

УДК 630*161.34+630*164.4+581.134
DOI: 10.37482/0536-1036-2022-1-62-76

САХАРОЗА В ТКАНЯХ ОДНОЛЕТНИХ ПОБЕГОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ-ИНТРОДУЦЕНТОВ

М.М. Андропова¹, д-р с.-х. наук, доц.; *ResearcherID*: [AAB-4480-2020](https://orcid.org/0000-0002-9654-8913),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9654-8913>

А.В. Платонов², канд. биол. наук, доц.; *ResearcherID*: [E-9310-2019](https://orcid.org/0000-0002-1110-7116),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1110-7116>

¹Вологодский институт права и экономики ФСИН России, ул. Щетинина, д. 2, г. Вологда, Россия, 160002; e-mail: mary1969@ya.ru

²Вологодский научный центр РАН, ул. Горького, д. 56 а, г. Вологда, Россия, 160014; e-mail: platonov70@ya.ru

Оригинальная статья / Поступила в редакцию 24.04.20 / Принята к печати 04.08.20

Аннотация. Расширение видовой разнообразия городских насаждений в условиях севера должно осуществляться с учетом физиологических особенностей интродуцируемых видов. Проанализированы зимостойкость и динамика содержания сахарозы в тканях однолетних побегов растений, произрастающих в малых городах Вологодской области, принята во внимание информация об естественных ареалах этих растений. Показано, что содержание сахарозы у изученных видов подвержено сезонным колебаниям, а также значительно варьирует в зависимости от географического происхождения вида. Для большинства деревьев характерны довольно высокий уровень зимостойкости и умеренные колебания сахарозы в течение года. Для кустарников – более высокое содержание сахарозы по сравнению с древесными видами и ее существенные колебания в течение вегетационного периода. У большинства исследованных растений в апреле–июне наблюдается минимальное содержание сахарозы, в осенние месяцы – повышение ее содержания, с ноября до весны – снижение. Виды, показавшие высокий уровень зимостойкости: бересклет европейский (*Euonymus europaeus* L.), дерен белый (*Cornus alba* L.), кизильник блестящий (*Cotoneaster lucidus* Schldl.), клен гиннала (*Acer ginnala* Maxim.) – накапливают сахарозу к октябрю и затем плавно расходуют ее в осенне-зимне-весенний период. Кустарники-интродуценты, характеризующиеся низкой зимостойкостью: пузыреплодник калинолистный (*Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim.), спирея иволистная (*Spiraea salicifolia* L.), снежноягодник белый (*Symphoricarpos albus* (L.) S.F. Blake) – максимум сахарозы запасают к октябрю–ноябрю, а затем в зимние месяцы быстро расходуют ее. Чубушник венечный (*Philadelphus coronarius* L.) отличается подмерзанием побегов до уровня снега, что, возможно, связано с практически полным расходом сахарозы к январю. Предложены варианты стратегий накопления и расходования сахаров растениями, относящимися к различным флористическим областям.

Для цитирования: Андропова М.М., Платонов А.В. Сахароза в тканях однолетних побегов древесных растений-интродуцентов // Изв. вузов. Лесн. журн. 2022. № 1. С. 62–76. DOI: 10.37482/0536-1036-2022-1-62-76

Ключевые слова: интродуценты, зимостойкость, морозоустойчивость, сахара.

SUCROSE IN THE TISSUES OF ANNUAL SHOOTS OF INTRODUCED WOODY PLANTS

*Marina M. Andronova*¹, Doctor of Agriculture, Assoc. Prof.; ResearcherID: [AAB-4480-2020](https://orcid.org/0000-0002-9654-8913),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9654-8913>

*Andrey V. Platonov*², Candidate of Biology, Assoc. Prof.; ResearcherID: [E-9310-2019](https://orcid.org/0000-0002-1110-7116),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1110-7116>

¹Vologda Institute of Law and Economics of the Federal Penitentiary Service of Russia,
ul. Shchetinina, 2, Vologda, 160002, Russian Federation; e-mail: mary1969@yandex.ru

²Vologda Research Center of the Russian Academy of Sciences, ul. Gor'kogo, 56 a, Vologda,
160014, Russian Federation; e-mail: platonov70@yandex.ru

Original article / Received on April 24, 2020 / Accepted on August 4, 2020

Abstract. Expanding the species diversity of urban plantations in the North requires taking into account the physiological characteristics of introduced species. The paper analyzes the winter hardiness and dynamics of sucrose content in tissues of annual shoots of plants growing in towns of the Vologda region, considering their natural habitats. The authors show that the sucrose content in the studied species undergoes seasonal fluctuations and also varies significantly depending on the geographical origin of the species. Most of the studied trees are characterized by a fairly high level of winter hardiness, which occurs against the background of moderate fluctuations in sucrose content throughout the year. Shrubs, compared to trees, are characterized by higher content of sucrose and its significant fluctuations during the growing season. The minimum content of sucrose is observed from April till June in most of the studied plants; during the autumn months its content increases; and then from November to spring there is a decrease. Species that showed a high level of winter hardiness: European spindle (*Euonymus europaeus* L.), white dogwood (*Cornus alba* L.), hedge cotoneaster (*Cotoneaster lucidus* Schltdl.), and Amur maple (*Acer ginnala* Maxim.). They accumulate sucrose by October and then smoothly consume it during the autumn-winter-spring period. Introduced shrubs with low winter hardiness are the following: Atlantic ninebark (*Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim.), Spiraea salicifolia (*Spiraea salicifolia* L.), and common snowberry (*Symphoricarpos albus* (L.) S.F. Blake). They accumulate maximum sucrose by October–November and then rapidly consume it during the winter months. English dogwood (*Philadelphus coronarius* L.) is known for freezing the shoots to the level of snow, which may be due to the almost complete consumption of sucrose by January. The article provides options for strategies of sugars accumulation and consumption by plants belonging to different floristic areas.

For citation: Andronova M.M., Platonov A.V. Sucrose in the Tissues of Annual Shoots of Introduced Woody Plants. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2022, no. 1, pp. 62–76. DOI: 10.37482/0536-1036-2022-1-62-76

Keywords: introduced species, winter hardiness, frost resistance, sugars.

