	80	75	75	76	73	70	71	75
<i>C. molesta</i>	88	89	82	76	74	73	70	71	68	70	75
<i>C. tunicata</i>	92	88	83	83	76	74	74	71	69	75	78
Листовые суккуленты											
<i>S. album</i>	87	88	85	74	76	78	83	82	78	81	89
<i>S. reflexum</i>	92	97	88	76	73	74	80	81	76	83	90
<i>S. palidum</i>	95	98	81	72	71	68	75	87	83	87	93
<i>S. rubroinctum</i>	97	95	85	73	71	75	86	91	82	91	95
<i>S. luteoviride</i>	95	96	83	72	70	76	87	90	82	92	96

Установлено, что ткани стеблевых суккулентов отличаются высоким уровнем гидратации коллоидов, но сравнительно низким осмотическим давлением. Для тканей видов листовых суккулентов характерна меньшая степень гидратации коллоидов при высоком осмотическом давлении. На примере двух видов *O. engelmannii* и *O. robusta* с различной степенью

морозостойкости установлено, что степень гидратации коллоидов и осмотическое давление у морозостойкого вида (*O. engelmannii*) выше чем у менее устойчивого вида (*O. robusta*). Следует отметить, что для устойчивого к отрицательным температурам вида характерны незначительные изменения водоудерживающих сил коллоидов в течение весенне-зимнего периода, что по нашему мнению является показателем его стабильного водного режима в условиях понижения температур и, соответственно, в определенной степени обеспечивает морозостойкость (рис.3).



А - степень гидратации коллоидов

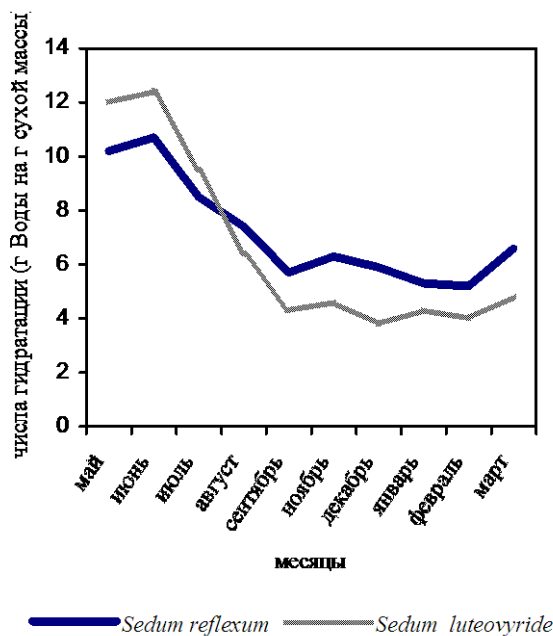


В - осмотическое давление

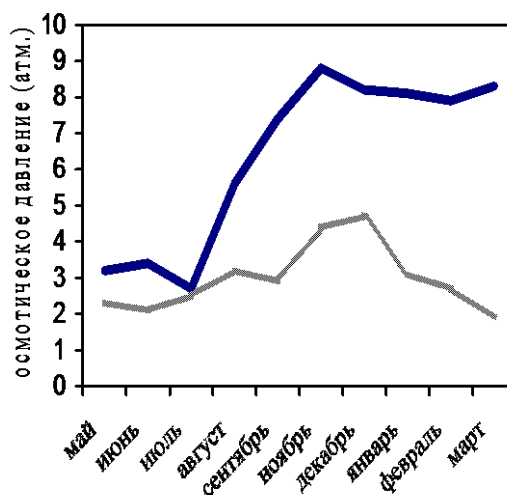
Рис. 3. Изменение водоудерживающих сил коллоидов в тканях морозостойкого вида *O. engelmannii* и среднеустойчивого *O. robusta* весенне-зимнего периода 2005 – 2006г.

Иная картина наблюдалась нами при анализе этих параметров у листовых суккулентов. У морозостойкого вида *S. reflexum* и

слабоустойчивого *S. luteovyrde* в течение лета наблюдалось уменьшение степени гидратации коллоидов и одновременное возрастание осмотического давления. В зимнее время эти параметры были относительно стабильными. Однако, степень гидратации коллоидов и величина осмотического давления устойчивого к отрицательным температурам *S. reflexum* значительно выше, чем у неморозостойкого вида *S. luteovyrde* (рис.4).



