

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.661.56:577.19:58

ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ У СТЕБЛЕВЫХ И ЛИСТОВЫХ СУККУЛЕНТОВ С КОНТРАСТНОЙ СТЕПЕНЬЮ МОРОЗОСТОЙКОСТИ**Татьяна Борисовна Губанова**

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр
298648, Республика Крым, г.Ялта, пгт. Никита
gubanova-t@rambler.ru

Представлены результаты динамики накопления аскорбиновой кислоты и фенольных соединений в водозапасающих тканях видов родов *Sedum*, *Opuntia* и *Cylindropuntia* с контрастной степенью морозостойкости. Установлено, что у видов с высокой низкотемпературной устойчивостью с началом холодного периода активизируется синтез фенольных соединений и аскорбиновой кислоты. Предполагается участие этих веществ в реализации защитных механизмов при наличии низкотемпературного стресса.

Ключевые слова: морозостойкость; суккуленты; аскорбиновая кислота; фенольные соединения.

Введение

Важным эстетическим элементом парков и рекреационных зон Крыма и других южных регионов являются виды растений, сохраняющие декоративные качества в течение всего года. В этом отношении перспективной является группа суккулентов. Одна из причин, затрудняющих их широкое использование в ландшафтном дизайне – недостаток информации о степени устойчивости к неблагоприятным условиям внешней среды. Причиной низкого видового разнообразия этих декоративно ценных растений является отрывочный характер проводившихся ранее исследований их морозостойкости и зимостойкости. В литературных источниках даны результаты визуальных наблюдений [1, 2, 6]. В течение ряда лет нами также была проведена оценка морозостойкости некоторых представителей сем. Crassulaceae и Cactaceae. В результате этих исследований выявлены виды стеблевых и листовых суккулентов с высокой степенью морозостойкости. Следует отметить, что для повышения эффективности интродукционной работы важно знание не только границ низкотемпературной устойчивости, но и ряда физиолого-биохимических характеристик, определяющих развитие адаптационного синдрома при действии неблагоприятных условий зимовки. Информация такого плана дает возможность определить ряд характеристик для косвенной и объективной диагностики устойчивости к неблагоприятным зимним условиям.

В связи с вышесказанным цель наших исследований заключалась в выявлении особенностей накопления некоторых биологически активных веществ в тканях стеблевых и листовых суккулентов с различной степенью морозостойкости.

Объекты и методы исследований

Исследования особенностей накопления биологически активных веществ и их роли в развитии криостресса у стеблевых и листовых суккулентов осуществляли на примере следующих видов (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика степени морозостойкости видов стеблевых (*Opuntia* Mill., *Cylindropuntia* (Eng.) Knuth. Emeng. Backbg.) и листовых (*Sedum* L.) суккулентов

Род <i>Sedum</i>	Род <i>Opuntia</i>	Род <i>Cylindropuntia</i>
Морозостойкие виды		
<i>S. reflexum</i> L. критическая температура -16 °С... -18 °С	<i>O. engelmannii</i> Eng. критическая температура -20 °С...-22°С	<i>C. leptocaulis</i> (Haw.) Knuth. критическая температура – 18°С ...-23°С
<i>S. album</i> L., Genuina критическая температура -18 ...-24°С	<i>O. lindhimerii</i> SD. критическая температура -18 °С...-20°С	<i>C. tunicata</i> (Lehm.) Pfeiff. критическая температура -18°С...-20°С
<i>S. acre</i> L. критическая температура -18°С...- 20°С		
Среднеморозостойкие виды		
<i>S. luteoviride</i> критическая температура -10°С...-12°С	<i>O. robusta</i> Wendl. критическая температура -15 °С...-16°С	<i>C. imbricata</i> (Haw.) Knuth. критическая температура -14°С...-18°С
<i>S. palidum</i> L. критическая температура -12°С...-14°С	<i>O. leucotricha</i> Eng. критическая температура -14°С...-17°С	
<i>S. rubrotinctum</i> R.T. Glausen. критическая температура -10°С...-12°С	<i>O. microdasis</i> (Lehm.) Pfeiff. критическая температура -12°С ...-15°С	

Для оценки степени морозостойкости применяли методы искусственного промораживания побегов в морозильной камере. Градиент понижения и повышения температуры в камере был равен 2°С в час. Оценку повреждений осуществляли на седьмой, десятый и тринадцатый день [3].

Количество аскорбиновой кислоты в тканях определено путем титрования с 0,001 н раствором 2,6 – дихлорфенолиндофенола [5]. Концентрация фенольных соединений определена фотоколориметрически с реактивом Фолина-Чекольтео [4]. Определение соотношения рост-ингибирующих и рост-стимулирующих веществ определяли по интенсивности прорастания семян кресс-салата на водноспиртовых экстрактах из тканей изучаемых видов.