Введение

Успешность интродукции новых видов в северных регионах ограничена комплексом сложных условий, особенно в холодное время года. Способность растений перезимовать определяется не только суровостью зимы, но и подготовленностью самих растений к холодному периоду и характеризуется заверше-

нием прохождения фенофаз сезонного развития, снижением физиологической активности в связи с переходом в состояние зимнего покоя. Все это зависит от особенностей погоды на протяжении вегетационного периода и генетически обусловленных потребностей вида.

Ряд факторов окружающей среды, включая фотопериодизм, температуру, аллелопатические взаимодействия растений, вызывают прекращение роста, акклиматизацию к холоду и другие адаптивные реакции растений. Правильный выбор этих реакций видом-интродуцентом особенно важен для его выживания в бореальной зоне [11, 32, 33, 37].

При этом именно зимостойкость признается многими исследователями определяющим фактором успешности интродукции древесных растений [10, 13–15, 18, 21, 22, 29, 31, 37, 42, 43, 46].

Анализ литературы, посвященной исследованиям в этой области, показал, что зимостойкость древесных растений зависит от комплекса физиологических и биохимических процессов, протекающих в клетках и тканях растений, их анатомического строения, генетически обусловленных экологических потребностей [6, 17, 18, 31, 32, 49].

Виды, приспособившиеся к новым, с заметными ежегодными изменениями температуры, условиям произрастания, разработали физиологические механизмы, которые позволяют чередовать периоды роста и покоя в фазе в зависимости от погоды, поэтому растение имеет необходимую зимостойкость [36] и при этом характеризуется хорошим ростом.

Многие исследования показывают, что биохимический состав клеток тканей растений играет ключевую роль в зимостойкости. При снижении температуры воздуха повышается содержание криопротекторов (сахаров, свободных аминокислот, органических и неорганических кислот), защищающих ткани от повреждений [3–7, 11, 18, 26, 34]. Криопротекторы, прежде всего сахара, понижают точку замерзания растворов в клетке, объем появляющегося льда, потери воды цитоплазмой клетки, количество свободной воды, способной пойти на льдообразование, в случае образования льда смягчают его действие на цитоплазму и мембраны клетки [6].

Следовательно, в повышении зимостойкости интродуцентов большую роль играет характер динамики запасных веществ в клетках тканей однолетних побегов. При понижении температуры окружающего воздуха в тканях растений происходит накопление растворимых сахаров, максимум содержания которых приходится на зимние месяцы [4, 7, 32, 41].

Способность растений переносить отрицательные температуры определяется наследственностью, но контролируется сигналами окружающей среды [36]. Зимостойкость одного и того же растения зависит от погодных условий, предшествующих наступлению морозов, влияющих на характер образования льда. Прекращение роста и индукция покоя необходимы для достижения максимального уровня устойчивости к холоду [23].

Основная часть работ, рассматривающих вопросы устойчивости растений к низкотемпературному стрессу, посвящена травянистым растениям и сельскохозяйственным культурам. И лишь некоторые содержат сведения об исследованиях древесных растений, включая фруктовые деревья, декоративные и важные в лесохозяйственном отношении виды [46].

В нашем исследовании внимание было уделено некоторым интродуцированным видам древесных растений, входящим в состав зеленых насаждений малых городов Вологодской области.

Цель работы – изучение закономерностей содержания водорастворимых сахаров (сахарозы) в тканях однолетних побегов древесных растений разного географического происхождения в связи с устойчивостью видов к суровым условиям Севера.

Объекты и методы исследования

Изучены произрастающие в малых городах Вологодской области (Грязовец, Кадников, Кириллов, Великий Устюг) и представляющие различные флористические области древесные виды-интродуценты: барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris* L.), бересклет европейский (*Euonymus europaeus* L.), вяз мелколистный (*Ulmus pumila* L.), дерен белый (*Cornus alba* L.), кизильник блестящий (*Cotoneaster lucidus* Schlttdl.), клен гиннала (*Acer ginnala* Maxim.), пузыреплодник калинолистный (*Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim.), роза морщинистая (*Rosa rugosa* Thunb.), снежнаягодник белый (*Symphoricarpos albus* (L.) S.F. Blake), спирея иволистная (*Spiraea salicifolia* L.), сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour), сосна скрученная (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon), туя западная (*Thuja occidentalis* L.), чубушник венечный (*Philadelphus coronarius* L.).

Исследования вели полевым стационарным и лабораторным методами. Содержание сахарозы определяли в побегах текущего года, т. к. они более подвержены действию низких температур и более высокая уязвимость вершин побегов может защитить остальную часть ветви от зимнего повреждения [45]. Растительный материал (навеска 0,5–1,0 г побегов текущего года) измельчали и фиксировали 5 мл кипящего 96 %-го этанола на водяной бане при температуре 80 °С в течение 5 мин. Экстракцию сахаров проводили трижды 80 %-м этанолом на водяной бане при 80 °С в течение 10 мин. Полученные экстракты объединяли, центрифугировали и высушивали при комнатной температуре в фарфоровых чашках. Сухой остаток трижды смывали дистиллированной водой. Содержание сахарозы в полученном водном экстракте определяли по основанному на способности кетосахаров давать окраску с резорцином [16] методу Мак-Рери и Слаттери. Оптическую плотность – на спектрофотометре СФ-2000 (Россия, «Ломо») при длине волны 520 нм. Содержание сахарозы оценивали в миллиграммах на грамм сырой массы. Зимостойкость и морозоустойчивость растений классифицировали по шкалам Главного ботанического сада [12].

Результаты исследования и их обсуждение

Глобальное потепление климата вызывает сдвиг границ ареалов видов [24, 35, 39]. Темпы их миграции, однако, отстают от скорости изменения климата [38]. Это обычно объясняется относительной жесткостью границ ареалов. Одиночные зимние морозы могут также гасить ответ растения на глобальное потепление [25]. Частота экстремально холодных явлений в последнее время уменьшается [19], но их интенсивность и продолжительность, как ожидается, останутся постоянными [28, 48]. Для Европы сокращение морского ледяного покрова в Баренцевом и Карском морях может даже увеличить вероятность

очень холодных зим [40]. Долгоживущие виды, такие как деревья и кустарники, должны выдерживать минимальные температуры, которые встречаются в интервалами в десятилетия [30].

Использование интродуцентов в условиях Вологодской области ограничивается устойчивостью растений к суровым климатическим условиям. Даже незначительные, но часто повторяющиеся повреждения однолетних побегов могут привести к гибели растений.