А.- степень гидратации коллоидов



В.- осмотическое давление

Рис. 4. Изменение водоудерживающих сил коллоидов в тканях листовых суккулентов в течении весенне-зимнего периода 2005 – 2006г.

Полученные нами данные об особенностях водного режима видов стеблевых и листовых суккулентов в связи с их морозостойкостью позволили сделать следующий вывод: у морозостойких видов стеблевых суккулентов, при понижении температуры воздуха до отрицательных значений, снижение общей оводненности тканей происходит на фоне стабильно высокой степени гидратации коллоидов, что препятствует образованию внутриклеточного льда и предохраняет ткани от морозных повреждений. Для листовых суккулентов характерна другая стратегия защиты от криостресса: связывание воды в водозапасающих тканях является следствием увеличения осмотического давления клеточного сока.

Исследования О.А. Красавцева [8] показали, что первичные морозные повреждения выражаются в структурно-функциональных изменениях плазмолеммы, вследствие чего растворенные вещества выходят из клеток в межклетники, а образующаяся при таянии внеклеточного льда вода, обратно не всасывается. В результате нарушается водный режим, и в целом дезорганизуются все жизненные функции организма. Важным условием репарации является сохранение способности плазмолеммы к активному транспорту растворенных веществ из межклетников по мере оттаивания. Согласно работам многих авторов структурные изменения клеточных мембран при криострессах начинаются с физико-химических перестроек липидных и белковых комплексов и завершаются биохимической патологией клетки, элементом которой является перекисное окисление липидов (ПОЛ) [8 12]. Изучение процессов неферментативного окисления у суккулентных растений, в связи с устойчивостью к низкотемпературному фактору вызывает особый интерес т.к. метаболизм по типу толстянковых способствует закислению клеточного сока, что в свою очередь создает благоприятные условия для активизации ПОЛ. Анализ изменения концентрации малонового диальдегида (МДА) в тканях видов *Cylindropuntia*, *Opuntia* и *Sedum* при нарастающем действии отрицательных температур показал, что ПОЛ усиливается по мере возрастания напряженности низкотемпературного фактора у всех изучаемых видов. У морозостойких видов *O. engelmannii*, *S. molesta* *S. album*, *S. reflexum* при значениях температур, близких к критическим, в тканях образуется меньшее количество МДА, по сравнению с менее морозостойкими видами *O. robusta* *S. tunicata* *S. rubrotinctum* (табл.3).

Отмечено, что после действия закаливающих температур (0°C и -2°C) у морозостойких видов увеличение концентрации МДА в тканях менее выражено, чем у видов, обладающих низкой степенью устойчивости к отрицательным температурам.

Полученные данные позволили предположить, что при прохождении первой и второй стадий закаливания в тканях криорезистентных видов происходит активизация антиоксидантных систем, что позволяет поддерживать ПОЛ на относительно низком уровне. Через 24 часа после снятия криостресса, уровень ПОЛ у *O. engelmannii*, *S. molesta*, *S. reflexum*

практически не отличался от начального, что свидетельствует о наличии репарационных процессов в клетках этих видов. У видов с низкой и средней морозостойкостью *O. robusta*, *C. tunicata*, *S. rubrotinctum* концентрация МДА в тканях оставалась относительно высокой и через сутки после прекращения действия отрицательных температур.

Таблица 3

Накопление МДА в тканях стеблевых суккулентов при нарастающем действии отрицательных температур (моль⁻¹ / г сырой массы)

	контроль	0°С	- 2°С	-13°С	0°С	24 часа
Стеблевые суккуленты						
<i>O. robusta</i>	2,0±0,04	3,6±0,05	5,4±0,0 3	6,8±0,03	5,6±0,03	4,4±0,05
<i>O. engelmannii</i>	1,9±0,02	2,7±0,03	3,0±0,0 6	4,9±0,02	3,3±0,04	2,1±0,03
<i>C. molesta</i>	2,1±0,1	2,7±0,02	3,3 ±0,1	5,1±0,02	2,5±0,03	1,9±0,1
<i>C. tunicata</i>	2,3±0,03	3,5±0,04	5,4±0,0 4	7,2±0,05	6,1±0,02	3,1±0,03
Листовые суккуленты						
<i>S. album</i>	1,0±0,02	1,9±0,03	2,2±0,02	4,2±0,03	3,6±0,02	2,1±0,05
<i>S. reflexum</i>	1,1±0,02	1,6±0,05	2,1±0,03	3,5±0,05	3,4±0,1	1,7±0,04
<i>S. palidum</i>	1,4±0,04	2,3±0,01	3,4±0,04	4,6±0,06	4,7±0,1	3,2±0,06
<i>S. rubrotinctum</i>	1,7±0,3	2,6±0,04	3,7±0,4	5,7±0,4	6,3±0,03	5,5±0,05

