

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.661.56:632.111.5

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ
ЗИМОСТОЙКОСТИ У СТЕБЛЕВЫХ И ЛИСТОВЫХ СУККУЛЕНТОВ

Т.Б. ГУБАНОВА

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, Республика Крым, РФ

Представлены результаты исследований влияния оттепелей и избыточного увлажнения на зимостойкость стеблевых (виды родов *Opuntia*, *Cylindropuntia*) и листовых суккулентов (виды рода *Sedum*). Установлено, что такие явления, как провокационные оттепели, избыток влаги в зимний период отрицательно сказываются на зимостойкости суккулентов. Наличие условий, способствующих прохождению 1-й и 2-й стадий закалывания, увеличивает низкотемпературную устойчивость в большей мере у листовых суккулентов, по сравнению со стеблевыми. Высокую чувствительность к провокационным оттепелям проявили такие виды стеблевых суккулентов, как *O. leucotricha* и *O. microdasis*. При моделировании различных температурных режимов выявлено, что относительно высокая зимостойкость характерна для *O. engelmannii*, *O. lindheimerii*, *C. leptocaulis*, *C. tunicata*, *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre*. Эти виды являются перспективными для использования в зеленом строительстве.

Ключевые слова: морозостойкость, зимостойкость, суккуленты.

Введение

Одно из необходимых условий успешного использования интродуцентов в декоративном садоводстве заключается в выявлении способности адаптации и степени их устойчивости к неблагоприятным погодным условиям. Проблема изучения эколого-физиологических особенностей декоративных растений особенно актуальна для Крыма и других южных регионов, поскольку, с одной стороны, климат этих территорий позволяет использовать в зеленом строительстве ранозцветающие и вечнозеленые виды, а с другой – характеризуется неравномерными осадками, частыми перепадами температур и наличием провокационных оттепелей в зимний период, что существенно ограничивает ассортимент растений, пригодных для круглогодичной экспозиции. Именно поэтому множество научных работ посвящено изучению различных аспектов развития адаптационного синдрома у высших растений [5, 7, 8].

Однако большинство аспектов, раскрывающих механизмы приспособления растительного организма к неблагоприятным зимним условиям, все еще остается предметом дискуссий.

При изучении зимостойкости необходимо учитывать жизненные формы, специфику и функциональные особенности организма. Следует отметить, что в большей части работ по вопросам зимо- и морозостойкости видов древесных и травянистых растений объектами исследований были, в основном, мезофиты и некоторые ксерофиты. Определение морозостойкости суккулентов в условиях открытого грунта носит весьма отрывочный характер и осуществлялось, в основном, путем визуальных наблюдений за зимующими растениями с целью подбора видов, пригодных для круглогодичной экспозиции. Для увеличения видового разнообразия суккулентов в декоративном садоводстве необходимо не только определение их потенциальной морозостойкости, но и комплексное изучение их зимостойкости.

В связи с этим цель данной работы заключалась в выявлении способности к закалыванию, реакций на оттепели и избыток увлажнения в зимний период у стеблевых и листовых суккулентов с различной степенью морозостойкости.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследования нами были выбраны листовые суккуленты из рода *Sedum* L. (*S. reflexum* L., *S. album* L., *S. palidum* L., *S. rubrotinctum* R.T.Glausen., *S. acre* L., *S. luteovyrinde*) и стеблевые суккуленты – виды подсемейства *Opuntioideae* K. Sch., относящиеся к 2 родам (*Cylindropuntia* (Eng.) Knuth., *Opuntia* Mill.). *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. lindheimtrii* SD.

Согласно полученным нами ранее данным, среди листовых суккулентов высокая морозостойкость характерна для видов *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre*, а среди стеблевых - для *C. tunicata*, *C. molesta*, *O. engelmannii*, *O. phaeacanta* [3].

Для оценки степени морозостойкости применяли методы искусственного промораживания побегов в морозильной камере. Градиент понижения и повышения температуры в камере был равен 2⁰С в час. Оценку повреждений осуществляли на седьмой, десятый и тринадцатый день [4].

Влияние провокационных оттепелей осуществляли в условиях лаборатории путем выдерживания побегов изучаемых видов при температуре +20⁰С.

Для определения зависимости степени морозостойкости от избыточного увлажнения растительный материал перед проведением промораживания выдерживали в сосудах с водой. В дальнейшем определяли количество воды, поглощенной тканями, с целью выявления связи способности тканей к гидратации и степени низкотемпературной устойчивости.

Оводненность водозапасающих тканей определяли методом прямого высушивания при температуре 105⁰С.

Ритм роста растений изучали по методу М.Н. Гайдаржи, при этом устанавливается период активного роста и прослеживается его скорость, а также фиксируется начало и окончание ростовых процессов [2].