В течение года морозоустойчивость древесных растений изменяется очень сильно: максимальная наблюдается зимой, минимальная – летом. Кроме того, на содержание запасных веществ в клетках растений оказывают влияние поздневесенние и раннеосенние заморозки. Как отмечает И.И. Туманов [18, с. 152], «от осенних заморозков обычно страдают растения, отличающиеся слабой морозостойкостью вообще. Они характеризуются длительным периодом роста побегов, часто отсутствием к началу осени ярко выраженных верхушечных почек на однолетних побегах, слабым одревеснением побегов и недостаточной закалкой к морозам. Получив первые повреждения от осенних заморозков, такие растения еще больше страдают от сильных морозов зимой. В отличие от осенних заморозков весенние, как правило, повреждают древесные и кустарниковые виды и с хорошей морозостойкостью». Основная причина этого – малая требовательность морозостойких растений к теплу, что вызывает отклик у них на первое потепление. Спровоцированные на рост растения страдают от ранневесенних заморозков, повреждающих листья, побеги, у раннецветущих – бутоны и цветки. Повторная дефолиация в период поздневесенних заморозков уменьшает концентрацию сахаров и, как следствие, понижает последующую морозоустойчивость [47]. Результаты полевых наблюдений и данные математического моделирования указывают на повышенный риск повреждения растений поздневесенними заморозками, несмотря на общие тенденции потепления климата и более раннее начало вегетации [1, 2, 11, 14, 20]. Кроме того, зимостойкость древесных растений зависит от ряда факторов и в отдельные годы может смещаться в ту или иную сторону.

В связи с тем, что погодные условия предыдущего года играют важнейшую роль в накоплении запасных веществ в клетках древесных растений, исследование динамики содержания сахарозы в клетках тканей однолетних побегов изучаемых древесных видов проводилось в периоды активного роста и вынужденного покоя с сентября 2015 г. по август 2016 г.

В целом 2015 г. для Вологодской области был теплым. Весенне-летний период характеризовался более высокими температурами по сравнению с нормой. Переход через 0°C в сторону увеличения произошел с 28 марта по 2 апреля (раньше среднемноголетних сроков на 5–11 дней). Лишь в первой декаде июля отмечены аномалии температуры воздуха: среднесуточные температуры с 5 июля до конца декады были ниже нормы на $3\text{--}7^{\circ}\text{C}$; в ряде районов области наблюдали заморозки на почве.

Осенне-зимний период также характеризовался более теплым температурным режимом по сравнению с нормой. Продолжительность вегетационного периода составила 158–161 день при норме 152–164 дня [8]. В целом погодные условия весны, лета и начала осени 2015 г. создали благоприятные условия для накопления растениями запасных веществ.

Максимальное содержание сахарозы у изученных видов зафиксировано в октябре–ноябре – 0,305–0,962 мг/г в зависимости от вида. Накопление водорастворимых сахаров происходит летом за счет фотосинтеза, а также в конце осени, когда листья уже опали. Наличие сахарозы в клетках тканей побегов является типичным для лиственных древесных видов и связано с гидролизом крахмала в ответ на понижение температуры [27, 44, 45, 50]. Кроме того, в холодное время года ограничивается использование сахарозы на ростовые процессы, т. к. при низких температурах рост полностью ингибируется.

В осенний срок фиксации температура воздуха колебалась от +6 до +1 °С, т. е. соответствовала указанному ранее температурному диапазону, при котором крахмал превращается в сахара.

Минимальное содержание сахарозы у большинства видов зафиксировано в период с января по май (у некоторых видов падает до 0,019 мг/г), что можно связать с гидролизом сахара на глюкозу и фруктозу и расходом его на поддержание устойчивости в зимний период. После начала вегетации (май) уровень сахарозы постепенно растет за счет фотосинтеза и к августу у большинства растений превышает значение 0,200 мг/г (см. таблицу).

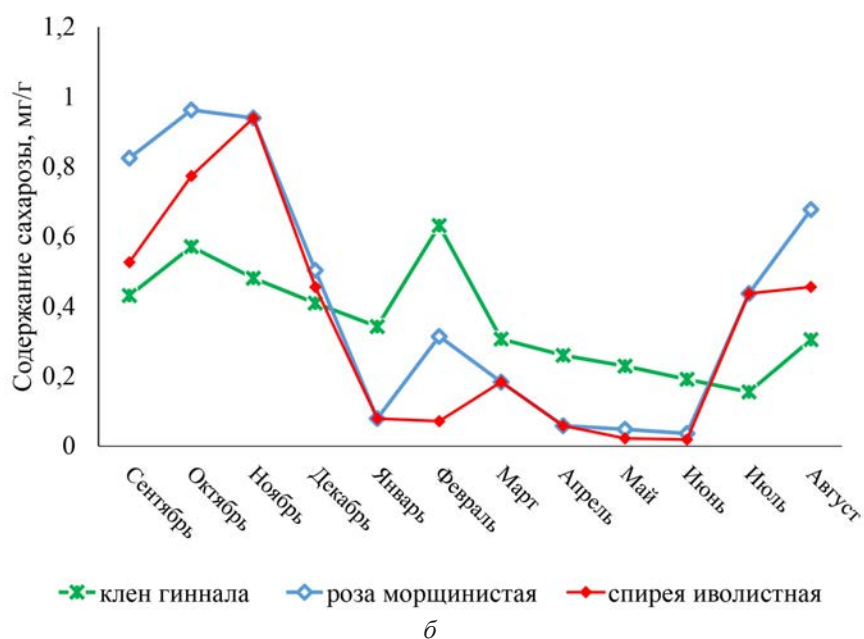
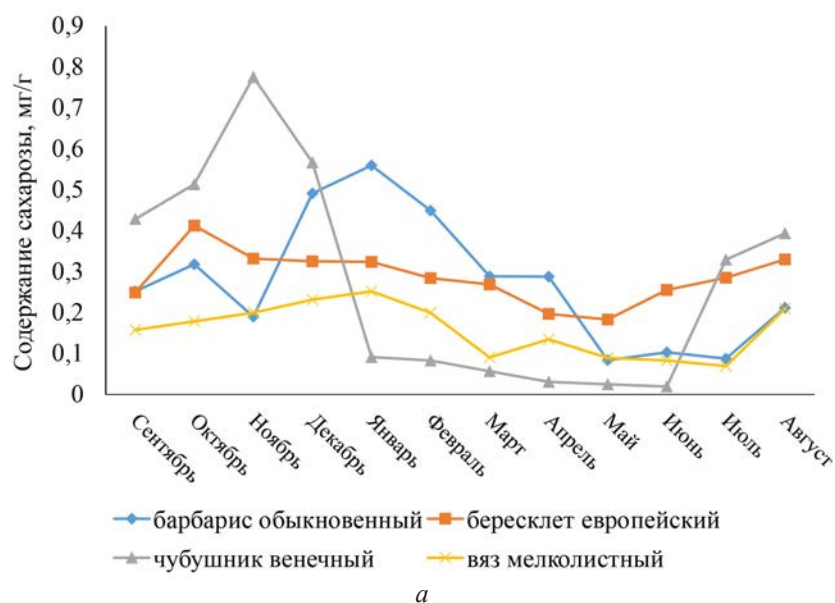
У изученных видов максимальное (минимальное) содержание сахара существенно варьирует по месяцам в течение изучаемого периода. На графиках (см. рисунок) прослеживается ярко выраженная дифференциация видов по вступлению в периоды зимнего максимума и летнего минимума.

