

УДК 581.19:582.572.43:582.572.224

## ЯВИЩЕ ТИПОВОЇ КОНВЕРГЕНТНОЇ СТІЙКОСТІ НА ПРИКЛАДІ РОДІВ *ALOE L.* ТА *AGAVE L.*

Л. Г. Маргітай

**Явище типової конвергентної стійкості на прикладі родів *Aloe L.* і *Agave L.* — Л. Г. Маргітай** — Проведено аналіз літературних даних та результатів порівняльного дослідження вмісту фотосинтезуючих пігментів, макроелементів, електрофоретичних спектрів легкорозчинних цитоплазматичних білків, нуклеопротеїдів, ліпопротеїдів та спектрів множинних молекулярних форм пероксидази в листках рослин різних видів, що належать до родів *Aloe* і *Agave*. Виявлено, що подібність анатомо-морфологічних характеристик представників цих двох родів має тісний позитивний кореляційний зв'язок з подібністю фізіолого-біохімічних показників. Центром походження агав є Нагірно-Мексиканська ботаніко-географічна провінція, а алое – посушливі області Південної і тропічної Африки (Капська земля). Подібність клімату в цих районах (нестача вологи, високі температури повітря і ґрунту, інтенсивна сонячна радіація, часто досить велика висота над рівнем моря) зумовила формування в ході природного добору ряду спільних пристосувальних рис у представників цих двох родів і створення у них значного адаптаційного потенціалу. На нашу думку, роди *Aloe* і *Agave* можуть бути яскравим прикладом явища типової конвергентної стійкості, описаного професором П. А. Генкелем, тобто подібності, викликаній однаковими умовами існування.

**Ключові слова:** *Aloe*, *Agave*, стійкість, подібність.

**Адреса:** Ужгородський національний університет, кафедра генетики і фізіології рослин, вул. Волошина 32, м. Ужгород, 88000, Україна, e-mail: bio@univ.uzhgorod.ua

**Similarity of the mechanisms of adaptation to the negative environmental factors between *Aloe L.* and *Agave L.* genera. — L. G. Margitay** — Comparative investigation of the photosynthetic pigments, ions ( $Ca^{2+}$ ,  $K^+$ ,  $Na^+$ ), soluble proteins content in the leaves of acclimatized species of *Aloe* and *Agave* genera and analysis of literature has been done. Although *Agaves* originated from North America and *Aloes* from South Africa, they have similar mechanisms of adaptation to the negative environmental factors such as: water deficit, high temperature of soil and air, high sun radiation etc.

**Key words:** *Aloe L.*, *Agave L.*, adaptation, similarity.

**Address:** Genetics and Plant Physiology Dept., Uzhgorod National University, Voloshina Str. 32, 88000, Uzhgorod, Ukraine, e-mail: bio@univ.uzhgorod.ua

### Вступ

Активне ставлення рослинного організму до зовнішнього середовища проявляється в його адаптивних можливостях, стійкості до несприятливих факторів. Адаптація супроводжується біохімічними, фізіологічними, гісто-морфологічними та іншими змінами в організмі. В основі всіх форм і видів пристосувальних змін лежить перебудова біохімічної організації організму та його метаболізму. При цьому відбуваються зміни на молекулярному рівні, пов'язані з біохімічною перебудовою структурних, функціональних, каталітичних (ферментативних), захисних (імунних), енергетичних та інших механізмів [2, 16, 22, 25, 38, 42, 46].

Рослини, що належать до родів *Aloe L.* і *Agave L.* – це багаторічні листкові сукуленти, які мають багато рис подібності як за анатомо-морфологічними, так і за фізіолого-біохімічними параметрами. Про це свідчать аналіз даних літератури та проведене нами порівняльне дослідження фізіолого-біохімічних показників. В той же час, слід звернути увагу на те, що вони походять із до-

сить віддалених між собою частин Земної кулі. Центром походження агав є Нагірно-Мексиканська ботаніко-географічна провінція, а алое – посушливі області південної і тропічної Африки (Капська земля).

Обидва роди включають в себе значну кількість видів (близько 300 видів в роді *Agave*, і 450 – *Aloe*) і володіють великою морфологічною різноманітністю, яка дозволяє їм займати різні екологічні ніші [11, 17, 64–66]. Представники цих родів володіють значною стійкістю проти таких негативних факторів як посуха, високі температури повітря і ґрунту, інтенсивна сонячна радіація та ін. Зрізані квітконоси агав та пагони алое зберігають життєздатність більше року і можуть після цього вкорінюватися.

Незважаючи на значну кількість досліджень, присвячених біохімічному складу листків алое і агав, наявна інформація розрізнена і висвітлює лише окремі аспекти проблеми адаптації і стійкості.

В даній роботі зроблена спроба проаналізувати і систематизувати результати власних досліджень а також дані літератури стосовно особливостей механізмів адаптації даних родів.

### Обговорення результатів

Рослини родів *Agave* і *Aloe* — це покритонасінні рослини, які відносяться до класу ліліопсиди або однодольні (*Liliopsida* або *Monocotyledones*), підкласу ліліїдні (*Liliidae*), порядку лілієцвіті (*Liliales*).

Рід *Agave* відноситься до триби агавових (*Agaveae*), родини агавових (*Agavaceae*). Цей рід включає в себе близько 300 видів [18, 19].

Рід *Aloe*, який нараховує близько 450 видів, різновидностей і гібридів [13], належить до родини асфodelових (*Asphodelaceae*) [18]. Згідно інших авторів рід *Aloe* відноситься до родини лілійних (*Liliaceae*) [17, 31, 47].

Центром походження агав є Нагірно-Мексиканська ботаніко-географічна провінція. У дикому стані вони дуже поширені в Північній і Центральній Америці, особливо в Мексиці, Бразилії. Дуже різноманітні агави на Багамських островах і Ямайці. Батьківщиною представників роду *Aloe* є посушливі області південної і тропічної Африки (Капська земля), розповсюджені вони також на островах Сокотра і Мадагаскар, у Південній Аравії. Культурний ареал багатьох агав, як і багатьох видів алое, які розводили ще в кінці XII ст. в якості декоративно-листяних, технічних і лікарських рослин охоплює більшість південноєвропейських і південноазійських країн. Деякі види, наприклад, *Agava americana* L., *Aloe arborescens* Mill., здичавіли і натуралізувалися в різних районах Індії і особливо Середземномор'я, де вони стали однією з характерних рис ландшафту [31].

