

На правах рукописи



Ковалев Максим Сергеевич

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ
ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ЛИСТВЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ПРИ
ИНТРОДУКЦИИ В УСЛОВИЯХ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА**

1.5.15. Экология (биологические науки)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ялта – 2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
«Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад –
Национальный научный центр РАН»

**Научный
руководитель:**

Плугатарь Юрий Владимирович,
доктор сельскохозяйственных наук,
чл.-корр. РАН, директор ФГБУН «НБС-ННЦ»

**Официальные
оппоненты:**

Юзбеков Ахмед Кадималиевич, доктор биологических наук, профессор кафедры экологии и географии растений биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»

Келина Анна Викторовна, кандидат биологических наук, заведующая отделом управления знаниями и научной информации, старший научный сотрудник лаборатории цветочно-декоративных культур Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства»

**Ведущая
организация:**

Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Сочинский национальный парк»

Защита диссертации состоится «30» июня 2023 г. в 13-00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.199.01 (Д 900.011.01) при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН» по адресу: 298648, Российская Федерация, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, спуск Никитский, 52; e-mail: dissovet.nbs@yandex.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН «НБС-ННЦ» по адресу: 298648, Российская Федерация, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, спуск Никитский, 52; адрес сайта <http://obr.nbgnsr.ru>

Автореферат разослан « 30 » апреля 2023 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Корженевская Юлия Владиславовна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Вопросы оптимизации среды жизнедеятельности человека занимают особое место в ряду наиболее важных социально-экологических проблем современности. Ведущая роль в формировании экологического каркаса территорий принадлежит древесным растениям, выполняющим рекреационные, эстетические, средообразующие и другие функции (Кучерявый, 2003; Дюкова, 2012; Salmond et al., 2016; Endreny et al., 2017; Aram et al., 2019). В наши дни возрастает актуальность изучения устойчивости древесных интродуцентов, особенно в связи с глобальными климатическими изменениями и нарастающими темпами антропогенной нагрузки, которые негативно воздействуют на функционирование природных и искусственных экосистем (Коба и др., 2021; Leskinen et al., 2020). Для повышения эффективности зеленых насаждений, в настоящее время ведется активный поиск перспективных древесных видов растений, способных интенсивно поглощать углекислый газ в конкретных климатических условиях (Пашкевич, Коротаева, 2021; Akita, Ohe, 2021). Особую ценность в курортно-рекреационном озеленении южных регионов представляют лиственные вечнозеленые виды растений, которые декоративны в течение круглого года. Изучение их реакций на меняющиеся условия внешней среды, выявление оптимальных и стрессовых значений действующих абиотических факторов, а также оценка ассимиляционной способности имеет как теоретическое, так и практическое значение. На фоне потепления климата и его аридизации, для Южного берега Крыма и других субтропических регионов данный вопрос чрезвычайно важен в связи с созданием комфортной городской среды, новых рекреационных зон, реконструкцией парков и скверов. В сложившихся условиях, перспективным подходом для подбора в культурфитоценозы вечнозеленых древесных растений, обладающих высокой устойчивостью и поглощающей способностью, является сравнение видов и сортов из разных экологических групп, хорошо адаптированных к климату региона интродукции.

Степень разработанности темы. Исследования адаптации растений к действию стрессовых факторов окружающей среды и поиск подходов, уменьшающих их негативное влияние, постоянно находятся в фокусе внимания ученых во всем мире (Головки и др., 2008; Придача и др., 2019; Болондинский и др., 2020; Wang et al., 2017; Mamkin et al., 2019). Однако, многие аспекты, раскрывающие механизмы приспособления вечнозеленых лиственных растений к гидротермическому стрессу, все еще остаются предметом дискуссий.

Имеющаяся в большинстве работ информация относительно устойчивости вечнозеленых видов к абиотическим стрессорам зачастую носит субъективный характер, поскольку базируется на общих принципах визуальной оценки в разных условиях культивирования (Анненков и др., 1984; Колесников, 1974; Казиминова и др., 2006; Карпун, 2010; Плугатарь и др., 2015). На фоне аридизации климата устойчивость интродуцентов к абиотическим стрессорам может измениться, вследствие чего актуальность широко распространенных вечнозеленых лиственных видов в отношении их декоративных качеств может быть утрачена. Основная масса публикаций по изучению ассимиляционной активности древесных растений в культурфитоценозах посвящена хвойным (Юзбеков, Цзусюнь, 2019; Болондинский и др., 2020; Strasser et al., 2010) и листопадным лиственным видам (Бухарина, Двоглазова, 2010; Gratani, Varone, 2007; Nowak et al., 2017). Данные по вечнозеленым лиственным растениям

немногочисленны и представлены преимущественно в работах зарубежных авторов (Gratani, Varone, 2013; Torngern, Leksungnoen, 2020). Исследование особенностей регуляции феноритмов, эколого-физиологических механизмов процессов адаптации позволит определить уровень устойчивости к абиотическим стрессорам и ассимиляционную способность вечнозеленых листовых интродуцентов в условиях ЮБК для оценки перспектив их использования в декоративном садоводстве южных регионов с учетом нарастающей аридизации климата.

Цель работы – выявить значимые эколого-физиологические параметры, функционально связанные с реализацией адаптивных механизмов у листовых вечнозеленых интродуцентов при действии абиотических стрессоров в вегетационный период для оптимизации эффективности их использования при создании комфортной среды жизнедеятельности человека.

Задачи исследования:

1. Исследовать феноритмы вегетации, динамику сезонного роста и формирования листовой поверхности годичных побегов у представителей вечнозеленых древесных интродуцентов на Южном берегу Крыма.

2. Выполнить оценку фенологической реакции изученных видов на потепление климата.

3. Изучить функциональную активность фотосинтетического аппарата по показателям углекислотного газообмена и выявить особенности его адаптации к световому и температурному режиму.

4. Выяснить особенности водного режима в оптимальных и стрессовых условиях вегетации для диагностики приспособленности и устойчивости интродуцентов к засухе.

5. Определить диапазоны экологического оптимума (освещенности, температуры и условий увлажнения) процессов газообмена.

6. Установить характер сезонной динамики величины чистого поглощения углекислого газа за сутки и закономерности изменений данного показателя в зависимости от условий внешней среды.

Научная новизна. Впервые дана сравнительная эколого-физиологическая характеристика, выявлена общая реакция на потепление климата пяти вечнозеленых листовых древесных видов растений разных экологических групп, ценных для озеленения, широко используемых в культурфитоценозах ЮБК и других регионах субтропиков. Выявлены особенности сезонной динамики основных параметров углекислотного газообмена и водного режима интродуцентов. Определены оптимальные для ассимиляции CO_2 диапазоны и пороговые значения температуры, освещения, содержания влаги в корнеобитаемом слое почвы. Установлены различные типы стратегий регуляции водного баланса у изученных видов: изогидрическая – путем закрытия устьиц, анизогидрическая – за счет поддержания высокого уровня транспирации, комбинированная – сочетает в себе оба типа стратегий и обеспечивает самую высокую адаптационную способность к засухе при сохранении декоративности. Дана оценка чистого суточного поглощения углекислого газа из атмосферы листьями интродуцентов при разных показателях почвенного увлажнения. Выявлена количественная зависимость между величиной суточного поглощения CO_2 листьями вечнозеленых растений и условиями внешней среды, показаны межвидовые отличия в доминирующем влиянии конкретных абиотических факторов на интенсивность процесса ассимиляции.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные данные о физиологических различиях по отношению к световому, температурному фактору и

условиям увлажнения, основным параметрам газообмена дополняют представления об ответных реакциях вечнозеленых листовых древесных растений на изменения окружающей среды, реализации их адаптивного потенциала в условиях интродукции. Установлены оптимальные и пороговые значения температуры, освещенности и условий увлажнения, ограничивающих рост и развитие *Viburnum tinus*, *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis*, *Nerium oleander* и *Aucuba japonica* в вегетационный период, которые могут быть использованы для экономного расходования поливных ресурсов без ущерба для декоративности изученных видов и сроков эксплуатации насаждений. Математические модели расчета суммарной величины чистого поглощения углекислоты за сутки листьями интродуцентов в зависимости от условий внешней среды могут применяться для оценки их реакции на изменение условий произрастания и климата. Результаты исследований могут использоваться для оценки эффективности зеленых насаждений при проектировании или реконструкции ландшафтно-парковых и иных композиций в условиях интродукции, озеленении помещений, могут быть экстраполированы на другие субтропические регионы для создания архитектурно-ландшафтных объектов.

Методология и методы исследования. Методология исследований базировалась на рекомендациях зарубежных и отечественных ученых в области изучения биоморфологических и эколого-физиологических особенностей древесных растений. Применены фенологические наблюдения, газометрические, биометрические методы исследования растений, а также вегетационно-полевого опыта. В работе использованы статистические методы обработки и анализа данных с помощью компьютерного пакета программ.