В октябре с переходом через +5 °С в сторону понижения температуры, который произошел 12–14 октября, что на 4–9 дней позднее среднесезонных сроков в центральных и западных районах области и на 10–14 дней позднее в северных и восточных районах, наблюдается повышение содержания сахаров у всех исследованных видов. Это следует рассматривать как подготовку к зиме.

Зимний режим погоды (переход через 0 °С в сторону понижения) в области установился 26 ноября, на месяц позднее многолетних сроков [9]. В ноябре отмечен выход на максимум содержания сахарозы в клетках тканей побегов пузыреплодника калинолистного – 0,952 мг/г, спиреи иволистной – 0,939 мг/г, чубушника венечного – 0,775 мг/г. Для остальных видов зафиксировано незначительное снижение сахаров, что может свидетельствовать о некоторой физиологической перестройке растений из-за понижения температуры окружающего воздуха.

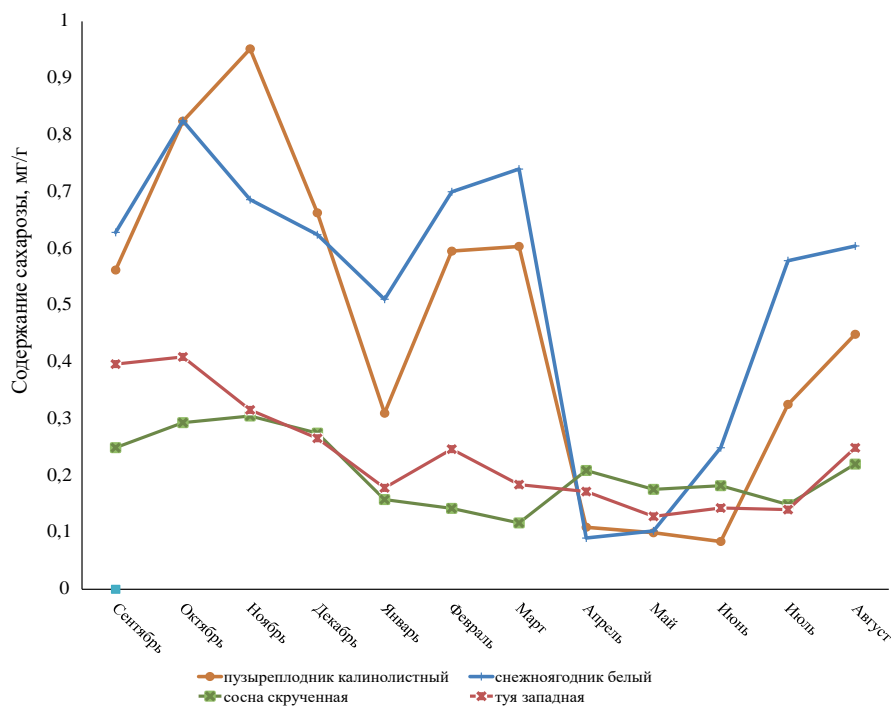
Начало 2016 г. отличалось аномально низкими температурами. Средняя температура первой декады января оказалась на 7–10 °С ниже нормы. В целом погода в январе была неустойчива: чередовались волны тепла и холода. В январе отмечались зимний минимум содержания сахаров у спиреи иволистной, чубушника венечного, розы морщинистой, пузыреплодника калинолистного, клена гиннала, снежноягодника белого и повышение содержания сахаров у дерена белого, барбариса обыкновенного, вяза мелколистного.

Холодная погода в третьей декаде апреля спровоцировала некоторый рост уровня сахаров в клетках однолетних побегов барбариса обыкновенного, вяза мелколистного. Для остальных видов характерно постепенное снижение содержания сахаров, что может свидетельствовать об израсходовании растениями всех запасных веществ в период низких температур.

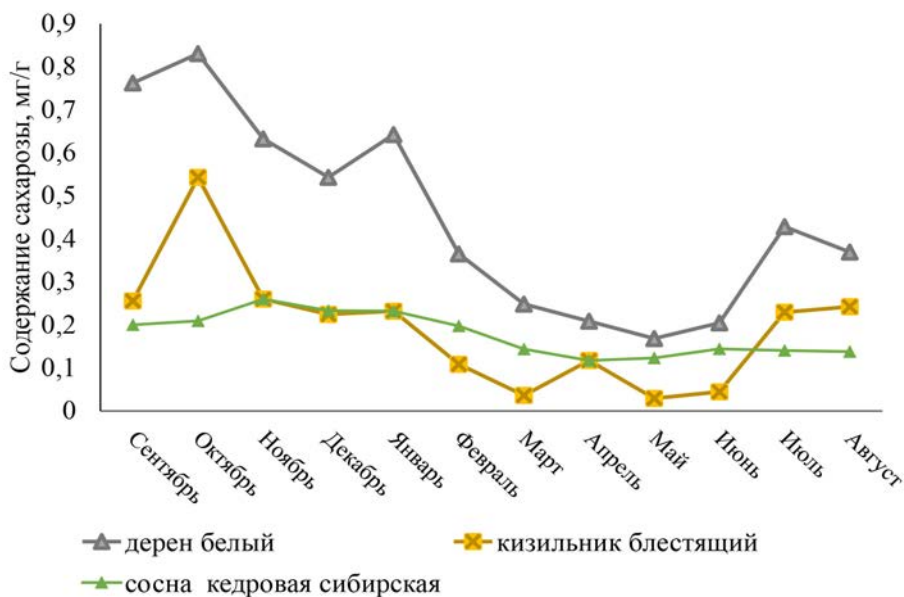


Динамика содержания сахарозы в однолетних побегах древесных видов-интродуцентов (мг/г): *a* – древесные виды из Южной Европы, Крыма, Средней Азии, с Кавказа; *б* – дальневосточные виды