Агави — це багаторічні вічнозелені, ксерофільні або сукулентні, трав'янисті або півкущі, стеблові або безстеблові, більшою частиною з короткими або добре розвиненими здерев'янілими стеблами, які інколи досягають великих розмірів (у агави Карвінського (*Agave Karwinskii*) до 4 м). Листки міцні, більшою частиною соковиті, зібрані у щільну розетку, сидячі біля основи або на верхівці стебла, рідко на кореневищі. На кінці листків у деяких видів є кінцева товста голка (*Agave americana* L., *Agave heteracantha* Bgr. та ін.). Краї листків розщеплюються на нитки (*Agave filifera* Salm) або волоски, цільнокраї або оснащені більш або менш великими крайовими зубцями, часто з'єднаними один з одним роговим краєм. Листки сизі, сірі, голубуваті або оливково-зелені, часто пістряві. Молоді листки у вигляді кілевидної бруньки, часто із слідами крайових зубців більш старих листків. У більшості видів діаметр розетки досягає 3 м, а у агави Франдозіні (*Agave frandzosini*) — 4,5 м. Як виключення можна назвати агаву клубочкову (*A. cucullata*) з листками довжиною до 10 см і агаву

карликову (*A. pumila*), листкова розетка якої діаметром не більше 3-4 см.

Агави, за невеликим винятком, — монокарпіки, тобто після цвітіння материнська рослина гине. Суцвіття колосовидне чи волотевидне, утворюється на довгому (до 12 м) квітконосному пагоні і має на собі до 15 тисяч квіток [31, 48]. Квітки агави, так само як і квітки алое, можуть запилюватися кажанами, бджолами, осами, колібри, птахами-нектарницями. Випадковими запилювачами бувають також миші і щурі. Не виключена можливість також і вітрозайлення [62]. Плід — трьохгніздна коробочка. Насінини плоскі, чорні. Нерідко насіння недорозвинене, і в цьому випадку органом розмноження є бульби (цибулинки) — невеликі дочірні рослини, які розвиваються на квітконосі із адвентивних бруньок. Бульби мають корені і, відриваючись вітром від суцвіття, швидко вкорінюються. Їх життєздатність зберігається протягом кількох років. У багатьох видів *Agave* спостерігається розвиток стolonів, за допомогою яких вони утворюють зарості. Крім того, в пазухах нижніх листків часто виникають молоді відростки, які формують молоді рослини.

Рослини, що належать до роду *Aloe*, дуже різноманітні за зовнішнім виглядом. Переважають серед них багаторічні трав'янисті рослини, хоча нерідко зустрічаються деревовидні і кущові форми, деколи і ліани [11, 13].

Листки цих рослин переважно сукулентні, товсті, м'ясисті, дуже соковиті, рідко слабо сукулентні або шкірясті і жорсткі. Вони утворюють прикореневі або верхівкові (у деревних форм) розетки, в яких розміщуються по спіралі, але деколи дворядно (*Aloe plicatilis* (L.) Mill.). За формою листки бувають ланцетними, лінійно-ланцетними, списоподібними, дельтовидними, рідше лінійними, цільнокраїми, часто з хрящуватим краєм або виймчато-зазубреним з міцними шиповидними зубцями. У деяких видів обидві поверхні листків вкриті твердими колючками. Листки зелені, сіро-зелені або голубуваті з плямами чи полосками. В пазухах листків утворюються прості або розгалужені, деколи дуже високі (до 2-3 м), квітконоси. Дуже рідко бувають квітконоси центральні, тобто ті, що розвиваються з верхівкової бруньки. Квітки мають зрослолисту оцвітину, дзвоникovidні або циліндричні, оранжево-червоні, жовті чи зелені, рідко білі, зібрані в китицю або волоть. Плоди зав'язуються при перехресному запиленні, іноді при самозапиленні. Плоди у алое більшою частиною майже циліндричні, шкірясті або дерев'янисті з багаточисельними неправильно 3-гранними або сплюсненими насінинами, оточеними білуватим напівпрозорим арилусом. Насінневе розмноження є єдиним способом розмноження для більшості видів роду алое. Але деякі види, наприклад *A. barbadensis* Mill., *A. variegata* L., розмножуються також вегетативно за допомогою підземних стolonів, які, виходячи на поверхню землі, розвивають молоді розетки. Ма-

дагаскарське *A. bulbillifera* є живородячим. В його суцвітті, подібно до агав, утворюються цибулинки. Цвітіння рослин цього роду на відміну від агав відбувається щороку в осінньо-зимовий, осінній та весняно-літній періоди [12].

Алое та агави мають подібну будову квітки і однакових опилювачів.

Переважає більшість із них належить до листкових сукулентів.

Основна адаптивна стратегія сукулентів — нагромадження і збереження великих запасів води в організмі (у листкових сукулентів — у листках) при вкрай економному її використанні. Останньому сприяють деякі фізіологічні особливості обміну речовин, водного режиму, а також ряд анатомо-морфологічних рис. Первинна фіксація CO<sub>2</sub> в процесі фотосинтезу у них відбувається по САМ-типу [63]. Істотно різноманітність реакцій відповіді різних форм рослин САМ-типу визначає їх здатність займати екологічні ніші, які не придатні для більшості інших видів [54].

Продихи у сукулентів вдень закриті, а вночі відкриваються. В результаті рослини отримують необхідний CO<sub>2</sub> вночі, а вдень при закритих продихах уникають втрат води. Однією із особливостей сукулентів є те, що вночі у них синтезується велика кількість яблучної і ізолимонної кислот. Протягом дня ідуть процеси фотосинтезу, і ці кислоти зникають. Таким чином у сукулентів працюють дві фіксуючі CO<sub>2</sub> системи: цикл Кальвіна на світлі і система фосфоенолпіруваткарбоксілаза / малатдегідрогеназа в темноті.