Положения, выносимые на защиту:

1. Изменения ритмов роста и развития, фенологических спектров сроков цветения и вегетации листовых вечнозеленых растений при потеплении климата являются важными показателями их адаптационного потенциала к факторам внешней среды в условиях интродукции.

2. Характер ответных реакций вечнозеленых интродуцентов на действие гидротермических стрессоров видоспецифичен. Устойчивость к водному дефициту у *Nerium oleander* и *Laurus nobilis* обеспечивается изогидрической стратегией регуляции водного баланса, у *Aucuba japonica* и *Prunus laurocerasus* – анизогидрической, у *Viburnum tinus* – комбинированной, сочетающей оба типа стратегий.

3. Сохранение оптимального уровня процессов газообмена в широком диапазоне параметров среды обуславливает устойчивость изученных видов к абиотическим стрессорам вегетационного периода и определяет перспективы их использования в озеленении.

4. Модели для расчета суммарного за сутки чистого поглощения CO₂ как функции факторов внешней среды адекватно отражают реакцию интродуцентов на изменения внешней среды, как при оптимальных условиях, так и при действии абиотических стрессовых факторов.

Степень достоверности. Достоверность полученных результатов подтверждается большим объемом экспериментального материала, полученного с применением комплекса классических и современных методов исследований, использованием статистических методов анализа, прикладных компьютерных программ и критериев оценки.

Апробация работы. Основные положения диссертационной работы доложены на 10 международных научных и научно-практических конференциях: «VI открытый съезд фитобиологов Причерноморья» (г. Херсон, 2015 г.), «Роль ботанических садов в

сохранении и мониторинге биоразнообразия» (г. Ростов-на-Дону, 2015 г.), «Эколого-генетические резервы селекции, семеноводства и размножения растений» (г. Ялта, 2017 г.), «Современные технологии в изучении биоразнообразия и интродукции растений» (г. Ростов-на-Дону, 2017 г.), «Современные задачи и актуальные вопросы лесоведения, дендрологии, парковедения и ландшафтной архитектуры» (г. Ялта, 2018 г.), «Сохранение биологического разнообразия и заповедное дело в Крыму» (г. Ялта, 2018 г.), «Достижения науки для агропромышленного комплекса» (р.п. Новоивановское, 2020 г.), «Фундаментальные и прикладные научные исследования в биологии и сельском хозяйстве: актуальные вопросы, достижения и инновации» (г. Орел, 2021), «Международная научно-исследовательская конференция по продовольственной безопасности и сельскому хозяйству» (г. Ялта, 2021 г.), «Методологические и теоретические основы селекции, семеноводства и размножения сельскохозяйственных, садовых и лесных древесных растений» (г. Ялта, 2022 г.).

Публикации. По теме диссертационной работы опубликовано 17 научных работ, из них 7 статей в рецензируемых научных изданиях, рекомендуемых ВАК РФ (из которых 4 статьи входят в международные реферативные базы данных), 6 в иных рецензируемых журналах и 4 в материалах международных научных конференций.

Личный вклад соискателя. Вклад соискателя заключается в анализе литературы и состоянии проблемы, освоении методик, проведении полевых и лабораторных исследований, обработке, анализе и обобщении результатов экспериментальной работы, формулировании выводов и основных положений, подготовке и оформлении рукописи диссертации. Совместно с научным руководителем проведена разработка программы, выбор объектов и методик исследований, определена структура диссертации.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 разделов, заключения, практических рекомендаций, списка сокращений и условных обозначений, списка литературы и приложений; изложена на 190 страницах, проиллюстрирована 49 рисунками и 28 таблицами (26 в основной части и 2 в приложении). Список литературы включает 249 источников, в том числе 62 иностранных, 13 ссылок на Интернет-ресурсы.

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному руководителю, доктору сельскохозяйственных наук, чл.-корреспонденту РАН, Ю.В. Плугатарю, докторам биологических наук С.П. Корсаковой и О.А. Ильницкому за советы и ценные замечания при подготовке диссертации.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

РАЗДЕЛ 1 СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЭФФЕКТИВНЫХ НАСАЖДЕНИЙ КУЛЬТУРФИТОЦЕНОЗОВ В УСЛОВИЯХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ

В разделе приводится обзор современной литературы по вопросам функций древесных растений в урбоэкосистемах, проблемам озеленения рекреационных зон южных регионов (Казимирова и др., 2006; Дюкова, 2012; Антюфеев и др., 2014; Плугатарь и др., 2015; Кунина, 2018; Salmond et al., 2016; Braubach et al., 2017; Agram et al., 2019; Terrer et al., 2021). Представлены данные результатов исследований отечественных и зарубежных ученых по устойчивости и адаптации растений к действию стрессовых факторов абиотической природы (Заленский, 1977; Лархер, 1978; Пьянков, Иванов, 2000; Рахманкулова, Усманов, 2000; Рахманкулова и др., 2001; Семихатова, Чиркова, 2001; Таран, 2006; Головкин и др., 2008; Бухарина, 2009; Кудоярова и др., 2013; Гольцев и др.,

2014; Молчанов, 2015; Ильницкий и др., 2018; Придача и др., 2019; Юзбеков, Цзусюнь, 2019; Болондинский и др., 2020; Terry, Waldron, 1986; Chaves et al., 2009; von Caemmerer, 2013; Sade, Moshelion, 2014; Meletiou-Christou, Rhizopoulou, 2017; Wang et al., 2017), механизмов адаптации декоративных вечнозеленых листовенных растений при интродукции (Бескаравайная, Галушко, 1971; Куликов, Доманская, 1972; Елманова, Сакович, 2005; Маляровская, Белоус, 2012; Браилко, 2013, 2017; Рындин и др., 2014; Белоус, Маляровская, 2016; Губанова 2020; Губанова, Пилькевич, 2021; Plugatar, 2020), а также углекислотного газообмена древесных растений в составе культурфитоценозов (Федоров и др., 2011; Юзбеков, Цзусюнь, 2019; Пашкевич, Коротаева, 2021; Плугатарь и др., 2021; Gratani, Varone, 2013; Tor-ngern, Leksungnoen, 2020; Akita, Ohe, 2021).

РАЗДЕЛ 2 УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Природно-климатические условия в зоне парков ЮБК

Южный берег Крыма (ЮБК) расположен в приморской зоне южного макросклона Главной гряды Крымских гор и простирается от мыса Айя на западе до горы Кабель на востоке протяженностью порядка 80 км и шириной 2–8 км. Нижняя граница ЮБК проходит по побережью, верхняя – на высоте 200 м над уровнем моря (Важов, 1977). Климат ЮБК субтропический средиземноморского типа, с преобладанием осадков в осенне-зимний период, умеренно-жарким засушливым летом и умеренно-теплой зимой (Важов, 1977). Средняя годовая температура воздуха на ЮБК составляет +12,4 °С, самого теплого месяца (июля) – +22,7 °С, самого холодного (января) – +3,1 °С. Абсолютный минимум температуры воздуха –14,6 °С, абсолютный максимум +39,0 °С. Годовое количество осадков составляет 586 мм, во время вегетации их выпадает 256 мм (Плугатарь и др., 2015). Особенностью климата ЮБК является неустойчивость холодного периода, обусловленная резкими повышениями температур глубокими волнами тепла до +16...+18 °С. Во время активной вегетации растений испаряемость в 3,7 раза превышает сумму осадков (Важов, 1977), в связи с чем в летне-осенний период на фоне высоких температур практически ежегодно наблюдаются засухи (Плугатарь и др., 2015).

На ЮБК характерна мозаичность почвы, однако основными типами являются коричневые, суглинистые, плантажированные, на продуктах выветривания глин, сланцев и песчаников, верхнеюрских известняков (Кочкин, 1967; Опанасенко, 2015).

2.2 Объекты и методы исследований

В качестве объектов исследований были выбраны пять модельных видов вечнозеленых листовенных древесных интродуцентов из разных экологических групп по отношению к световому режиму и увлажнению, которые наиболее широко распространены в садово-парковых насаждениях ЮБК: *Nerium oleander* L. (род *Nerium* L., семейство Аросупасеае Juss.), родина – регион Средиземноморья, гелиофит, ксерофит; *Aucuba japonica* Thunb. (род *Aucuba* Thunb., семейство Garryaceae), природный ареал – субтропические леса Японии, Китая, Кореи, Тайваня, сциогелиофит, мезофит; *Laurus nobilis* L. (род *Laurus*, семейство Lauraceae), родина – регион Средиземноморья, гелиосциофит, ксеромезофит; *Prunus laurocerasus* L. (род *Prunus*, семейство Rosaceae), родина – Кавказ, Малая Азия, Балканский полуостров, гелиосциофит, мезофит; *Viburnum tinus* (род *Viburnum*, семейство Adoxaceae), естественно распространен в юго-восточной Европе и Северной Африке, гелиосциофит, ксеромезофит. Несмотря на широкое распространение в культурфитоценозах и ценность для озеленения территории ЮБК, эколого-физиологические особенности данных видов в настоящее время изучены недостаточно.