Dynamics of sucrose content in annual shoots of woody introduced species, mg/g: *a* – woody species from Southern Europe, the Crimea, Central Asia, the Caucasus; *б* – Far Eastern species



6



2

Динамика содержания сахарозы в однолетних побегах древесных видов-интродуцентов (мг/г): *в* – североамериканские виды; *з* – сибирские виды

Dynamics of sucrose content in annual shoots of woody introduced species, mg/g: *в* – North American species; *з* – Siberian species

К началу вегетационного периода содержание сахаров в клетках тканей однолетних побегов интродуцированных видов снижается (см. рисунок) до 0,029–0,183 мг/г в зависимости от вида. Запасные вещества дополнительно расходуются на распускание почек, рост побегов и листьев, а у плодоносящих – на цветение. Однако запасы органических веществ должны тратиться не полностью. Часть их остается в тканях и может участвовать в восстановлении ассимиляционного аппарата после повреждения его поздневесенними заморозками или насекомыми. Для физиологической перестройки требуется время и определенный ход изменения внешних условий [18]. Так, в летний период при вегетации за счет фотосинтеза постепенно накапливаются сахара в клетках тканей побегов всех изучаемых видов. Наибольшие темпы прироста сахарозы отмечаются у розы морщинистой (0,036–0,962 мг/г), спиреи иволистной (0,019–0,939 мг/г), снежноягодника белого (0,90–0,825 мг/г).

Несмотря на то, что изученные виды отличаются как по абсолютному содержанию сахарозы, так и по его динамике в течение изучаемого периода, можно выявить общие закономерности. Например, содержание сахарозы и его динамика различны в зависимости от происхождения видов, их зимостойкости и жизненной формы (дерево, кустарник).

Древесные виды: вяз мелколистный, сосна скрученная, туя западная, сосна кедровая сибирская – характеризуются относительно невысоким накоплением сахарозы в осенний период и менее выраженными колебаниями ее содержания в зависимости от сезона. Диапазон изменений составляет не более 4 раз (см. таблицу). Можно предположить, что в поддержании зимостойкости данных видов важное значение имеют не только сахара, но и другие соединения (белки, липиды, аминокислоты). Все кустарниковые виды, напротив, характеризуются явно выраженным накоплением сахарозы осенью (максимумы приходятся на октябрь или ноябрь) и затем существенными колебаниями содержания сахара в зависимости от месяца. Диапазон изменений может достигать 10 раз и более.

Чубушник венечный (происхождение – Южная Европа) накапливает сахарозу в ноябре, а затем резко расходует ее к январю (колебания – свыше 40 раз), что происходит на фоне очень низкой зимостойкости растения (рис., *а*).

У кустарников, происходящих с Дальнего Востока (клен гиннала, роза морщинистая, спирея иволистная), осенний максимум сахарозы приходится на октябрь–ноябрь, к январю содержание сахара уменьшается, в феврале–марте повышается в 1,8–3,8 раза относительно января, а затем снижается до уровня летних месяцев (рис., *б*). Однако клен гиннала имеет высокую зимостойкость, а побеги розы морщинистой и спиреи иволистной как однолетние, так и многолетние подвержены повреждениям в зимний период (см. таблицу). И именно у этих растений в ноябре–январе заметно расходуются сахароза (падение в 10 раз).

Североамериканские виды кустарников (пузыреплодник калинолистный, снежноягодник белый) после осеннего максимума имеют заметное снижение содержания сахара к январю (1,5–3,0), в феврале и марте вновь происходит весьма ощутимое увеличение количества сахарозы (1,5–2,0 раза), затем – резкое расходование к апрелю и быстрое накопление после начала вегетации (рис., *в*). Такие существенные колебания сахарозы сопровождаются и значительными повреждениями растений в зимний период – IV балла по шкале зимостойкости Главного ботанического сада (см. таблицу).

Подготовленность древесных растений-интродуцентов к зиме

Вид	Зимостойкость, балл [1]	Индекс обмерзания, % [1]	Содержание сахарозы		
			краткая характеристика динамики в течение года	минимум, мг/г	максимум, мг/г
Барбарис обыкновенный	II	6,2	Значительные колебания	0,084	0,559
Бересклет европейский	I-II	6,0	Накопление к октябрю и плавное расходование	0,183	0,412
Дерен белый	II	5,8		0,168	0,830
Кизильник блестящий	II	5,3		0,029	0,543
Клен гиннала	I-II	0,1	Накопление к октябрю и плавное расходование с повышением концентрации в феврале	0,155	0,631
Пузыреплодник калинолистный	IV	14,6	Накопление к ноябрю, резкое снижение в январе, повышение в январе-марте и резкое падение в апреле	0,326	0,952
Роза морщинистая	III-IV	11,7-20,0	Накопление к октябрю, резкое падение в январе, повышение в феврале и плавное расходование	0,036	0,962
Снежноягодник белый	IV	10,0-20,8	Накопление к октябрю, снижение в январе с дальнейшим повышением с января по март и резким падением в апреле	0,090	0,825
Спирея иволистная	IV	23,8-28,0	Повышение к ноябрю, резкое падение в январе	0,019	0,939
Чубушник венечный	V	33,3	Повышение в ноябре, резкое снижение в январе без последующих колебаний	0,019	0,775
Вяз мелколистный	II-IV	0,3-21,9	Незначительные колебания в течение года	0,069	0,252
Сосна кедровая сибирская	II	0,2		0,112	0,260
Сосна скрученная	I	0,0	Незначительные колебания с максимумом в ноябре	0,117	0,305
Туя западная	II	0,0-10,9	Накопление к октябрю, плавное снижение к январю и незначительные колебания с феврала по май	0,128	0,409

Кустарники, естественный ареал которых – Сибирь (дерен белый, кизильник блестящий), максимум сахарозы накапливают в октябре, в ноябре–декабре она расходуется, в январе происходит некоторое повышение ее содержания (более выражено у дерена белого), затем, до мая, – плавное снижение. После начала активной вегетации сахароза вновь накапливается (рис., *з*).