Нами виявлений низький вміст фотосинтезуючих пігментів (хлорофілів *a*, *b* і каротиноїдів) у листках рослин різних видів, що належать до родів *Aloe* і *Agave*, який свідчить про світлолюбність цих рослин. Знайдена особливість видів з високим ступенем сукулентності, яка полягає у наявності низького показника співвідношення хлорофілів *a* і *b*, а також високої частки каротиноїдів в фотосинтетичному апараті [32-34, 50, 51].

На нашу думку, цю особливість видів з високим ступенем сукулентності можна пояснити тим, що за умов водного дефіциту, до перебування в яких пристосована дана група рослин, відбувається зміна відбиваючих властивостей листків, що викликає спектральний перерозподіл світлової енергії всередині листка. Зокрема, збільшується співвідношення синього світла до червоного, пропущеного в листову пластинку, що змінює умови регуляції дії так званої системи високої енергії. За умов посухи зафіксовано збільшення світлового потоку всередині листка при 660 нм порівняно із 730 нм [40]. Слід зазначити, що у хлорофілу *a* поглинання в синіх променях в 1,3 рази більше, ніж в червоних, а у хлорофілу *b* — у 3 рази [30], тобто молекула хлорофілу *b* більш “ефективно” поглинає сині промені. Тому, можна припустити, що зміна відбиваючих властивостей і пов’язаний з нею спектральний перерозподіл складу та інтенсивності

світла всередині листової пластинки за дії посухи впливає на світлову регуляцію адаптаційних процесів рослин [40] і зміну співвідношення хлорофілів *a* : *b* в бік більшого нагромадження хлорофілу *b*.

Листкам сукулентів властива ще одна особливість: маючи значну товщину листка і велике число клітин на одиницю поверхні, вони володіють максимальним поглинанням променевої енергії порівняно з мезофітами і ксерофітами. Для листків мезофітів і ксерофітів справедливою є закономірність: коефіцієнт поглинання світла збільшується в міру зменшення вмісту води і збільшення внаслідок цього оптичної гетерогенності структури листків. Цій закономірності не підпорядковуються тільки листки сукулентів, у яких поглинання світла велике, не дивлячись на дуже великий вміст води — близько 90–95% [60]. Для того, щоби запобігти перегріву листка і надмірній транспірації при інтенсивному освітленні, листки сукулентів мають риси, які сприяють відбиванню світла (блискуча поверхня) або його частковому екрануванню (восковий шар) [15]. Листки розміщуються під різними кутами до горизонтальної поверхні, у багатьох видів вертикально, в результаті цього за умов високої інсоляції сонячні промені падають на них під гострим кутом і ковзають вздовж листків. У цьому випадку велика інсоляція, кількісно мало поглинута листками, в умовах з незначним ґрунтовим запасом вологи не призводить до загибелі внаслідок перегріву листків. І навпаки, в ранішні і вечірні години при не надто високій сонячній радіації забезпечується більша кількість поглинутої радіації, так як світло в цьому випадку падає майже перпендикулярно до поверхні листка [59]. Показано, що листки сукулентів мають велику питому поверхневу густину (відношення маси листка до його площі), що є пристосуванням до життя за умов нестачі вологи, високих температур і інтенсивного освітлення [15].

Зірвані листки *Aloe arborescens* втрачають воду надзвичайно повільно. Через 2 години підсушування кількість її майже не змінюється, за 15 діб їх оводненість знижується на 20 %, хлоропласти при цьому втрачають тільки 3,2 % води. Одним із важливих бар’єрів, які оберігають непошкоджену рослину від інтенсивного випаровування води, є кутикула. На раневих поверхнях утворюється захисна плівка, яка запобігає втраті води. За дії посухи на непошкоджений листок хлоропласти майже не піддаються її дії, так як в процесі підсушування листка поповнюють запас води із водоносної паренхіми [22, 28]. В регуляції водного обміну хлоропластів беруть участь білки, особливо легкорозчинні, а також осморегуляція [27].

Окрім того, реалізація механізму адаптивної реакції рослинного організму на посуху полягає в зниженні вмісту пігментів, яке відбувається за відповідним співвідношенням між ними: найменш стійкий хлорофіл *a*; хлорофіл *b* і, особливо, каро-

тиноїди більш стабільні при зміні зовнішніх умов [23, 39–41, 43, 44]. Оскільки вміст пігментів є результатом динамічної рівноваги їх синтезу і розпаду, то адаптація рослин до посухи може полягати в узгодженому зсуві констант даних реакцій [40]. Тобто хлорофіл *в*, як більш стійкий, руйнується менше, і в той же час він утворюється із хлорофілу *а*, його особливого лабільного фонду, шляхом окислення його метильної групи [70], а, як відомо, при водному дефіциті, як і при інших стресах, посилюються окислювальні процеси [49]. Так само впливають на вміст фотосинтезуючих пігментів у листках рослин і інші стресові чинники. Так, наприклад, затоплення ґрунту і викликана ним гіпоксія коренів ведуть до зменшення вмісту пігментів і зниження відношення вмісту хлорофілу *а* до вмісту хлорофілу *в* [52].

За даними Н. А. Воробйової та ін. [10] при збільшенні висоти над рівнем моря, на якій ростуть рослини, збільшується розмір хлоропластів, зменшується вміст фотосинтезуючих пігментів, особливо хлорофілу *а* і, відповідно, відношення хлорофіл *а* : хлорофіл *в*.

Т. С. Лебедева і К. М. Ситник [30] відмічають, що при підвищеній температурі повітря і збільшенні сонячної радіації в рослині підвищується вміст хлорофілу *в*. При цьому максимум поглинання зміщується в короткохвильову частину спектра, де кванти світла при більшій енергії володіють меншим тепловим ефектом. Цим самим знижується перегрів рослини.

Таким чином, вище наведене дозволяє вважати, що низький показник співвідношення хлорофілу *а* до хлорофілу *в* у досліджуваних сукулентів є результатом адаптації їх фотосинтетичного апарату до функціонування за умов посухи, підвищених температур повітря і ґрунту, інтенсивної сонячної радіації.