Известно, что устойчивость растений к отрицательным температурам во многом зависит от особенностей углеводного обмена. Однако, этот вопрос практически не изучен для суккулентов. В связи с этим один из этапов наших исследований был связан с качественным и количественным анализом состава сахаров двух видов рода *Opuntia* и двух видов рода *Sedum*, с различной устойчивостью к отрицательным температурам.

Качественный анализ спиртовых экстрактов из побегов изучаемых видов показал, что у всех видов, в годичном цикле, присутствуют моно-, ди- и олигосахара. Установлено, что в тканях *O. ficus-indica*, для которого характерна минимальная степень устойчивости к морозам, раффиноза появляется только в самые холодные месяцы на ЮБК – декабрь, январь. В составе полисахаридов видов рода *Opuntia* обнаружены пентозы (ксилоза и арабиноза) и гексозы (глюкоза и фруктоза). Результаты определения количества свободных форм альдосахаров показали, что у вида *O. engelmannii* максимальная концентрация глюкозы наблюдалась в сентябре, а в сегментах *O. ficus-indica* в сентябре-октябре. Свободные пентозы в сегментах присутствуют в значительно меньших количествах по сравнению с гексозами (табл. 4).

Таблица 4

Динамика концентраций свободных и связанных форм альдоз в сегментах видов рода *Opuntia* (в % на абсолютно сухое вещество)

месяц	<i>O. engelmannii</i>						<i>O. ficus-indica</i>					
	Свободные формы			Связанные формы			Свободные формы			Связанные формы		
	glu	ara	xyl	glu	ara	xyl	glu	ara	xyl	glu	ara	xyl
Май	3,4	---	---	1,5	2,7	---	2,9	Сле ды	---	2,2	1,8	---
Июнь	3,7	1,2	Следы	3,7	3,3	---	3,5	1,5	---	4,5	2,1	---
Июль	2,5	2,0	Следы	4,4	4,4	---	1,8	2,6	Сле ды	4,1	3,5	---
Август	3,9	2,5	0,78	5,1	5,2	Сл ед ы	4,7	2,1	0,9	6,4	4,2	---
Сентябрь	4,2	1,7	1,2	5,3	7,4	1,6	5,2	1,6	1,3	4,7	6,8	Сле ды
Октябрь	2,5	1,6	0,85	5,4	7,8	2,2	5,8	2,4	1,2	4,5	6,7	Сле ды
Ноябрь	2,2	0,8	Следы	6,3	8,7	2,1	4,1	1,3	0,8	4,3	7,4	0,8
декабрь	2,1	Сле ды	Следы	6,2	8,8	2,4	3,3	1,8	0,8	4,7	7,1	1,3

Анализ количества связанных форм альдосахаров показал, что их количество увеличивается в осенне-зимний период, причем зимой концентрация связанных форм углеводов в сегментах морозостойкого вида значительно больше, чем у вида с низкой степенью устойчивости к отрицательным температурам. Относительно большое количество глюкозы

в составе полисахаридов в летнее время, вероятно, объясняется синтезом крахмала. Аналогичная картина наблюдается при сравнении изменения количества свободных и связанных форм пентоз. Установлено, что в сегментах *O. ficus-indica* по мере исчезновения крахмала увеличивается количество глюкозы в спиртовых экстрактах.