Результаты и их обсуждение

В результате изучения динамики накопления аскорбиновой кислоты в водозапасающих тканях стеблевых и листовых суккулентов, относящихся к родам *Sedum*, *Opuntia* и *Cylindropuntia* в связи с их низкотемпературной устойчивостью был выявлен ряд особенностей (табл. 2). В частности, установлено, что концентрация аскорбиновой кислоты в тканях как стеблевых, так и листовых суккулентов имеет два максимума, первый связан с периодом цветения (у видов *Sedum* – 3-декада мая-1-декада июня; у видов *Opuntia* и *Cylindropuntia* – 1-2-декады июня), а второй – с начальными этапами физиологического покоя. Морозостойкие виды (*S. reflexum*, *O. lindhimerii* *C. tunicata*) характеризуются относительно коротким вегетационным периодом и соответственно ранними сроками вхождения в состояние физиологического покоя – осенний максимум концентрации аскорбиновой кислоты у них приходится на 2-3 декады сентября.

Таблица 2

Изменение концентрации аскорбиновой кислоты в водозапасающих тканях стеблевых и листовых суккулентов с различной степенью морозостойкости в годичном цикле

Вид	Содержание аскорбиновой кислоты мг% на сырой вес									
	март	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь
<i>O. engelmannii</i>	21,5 ± 2,1	26,5 ±2,6	30,1 ±2,6	33,8± 1,9	35,4± 2,0	35,5± 3,0	39,4±2,3	42,5 ±2,6	54,2± 3,0	46,1± 2,7
<i>O. lindheimrii</i>	23,1 ± 3,0	24,0 ±2,1	22,5 ±1,9	29,7± 2,0	35,0± 2,1	25,12 ±2,1	25,0±2,1	34,6 ±2,3	43,1± 2,3	38,8± 3,1
<i>O. robusta</i>	27,1 ± 2,5	25,3 ±2,0	24,8 ±1,7	27,4± 2,0	45,1± 3,4	37,5± 2,3	35,6±2,7	34,85± 3,7	41,7± 3,1	29,31± 2,4
<i>C. tunicata</i>	18,1 ± 1,4	16,2 ±1,3	17,4 ±1,1	16,4± 1,5	20,8± 2,5	21,50 ±2,1	23,1±2,3	30,28± 2,72	31,6± 1,7	27,36± 2,0
<i>C. imbricata</i>	13,0 ± 1,3	13,5 ±1,4	14,0 ±2,2	13,8± 1,1	19,2± 1,3	20,6± 1,8	19,4±1,1	17,2 ±1,9	22,1± 2,2	16,6± 1,7
<i>S. reflexum</i>	36,8 ± 2,3	38,4 ±2,5	65,1 ±2,6	68,6± 3,3	54,2± 2,8	57,0± 2,6	58,3±2,6	73,5 ±3,7	72,3± 2,9	67,2± 2,4
<i>S. palidum</i>	39,9± 3,5	40,8 ±3,0	57,8 ±3,4	72,1± 3,2	54,8± 4,9	56,6± 3,9	55,5±2,9	66,4 ±3,8	56,3± 3,4	48,2± 3,3

У видов с относительно низкой устойчивостью к отрицательным температурам и продолжительным вегетационным периодом это явление наблюдалось позднее – в конце октября – начале ноября.

Показано, что виды стеблевых (*O. engelmannii*, *C. molesta*) и листовых (*S. reflexum*, *S. acre*) суккулентов с высокой степенью морозостойкости характеризуются относительно высокой концентрацией аскорбиновой кислоты в тканях в осенне-зимний период; в среднем на 15-20% больше, по сравнению со слабоморозостойкими видами. При анализе концентрации фенольных соединений в водозапасающих тканях стеблевых и листовых суккулентов с различной степенью морозостойкости установлено, что содержание этих веществ у листовых суккулентов выше, по сравнению со стеблевыми. У видов *Sedum* это в основном кверцитин и его производные, а у видов *Opuntia* и *Cylindropuntia* – ксантоны.