Сукуленти мають високу водоутримуючу здатність біологічних протоплазми, а також розміщену в поверхневих шарах ґрунту кореневу систему, яка максимально використовує вологу опадів.

Слід зазначити, що температурний оптимум фотосинтезу у  $C_4$ -рослин значно відрізняється від  $C_3$ -рослин і дорівнює 30 – 35 °С, і це можна вважати одним із факторів, який зумовлює зниження продуктивності цих рослин за умов інтродукції в регіонах з помірним кліматом. Сукуленти характеризуються найбільшою жаростійкістю серед вищих рослин. Цьому сприяють анатомо-морфологічні особливості будови окремих органів (товсті м'ясисті листки і стебла, поверхнева коренева система) та певні фізіологічні ознаки (низька швидкість метаболічних процесів, висока в'язкість цитоплазми, запасання води на посушливий період і економне її використання та ін.).

Жаростійкість у південних районах означає стійкість до двох діючих факторів: високої температури і прямої сонячної радіації. Підвищена температура найбільш небезпечна для рослин при си-

льній освітленості. Для зменшення дії високої інтенсивності сонячного світла рослини розміщують листки паралельно до його променів, у них велика товщина кутикулярного шару, висока водоутримуюча здатність протоплазми [22].

Роботами О. М. Кулаєвої зі співавторами [26] показано, що стійкість рослин до високих температур підвищують нещодавно відкриті фітогормони — брасиностероїди, які сприяють синтезу білка за умов гіпертермії. Як відомо, рослини роду *Aloe* мають високий вміст стероїдних глікозидів [1], так само як і агави, які використовуються як джерело стероїдних глікозидів для фармацевтичної промисловості [1, 6, 68, 72]. Стероїдні глікозиди є природними антиоксидантами і підвищують стійкість рослин до фітопатогенів та несприятливих факторів середовища [3, 9, 20, 29]. Ці речовини з високою ступінню фізіологічної активності активують гормональний обмін здорових рослин і підтримують його на високому рівні в інфікованих рослинах, а також підвищують вміст фенольних сполук [58]. Виходячи з цього можна припустити, що високий вміст стероїдних глікозидів у рослин родів *Aloe* і *Agave* відіграє певну роль у формуванні їх стійкості до високих температур та інших факторів.

Відомо, що рослини тропічного походження найбільш чутливі до холоду, оскільки умови їх існування не забезпечували формування адаптивних пристосувальних реакцій до дії низьких позитивних температур. Тому, навіть при короткочасному зниженні температури (до +2 – +3° С), виявляються істотні пошкодження рослин. Так, наприклад, за даними Тропічного інституту Китаю, пошкодження рослин *Agave sisalana* виявляються після різкого падіння температури з +23 – +35° до +2 – +3° С (деколи протягом кількох годин) і наступного швидкого її підвищення. Через декілька днів після дії низької позитивної температури на листках з'являються блідо-зелені плями, які потім, при сильному враженні, буріють і відмирають [22].

П. А. Генкель вказував, що причиною загибелі нехолодостійких рослин при низьких позитивних температурах є порушення обмінних процесів в клітинах. Він неодноразово наголошував на значенні в'язкості протоплазми для стійкості рослин. Під впливом низької позитивної температури спостерігається двохфазний характер зміни в'язкості протоплазми: спочатку протягом декількох годин спостерігається зниження в'язкості, а потім її підйом. Зростання в'язкості протоплазми, яке є наслідком агрегації і коагуляції протоплазми при низьких температурах, призводить до сповільнення внутріклітинних обмінних процесів. Часто спостерігається зв'язок між холодостійкістю і в'язкістю: чим вища в'язкість протоплазми в клітинах рослин, тим нижча їх стійкість і навпаки [14].

Оскільки процес синтезу білка відіграє важливу роль в регуляції клітинного метаболізму, то він повинен брати участь і в таких процесах, як адап-

тація рослин до низьких позитивних температур. Температура має суттєвий вплив на структуру білкових молекул, на швидкість процесів біосинтезу білка, спектр білків, що синтезуються. Для пристосування рослин до більш високих температур необхідне підвищення структурної стабільності білка. Воно може бути пов'язане із зміною числа (або типу) слабких взаємодій. При довготривалих адаптаціях до високої температури синтезуються термостабільні білки, у яких за рахунок зменшення водневих зв'язків збільшена кількість гідрофобних взаємодій, що робить молекулу білка більш термостійкою. БТШ, будучи складовою частиною окремих фрагментів ядерного і цитоплазматичного скелету, стабілізують стан вмісту клітини в стресових умовах.

Деякі термофіли (мікроорганізми) містять білки стійкі до високих температур. Молекули білків організмів, які пристосовані до існування при високих температурах містять велику кількість взаємодіючих між собою амінокислотних залишків. В результаті навіть при дуже високій температурі зберігається достатнє для підтримання активної конформації число зв'язків. Якщо такі організми помістити в умови низьких температур, то вони гинуть. При зниженні температури в білках з'являється надлишок водневих та інших слабких зв'язків, що може змінити конформацію ферментів і призвести до інактивації білка. Можливо, що вищі наземні рослини, які живуть за умов жаркого клімату, пристосовуються до високих температур аналогічним способом, тобто здатні до синтезу термостійких білків — білків теплового шоку [22].

На нашу думку, висока чутливість сукулентів до дії низьких позитивних температур пояснюється тим, що в місцях їх зростання вони піддаються дії високих температур і в процесі природного добору адаптувалися до них шляхом синтезу білків теплового шоку, підвищення в'язкості протоплазми, збільшення частки насичених жирних кислот в фосфо- і галактоліпідах мембран та інших особливостей обміну речовин.

Цікавою особливістю представників родів *Aloe* і *Agave* є виявлений нами високий вміст легкорозчинних білків [35]. Так, наприклад, для видів *A. attenuata* Salm, *Al. variegata* L., *Al. spinosissima* × *Hort* він дорівнює близько 20% від маси сухої речовини листка. Це можна пояснити тим, що при адаптації у ряду стійких рослин відбувається нагромадження розчинних білків у їх тканинах [22].