В целом, следует отметить, что полисахариды видов рода *Opuntia* с различной степенью морозостойкости отличаются как по общему количеству свободных и связанных форм альдоз, так и по составу полисахаров. Наиболее ярко эти различия проявляются в зимнее время. Высокоустойчивый вид *O. engelmannii* характеризуется относительно большим количеством полисахаридов, в основном состоящих из пентоз (арабинозы и ксилозы), причем ксилоза в составе полисахаров обнаруживается с августа. В сегментах *O. ficus-indica* общее количество полисахаров значительно меньше. Основным компонентом полисахаридов этого вида являются глюкоза и арабиноза.

В результате изучения особенностей углеводного обмена у всех изучаемых видов рода *Sedum* отмечено появление раффинозы в зимний период. Однако, в экстрактах из листьев морозостойких видов *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre* раффиноза обнаруживалась с ноября, а у видов с низкой степенью морозостойкости *S. palydum* и *S. rubrotinctum* – в конце декабря - январе.

Необходимо отметить, что виды листовых суккулентов с контрастной морозостойкостью существенно различаются по соотношению свободных и связанных форм сахаров. Для морозостойких видов характерно снижение концентрации свободных моносахаридов в осеннее время и увеличение количества полисахаридов в тканях. В тканях слабоустойчивых видов сохраняется относительно высокая концентрация моносахаридов в холодное время. Концентрация моно- и олигосахаридов менялось в годичном цикле у всех изучаемых видов. Для выявления связи морозостойкости с изменениями в качественном и количественном составе углеводов, для более детальных исследований нами были выбраны два вида очитков, контрастных по устойчивости к отрицательным температурам *S. reflexum* и *S. rubrotinctum*.

Выявлено, что концентрация как суммы моно- так и олигосахаров в тканях листьев морозостойкого *S. reflexum* в осеннее-зимний период выше, чем у *S. rubrotinctum*. Причем максимум накопления суммы сахаров у морозостойкого вида приходится на февраль – март, в то время как у слабоустойчивого к отрицательным температурам *S. rubrotinctum* март-апрель.

Установлено, что для видов с относительно высокой степенью морозостойкости характерно увеличение концентрации моно- и олигосахаров в период зимовки, что вероятно связано с криопротекторными свойствами этих соединений.

Выводы

1. Характер морозных повреждений у стеблевых и листовых суккулентов зависит от видовой принадлежности, напряженности низкотемпературного фактора и погодных условий во время зимовки. Общим является появление инфильтраций в водозапасающих органах, дальнейшее развитие которых приводит к гибели.

2. Адаптация стеблевых и листовых суккулентов к действию низкотемпературного фактора связана с изменением содержания воды в водозапасающих органах, степени гидратации коллоидов и осмотического давления клеточного сока. У морозостойких видов стеблевых суккулентов при понижении температуры воздуха до отрицательных значений снижение общей оводненности тканей происходит на фоне стабильно высокой степени гидратации коллоидов, что препятствует образованию внутриклеточного льда и предохраняет ткани от морозных повреждений. Для листовых суккулентов характерна другая стратегия защиты от криостресса: связывание воды в водозапасающих тканях является следствием увеличения осмотического давления клеточного сока.

3. Установлено, что при нарастающем действии низкотемпературного фактора интенсифицируются процессы ПОЛ в тканях как стеблевых, так и листовых суккулентов. Однако, в тканях криорезистентных видов *O. engelmannii*, *C. molesta*, *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre* при прохождении первой и второй стадий закаливания видов увеличение концентрации МДА значительно замедляется, что, вероятно, связано с активизацией антиоксидантных и ферментных защитных систем.

4. Выявлены сходства и различия в особенностях углеводного обмена у видов семейств *Cactaceae* и *Crassulaceae*. В водозапасающих тканях морозостойких видов как листовых, так и стеблевых суккулентов в период зимовки в значительных концентрациях присутствует раффиноза. Однако у листовых суккулентов степень морозостойкости в большей мере связана с синтезом моно- и олигосахаров, а у стеблевых – с накоплением полисахаров (пентозанов).

5. Величина осмотического давления клеточного, степень гидратации коллоидов, увеличение концентрации олиго- и полисахаридов, а также активация синтеза раффинозы могут быть использованы при косвенной диагностике морозостойкости листовых и стеблевых суккулентов в процессе их интродукции. Виды *O. engelmannii*, *O. robusta*, *O. Leucotricha*, *O. phaeacanta*, *O. lindhimtri*, *C. molesta*, *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre*, обладающие высокой морозостойкостью, перспективны для круглогодичной экспозиции в парках Южного берега Крыма.