Исследования проведены с 2015 по 2021 гг. на ЮБК в Никитском ботаническом саду (НБС–ННЦ). Территория и почвы НБС–ННЦ типичны для большей части ЮБК.

Изучение сезонной динамики газообмена, ритмов роста и развития проводили на территории Верхнего парка арборетума НБС–ННЦ и опытного участка, расположенного в центральном отделении НБС–ННЦ. Возраст исследуемых растений в парке 8–15 лет, опытном участке – 6–12 лет.

Фенологические наблюдения проводили по общепринятым методикам (Бейдеман, 1974; Методика фенологических наблюдений..., 1975) с уточнениями и дополнениями, разработанными в отделе дендрологии НБС для древесных растений (Голубева и др., 1976). Прирост побегов определяли подекадно биометрическим методом. Толщину листовой пластинки измеряли при помощи прибора «Тургоромер-1» (Россия).

Для непрерывной автоматической регистрации параметров $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена использовали автоматическую 4-канальную систему открытого типа «Монитор фотосинтеза РТМ-48А» (Bioinstruments S.R.L., Молдова) (Ильницкий и др., 2018). Измерения проводили при естественной концентрации CO_2 в воздухе около 0,04%. Интенсивность $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листьев с 3-кратной повторностью определяли на сформированных молодых интактных листьях в верхней части побега каждые 20 мин (72 измерения за сутки). Синхронно с измерениями газообмена автоматически регистрировали параметры внешней среды с помощью датчиков Метео-модуля РТН-48, подключенных к системе РТМ-48А: температуры и влажности воздуха, фотосинтетически активной радиации (ФАР). Для измерения влажности почвы использован датчик SMS-5M, температуры листа – LT-1P (Ильницкий и др., 2018).

Для характеристики CO_2 -обмена листа использованы значения скорости нетто-фотосинтеза (P_N), суммарного (R_{total}) и темнового (R_D) дыхания, фотодыхания (R_{PR}), устьичной проводимости (g_s) и транспирации (E) в диапазоне ФАР от 0 до 2000 мкмоль/($\text{m}^2 \cdot \text{c}$). При исследовании зависимости скорости P_N от интенсивности света измерения проводились в солнечные, преимущественно ясные дни. Для сравнительной оценки физиологических различий растений по отношению к световому фактору применена модифицированная модель прямоугольной гиперболы, описывающая фотоингибирование процесса непрямоугольной гиперболой (Ye, 2007).

Исследования реакции растений на воздействие засухи и высоких температур проведены в условиях вегетационного опыта. В опыте использованы 6–12-летние саженцы, растущие в вегетационных сосудах объемом 10–15 л, наполненных почвой опытного участка. Полив опытных растений прекращали в период активного роста после завершения формирования первых молодых листьев по площади и биомассе. Влажность почвы в сосудах с контрольными растениями поддерживали на уровне оптимального увлажнения (60–90 % от НВ).

При определении диапазонов экологического оптимума процессов газообмена, за зону оптимума принимались условия среды, обеспечивающие интенсивность газообмена выше 90 % от максимального (Лархер, 1978).

Для сравнительной оценки фотосинтетической способности растений в оптимальных и стрессовых условиях производились расчеты показателя использования ФАР при фотосинтезе – K_p (количество мкмоль CO_2 /ммоль фотонов) (Болондинский, Виликайнен, 2014), а также коэффициента фотосинтетической эффективности ($K_{\text{p}\epsilon}$) (Лархер, 1978).

При расчете количества ФАР, получаемого растением в течение светлого времени суток, применен интеграл дневного освещения (ИДО), который является функцией от интенсивности света и времени (Faust, 2005).

Построение математической модели для расчета суммарного за сутки чистого поглощения CO₂ как функции факторов внешней среды, нахождение коэффициентов регрессии проведено путем процедуры «Нелинейное оценивание» в программе Statistica10 методом минимизации функции потерь. Оценка точности аппроксимации выполнена на основе коэффициента детерминации (R^2), корня из среднеквадратичной ошибки (RMSE) и суммы квадратов ошибок (SSE).

Для оценки метеопараметров на территории парков арборетума НБС–ННЦ использованы данные агрометеорологической станции «Никитский сад», характеризующей погодные условия в годы исследований. Регистрация метеопараметров на опытном участке проводилась с помощью автоматической метеостанции DWS-11z (Ильницкий и др., 2018). Обработка и анализ метеоданных выполнен по общепринятым в агроклиматологии и климатологии методикам (Грингоф, Клещенко, 2011; Груза, Ранькова, 2012).

Статистическая обработка и анализ результатов экспериментов осуществлялись с использованием прикладных компьютерных программ Microsoft Excel 2010 и Statistica 10 (“Statsoft Inc.”, США). Все расчеты выполняли при заданном уровне значимости $p \leq 0,05$.

РАЗДЕЛ 3 СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПРИРОДНЫХ АРЕАЛОВ И РАЙОНА ИНТРОДУКЦИИ – ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

Сравнительный анализ природных ареалов обитания вечнозеленых декоративных интродуцентов и ЮБК позволил выявить как сходства климатических условий, так и различия. По климатическим показателям условия ЮБК имеют сходства с некоторыми природными местообитаниями *Nerium oleander*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus*: распределение осадков характеризуется максимумом преимущественно в зимнее время, количество осадков 329–1120 мм. В летний период вероятность засухи имеет также сходство с таковой на ЮБК.

Для природного ареала произрастания *Aucuba japonica* характерны совершенно другие особенности: непродолжительный морозный период и теплый влажный климат с избыточным увлажнением в летний период (до 240–400 мм/месяц), сезон дождей продолжается с мая по сентябрь.

Ареал *Prunus laurocerasus* также приурочен к зонам с влажным субтропическим климатом и обильным выпадением осадков практически в течение всего года. Вместе с тем, из анализируемых видов ареал *Prunus laurocerasus* наиболее близок с ЮБК по уровню сумм среднемесячных положительных температур воздуха.

В ходе сравнительной оценки установлено, что к основным факторам, ограничивающим интродукцию рассмотренных вечнозеленых декоративных видов, относятся низкая температура и возвратные заморозки, дефицит влаги в летне-осенний период, обусловленный малым количеством выпадающих осадков, атмосферной и почвенной засухой в сочетании с высокими температурами, ранние осенние заморозки.

РАЗДЕЛ 4 ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ЛИСТВЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ НА ЮБК И ИХ РЕАКЦИЯ НА ПОТЕПЛЕНИЕ КЛИМАТА

4.1 Ритмы сезонного роста побегов вечнозеленых интродуцентов

В результате проведенных фенологических исследований изученные виды вечнозеленых интродуцентов по началу роста побегов были объединены в 3 группы: ранневесеннюю – *Viburnum tinus*, *Aucuba japonica* (для начала вегетации в начале апреля

достаточно накопления 455 °С сумм активных температур воздуха выше +5 °С ($\Sigma t_{>5} \text{ } ^\circ\text{C}$), весеннюю – *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus* (рост побегов активизируется во второй половине апреля при $\Sigma t_{>5} \text{ } ^\circ\text{C}$ около 650–770 °С) и поздневесеннюю – *Nerium oleander* (рост побегов наступает в первой половине мая при $\Sigma t_{>5} \text{ } ^\circ\text{C}$ около 955 °С).

Анализ динамики роста позволил установить, что *Laurus nobilis* и *Nerium oleander* в условиях ЮБК характеризуются одним периодом роста побегов, *Viburnum tinus* и *Aucuba japonica* – двумя, а *Prunus laurocerasus* – тремя. У *Aucuba japonica*, как правило, только один период роста побегов, однако при достаточной влагообеспеченности в дождливые годы, наблюдается вторичный рост в конце лета. Аналогичные особенности ритмов роста *Aucuba japonica* в условиях ЮБК описаны в работе Р.В. Галушко (Галушко, 1984).

Максимальный суточный прирост побега отмечается у *Prunus laurocerasus* в первой половине мая и в конце июля (2,4–2,9 мм), у *Laurus nobilis* – во второй декаде мая (3,6 мм), у *Aucuba japonica* – в конце мая (0,7 мм), у *Viburnum tinus* – в первой половине июля (2,4–3,2 мм), а у *Nerium oleander* – во второй и третьей декадах июля (8,5–8,8 мм).