С. Н. Черезов та ін. [56] вказують на те, що рослини з  $C_4$ -типом фотосинтезу містять азотистих (CNH) сполук в усіх органах в 1,5 – 3 рази більше, ніж вуглеводів (CHO), в той час, як у  $C_3$ -рослин  $CHO > CNH$  у 1,5 – 3 рази. Тобто, в процесах анаболізму у  $C_4$ -рослин, до яких відносяться роди *Aloe* і *Agave*, синтез азотистих сполук переважає над синтезом вуглеводів.

Водоносна паренхіма, яка дуже сильно розвинена у сукулентних видів і в редукованій формі

присутня у слабосукулентних і несуккулентних алоє і агав, є місцем запасання не тільки води, але й поживних речовин, які можуть використовуватися рослинами для перенесення несприятливих умов, а у агав також для тривалого цвітіння [20]. Ймовірно, значну частину цих запасних речовин становлять білки. Це припущення підтверджують дані літератури про те, що як в глобуліновій, так і в альбуміновій фракції виділяють білки, які виконують функцію запасу [45, 69].

Виявлена позитивна кореляція [67] між висотою над рівнем моря, на якій ростуть рослини, і вмістом в їх листках легкорозчинних білків. Це може слугувати ще одним поясненням високого вмісту легкорозчинних білків у листках рослин родів *Aloe* і *Agave*, адже представники цих родів походять із гірських місцевостей.

На нашу думку, високий вміст легкорозчинних білків у листках є одним із факторів, що зумовлюють високу стійкість рослин родів *Aloe* і *Agave*.

В результаті дослідження електрофоретичних спектрів легкорозчинних цитоплазматичних білків, нуклеопротейдів, ліпопротейдів та спектрів множинних молекулярних форм пероксидази в листках рослин різних видів, що належать до родів *Aloe* і *Agave*, нами показано, що для кожного з досліджуваних видів характерний індивідуальний, властивий лише йому, електрофоретичний спектр легкорозчинних білків [36].

Ця різноманітність сформувалася внаслідок різних механізмів зміни генетичного матеріалу. У видоутворенні роду *Agave* велику роль відіграла поліплоїдія, яка досягла особливо великого розмаху і високих рівнів у видів і культурних форм *Agave*. За кількістю хромосом різні види агав утворюють ряд:  $2n = 60, 90, 120, 150, 180$ . Деякі види (*A. americana* L., *A. angustifolia* Haw., *A. deserti* Engelm., *A. lurida* Ait. та ін.) мають внутрішньовидові цитотиби різної плоідності [71].

У роду *Aloe* в природі практично відсутня поліплоїдія, майже всі вони мають  $2n = 14$  [55]. Ймовірно, у цього роду оптимум насичення, тобто оптимальне число геномів у відповідності зі специфікою цитоплазми, досягнутий уже на диплоїдному рівні. Мінливість у алоє здійснюється, головним чином, шляхом легкого схрещування видів один з одним [12, 37].

Як поліплоїдія, так і гібридизація й гетерозис ведуть до перебудови структурно-часової та функціональної системи реалізації генетичної інформації та внутрішніх мембран клітини, що спричиняє зміну електрофоретичних спектрів білків та появу в них нових компонентів [4, 8, 21]. Найбільша продуктивність рослин досягається на основі явищ поліплоїдії і гетерозису [24, 53].

Отже, високі адаптивні спроможності представників родів *Agave* і *Aloe* можна пояснити також різноманітністю білкового складу, зокрема ізоферментів, яка виникла внаслідок явищ поліплоїдії і гібридизації.

Слід зазначити, що збільшення рівня плоідності веде до зниження інтенсивності синтезу РНК та цитозольних білків. В літературі існує думка, що відмінності в метаболізмі рослин при переході на інший рівень плоідності зумовлені зміною швидкостей транспорту та дифузії речовин, які пов'язані зі змінами розмірів і співвідношення поверхні та об'єму клітини і ядра [8]. Збільшення у поліплоїдів питомої поверхні клітини не пропорційне збільшенню об'єму. Тетраплоїдна клітина, будучи за об'ємом вдвічі більшою, ніж диплоїдна, має питому поверхню в 1,26 раза меншу, тому вона має знижений темп обміну речовин з оточуючим середовищем, а також між цитоплазмою і ядром. Отримане також експериментальне підтвердження цієї гіпотези [61]. У поліплоїдів, на відміну від диплоїдів, часто спостерігають більш потужний розвиток вегетативних і генеративних органів [5, 7, 57]. Спостерігаючи за ростом і розвитком близько 20 видів агав і 40 видів алое ми також помітили, що агави (поліплоїди) ростуть повільніше і досягають більших розмірів, ніж алое (диплоїди).

У результаті дослідження вмісту макроелементів  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$  нами виявлено, що мінливість за цими показниками, так як і за всіма іншими досліджуваними параметрами, є більшою для видів роду *Aloe* ніж *Agave*.

## Висновки

Узагальнюючи все вищесказане можна стверджувати, що представникам родів *Aloe* і *Agave* властива подібність:

### I. Анатомо-морфологічна:

- 1) Подібна будова квітки і однакові механізми запилення.
- 2) Подібна будова листків:
  - а) наявність водозапасаючої паренхіми;
  - б) ізопалісадний тип будови;
  - в) вкриті декількома шарами кутикули і восковим шаром, які утворюють заглиблення в місцях розміщення продохів;
  - г) висока питома поверхнева густина листків;
  - д) листки розміщені під різними кутами до горизонтальної поверхні, у багатьох видів вертикально.
- 3) Подібні форми росту.
- 4) Подібні способи вегетативного розмноження.
- 5) Поверхнева коренева система, яка максимально використовує вологу опадів.