В обоих случаях отмечено два максимума накопления фенольных соединений: май-июнь и ноябрь-декабрь. Вероятно, активизация синтеза фенольных соединений связана не только с количественными, но и с качественными аспектами этих процессов. Поскольку известно, что ряд веществ фенольной природы в растениях могут выполнять рост-регулирующие функции (в зависимости от структуры и концентрации как ингибирующие, так и стимулирующие) мы предполагаем, что их накопление в весенний период связано с началом ростовых процессов, а в ноябре-декабре – с реализацией адаптивных механизмов к действию отрицательных температур. Подтверждением сделанного вывода могут служить результаты опытов по проращиванию семян кресс-салата на водно-спиртовых экстрактах из тканей суккулентов, содержащих фенольные соединения. Установлено, что при устойчивом переходе температуры воздуха через +5°C в сторону понижения (1-я декада ноября) в экстрактах из тканей морозостойких видов *Sedum* и *Opuntia* увеличивается концентрация рост-ингибирующих веществ, в то время как у слабоустойчивых к морозам видов такая картина наблюдалась после первых заморозков (2-я декада ноября).

Выявлено, что для морозостойких видов как стеблевых (*O. engelmannii*), так и листовых (*S. reflexum*) суккулентов, в зимний период характерно усиление синтеза

фенольных соединений по сравнению с менее устойчивым видами (*O. robusta*, *S. palidum* (рис. 1).

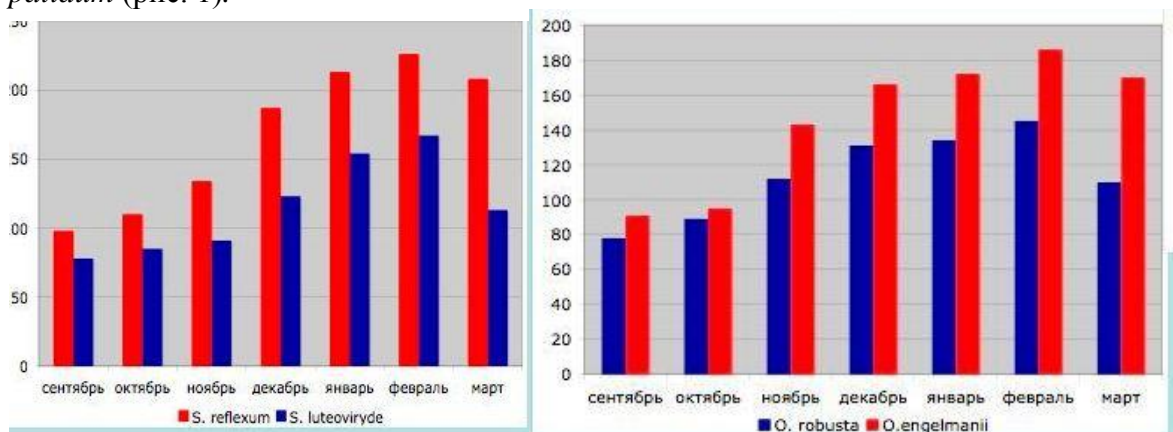


Рис. 1 Содержание фенольных соединений в тканях видов родов *Opuntia* и *Sedum* с различной степенью морозостойкости

Полученные нами данные позволили сделать вывод о том, что морозостойкость стеблевых (виды родов *Opuntia*, *Cylindropuntia*) и листовых (виды рода *Sedum*) суккулентов связана с особенностями их вторичного метаболизма: динамикой накопления аскорбиновой кислоты и фенольных соединений в водозапасающих тканях. В тканях видов с относительно высокой низкотемпературной устойчивостью в холодный период этих веществ содержится на 20-25% больше, чем у слабоморозостойких видов.

Анализ многолетних наблюдений за динамикой накопления аскорбиновой кислоты у изучаемых видов позволил сделать вывод о том, что ее концентрация зависит от погодных условий конкретного года. Так, теплая зима 2012-2013 гг., характеризовавшаяся отсутствием закаливающих температур и высокой влажностью воздуха, способствовала снижению степени морозостойкости у стеблевых и листовых суккулентов в среднем на 5...8°C, на этом фоне отмечена более низкая интенсивность накопления аскорбиновой кислоты в тканях зимующих органов (рис. 2)

Тем не менее, на примере двух контрастных по степени низкотемпературной устойчивости видов рода *Opuntia* выявлено, что тенденция к более интенсивному накоплению аскорбиновой кислоты в тканях морозостойких видов сохраняется.