В среднем, диапазон продолжительности роста побегов составляет от 71–72 сут (у *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica*) до 204 сут у *Viburnum tinus*. Рост побегов у *Aucuba japonica* заканчивается в первой половине июня, *Laurus nobilis* – во второй половине июля, *Nerium oleander* – в первой половине, а у *Prunus laurocerasus* – во второй половине сентября, у *Viburnum tinus* – в третьей декаде октября. Особенностью роста *Viburnum tinus*, *Nerium oleander* и *Prunus laurocerasus* является длительный волнообразный характер побегообразования, тогда как у *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica* период ростовых процессов короткий.

4.2 Динамика накопления фитомассы листьев в период вегетации

Среди изученных вечнозеленых видов самая большая площадь листовой пластинки установлена у *Prunus laurocerasus* (50,8 см²), а самая маленькая – *Viburnum tinus* (18,7 см²). Наибольшее число листьев за период роста на годичном побеге формируется у *Nerium oleander* (в среднем 56 шт.). Их количество на таких же побегах у *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus* в 2–2,5 раза меньше, а у *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica* – в 6,5–7,5 раз.

Средняя площадь листовой поверхности годичного побега в конце вегетации в порядке убывания составляет: *Nerium oleander* – 1244 см², *Prunus laurocerasus* – 799 см², *Viburnum tinus* – 251 см², *Aucuba japonica* – 162 см² и *Laurus nobilis* – 136 см².

Кульминация прироста фитомассы листьев отмечается у *Laurus nobilis* в конце мая, у *Prunus laurocerasus* – в конце июля – августе, у *Viburnum tinus* – в конце мая и в конце июля, у *Nerium oleander* – в июле. Наибольшим приростом (49,3 см) и накоплением фитомассы листьев (42,3 см³) отличаются однолетние побеги *Nerium oleander*. Достаточно большим потенциалом обладает *Prunus laurocerasus*, с объемом фитомассы годичного побега 24,5 см³. Годичный прирост фитомассы побегов *Viburnum tinus*, *Aucuba japonica* и *Laurus nobilis*, по сравнению с *Nerium oleander*, в 7–8 раз меньше.

4.3 Особенности цветения в условиях Южного берега Крыма

По ритму цветения изученные виды были подразделены на три группы: осенне-зимне-весеннецветущие – *Viburnum tinus* (средняя продолжительность цветения 189 сут); средне-поздневесеннецветущие – *Prunus laurocerasus*, *Aucuba japonica* и *Laurus nobilis* (период цветения длится в среднем 16–24 сут) и летне-раннеосеннецветущие – *Nerium oleander* (период цветения длится 89 сут).

В ходе исследований установлено, что цветение средне-поздневесеннецветущих видов наступает при сумме активных температур выше +5 °С в диапазоне от 548–591 °С (*Prunus laurocerasus*, *Aucuba japonica*) до 667 °С (*Laurus nobilis*); летне-

раннеосеннецветущих (*Nerium oleander*) – превышающей 1483 °С, осенне-зимне-весеннецветущих (*Viburnum tinus*) – при накоплении 4487 °С.

Анализ изменчивости сроков сезонного развития показал, что наибольшей вариабельностью фенодат характеризуются фенофазы бутонизации и начала цветения *Viburnum tinus*, которые наступают в осенне-зимние месяцы. Сдвиги сроков наступления фенофаз бутонизации и цветения у *Prunus laurocerasus* не превышают 4–6 сут, у *Aucuba japonica* – 7–9 сут, у *Laurus nobilis* и *Nerium oleander* составляют от 7 до 13 сут.

У изученных видов выявлена пластичность феноритмов, которая проявилась в погодичной изменчивости продолжительности и сроков фенофаз в зависимости от погодных условий вегетационных периодов.

4.4 Фенологическая реакция вечнозеленых интродуцентов на потепление климата в условиях Южного берега Крыма

Для оценки реакции изученных вечнозеленых интродуцентов на рост температур, результаты феномониторинга за 2016–2021 гг. были сопоставлены с данными исследований, проведенных в 1970–1990 гг. (Галушко, 1976, 1984; Улейская, 1997; Куликов, 1984) (Рисунок 1).

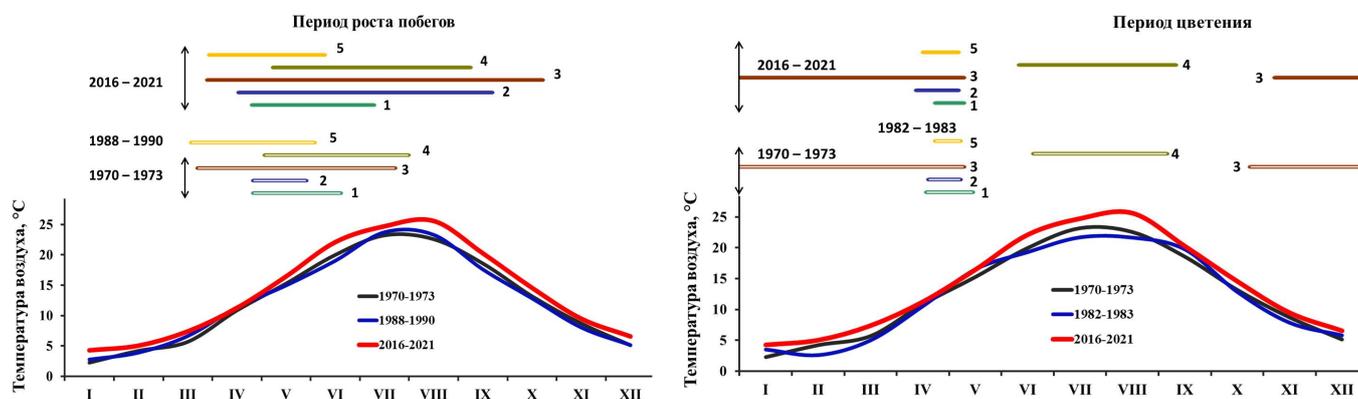


Рисунок 1 – Фенологическая реакция вечнозеленых интродуцентов на повышение температур в условиях Южного берега Крыма: 1 – *Laurus nobilis*; 2 – *Prunus laurocerasus*; 3 – *Viburnum tinus*; 4 – *Nerium oleander*; 5 – *Aucuba japonica*

Анализ изменений средних месячных температур воздуха выявил их рост в 2016–2021 гг., по сравнению с более ранними временными периодами, а также увеличение продолжительности и теплообеспеченности вегетационного периода. Средняя годовая температура воздуха за 2016–2021 гг. была выше на 1,5 °С. За исключением апреля, среднемесячные температуры воздуха выросли на 1–1,5 °С, в отдельные месяцы – на 2–3 °С (январь, июнь, август, сентябрь).

Сравнительная оценка по средней многолетней дате сроков прохождения и продолжительности фенофаз вечнозеленых интродуцентов показала, что их фенологическая реакция на потепление климата ЮБК не была одинаковой.

Характерным для всех исследованных видов с ростом теплообеспеченности вегетационного периода было смещение на более позднее время сроков окончания роста побегов. Максимальным оно было у *Viburnum tinus* и *Prunus laurocerasus* (на 90–113 сут), что, по нашему мнению, связано с повышением осенних температур; у остальных видов колебалось от 6 сут (*Aucuba japonica*) до 38 сут (*Nerium oleander*).

Реакция на повышение температур не была однонаправленной. Анализ смещения сроков начала и окончания периода цветения показал, что по сравнению со второй половиной XX века, общая продолжительность цветения *Laurus nobilis* в XXI веке

сократилась в среднем на 38 %, *Viburnum tinus* – на 6 %, а у *Nerium oleander*, *Prunus laurocerasus* и *Aucuba japonica* – увеличилась соответственно на 15, 25 и 26 %.

РАЗДЕЛ 5 ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА И ГАЗООБМЕНА У НЕКОТОРЫХ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ ПРИ ДЕЙСТВИИ АБИОТИЧЕСКИХ СТРЕССОРОВ

5.1 Анализ световых зависимостей интенсивности газообмена листьев

Исследования основных параметров световых кривых фотосинтеза при полном освещении показали, что световое насыщение фотосинтеза у *Nerium oleander* выходит на плато при значениях ФАР выше 1000 мкмоль/(м² с), у *Laurus nobilis*, *Viburnum tinus* и *Prunus laurocerasus* – при более низких уровнях ФАР (800–1000 мкмоль/(м² с)), а у *Aucuba japonica* – при 600–700 мкмоль/(м² с). Выявлено фотоингибирование фотосинтеза у *Aucuba japonica* при интенсивностях ФАР выше 1300 мкмоль/(м² с), *Prunus laurocerasus* (выше 1200–1400 мкмоль/(м² с)) и *Viburnum tinus* (выше 1400–1500 мкмоль/(м² с)).