Результаты и обсуждение

Сравнение степени потенциальной морозостойкости и продолжительности вегетационного периода показало, что виды стеблевых суккулентов с низкой морозостойкостью характеризуются длительным вегетационным периодом в условиях закрытого грунта и резким его сокращением при выращивании в открытом грунте. Для листовых суккулентов отмечена несколько иная закономерность – вегетация морозостойких видов начинается позднее, по сравнению со слабоустойчивыми, и заканчивается раньше.

Определение потенциальной морозостойкости у представителей семейств Crassulaceae и Sactaceae в течение холодного периода показало, что у видов Sactaceae своего максимума она достигает, в основном, во второй половине января, а у видов Crassulaceae – в конце декабря – начале января.

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 [6, 9]. Нами было установлено, что морозостойкие виды опунций способны выдерживать понижение температур до -15⁰С уже в октябре и сохранять высокий уровень криорезистентности до конца марта. Критические температуры сегментов неустойчивых к отрицательным температурам видов (*O. robusta* и *O. leucotricha*) достигали этого уровня в декабре, либо погибали при более высоких температурах. В конце холодного периода (март) средние значения критических температур у морозостойких видов практически не менялись или повышались на 2-3⁰С. Что же касается листовых суккулентов, то в

данном случае у всех изучаемых видов морозостойкость увеличивалась с ноября по январь. У таких видов, как *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre* в феврале и марте она оставалась на достаточно высоком уровне, а у *S. palidum* и *S. rubroinctum* значительно снижалась с середины февраля к началу марта.

Для оценки степени зимостойкости изучаемых видов была проведена серия экспериментов по определению способности их тканей к закаливанию, а также влиянию некоторых гидротермических условий на формирование морозостойкости.

При искусственном промораживании побегов во второй декаде октября, без предварительного закаливания, реальная морозостойкость у отдельных видов была довольно низкой. В частности, сублетальные повреждения тканей побегов у среднетемпературных видов *S. palidum* и *S. rubroinctum* отмечались при действии температуры $-6 - -8^{\circ}\text{C}$ в течение 18 часов. Отсутствие закалывающих температур существенно понизило морозостойкость *O. leucotricha*, *O. microdasis* – обширные инфильтрационные пятна на поверхности сегментов (от 20 до 30% поверхности, соответственно) наблюдались при воздействии -12°C в течение 30 часов. Необходимо отметить, что отсутствие условий, необходимых для прохождения первой и второй стадий закаливания, не оказало существенного влияния на уровень низкотемпературной устойчивости *O. engelmannii*, *O. lindhimerii*, *C. leptocaulis*, *C. tunicata*, *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre*.

Проведение искусственного закаливания путем выдерживания побегов изучаемых видов в течение 18 часов при 0°C и 6 часов при -4°C показало, что даже непродолжительное влияние закалывающих температур положительно сказывается на формировании морозостойкости, но при этом отмечены различия в реакциях стеблевых и листовых суккулентов. При сравнении значений величин критических температур при различных режимах промораживания выявлено, что наличие условий, способствующих закаливанию, виды *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre* выдерживали 20 часовое действие температуры -16°C с незначительными повреждениями, а *S. palidum*, *S. rubroinctum*, *S. luteoviride* – до -14°C . Согласно результатам ранее проведенных исследований, такой уровень морозостойкости у этих видов отмечался во второй половине ноября. Что же касается стеблевых суккулентов, то моделирование действия закалывающих температур способствовало незначительному повышению морозостойкости у *O. leucotricha*, *O. robusta*. В результате модельных опытов в условиях лаборатории по влиянию провокационных оттепелей на уровень морозостойкости установлено, что повышение средней температуры воздуха до $+20^{\circ}\text{C}$ в течение 48 часов в зимний период (2-я декада декабря), являются причиной снижения низкотемпературной устойчивости у всех видов.

Однако реакции стеблевых и листовых суккулентов на этот фактор имеют как родоспецифичный, так и видоспецифичный характер.

Установлено, что оттепели практически не оказывали влияния на уровень низкотемпературной устойчивости у видов рода *Cylindropuntia*. Что же касается представителей родов *Sedum* и *Opuntia*, то в условиях моделирования оттепелей в последней декаде декабря в сочетании с последующим промораживанием побегов, наиболее низкую морозостойкость показали виды: *S. rubroinctum*, *S. luteoviride*, *O. leucotricha*, *O. microdasis*. Реальная морозостойкость у этих видов в таких условиях снижалась в среднем на $5-8^{\circ}\text{C}$. В частности, согласно многолетним данным критические температуры для *S. rubroinctum* и *O. leucotricha* в конце января составляют $-15 \dots -18^{\circ}\text{C}$, а при действии температуры $+20^{\circ}\text{C}$ в течение 18 часов их низкотемпературная устойчивость понижается до -12°C . Аналогичные данные были получены при изучении влияния провокационных оттепелей на зимостойкость во второй половине февраля.