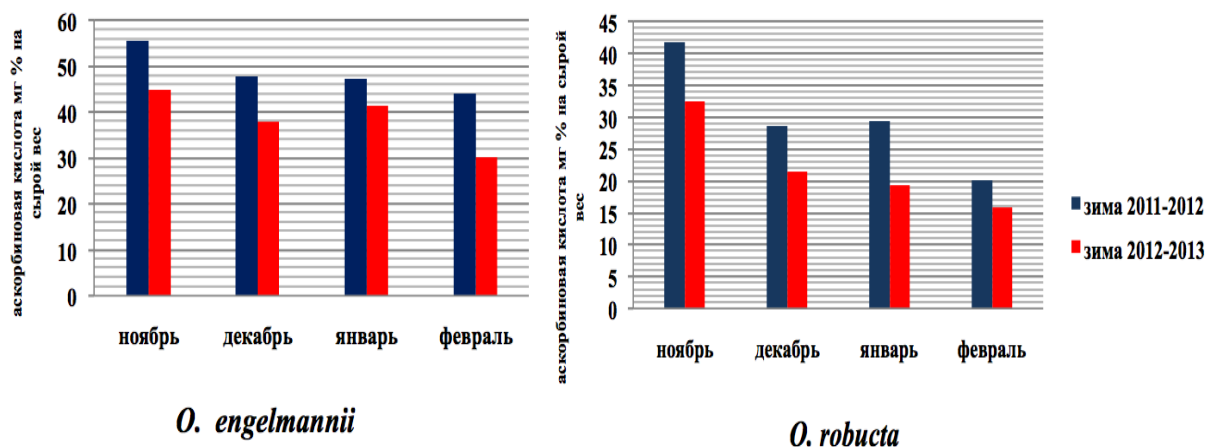


Рис. 2 Содержание аскорбиновой кислоты в тканях видов рода *Opuntia* в зимние периоды 2011-2012 и 2012-2013 гг.

Аналогичная картина наблюдалась при сравнении накопления фенольных соединений в тканях изучаемых видов в зимние периоды 2011-2012 и 2012-2013 гг. Предполагается связь криопротекторной функции этих веществ с их антиоксидантными свойствами и возможным участием в регуляции перекисного окисления липидов.

Выводы

1. Выявлено, что концентрация аскорбиновой кислоты в тканях суккулентов имеет два максимума, первый связан с периодом цветения (у видов *Sedum* – 3-декада мая-1-декада июня; у видов *Opuntia* и *Cylindropuntia* 1-2-декады июня), а второй – с начальными этапами физиологического покоя (в зависимости от видовой принадлежности – октябрь-ноябрь).

2. Для морозостойких видов родов *Sedum*, *Opuntia* и *Cylindropuntia* характерно увеличение концентрации фенольных соединений в начале холодного периода. Максимальное содержание фенолов как у листовых, так и у стеблевых суккулентов приходится на самый холодный на ЮБК месяц – февраль.

3. Показана связь между соотношением эндогенных регуляторов роста и уровнем зимостойкости. Выявлено, что при устойчивом переходе температуры воздуха через $+10^{\circ}\text{C}$ в сторону понижения (2-я-3-я декада ноября) в тканях морозостойких видов *Sedum* и *Opuntia* увеличивается концентрация рост-ингибирующих веществ, в то время как у слабоустойчивых к морозам видов такая картина наблюдалась после перехода среднесуточных температур в сторону понижения через $+5^{\circ}\text{C}$ (2-я декада декабря).

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.
2. Давыдова Р.А. Виды родов *Cylindropuntia* и *Opuntia* в открытом грунте Ашхабада // Изв. АН Туркм. ССР. Сер. биол. – 1963. – № 5. – С. 21-23.
3. Елманова Т.С. Методические рекомендации по комплексной оценке зимостойкости южных плодовых культур. – Ялта, 1976. – 23 с.
4. Методы теххимического контроля в виноделии / Под. ред. Гержиковой В.Г. – Симферополь: Таврида, 2002. – 259 с.
5. Практикум по физиологии растений / Под. ред. Гунара И.И. – М: «Колос» – 1972. – 166 с.
6. Speirs D.C. The cacti of western Canada // National cactus and Succulent Journal. – 1978. – V. 33. – N 4. – p. 83-84.

Статья поступила в редакцию 12.11.2014 г.

Gubanova T.B. Stem and leaf succulents with contrasting frost-resistance level: accumulation peculiarities of some biologically active substances // Bull. of the State Nikit. Botan. Gard. – 2015. – № 115. – P. 61-66.

The article presents dynamics results of ascorbic acid and phenol compounds storage in tissue of species of *Sedum*, *Opuntia* and *Cylindropuntia* genera with contrasting frost-resistance level. It was found out that species with a high resistance to low temperature have synthesis of phenol compounds and ascorbic acid activated as soon as cold season begins. Perhaps these substances participate in protective mechanisms under conditions of low-temperature stress.

Key words: frost-resistance; succulents; ascorbic acid; phenol compounds.