Темновое дыхание листьев *Viburnum tinus*, *Prunus laurocerasus* и *Nerium oleander* в условиях полного освещения в 2–2,5 раза выше, чем у *Aucuba japonica* и *Laurus nobilis*, что указывает на необходимость в большем количестве света для компенсации СО₂ газообмена. При умеренном затенении интенсивность дыхания снижается в среднем в 1,5–2,5 раза, что можно расценивать как прямую реакцию на уменьшение образования ассимилятов из-за сокращения прихода ФАР. В условиях умеренного затенения установлено снижение скорости нетто-фотосинтеза у *Nerium oleander* в среднем на 16 %, а у *Viburnum tinus* и *Aucuba japonica* – на 19–21 %, а у *Prunus laurocerasus* и *Laurus nobilis* – повышение на 1 и 11 % соответственно.

Самая широкая экологическая амплитуда по отношению к световому фактору определена у *Laurus nobilis* и *Prunus laurocerasus*. Установлено неэффективное использование высоких интенсивностей радиации *Viburnum tinus*. Выявлено повышение эффективности использования растениями ФАР при ухудшении световых условий, что свидетельствует о высокой степени адаптации фотосинтетического аппарата *Nerium oleander*, *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica*, *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus* к умеренному затенению.

В результате анализа установлено, что при отсутствии дефицита влаги и высоких температур, самой высокой интенсивностью нетто-фотосинтеза листьев и светолюбием характеризуется *Nerium oleander*. К группе светолюбивых растений с хорошо выраженными признаками теневыносливости относятся *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus*, а самым теневыносливым видом, который наиболее эффективно использует невысокие значения освещенности, является *Aucuba japonica*. Важными адаптационными признаками *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica* и *Viburnum tinus*, позволяющими им существовать в условиях затенения достаточно длительное время, является сдвиг светового компенсационного пункта в область ФАР 4–5 мкмоль/(м² с) и более высокая крутизна световой кривой, дающие возможность фотосинтетическому аппарату эффективно использовать низкую освещенность и сохранять положительный углеродный баланс в условиях сильного затенения.

5.2 Особенности суточных колебаний интенсивности углекислотного и водного газообмена в условиях разной водообеспеченности

Исследование суточной динамики основных параметров СО₂/Н₂О-газообмена в ясные малооблачные дни в самый жаркий летний период года показало, что в условиях оптимального увлажнения почвы суточный ход нетто-фотосинтеза у *Aucuba japonica* имеет вид одновершинной кривой с максимумом – в 9 часов, у *Nerium oleander* – в 11–12 ч, у *Laurus nobilis* – в 13 ч. У *Prunus laurocerasus* суточный ход имеет вид двухвершинной

кривой с максимумом в 9 часов и полуденной депрессией в 12–13 ч. Высокая интенсивность процессов газообмена (нетто-фотосинтеза, транспирации, устьичной проводимости) у *Aucuba japonica* отмечается с 9 до 15 ч, *Nerium oleander* – с 8 до 15 ч, *Laurus nobilis* и *Prunus laurocerasus* – с 8 до 18 ч. У *Viburnum tinus* ход кривой выделялся несколькими кратковременными депрессиями в полуденные часы, высокий уровень всех параметров газообмена установлен с 9 до 15–16 ч (Рисунки 2–4).

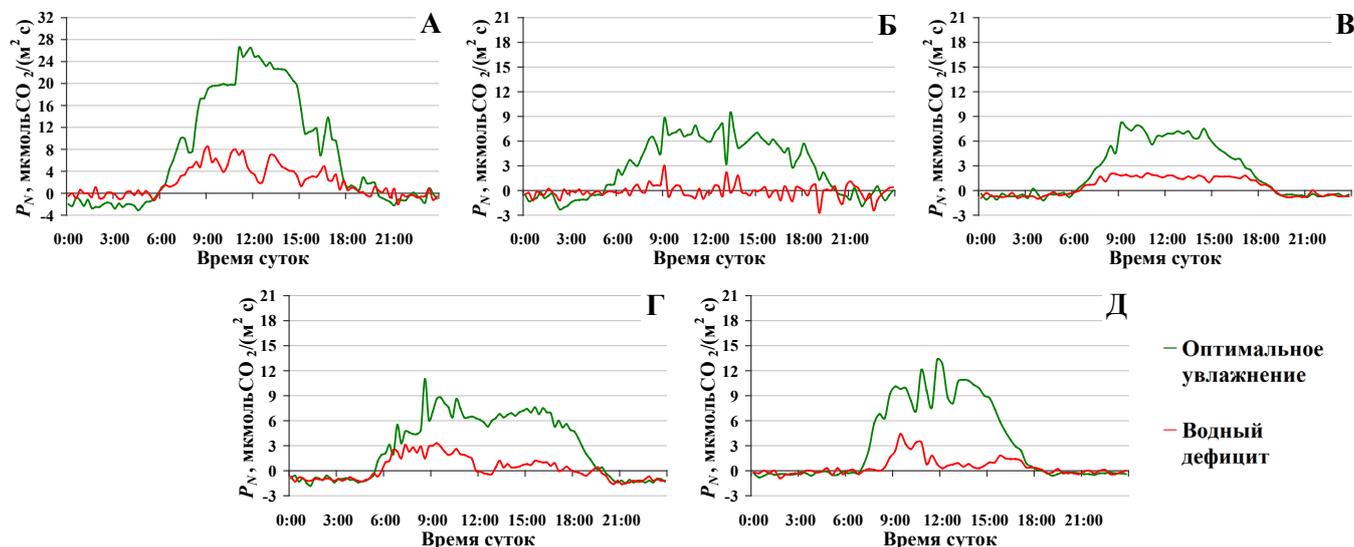


Рисунок 2 – Суточная динамика интенсивности нетто-фотосинтеза в разных условиях влагообеспеченности: А – *Nerium oleander*, Б – *Laurus nobilis*, В – *Aucuba japonica*, Г – *Prunus laurocerasus*, Д – *Viburnum tinus*

В результате сравнительного анализа суточной динамики интенсивности нетто-фотосинтеза, транспирации, устьичной проводимости выделены особенности реакции каждого из рассматриваемых видов на водный дефицит. Выявлено, что сохранение водного баланса в условиях засухи у *Nerium oleander* обеспечивается путем закрытия устьиц и минимизации транспирации (Рисунки 3А–4А). В условиях засухи *Laurus nobilis* проявляет сходную с *Nerium oleander* стратегию (Рисунки 3Б–4Б).

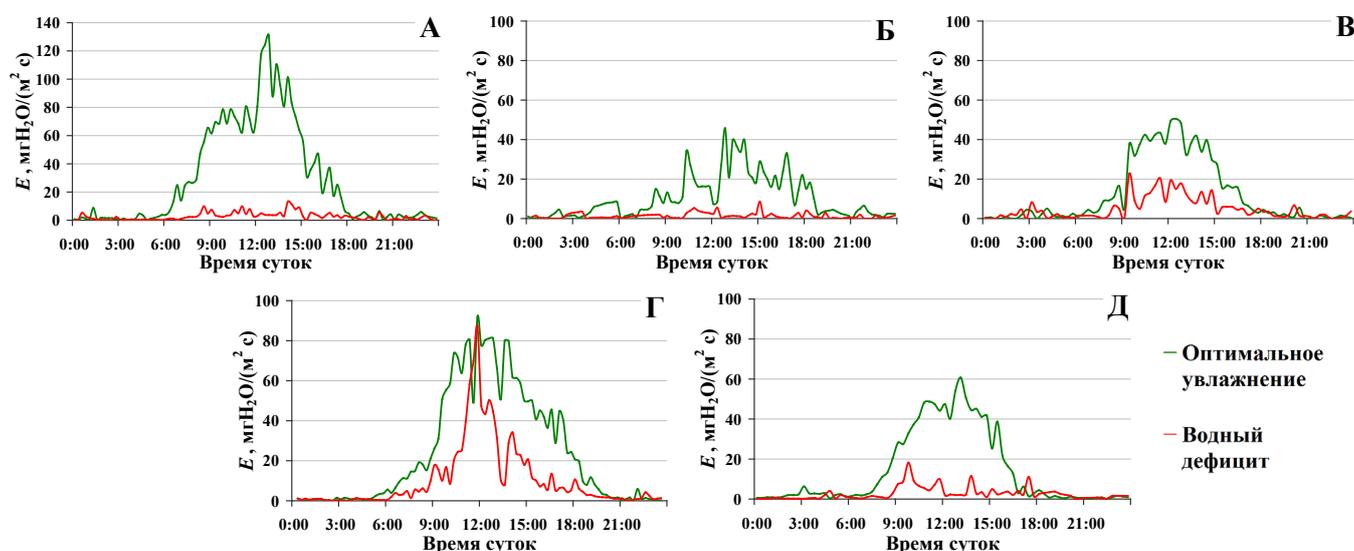


Рисунок 3 – Суточная динамика интенсивности транспирации в разных условиях влагообеспеченности: А – *Nerium oleander*, Б – *Laurus nobilis*, В – *Aucuba japonica*, Г – *Prunus laurocerasus*, Д – *Viburnum tinus*

Для *Aucuba japonica* характерной особенностью является отсутствие особо выраженных депрессий фотосинтеза в полуденные часы. Процессы фотосинтеза и транспирации не прекращаются даже в условиях водного дефицита, а лишь снижают свою интенсивность (Рисунки 2В, 3В, 4В). В условиях засухи у *Aucuba japonica* проявилась анизогидрическая стратегия ответа на водный стресс, выраженная в поддержании высокого уровня транспирации для предотвращения перегрева.