### II. Фізіолого-біохімічна:

- 1) САМ-тип засвоєння  $CO_2$  в процесі фотосинтезу.
- 2) Температурний оптимум фотосинтезу 30-35 °С. Найбільша жаростійкість серед вищих рослин.
- 3) Чутливість до дії холоду.
- 4) Висока водоутримуюча здатність колоїдів протоплазми.
- 5) Високий вміст стероїдних глікозидів.
- 6) Високий вміст в листках легкорозчинних білків.
- 7) Різноманіття білків в електрофоретичних спектрах, що обумовлює високі адаптивні можливості.
- 8) Низький вміст фотосинтезуючих пігментів.
- 9) Світлолюбність.
- 10) У видів з високим ступенем сукулентності низький показник співвідношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b*, та порівняно висока частка каротиноїдів.
- 11) Висока стійкість до посухи, інтенсивної сонячної радіації.
- 12) Пристосованість до росту в високогірних умовах.

### III. Систематична:

- 1) Належність їх до класу ліліопсиди або однодольні (*Liliopsida* або *Monocotyledones*), підкласу ліліїдні (*Liliidae*), порядку лілієцвіті (*Liliales*).
- 2) Наявність великої кількості видів всередині кожного з родів.

**В той же час між цими родами є й істотні відмінності:**

I. Центром походження агав є Нагірно-Мексиканська ботаніко-географічна провінція, а алое – посушливі області південної і тропічної Африки (Капська земля).

II. Агави – монокарпіки, алое – цвітуть щороку.

III. Агави – поліплоїди, алое – диплоїди. Звідси випливає що:

- 1) Швидкість росту агав менша, ніж алое.
- 2) Вегетативні та генеративні органи агав, як правило, більші, ніж алое.

IV. Видоутворення у агав за рахунок поліплоїдії, а у алое – за рахунок легкого схрещування видів один з одним, тобто гібридизації.

V Більша мінливість ознак у алое.

Отже, на прикладі родів *Aloe* і *Agave* є очевидним, як у природі, часто різними шляхами, досягається той оптимальний стан, який забезпечує стійкість та надійність всієї системи.

1. Ахов Л. С., Головкин Э. А. Биологическая активность сапонинов // Физиология и биох. культ. растений. – 1998. – Т. 30. № 2. – С. 112–123.  
2. Біохімія: еволюційна і порівняльна: Навч. Посібник / Кучеренко М. Є., Пашенко О. Ю., Фабрі З. Й. та ін. – К.: Либідь, 1996. – 400 с.

3. Бобейк В. А., Лутацку Г. А., Дискусарэ И. П., Кинтя П. К. Фитогормоноподобная активность стероидных гликозидов в связи с их химическим строением // Физиология и биохимия культурных растений. – 1995. – Т. 27, № 4. – С. 328–335.  
4. Божков А. І. Молекулярно-генетичні механізми адаптації та гетерозис: Автореф. дис... канд. біолог. наук: 03.00.04 / Харківськ. мед. інст. – Харків, 1992. – 34 с.