Список литературы

1. Анисимова А.И. Кактусы. Итоги интродукции древесных растений в Никитском ботаническом саду за 30 лет (1926-1955) // Труды Гос. Никит. ботан. сада. – 1957. – Т. 27. – С. 25–31

2. Бялт В.В., Орлова Р.В. Предварительные данные о суккулентной флоре Крыма // Биологическое разнообразие и интродукция суккулентов : Матер. 1-й междунар. научно-практической конф., Санкт-Петербург, 10-14 ноября 2004. – Санкт-Петербург, 2004. – С. 42
3. Гертенере Д.Х., Кондратович Р.Я. Физиолого-биохимические исследования в изучении акклиматизации рододендронов в климатических условиях Латвийской ССР В сб.: Теоретические основы интродукции растений. М. : АН СССР, 1983 – С.221–225.
4. Горошко В.В. Возможности интродукции опунций в СССР // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1972. – Т.47, Вып.2. – С.188 – 191.
5. Губанова Т.Б. Сравнительная характеристика особенностей водного режима представителей подсем. *Opuntioideae* в связи с их морозостойкостью // Бюлл ГБС. – 2003. – Вып. 186. – С. 128–132.
6. Доманская Э.Н., Комарская М.С., О взаимосвязи между содержанием сахаров и оводненностью листьев вечнозеленых видов барбариса // Бюлл. ГНБС, – 1975. – Вып. 2. 27. – С. 12–15.
7. Красавцев О.А. Свойства плазмолеммы морозостойких растительных клеток // Успехи современной биологии. – 1988. – Т.106. – №1(14). – Сер. 143. – С. 157–162.
8. Мануильский В.Д. Формирование криорезистентности и устойчивости растений к низким температурам. Киев : «Наукова Думка», 1998. – 86 с.
9. Павлинова О.А. Количественное определение сахаров в растительном материале с применением хроматографии на бумаге // Методика количественной бумажной хроматографии сахаров, органических кислот и аминокислот у растений М.: Изд-во АН СССР, 1962. – С.5–16.
10. Петровская-Баранова Т.П. Механизмы адаптации растений к низкой температуре. //Бюл. ГБС. – 1981. – Вып. 119. – С. 56–59.
11. Рогожина Т.Ю., Данилова Н.С. Оценка устойчивости декоративных видов сем. *Crassulaceae* / Биологическое разнообразие. Интродукция растений. // Материалы 3 Междунар. Конф., Санкт-Петербург, 2003 – С. 67–68.
12. Стальная И.Д., Гаришвили Т.Г. Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты // Современные методы в биохимии – 1977. – Вып.1 – С. 66–68.
13. Трунова Т.И. Значения разных форм сахаров в повышении морозоустойчивости колеоптелей озимых злаков // Физиол. раст. – 1963. – Т.10. – Вып.5. – С. 34–37.
14. Туманов И.И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений М., Сельхозгиз. – 1980. – 324 с.
15. Фурса Д.И., Корсакова С.П., Фурса В.П. Агроклиматическая характеристика морозоопасности территории Никитского ботанического сада по данным агрометеостанции «Никитский сад» // Труды Никит. ботан. сада. – 2004. – Т.124. – С.113–116.

16. Яблонский Е.А. Определение коллоидно-связанной воды в гомогенатах растительной ткани безиндикаторным рефрактометрическим методом // Физиол. раст. – 1964 – Т.11. – Вып.1. – С. 142–145.

17. Speirs D. C. The cacti of western Canada // National cactus and Succulent Journal. – 1978. – V. 33, № 4. – P.83–84.; 21.

18. Umera M., Steponkus P. L. Alterations in the incidence of freeze-induced lesions of arabidopsis protoplasts by artificial manipulation of intracellular sugar content // Plant. Cell. Physiol. – 1998. – V.39. – P.140–143.

Comparative characteristics of low-temperature resistance in stem and leaves succulents

Gubanova T.B.

The investigation results of frost resistance in stem and leaves succulents on the examples of species families Cactaceae and Crassulaceae have been given. It is determined that the adaptation of stem and leaf succulents is connected with peculiarities of their water regime and polysaccharides exchange.