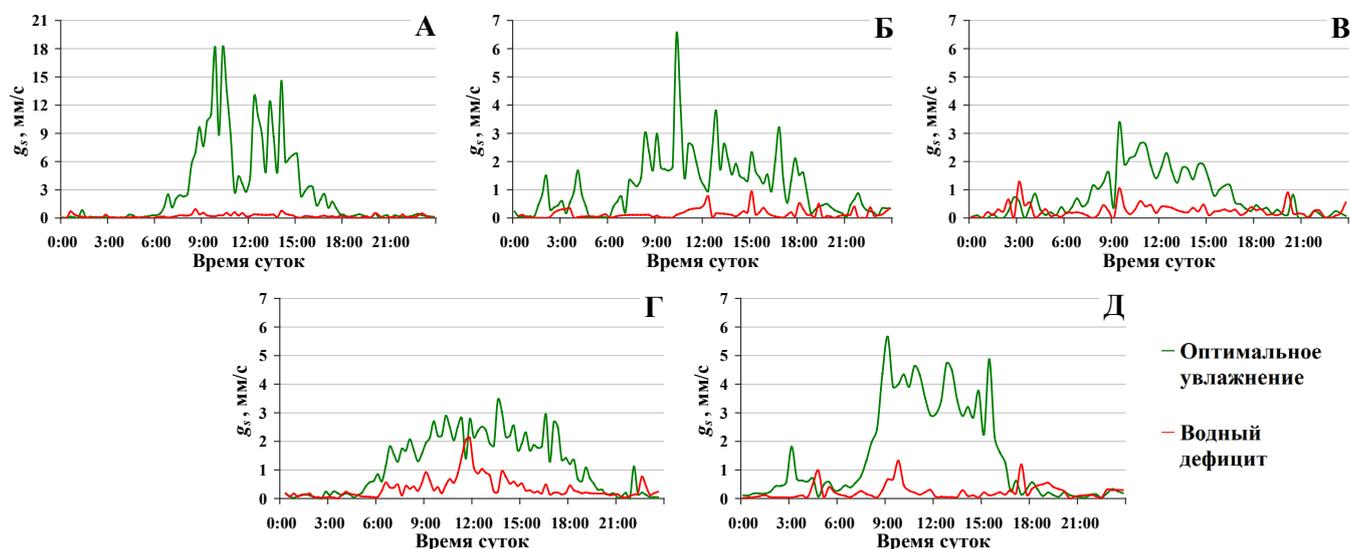


Рисунок 4 – Суточная динамика устьичной проводимости в разных условиях влагообеспеченности: А – *Nerium oleander*, Б – *Laurus nobilis*, В – *Aucuba japonica*, Г – *Prunus laurocerasus*, Д – *Viburnum tinus*

В условиях водного дефицита у *Prunus laurocerasus* после 12 ч и до конца светового дня выявлено резкое снижение интенсивности нетто-фотосинтеза (Рисунок 2Г), при сохранении достаточно высокой устьичной проводимости (Рисунок 4Г) и транспирации (Рисунок 3Г), что также указывает на анизогидрическую стратегию адаптации к засухе.

У *Viburnum tinus* обнаружен отличный от рассмотренных выше видов тип регуляции водного баланса. При водном дефиците в начале светового дня, когда интенсивность солнечной радиации и температура воздуха относительно невелики, растение открывает устьица для поддержания фотосинтеза и предотвращения углеродного голодания (Рисунок 2Д), а после 10 ч их закрывает (Рисунок 4Д), обеспечивая крайне низкие потери влаги в результате транспирации (Рисунок 3Д), сохраняя тем самым водный баланс и предотвращая обезвоживание.

5.3 Особенности регуляции фотосинтетической активности и водного режима в оптимальных и стрессовых условиях внешней среды

Проведенные исследования позволили установить, что в благоприятных условиях внешней среды при насыщающей интенсивности ФАР (определенной для каждого вида) скорость нетто-фотосинтеза у изученных видов вечнозеленых листовых интродуцентов находится в диапазоне от 7,3 до 20,2 мкмольСО₂/(м² с) (Таблица 1).

Самыми высокими величинами устьичной проводимости и интенсивности транспирации характеризовался гелиофильный *Nerium oleander*. В 1,5–2 раза ниже эти показатели у теневыносливых *Prunus laurocerasus*, *Aucuba japonica*, *Viburnum tinus* и

Laurus nobilis. По результатам анализа полученных величин WUE установлено, что самым высоким количеством ассимилированного CO₂ в расчете на единицу вещества транспирационных потерь выделяется *Nerium oleander* (7,7 мкмоль CO₂/ммоль H₂O), а самым низким – *Aucuba japonica* (4,6 мкмоль CO₂/ммоль H₂O). Установлено, что все представленные в исследовании виды имеют низкую интенсивность фотодыхания и невысокую – темнового дыхания, что свойственно вечнозеленым видам растений (Лархер, 1978).

Таблица 1 – Характеристики CO₂/H₂O-газообмена листьев вечнозеленых растений в оптимальных условиях внешней среды при насыщающей интенсивности света

Параметры	<i>Nerium oleander</i>	<i>Laurus nobilis</i>	<i>Aucuba japonica</i>	<i>Prunus laurocerasus</i>	<i>Viburnum tinus</i>
g _s , мм/с	6,4 ± 5,2	1,6 ± 0,6	2,0 ± 0,7	2,2 ± 1,0	3,2 ± 1,0
E, мг H ₂ O/(M ² ·с)	56,1 ± 27,4	35,1 ± 13,9	37,6 ± 12,2	37,6 ± 18,6	34,5 ± 10,4
P _N , мкмольCO ₂ /(M ² ·с)	20,2 ± 4,0	9,8 ± 1,7	7,3 ± 1,6	9,0 ± 2,1	10,1 ± 1,5
R _{PR} , мкмольCO ₂ /(M ² ·с)	0,7 ± 1,4	0,4 ± 0,7	0,4 ± 0,7	0,7 ± 1,1	0,5 ± 0,8
R _D , мкмольCO ₂ /(M ² ·с)	3,2 ± 1,5	0,8 ± 0,9	1,1 ± 0,6	1,8 ± 1,2	0,9 ± 0,8
R _{total} , мкмольCO ₂ /(M ² ·с)	4,2 ± 1,6	1,3 ± 0,9	1,5 ± 0,6	2,5 ± 1,4	1,3 ± 1,0
WUE, мкмоль CO ₂ /ммоль H ₂ O	7,7 ± 2,9	6,2 ± 4,6	4,6 ± 3,7	5,4 ± 3,0	5,8 ± 2,0
R _{total} /P _g , %	18,8 ± 6,3	12,8 ± 8,7	17,7 ± 5,2	21,9 ± 9,2	12,0 ± 8,6

Примечание: WUE – эффективность использования воды (P_N/E); R_{total}/P_g – доля дыхательных затрат отgross-фотосинтеза

В результате оценки эффективности использования углерода на процессы роста растений установлено, что доля фиксированного углерода, который реализуется в чистой продуктивности, составила у *Viburnum tinus* – 88 %, *Laurus nobilis* – 87 %, *Prunus laurocerasus* – 78 %, *Aucuba japonica* – 82 % и *Nerium oleander* – 81 %. Полученные численные значения соотношения процессов фотосинтеза и дыхания характеризуют нормальное течение процессов газообмена исследованных видов в оптимальных условиях. Отклонение от полученных величин можно рассматривать как нарушение баланса газообмена при развитии стресса.

При изучении зависимости интенсивности фотосинтеза от фактора температуры в условиях отсутствия водного дефицита при достаточном уровне ФАР выявлен довольно широкий диапазон температурных оптимумов нетто-фотосинтеза у вечнозеленых интродуцентов. В результате анализа экспериментальных данных установлено, что скорость ассимиляции углекислого газа на единицу листовой поверхности *Nerium oleander* ускорялась с повышением температуры листа вплоть до +37...+39 °С. При нелимитирующем скорости фотосинтеза ФАР и оптимальном увлажнении почвы, максимальные величины нетто-фотосинтеза *Viburnum tinus* определены при температуре листа +15...+36 °С, у *Laurus nobilis* – при +24...+32 °С, у *Prunus laurocerasus* – при +20...+33 °С, у *Aucuba japonica* – при +15...+26 °С (Рисунок 5А).