5. *Бормотов В. Е., Лопатина Т. И.* Полиплоидия и полиморфизм растений по величине клеток. – Минск: Наука и техника, 1986. – 162 с.
6. *Ботанико-фармакогностический словарь: Справ. пособие / К. Ф. Блинова, Н. А. Борисова, Г. Б. Гортинский и др. / Под ред. К. Ф. Блиновой, Г. П. Яковлева.* – М.: Высш. шк., 1990. – 272 с.
7. *Висляцева Л. В., Соколова Т. А.* Промышленное цветоводство. – М.: Агропромиздат, 1991. – 368 с.
8. *Волков Р. А.* Молекулярно-біохімічні процеси і каріотипічна еволюція рослин: Автореф. дис... д-ра біолог. наук: 03.00.26 / Ін-т молекулярної біології АН України. – К., 1995. – 43 с.
9. *Вольнец А. П., Кароза С. Э., Кинтя П. К., Лунашук Г. А.* Ауцсиновая активність стероїдних глікозидів // Докл. АН Беларуси. – 1992. – № 3/4. – С. 262–264.
10. *Воробьева Н. А., Зотикова А. П., Соболевская Ю. С., Бендер О. Г.* Структура и функциональная активность листового аппарата сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в субальпике // Тезисы докладов Междунар. конф. “Физиология растений – наука III тысячелетия”. – Том I. – Москва. – 1999. – С. 33–34.
11. *Гайдаржи М. М.* Ріст і розвиток системи пагонів у сукулентних рослин родини асфodelових // Матер. 10 Міжнар. наук. конф. “Вивчення онтогенезу рослин природних та культурних флор у ботанічних закладах Європи”. – Умань: Уманське ВПШ. – 1998. – С. 36.
12. *Гайдаржи М. М.* Розмноження сукулентних рослин родини асфodelових при інтродукції // Вісник Київського університету ім. Тараса Шевченка “Інтродукція та збереження рослинного різноманіття”. – Київ: Видавничий центр “Київський університет”. – 1999. – Вип. 2. – С. 36–38.
13. *Гайдаржи М. М.* Алое, гастерія, гавортія: інтродукція, біологія, екологія: Монографія. – К.: Видавничо-поліграфічний центр “Київський університет”, 2003. – 174 с.
14. *Генкель П. А.* Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. – М.: Наука, 1982. – 280 с.
15. *Горышина Т. К., Антонова И. С., Самойлов Ю. И.* Практикум по экологии растений: Уч. пособие. – СПб.: Изд-во С.-Петербургского университета, 1992. – 140 с.
16. *Григорюк І. П.* Реакція рослин на водний і температурний стреси та способи її регуляції: Автореф. дис... д-ра біолог. наук: 03.00.12 / Ін-т фізіол. росл. і генетики НАН України. – К., 1996. – 40 с.
17. *Декоративные растения открытого и закрытого грунта / Приходько С. Н., Яременко Л. М., Черевченко Т. М. и др. / Под общей ред. Гродзинского А. М.* – Киев: Наук. думка, 1985. – 664 с.
18. *Жизнь растений: В 6 т. / Под ред. А. Л. Тахтаджяна.* – М.: Просвещение, 1982. – Т. 6: Цветковые растения. – 543 с.
19. *Ильина Е. Я., Стерлигова Е. И.* Комнатные растения и их использование в интерьере. – Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1991. – 208 с.
20. *Кинтя П. К., Мащенко Н. Е., Швец С. А., Бобейко В. А.* Стероїдні глікозиди, строение и биосинтез // Матер. науч. конф. “Экологические аспекты регуляции роста и продуктивности растений”. Ярославль: Типография Ярославского политехнического института. – 1991. – С. 292–300.
21. *Костишин С. С., Марченко М. М.* Молекулярно-біохімічні основи гетерозису рослин. – Львів: Світ, 1993. – 144 с.
22. *Косулина Л. Г., Луценко Э. К., Аксенова В. А.* Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды: Учебное пособие. – Ростов н/Д.: Изд-во Рост. ун-та, 1993. – 240 с.
23. *Кривенцов В. І., Пількевич Р. А.* Кількісні зміни фотосинтетичних пігментів і фенольних речовин в листках аличі в умовах посухи // Матер. Міжнар. конф. “Онтогенез рослин в природному та трансформованому середовищі”. – Львів: “СПОЛОМ”. – 1998. – С. 214.
24. *Кудин А. Н., Шевцов И. А., Свистун Н. А.* Изучение явлений полиплоидии и гетерозиса у кормовой свеклы // Экспериментальная генетика растений в ускоренной селекционном процесса. – Киев: Наукова думка, 1989. – С. 70–77.
25. *Кузнецов В. В.* Проблемы адаптации растений и трансдукция стрессорного сигнала // Тезисы докладов Междунар. конф. “Физиология растений – наука III тысячелетия”. – Том I. – Москва. – 1999. – С. 12–13.
26. *Кулаева О. Н., Бурханова Э. А., Федина Я. Б., Данилова Н. В., Адам Г., Форбродт Х. М., Хрипан В. А.* Брассиностероиды в регуляции синтеза белка в листьях пшеницы // Докл. АН СССР. – 1989. – Т.305, № 5.– С. 1277.
27. *Кушниренко М. Д.* Саморегуляция отдельных процессов водного обмена и значение в проявлении устойчивости растений // Физиолого-биохимические основы повышения продуктивности и устойчивости растений. – Кишинев: Штиинца, 1993. – С. 71–77.
28. *Кушниренко М. Д., Крюкова Е. В., Печерская С. Н., Канаиш Е. В.* Зелёные пластиды при водном дефиците и адаптации к засухе. – Кишинев: Штиинца, 1981. – 157 с.
29. *Лазу М. Н., Юрку А. И., Бобейкэ В. А.* Индуцированная устойчивость кукурузы к корневым гнилям и плесневению семян // Agr. наука. – 1993. – № 1. – С. 39–40.
30. *Лебедева Т. С., Сытник К. М.* Пигменты растительного мира. – К.: Наук. думка, 1986. – 84 с.
31. *Левданская П. И.* Кактусы и другие суккуленты в комнатах. – 2-е изд., перераб. и доп. – Мн.: Ураджай, 1979. – 176 с.
32. *Марзітай Л. Г., Терек О. І.* Кореляція між вмістом фотосинтезуючих пігментів у листках і пристосованістю до певних умов освітлення у рослин різних видів роду *Aloe* L. // Мат-ли I Всеукр. наук. конф. “Екологічний стрес і адаптація в біологічних системах”. – Тернопіль, 1998. – С. 85–87.
33. *Марзітай Л. Г., Терек О. І., Цвілинюк О. М.* Порівняльна характеристика вмісту пігментів у листках рослин різних видів роду *Agave* // Тези міжнар. конф. “Онтогенез рослин в природному та трансформованому середовищі”. – Львів: “СПОЛОМ”. – 1998. – С. 118–119.
34. *Марзітай Л. Г.* Физиолого-біохімічні особливості ксерофітів родів *Aloe* L. та *Agave* L. Автореф. дис... канд. біол. наук: 03.00.12 / Львівський національний університет ім. Івана Франка. – Львів, 2003. – 20 с.
35. *Марзітай Л. Г., Терек О. І.* Вміст легкорозчинних білків у листках ксерофітів родів *Aloe* L. та *Agave* L. // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – Випуск 16, 2005. – 129–132.
36. *Марзітай Л. Г.* Електрофоретичні спектри легкорозчинних нуклео- та ліпопротеїдів у рослин родів *Aloe* і *Agave* // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – Випуск 18, 2006. – 64–72.
37. *Матвеева Т. С.* Полиплоидные декоративные растения. Однородные. – Л.: Наука, 1980. – 300 с.
38. *Меерсон Ф. З.* Физиология адаптационных процессов. – М.: Наука, 1986. – 639 с.
39. *Михальський М. Ф.* Енергетичний стан і стійкість сортів озимої пшениці до посухи: Автореф. дис... канд. біол. наук: 03.00.12 / Ін-т фізіол. росл. і генет. НАНУ. – К., 2000. – 20 с.
40. *Михальський М. Ф., Ткачов В. І., Григорюк І. П., Ніколайчук В. І.* Зміни пігментного комплексу і відбиваючих властивостей в листках сортів озимої пшениці, індуковані полімерними формами цитокініну та ауксину в умовах посухи // Науковий вісник Ужгородського державного університету. Серія: Біологія. – 2000. – № 7. – С. 65–69.
41. *Морзун В. В., Григорюк І. П., Нижник Т. П.* Пігментний фонд хлоропластів в листках сортів картоплі за умов посухи та обробки полістимуліном К // Наукові записки Тернопільського педуніверситету ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія. Спеціальний випуск: Физиология рослин. – 2002. – Т. 3, № 18. – С. 180–186.
42. *Мусієнко М. М.* Физиология растений: Підручник. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 392 с.
43. *Нижник Т. П.* Физиологічні основи та способи підвищення стійкості картоплі до посухи: Автореф. дис. канд. біол. наук: 03.00.12 / Ін-т фізіології рослин і генетики НАН України. – К., 2001. – 21 с.
44. *Нижник Т. П., Уманець Н. О., Григорюк І. П., Ткачов В. І.* Вплив регуляторів росту на інтенсивність фотосинтезу, водний дефіцит та вміст хлорофілу в листках сортів картоплі за умов посухи // Науковий вісник Ужгородського державного університету. Серія: Біологія. – 2000. – № 7. – С. 61–65.
45. *Новожилова О. А., Арефьева Л. П., Прусаков А. Н., Семихов В. Ф.* Альбумины и глобулины семян злаков (*Poaeseae* Vahl.) и оценка их разнообразия в семействе // Изв. АН. Сер. биологическая. – 1999. – № 1. – С. 16–25.