У кустарников, выходцев из более южных районов (барбарис обыкновенный, бересклет европейский), общих закономерностей не выявлено. Если бересклет европейский характеризуется накоплением сахарозы к октябрю и ее равномерным расходом к маю, то у барбариса обыкновенного более выражены колебания сахарозы с максимумом в январе (см. рисунок, *а*).

Графики содержания водорастворимых сахаров в клетках тканей однолетних побегов исследуемых растений хорошо согласуются с данными, полученными в ходе оценки зимостойкости и морозоустойчивости изучаемых видов (см. таблицу).

У исследованных растений можно выделить несколько стратегий накопления и расходования сахарозы. Виды, более устойчивые к местным условиям и показавшие довольно высокие зимостойкость и морозоустойчивость (бересклет европейский, кизильник блестящий, дерен белый, клен гиннала), максимальное содержание сахарозы накапливают к октябрю, а затем в ноябре–марте расходуют ее довольно плавно, при этом она, вероятно, гидролизует на фруктозу и глюкозу, тем самым повышая общую концентрацию водорастворимых сахаров.

Интродуцированные виды деревьев (сосна кедровая сибирская, сосна скрученная, туя западная, вяз мелколистный) плавно накапливают и расходуют сахарозу без ярко выраженных минимумов и максимумов, что обеспечивает высокую/достаточно высокую устойчивость растения к холоду в зимних условиях.

У видов, обладающих относительно низкими зимостойкостью и морозоустойчивостью (спирея иволистная, чубушник венечный, пузыреплодник калинолистный), осеннее накопление сахарозы наступает позже – в ноябре, а в декабре–январе происходит резкое снижение ее содержания, что может свидетельствовать о более выраженной (повреждающей) реакции этой группы растений на понижение температуры.

Дерен белый и кизильник блестящий, имеющие сформированные в ходе эволюции механизмы адаптации к низким температурам воздуха, демонстрируют дифференциацию сахаров в течение зимнего покоя, характерную для аборигенных видов, с заметными минимумами и максимумами содержания сахара в зимний период.

Бересклет европейский, хотя и не имеет ярко выраженной дифференциации сахара в клетках тканей однолетних побегов, хорошо зарекомендовал себя в условиях Вологодской области.

Заключение

Полученные нами результаты подчеркивают эволюционную важность устойчивости к холоду у древесных видов, которая сохраняется, даже если растения в интродукционном испытании выращиваются в новых условиях. Содержание и динамика сахарозы в основном хорошо согласуются с данными по зимостойкости и морозоустойчивости растений.

Так, выделяются три группы растений-интродуцентов, отличающихся по накоплению и расходованию сахарозы.

Первая группа – наиболее устойчивые к местным условиям кустарники-интродуценты (бересклет европейский, кизильник блестящий, дерен белый, клен гиннала), накапливающие максимальное содержание сахарозы в октябре–ноябре, а затем плавно расходующие ее.

Вторая группа – деревья-интродуценты (сосна скрученная, сосна кедровая сибирская, туя западная), характеризующиеся высоким уровнем зимостойкости на фоне плавного накопления и расходования сахарозы. Данные группы растений могут быть рекомендованы для озеленения малых северных городов.

Третья группа – кустарники-интродуценты (чубушник венечный, пузыреплодник калинолистный, спирея иволистная) – наиболее чувствительны к комплексу зимних условий. При продвижении этих видов на север могут потребоваться дальнейшие интродукционные испытания.

Таким образом, устойчивость к холоду и динамику содержания сахарозы в клетках тканей растений в разное время года следует учитывать при принятии решения об использовании видов в зеленом строительстве северных городов и поселков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Андропова М.М. Зимостойкость и морозоустойчивость древесных видов в антропогенной среде Европейского Севера России // Успехи современного естествознания. 2018. № 5. С. 26–32. Andronova M.M. Winter Hardiness and Frost Resistance of Wood Species in the Anthropogenic Environment of European North of Russia. *Uspekhi sovremennoego estestvoznaniya* [Advances in Current Natural Sciences], 2018, no. 5, pp. 26–32. DOI: <https://doi.org/10.17513/use.36750>

2. Бабич Н.А., Карбасникова Е.Б., Долинская И.С. Интродуценты и экстразональные виды в антропогенной среде (на примере г. Вологды): моногр. Архангельск: ИПЦ САФУ, 2012. 184 с. Babich N.A., Karbasnikova E.B., Dolinskaya I.S. *Introduced and Extrazonal Species in Anthropogenic Environment (Case Study of the City of Vologda)*: Monograph. Arkhangelsk, IPC NArFU Publ., 2012. 184 p.

3. Бессчетнова Н.Н. Содержание жиров в клетках побегов плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Изв. вузов. Лесн. журн. 2012. № 4. С. 48–55. Besschetnova N.N. Fat Content in Shoot Cells of Scotch Pine Elite Trees. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2012, no. 4, pp. 48–55. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/a5f/bpb6.pdf>

4. Бессчетнова Н.Н. Селекционно-генетические аспекты формирования, совершенствования и использования генофонда сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.): дис. ... д-ра с.-х. наук. Н. Новгород, 2016. 573 с. Besschetnova N.N. *Breeding and Genetic Aspects of the Formation, Improvement and Use of the Gene Pool of Scots Pine (Pinus sylvestris L.)*: Dr. Agric. Sci. Diss. Nizhny Novgorod, 2016. 573 p.

5. Бессчетнова Н.Н., Кулькова А.В. Содержание запасных питательных веществ в клетках тканей годичных побегов представителей рода ель (*Picea* L.) в условиях Нижегородской области // Изв. вузов. Лесн. журн. 2019. № 6. С. 52–61. Besschetnova N.N., Kul'kova A.V. The Content of Reserve Nutrients in the Cells of Annual Shoot Tissues of the Representatives of the Spruce (*Picea* L.) Genus in Nizhny Novgorod Region. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2019, no. 6, pp. 52–61. DOI: <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.6.52>

6. Веретенников А.В. Физиология растений. М.: Акад. проект, 2006. 480 с. Veretennikov A.V. *Plant Physiology*. Moscow, Akademicheskij proyekt Publ., 2006. 480 p.