Изучение CO₂-газообмена растений в широком диапазоне изменения влажности почвы позволило определить зависимость интенсивности нетто-фотосинтеза исследованных видов вечнозеленых интродуцентов от влажности почвы (Рисунок 5Б). Анализ полученных результатов показал, что зона оптимума увлажнения почвы для *Nerium oleander* находится в пределах 45–75 % НВ. При влажности почвы ниже или выше указанных пределов интенсивность фотосинтеза снижается. Влияние почвенной засухи на

активность ассимиляции CO_2 проявляется у *Laurus nobilis* при снижении влажности почвы до 40–45 % от НВ, *Aucuba japonica* – до 45–50 % от НВ, *Prunus laurocerasus* – 60–70 % от НВ, *Viburnum tinus* – 50–60 % от НВ.

В результате проведенных комплексных исследований выявлены генотипические особенности растений *Nerium oleander*, *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica*, *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus* в поддержании оптимального, в соответствии с условиями среды, водного баланса. У исследованных видов выявлены три типа стратегий ответа на водный дефицит.

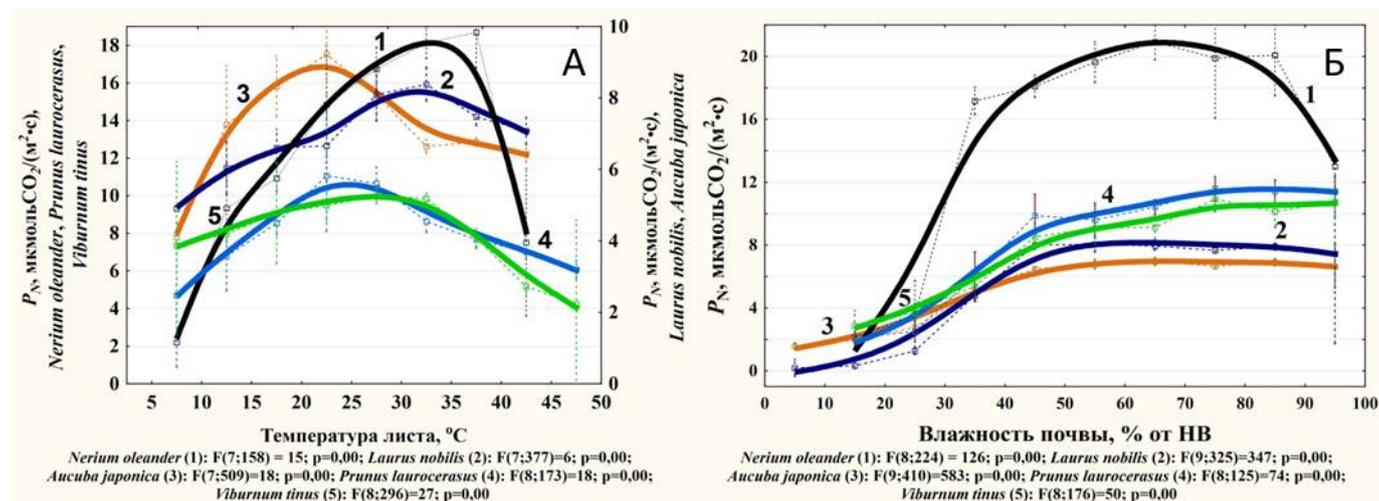


Рисунок 5 – Зависимость интенсивности нетто-фотосинтеза (P_N) *Nerium oleander* (1), *Laurus nobilis* (2), *Aucuba japonica* (3), *Prunus laurocerasus* (4) и *Viburnum tinus* (5) от температуры (А) и влажности почвы (Б) при световом насыщении

Устойчивость к водному дефициту у *Nerium oleander* и *Laurus nobilis* обеспечивается с помощью изогидрической стратегии регуляции водного баланса (путем закрытия устьиц), что повышает их конкурентоспособность в условиях почвенной засухи, но приводит к ранней дефолиации и утрате декоративности вследствие нарушения газообмена (Рисунок 6).

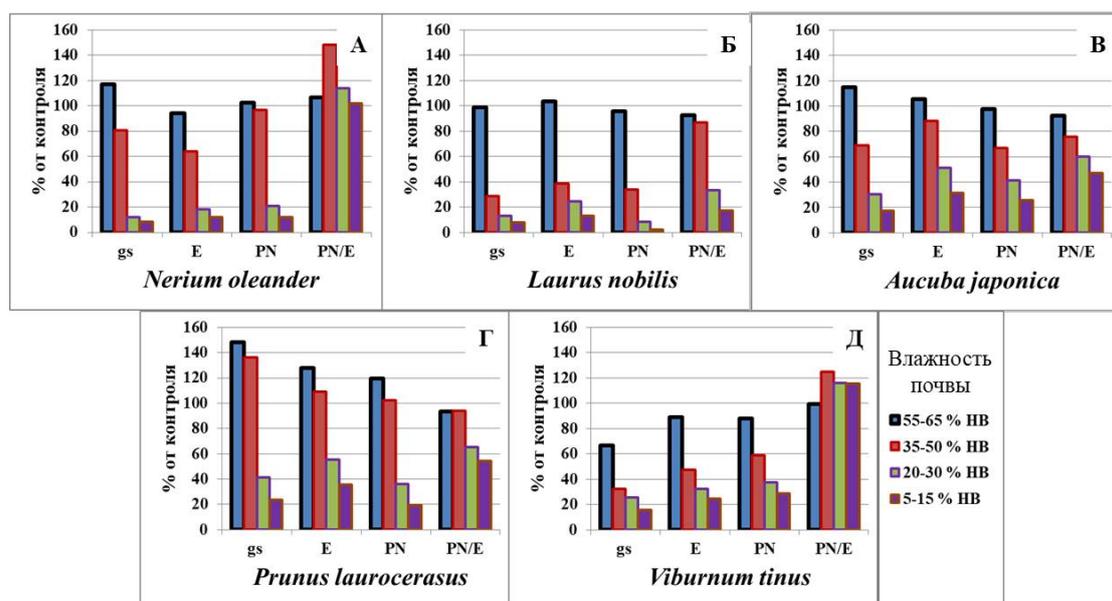


Рисунок 6 – Регуляция устьичной проводимости (g_s), интенсивности транспирации (E) и видимого фотосинтеза (P_N) у *Nerium oleander* (А), *Laurus nobilis* (Б), *Aucuba japonica* (В), *Prunus laurocerasus* (Г) и *Viburnum tinus* (Д) в условиях прогрессирующей почвенной засухи, % от контроля

У *Aucuba japonica* и *Prunus laurocerasus* установлен анизогидрический тип регуляции водного статуса, который направлен на сохранение водного баланса в растении за счет поддержания высокого уровня транспирации. Анизогидрическая стратегия является выгодной с точки зрения углеродного и водного баланса при условии достаточной влажности почвы, однако в условиях сильной засухи это ускоряет нарастание водного дефицита до критических границ и приводит к утрате декоративности. Комбинированный, сочетающий в себе оба типа стратегий, выявлен у *Viburnum tinus*. Такая пластичность обеспечивает высокой адаптационной способностью к засухе растения *Viburnum tinus*, которые в зависимости от сложившихся гидротермических условий поддерживают устьица в открытом или закрытом состоянии, что способствует сохранению декоративности.

РАЗДЕЛ 6 ОЦЕНКА СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ПРОЦЕССОВ ГАЗООБМЕНА И СУММАРНЫХ СУТОЧНЫХ ВЕЛИЧИН ЧИСТОГО ПОГЛОЩЕНИЯ CO₂ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

6.1 Сезонная динамика процессов газообмена *Laurus nobilis*, *Viburnum tinus* и *Prunus laurocerasus*

Анализ сезонной динамики ассимиляционной активности показал, что в условиях ЮБК максимальное за сутки поглощение CO₂ листьями *Prunus laurocerasus* происходит в июне (1,38 мг/(см² сут)) и в сентябре (1,30 мг/(см² сут)), листьями *Laurus nobilis* – в июле (0,93 мг/(см² сут)), а *Viburnum tinus* – в августе (1,17 мг/(см² сут)) (Рисунок 7).