Промораживание побегов изучаемых видов во второй декаде марта при различных режимах показало, что потенциальная морозостойкость снижается у всех изучаемых видов. Однако снижение низкотемпературной устойчивости в конце холодного периода более выражено у видов рода *Sedum* по сравнению с представителями родов *Cylindropuntia*, *Opuntia*. Установлено, что даже кратковременный обогрев – выдерживание побегов в течение 6 часов при $+20^{\circ}\text{C}$ – способствует падению морозостойкости у всех видов, в среднем, на 10-15%.

В результате оценки морозостойкости и способности к закаливанию видов родов *Sedum*, *Cylindropuntia* и *Opuntia* во второй декаде марта, после устойчивого перехода среднесуточных температур через $+5^{\circ}\text{C}$, выявлено, что действие температуры -10°C в течение 16 часов оказывается губительным для *S. rubrotinctum* и *S. luteoviride*, а также приводит к развитию инфильтрационных пятен, занимающих около 20% поверхности сегментов у *O. leucotricha* и *O. microdasis*. Не обнаружено повреждений на побегах *O. engelmannii*, *O. lindheimtrii*, *C. leptocaulis*, *C. tunicata*, *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre*, характеризующихся высокой потенциальной морозостойкостью. Имитация температурных условий, способствующих закаливанию, не оказало существенного влияния на формирование низкотемпературной устойчивости у всех изучаемых видов.

Таким образом, полученные результаты позволяют заключить, что такие явления, как провокационные оттепели, резкое снижение температуры воздуха отрицательно сказываются на зимостойкости суккулентов. Наличие условий, способствующих прохождению 1-й и 2-й стадий закаливания, увеличивает низкотемпературную устойчивость в большей мере у листовых суккулентов, по сравнению со стеблевыми. Закаливающие температуры приводят к возрастанию степени морозостойкости в начале холодного периода (октябрь-ноябрь) и практически не влияют на уровень устойчивости к возвратным заморозкам (март-апрель). Высокую чувствительность к провокационным оттепелям проявили такие виды стеблевых суккулентов, как *O. leucotricha* и *O. microdasis*.

При моделировании различных температурных режимов выявлено, что относительно высокая зимостойкость характерна для *O. engelmannii*, *O. lindheimtrii*, *C. leptocaulis*, *C. tunicata*, *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre* (табл.1).

С нашей точки зрения, эти виды являются перспективными для использования в зеленом строительстве не только на ЮБК, но и таких агроклиматических районов, как Юго-Западный предгорный и Западный предгорный, поскольку вероятность провокационных оттепелей там около 50%, весенних заморозков ниже -6°C – 10% [1].

Установлено, что у видов подсемейства *Opuntioideae* степень морозоустойчивости связана с динамикой общей оводненности тканей. В период активного роста (май-июнь) у большинства видов опунций в сегментах содержится около 90% воды. Однако следует отметить, что у развивающихся сегментов натурализовавшихся видов (*O. phaeacanta*, *O. engelmannii*) уровень оводненности на 10 – 12 % ниже, по сравнению с видами, неустойчивыми к отрицательным температурам.

Таблица 1

Влияние закаливающих температур на морозостойкость стеблевых и листовых суккулентов в конце декабря 2013 г. (% повреждений побегов)

Вид	0 ⁰ C (1 час) -10 ⁰ C (18 часов)	0 ⁰ C (18 часов) -4 ⁰ C (6 часов) -10 ⁰ C (18 часов) -16 ⁰ C (20 часов)
<i>O. engelmannii.</i>	5	5
<i>O. lindheimtrii</i>	0	0
<i>O. leucotricha</i>	36	25
<i>O. microdasis</i>	45	23
<i>O. robusta</i>	30	15
<i>C. leptocaulis</i>	0	5
<i>C. tunicata</i>	15	10
<i>C. imbricata</i>	15	15
<i>S. rubrotinctum</i>	80	64
<i>S. palidum</i>	75	50
<i>S. reflexum</i>	34	15
<i>S. luteoviride</i>	100	86
<i>S. acre</i>	26	10
<i>S. album</i>	30	10

В середине лета (июль) у опунций заканчивается активный рост, опадают рудиментарные листья, а межвидовые различия в количестве воды в тканях становятся более четкими.

Особое значение имеет уровень оводненности в начале холодного периода года, когда растения переходят в состояние покоя. У морозостойких видов *C. molesta*, *O. phaeacanta*, *O. engelmannii* отмечено резкое снижение уровня оводненности тканей в ноябре и декабре, в среднем до 65 % – 70 %. Такое количество воды в тканях сегментов сохранялось до начала весны (март).