7. Воробьев Р.А. Эколого-физиологические особенности видов рода ель (*Picea* L.) при оценке перспективности интродукции в Нижегородской области: дис. ... канд. биол. наук. М., 2014. 247 с. Vorob'yev R.A. *Ecological and Physiological Features of Species of the Genus Spruce (Picea L.) when Assessing the Prospects of Introduction in the Nizhny Novgorod Region*: Cand. Biol. Sci. Diss. Moscow, 2014. 247 p.

8. Доклад о состоянии и охране окружающей среды Вологодской области в 2015 году / Правительство Вологодской области, Департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Вологодской области. Вологда, 2016. 232 с. *Report on the Environmental State and Protection of the Vologda Region in 2015*. Government of the Vologda Region, Department of Natural Resources and Environmental Protection of the Vologda Region. Vologda, Sad-ogorod Publ., 2016. 232 p.

9. Доклад о состоянии и охране окружающей среды Вологодской области в 2016 году / Правительство Вологодской области, Департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Вологодской области. Вологда, 2017. 250 с. *Report on the Environmental State and Protection of the Vologda Region in 2016*. Government of the Vologda Region, Department of Natural Resources and Environmental Protection of the Vologda Region. Vologda, Sad-ogorod Publ., 2017. 250 p.

10. Залывская О.С. Комплексная оценка адаптивной способности интродуцентов // Изв. вузов. Лесн. журн. 2014. № 6. С. 161–166. Zalyvskaya O.S. Comprehensive Evaluation of Adaptive Capacity of Introduced Species. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2014, no. 6, pp. 161–166. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/ea7/2/-kompleksnaya-otsenka-adaptivnoy-sposobnosti-introdutsentov.pdf>

11. Залывская О.С., Бабич Н.А. Зимостойкость и морозостойчивость интродуцентов // Вестн. МГУЛ – Лесн. вестн. 2014. № 1. С. 105–110. Zalyvskaya O.S., Babich N.A. Winter Hardiness and Resistance to Frost Introduced Species. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoy vestnik* [Forestry Bulletin], 2014, no. 1, pp. 105–110.

12. Латин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М., 1973. С. 7–67. Lapin P.I., Sidneva S.V. Assessment of Prospects for the Introduction of Woody Plants according to Visual Observations. *Experience of Woody Plant Introduction*. Moscow, 1973, pp. 7–67.

13. Лысиков А.Б. К вопросу о зимостойкости декоративных культур // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2016. № 44. С. 39–43. Lysikov A.B. Issue of Winter Hardiness of Ornamental Crops. *Aktual'nyye problemy lesnogo kompleksa*, 2016, no. 44, pp. 39–43.

14. Малаховец П.М., Тисова В.А. Зимостойкость интродуцированных древесных растений в условиях Севера // Изв. вузов. Лесн. журн. 1995. № 2-3. С. 25–30. Malakhovets P.M., Tisova V.A. Winter Hardiness of Introduced Woody Plants in the North. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 1995, no. 2-3, pp. 25–30. URL: http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/5a2/25_29.pdf

15. Мартынов Л.Г. Ритм сезонного развития и зимостойкость европейских видов древесных растений в подзоне средней тайги Республики Коми // Изв. СамНЦ РАН. 2015. Т. 17, № 5. С. 155–159. Martynov L.G. Rhythm of Seasonal Development and Winter Hardiness of European Woody Plants in the Middle Taiga Subzone of Komi Republic. *Izvestiya Samarского nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*, 2015, vol. 17, no. 5, pp. 155–159.

16. Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. Л.: Агропромиздат, 1987. 430 с. *Methods of Biochemical Analysis of Plants*. Ed. by A.I. Ermakov. Leningrad, Agropromizdat Publ., 1987. 430 p.

17. Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс: доложено на LXIV ежегодном Тимирязевском чтении 3 июня 2003 г. М.: Наука, 2007. 54 с. Trunova T.I. *A Plant and Low Temperature Stress*. Moscow, Nauka Publ., 2007. 54 p.