46. Полевой В. В., Саламатова Т. С. Физиология роста и развития растений. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1991. – 238 с.
47. Приходько С. М. Цілоща флора у вашій кімнаті: Довід. посібник. – К.: Наук. думка, 1990. – 192 с.
48. Словник-довідник з ботаніки / За редакцією І. П. Білоконя, О. Л. Липи. – Київ: Радянська школа, 1965. – 588 с.
49. Таран Н. Ю. Каротиноїди фотосинтетичних тканин за умов посухи // Физиология и биохимия культ. растений. – 1999. – Т. 31, № 6. – С. 414–422.
50. Терек О. І., Маргітай Л. Г. Вміст фотосинтезуючих пігментів у листках інтродукованих видів родів *Aloe L.* і *Agave L.* // Вісник Київського університету ім. Тараса Шевченка. Серія: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 1999. – Випуск 2. – С. 86–88.
51. Терек О. І., Маргітай Л. Г. Хлорофіли і каротиноїди у листках інтродукованих рослин родів *Agave L.* і *Aloe L.* // Український ботанічний журнал. – 2000. – Т. 57, №2. – С. 53–525
52. Тітаренко Т. С., Кіпрізії Д. А., Кітаїв О. І. Вплив затоплення ґрунту на CO<sub>2</sub>-газообмін, транспірацію, вміст пластидних пігментів і флуоресценцію хлорофілу у плодівих рослин // Физиология и биохимия культурных растений. – 2001. – Т. 33, № 3. – С. 268–274.
53. Френкель-Конрат Х., Гейзен Г., Диз П. Лабильность генома растений: Пер. с англ. – М.: Агропромиздат, 1990. – 271 с.
54. Холодова В. П. Стресс-толерантность растений САМ-типа // Тезисы докладов Междунар. конф. “Физиология растений – наука III тысячелетия”. – Том I. – Москва. – 1999. – С. 487.
55. Хромосомные числа цветковых растений: Справочник / Ред. А. А. Федоров. – Л.: Наука, 1969. – 927 с.
56. Черезов С. Н., Ступишина Е. А., Давыдова М. А., Малышова О. А. Онтогенетическая периодичность углеводного и азотного метаболизма у растений с разным типом фотосинтеза // Тезисы докладов Междунар. конф. “Физиология растений – наука III тысячелетия”. – Том I. – Москва. – 1999. – С. 140.
57. Шендеров А. Н. Оптимальная плоидность ядра и её связь с субъединичной структурой белка // Теоретические и практические проблемы полиплоидии. – М.: Наука, 1974. – С. 93–103.
58. Шуканов В. П. Регуляторные свойства стероидных гликозидов на культурных растениях // Тезисы докладов Междунар. конф. “Физиология растений – наука III тысячелетия”. – Том II. – Москва. – 1999. – С. 743.
59. Шульгин И. А. Морфофизиологические приспособления растений к свету (оптические свойства листьев): Лекция из курса “Биология развития растений”. – М.: Изд-во Московского ун-та. – 1963. – 73 с.
60. Шульгин И. А. Растение и солнце. – Ленинград: Гидрометеониздат, 1973. – 251 с.
61. Яловицька Л. С. Інтенсивність синтезу білка та РНК у гаплоїдів та диплоїдів кукурудзи: Автореф. дис... канд. біолог. наук: 03.00.04 / Інст. біохімії ім. О. В. Палладіна. АНУ. – Київ, 1994. – 24 с.
62. Corner E. J. H. The life of plants. – London: Weidenfeld and Nicholson, 1964. – 315 p.
63. Honda H., Okamoto T., Shimada H. Isolation of a cDNA for a phosphoenolpyruvate carboxylase from a monocot CAM-plant, *Aloe arborescens*: structure and its gene expression // Plant Cell Physiol. – 1996. – V. 37, N 6. – P. 881–888.
64. Jacobsen H. Das Sukkulente Lexicon. – 2 erweiterte. – Jena: Auflage VEB Gustaw Fisher Verlag, 1981. – P. 30–35.
65. Kolendo J. The Agave: A plant and its story. [Electronic resource]. – 1998. – Mode of access: <http://www.users.globalnet.co.uk/~jankol/articles/articles.html>
66. Martinez-Palacios A., Eguiarte L. E., Furnier G. R. Genetic diversity of the endangered endemic *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae) in the Chihuahuan Desert // Am. J. Bot. – 1999. – V. 86, N 8. – P. 1093.
67. Menghini A., Poceschi N., Romano B., Venanzi G., Bezzi A., Aiello N. Effetto dell'altitudine sul contenuto di pigmenti e di proteine nelle foglie di *Gentiana lutea L.* // Ann. Fac. agr. Univ. Studi Perugia. – 1990. – V. 44, Parte 1. – P. 253–259.
68. Robaina C., Garcia J., Fernandez A., Beoguer G., López B., Corrales I. Estudio fitoquímico comparativo de 4 taxa de agave // Rev. cub. farm. – 1988. – V. 22, № 2. – P. 111–119.
69. Shewry P. R. Plant storage proteins // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. – 1995. – V. 70, N 3. – P. 375–426.
70. Shlyk A. A. Biosynthesis of chlorophyll *b* // Ann. Rev. Plant Physiol. – 1971. – V. 22. – P. 169–184.
71. Thombre M. V., Desai M. C. A preliminary note on autopolyploidy in *Agave cantala L.* // Sci. And Cult. – 1960. – V. 26, N 6. – P. 276–277.
72. Yokosuka A., Mimaki Y., Kuroda M., Sashida Y. A new steroidal saponin from the leaves of *Agave americana* // Planta Med. – 2000. – V. 66, N 4. – P. 393–396.

Отримано: 21 січня 2006 р.

Прийнято до друку: 16 травня 2006 р.