Возрастание оводненности тканей в зимний период, наблюдавшееся у *O. ficus-indica* и *A. subulata*, по нашему мнению, связано с обширной инфильтрацией сегментов (30 - 60% от общей площади).

Определение общей оводненности листьев видов *Sedum* показало, что чем больше воды содержится в тканях, тем меньшей морозостойкостью обладает данный вид. Максимальная оводненность характерна для молодых листьев и верхних частей побегов.

Для того, чтобы получить более полные сведения о связи низкотемпературной адаптации с особенностями водного режима, была проведена серия модельных экспериментов по влиянию переувлажнения в зимний период на способность тканей водозапасающих органов к гидратации.

Установлено, что имитация осадков при температуре +10⁰C практически не оказывает влияния на низкотемпературную устойчивость видов родов *Opuntia* и *Cylindropuntia* в течение холодного периода; у них сохраняется низкий уровень гидратации тканей. Виды с относительно низкой морозостойкостью характеризуются увеличением способности тканей к гидратации в конце холодного периода. Имитация осадков в виде дождя оказывает негативное воздействие на криорезистентность у представителей рода *Sedum*, вне зависимости от их морозостойкости. Наиболее чувствительными к действию осадков в зимний период оказались следующие виды: *O. leucotricha*, *O. microdasis*, *O. robusta*, *S. palidum*, *S. rubrotinctum*, *S. luteoviride*.

Выводы

На основании экспериментов по влиянию закаливающих температур, провокационных оттепелей и избыточного увлажнения на зимостойкость суккулентов установлено, что такие явления, как провокационные оттепели, резкое снижение температуры воздуха отрицательно сказываются на зимостойкости суккулентов. Наличие условий, способствующих прохождению 1-й и 2-й стадий закаливания, увеличивает низкотемпературную устойчивость в большей мере у листовых суккулентов, по сравнению со стеблевыми.

Высокую чувствительность к провокационным оттепелям проявили такие виды стеблевых суккулентов, как *O. leucotricha* и *O. microdasis*. Выявлено, что стеблевые суккуленты менее чувствительны к переувлажнению в зимний период, в отличие от листовых. При моделировании различных температурных режимов выявлено, что относительно высокая зимостойкость характерна для *O. engelmannii*, *O. lindhimerii*, *C. leptocaulis*, *C. tunicata*, *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre*. С нашей точки зрения, эти виды являются перспективными для использования в зеленом строительстве.

Список литературы

1. Важов В.И. Агроклиматическое районирование Крыма // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. – 1977. – Т. 71. – С. 92-120.
2. Гайдаржи М.М. Біорітмика розвитку вегетативної сфери рослин родини кактусових. Методична розробка // Сполом – Львів, 1998. – С. 42-43.
3. Губанова Т.Б. Аспекты низкотемпературной адаптации стеблевых и листовых суккулентов // Ученые записки ТНУ им. В.И. Вернадского – Симферополь. – 2007. – Т.20 (59). – № 3. – С. 24-31.
4. Елманова Т.С. Методические рекомендации по комплексной оценке зимостойкости южных плодовых культур. – Ялта. – 1976. – 23 с.
5. Красавцев О.А. Свойства плазмолеммы морозостойких растительных клеток // Успехи современной биологии. – 1988. – Т. 106. – №1 (14). – Сер. 143. – С. 157-162.
6. Мануильский В.Д. Формирование криорезистентности и устойчивости растений к низким температурам. – Киев: «Наукова Думка», 1998. – 86 с.
7. Петровская-Баранова Т.П. Физиология адаптации и интродукция растений – М.: Наука, 1983. – 80 с.
8. Петровская-Баранова Т.П. Механизмы адаптации растений к низкой температуре // Бюл. ГНБС. – 1981. – Вып. 119. – С. 56-59.
9. Туманов И.И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. М.: Сельхозгиз, 1977. – 361 с.

Статья поступила в редакцию 17.09.2014 г.

Gubanova T.B. Physiological features of winter resistance formation in leaf succulents // Bull. of the State Nikit. Botan. Gard. – 2014. – № 112. – P. 65 – 70.

The results of thaws and extreme moisture on winter resistance of the stem (species from genus and leaf succulents (species from genus *Sedum*) have been presented. It is determined that such phenomena as provocative thaws and moisture abundance in the winter period have negative influence on winter resistance of succulents. Favourable environmental conditions for the first and second stages of winter preacclimatization increase the low temperature resistance greater in leaf succulents than in stem ones. High sensibility to the provocative thaws was demonstrated with such species of stem succulents as *O. leucotricha* and *O. microdasis*. Under the modeling of different temperature regimes it has been found out that high degree of winter resistance is typical for *O. engelmannii*, *O. lindhimerii*, *C. leptocaulis*, *C. tunicata*, *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre*. These species are perspective for ornamental gardening.

Key words: frost resistance, winter resistance, succulents.