18. Туманов И.И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1940. 366 с. Tumanov I.I. *Physiological Basis of Winter Hardiness of Cultivated Plants*. Moscow, Sel'hozgiz Publ., 1940. 366 p.
19. Allen S., Barros V., Burton I., Campbell-Lendrum D., Cardona O., Cutter S. et al. Summary for Policymakers. *Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation*. Ed. by C.B. Field, V. Barros, T.F. Stocker, Q. Dahe. Cambridge, Cambridge University Press, 2012, pp. 3–22. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9781139177245.003>
20. Augspurger C.K. Reconstructing Patterns of Temperature, Phenology, and Frost Damage over 124 Years: Spring Damage Risk is Increasing. *Ecology*, 2013, vol. 94, iss. 1, pp. 41–50. DOI: <https://doi.org/10.1890/12-0200.1>
21. Cavender-Bares J. Impacts of Freezing on Long Distance Transport in Woody Plants. *Vascular Transport in Plants*. Ed. by N.M. Holbrook, M.A. Zwieniecki. USA, Academic Press, 2005, pp. 401–424. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-012088457-5/50021-6>
22. Charra-Vaskou K., Charrier G., Wortemann R., Beikircher B., Cochard H., Ameglio H., Mayr S. Drought and Frost Resistance of Trees: A Comparison of Four Species at Different Sites and Altitudes. *Annals of Forest Science*, 2012, vol. 69, iss. 3, pp. 325–333. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0160-5>
23. Dormling I. Bud Dormancy, Frost Hardiness, and Frost Drought in Seedlings of *Pinus sylvestris* and *Picea abies*. *Advances in Plant Cold Hardiness*. Ed. by P.H. Li, L. Christersson. Boca Raton, FL, CRC Press, 1993, pp. 285–298. DOI: <https://doi.org/10.1201/9781351069526-20>
24. Grabherr G., Gottfried M., Pauli H. Climate Effects on Mountain Plants. *Nature*, 1994, vol. 369, p. 448. DOI: <https://doi.org/10.1038/369448a0>
25. Jalili A., Jamzad Z., Thompson K., Araghi M.K., Ashraf S., Hasaninejad M., Panahi P., Hooshang N., Azadi R., Tavakol M.S., Palizadar M., Rahmanpour A., Farghadan F., Mirhosaini S.G., Parvaneh K. Climate Change, Unpredictable Cold Waves and Possible Brakes on Plant Migration. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, vol. 19, iss. 5, pp. 642–648. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00553.x>
26. Kalberer S.R., Wisniewski M., Arora R. Deacclimation and Reacclimation of Cold-Hardy Plants: Current Understanding and Emerging Concepts. *Plant Science*, 2006, vol. 171, iss. 1, pp. 3–16. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.02.013>
27. Kasuga J., Arakawa K., Fujikawa S. High Accumulation of Soluble Sugars in Deep Supercooling Japanese White Birch Xylem Parenchyma Cells. *New Phytologist*, 2007, vol. 174, iss. 3, pp. 569–579. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02025.x>
28. Kodra E., Steinhäuser K., Ganguly A.R. Persisting Cold Extremes under 21st-Century Warming Scenarios. *Geophysical Research Letters*, 2011, vol. 38, iss. 8, art. L08705. DOI: <https://doi.org/10.1029/2011GL047103>
29. Krasova N.G. Parameters of Apple Tree Variety Resistant to Winter Unfavorable Conditions. *Vestnik OrelGAU*, 2013, vol. 2(41), pp. 73–77.
30. Kreyling J. Winter Climate Change: A Critical Factor for Temperate Vegetation Performance. *Ecology*, 2010, vol. 91, iss. 7, pp. 1939–1948. DOI: <https://doi.org/10.1890/09-1160.1>
31. Kreyling J., Schmid St., Aas G. Cold Tolerance of Tree Species is Related to the Climate of Their Native Ranges. *Journal of Biogeography*, 2015, vol. 42, iss. 1, pp. 156–166. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.12411>
32. Larcher W. Resistenzphysiologische Grundlagen der evolutiven Kälteakklimatisation von Sproßpflanzen. *Plant Systematics and Evolution*, 1981, vol. 137, pp. 145–180. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00989871>
33. Larcher W. *Physiological Plant Ecology*. Berlin, Springer, 2003. 513 p. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-662-05214-3>

34. Lemoine D.G., Granier A., Cochard H. Mechanism of Freeze-Induced Embolism in *Fagus sylvatica* L. *Trees*, 1999, vol. 13, no. 4, pp. 206–210. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004680050234>
35. Lenoir J., Gégout J.C., Marquet P.A., de Ruffray P., Brisse H. A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation during the 20th Century. *Science*, 2008, vol. 320, iss. 5884, pp. 1768–1771. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
36. Levitt J. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Vol. 1. New York, Academic Press, 1980. 497 p.
37. Li Ch., Puhakainen T., Welling A., Viherä-Aarnio A., Ernstsén A., Junttila O., Heino P., Palva E.T. Cold Acclimation in Silver Birch (*Betula pendula*). Development of Freezing Tolerance in Different Tissues and Climatic Ecotypes. *Physiologia Plantarum*, 2002, vol. 116, iss. 4, pp. 478–488. DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2002.1160406.x>
38. Nathan R., Horvitz N., He Y., Kuparinen A., Schurr F.M., Katul G.G. Spread of North American Wind-Dispersed Trees in Future Environments. *Ecology Letters*, 2008, vol. 14, iss. 3, pp. 211–219. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01573.x>
39. Parmesan C., Yohe G. A Globally Coherent Fingerprint of Climate Change Impacts across Natural Systems. *Nature*, 2003, vol. 421, pp. 37–42. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature01286>
40. Petoukhov V., Semenov V.A. A Link between Reduced Barents-Kara Sea Ice and Cold Winter Extremes over Northern Continents. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2010, vol. 115, iss. D21, art. D21111. DOI: <https://doi.org/10.1029/2009JD013568>
41. Sakai A. Studies on the Frost-Hardiness of Woody Plants. I. The Causal Relation between Sugar Content and Frost-Hardiness. *Contributions from the Institute of Low Temperature Science*, 1962, no. B11, pp. 1–40.
42. Sakai A., Larcher W. *Frost Survival of Plants*. Berlin, Springer, 1987. 321 p. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-642-71745-1>
43. Sakai A., Weiser C.J. Freezing Resistance of Trees in North America with Reference to Tree Regions. *Ecology*, 1973, vol. 54, iss. 1, pp. 118–126. DOI: <https://doi.org/10.2307/1934380>
44. Sauter J.J., Kloth S. Changes in Carbohydrates and Ultrastructure in Xylem Ray Cells of *Populus* in Response to Chilling. *Protoplasma*, 1987, vol. 137, pp. 45–55. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01281175>
45. Sauter J.J., van Cleve B. Storage, Mobilization and Interrelations of Starch, Sugars, Protein and Fat on the Ray Storage Tissue of Poplar Trees. *Trees*, 1994, vol. 8, pp. 297–304. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00202674>
46. Strimbeck G.R., Schaberg P.G., Fossdal C.G., Schröder W.P., Kjellsen T.D. Extreme Low Temperature Tolerance in Woody Plants. *Frontiers in Plant Science*, 2015, vol. 6, art. 884. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00884>
47. Thomas F.M., Meyer G., Popp M. Effects of Defoliation on the Frost Hardiness and the Concentrations of Soluble Sugars and Cyclitols in the Bark Tissue of Pedunculate Oak (*Quercus robur* L.). *Annals of Forest Science*, 2004, vol. 61, no. 5, pp. 455–463. DOI: <https://doi.org/10.1051/forest:2004039>
48. Vavrus S., Walsh J.E., Chapman W.L., Portis D. The Behavior of Extreme Cold Air Outbreaks under Greenhouse Warming. *International Journal of Climatology*, 2006, vol. 26, pp. 1133–1147. DOI: <https://doi.org/10.1002/joc.1301>
49. Wisniewski M., Gusta L.V. The Biology of Cold Hardiness: Adaptive Strategies Preface. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, vol. 106, pp. 1–3. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.03.001>
50. Yamada Y., Awano T., Fujita M., Takabe K. Living Wood Fibers Act as Large-Capacity “Single-Use” Starch Storage in Black Locust (*Robinia pseudoacacia*). *Trees*, 2011, vol. 25, iss. 4, pp. 607–616. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0537-3>