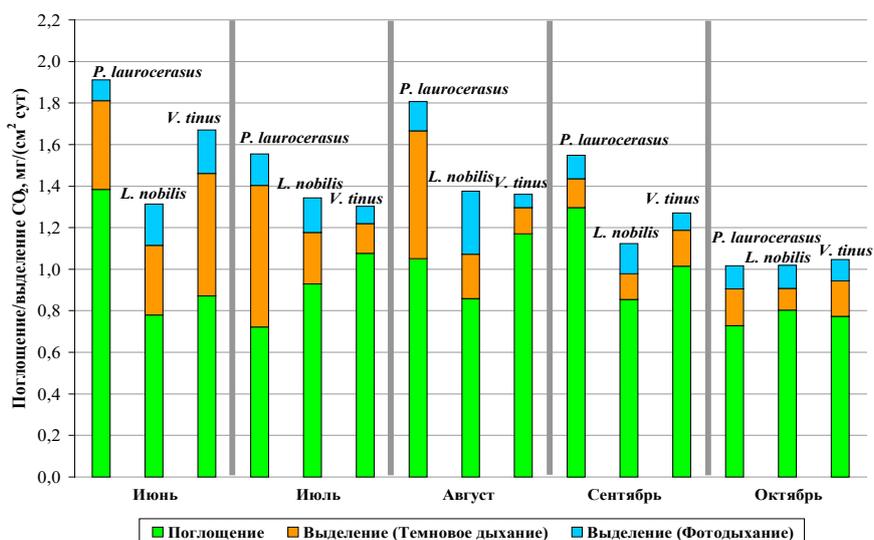


Рисунок 7 – Динамика суточного поглощения/выделения углекислого газа листьями *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* во время вегетации

Доля дыхательных затрат жаркие летние месяцы у *Prunus laurocerasus* в среднем составляет 27,6–53,5 %, у *Laurus nobilis* – 30,7–40,6 %, у *Viburnum tinus* в июне 47,9 %, а в июле – августе колеблется в пределах 14–26 %. Для всех видов установлена статистически высоко значимая положительная связь между количеством поглощения CO₂ и водообеспеченностью. В отличие от *Prunus laurocerasus* и *Laurus nobilis*, у *Viburnum tinus* установлено снижение интенсивности транспирации в летние месяцы.

Закономерным было снижение ассимиляционной активности в октябре при затухании ростовых процессов. При этом наиболее высокой способностью поглощения углекислого газа на единицу листовой поверхности среди рассматриваемых видов

растений характеризуется *Prunus laurocerasus*, а наибольшей интенсивностью транспирации – *Viburnum tinus*. Наибольшая устойчивость к засухе и способность поглощать CO₂ в условиях гидротермического стресса выявлена у *Viburnum tinus*. В условиях почвенной засухи количество поглощенного CO₂ листьями *Prunus laurocerasus* снижается в десять раз, *Laurus nobilis* – в семь раз, *Viburnum tinus* – в два раза.

В жаркий засушливый период выявлен положительный углекислотный газообмен у *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus*, при котором величина поглощения CO₂ превышает его выделение при дыхании соответственно в 1–5,1, 1,5–3,7 и 1,1–6,2 раза, что свидетельствует о перспективах их использования в культурфитоценозах субтропических регионов.

На основе экспериментальных данных по количеству суточного поглощения CO₂ и параметрам окружающей среды, получены уравнения регрессии для расчета суммарного за сутки чистого поглощения CO₂ единицей площади листовой поверхности вечнозеленых интродуцентов как функции факторов внешней среды (Таблица 2).

Таблица 2 – Уравнения регрессии для расчета суммарного за сутки чистого поглощения CO₂ единицей площади листовой поверхности

Вид	Уравнение	R ²	RMSE	SSE	p
<i>Prunus laurocerasus</i>	$A = -5,9626 + 0,0169SM + 0,5357T - 0,0086T^2 + 0,0012DLI - 0,3366VPD - 0,0829T_{MIN}$	0,89	0,146	0,639	<0,001
<i>Laurus nobilis</i>	$A = 0,0425SM - 0,0002SM^2 - 0,3656T + 0,0079T^2 + 0,0067DLI - 0,076VPD^2 - 0,007T_{MIN}^2 + 0,312T_{MIN}$	0,84	0,174	1,701	<0,001
<i>Viburnum tinus</i>	$A = 4,7368 + 0,0364SM - 0,0003SM^2 - 0,4648T + 0,0111T^2 + 0,0415DLI - 0,2783VPD^2 - 0,0121T_{MAX}$	0,84	0,137	1,065	<0,001

Примечание: A – суммарное за сутки чистое поглощение CO₂, мгCO₂ / (см² сут); DLI – интеграл дневного освещения, моль/(м² сут), T, T_{MAX}, T_{MIN} – соответственно, среднесуточная, максимальная и минимальная температура воздуха, °C; RH – среднесуточная относительная влажность воздуха, %; VPD – дефицит насыщения водяного пара, кПа; SM – влажность почвы, % от НВ

6.2 Количественные показатели процессов газообмена *Nerium oleander* при различных условиях внешней среды в период вегетации

Анализ сезонной динамики параметров CO₂-газообмена *Nerium oleander* показал, что в жаркие засушливые летние месяцы растения сохраняют положительный углекислотный газообмен. Максимальное среднесуточное количество поглощенного CO₂ на единицу площади листьев у *Nerium oleander* установлено в июне, а максимальное выделение углекислого газа обратно в атмосферу при дыхании – в июне. Повышение интенсивности транспирации и устьичной проводимости отмечено только в июне и в августе. В летний засушливый период при воздействии гидротермических стрессоров выявлено повышение доли суммарных дыхательных затрат до 35–51 %. По сравнению с поливными экземплярами, в условиях сильной почвенной засухи поглощение углекислоты листьями *Nerium oleander* снижалось в 5–6 раз. В результате проведенного исследования построено уравнение регрессии для расчета поглощения CO₂ за сутки листьями *Nerium oleander* в зависимости от условий внешней среды (Таблица 3).

Таблица 3 – Уравнение регрессии для расчета суммарного за сутки чистого поглощения CO₂ единицей площади листовой поверхности *Nerium oleander*

Уравнение регрессии	R ²	RMSE	SSE	p
$A = 0,0734 SM - 0,0006 SM^2 - 0,2369 T + 0,0078 T^2 + 1,3303 VPD - 0,3813 VPD^2 - 0,0165 DLI$	0,87	0,303	2,594	<0,001

Примечание: см. примечание к Таблице 2

6.3 Количественные показатели суточного поглощения углекислого газа *Aucuba japonica* при различных условиях внешней среды в период вегетации

Анализ данных показал, что параметры CO₂/H₂O-газообмена листьев *Aucuba japonica* характеризовались значительной изменчивостью. В отличие от *Laurus nobilis*, *Viburnum tinus*, *Nerium oleander* и *Prunus laurocerasus*, закономерным для *Aucuba japonica* было увеличение ассимиляционной активности в сентябре и октябре (0,96 мгCO₂/(см² сут) вследствие уменьшения гидротермической нагрузки (Рисунок 8).

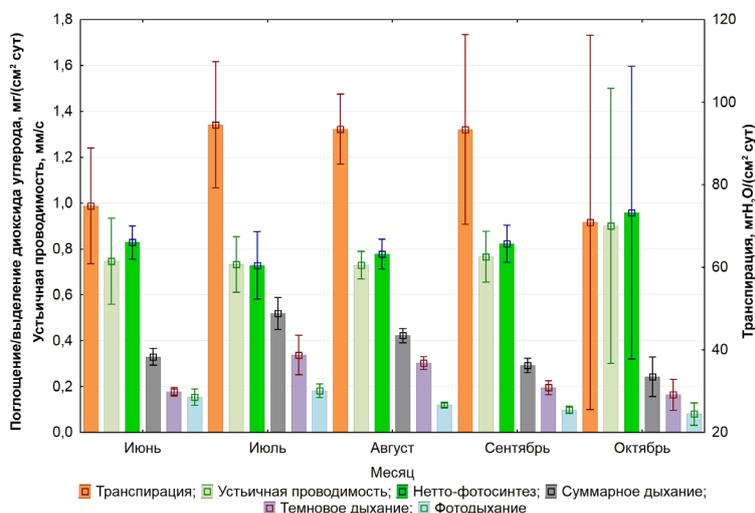


Рисунок 8 – Динамика устьичной проводимости, а также суточной транспирации, поглощения и выделения CO₂ листьями *Aucuba japonica* во время вегетации

Наибольшее количество суммарных дыхательных затрат от gross-фотосинтеза в летние месяцы у *Aucuba japonica* наблюдалось в июле (41,6 %), несколько меньше – в августе (35,2 %). Установлено, что максимум ассимиляции CO₂ листьями *Aucuba japonica* во время вегетации при влажности почвы 100–60 % НВ составил 1,55 мгCO₂/(см² сут), а при влажности почвы 30–10 % НВ – 0,51 мгCO₂/(см² сут). В условиях гидротермического стресса суточная транспирация была в два раза меньше, чем в благоприятных условиях увлажнения.

На основе выявленных связей построена модель для расчета суммарного за сутки чистого поглощения углекислоты листьями *Aucuba japonica* как функции факторов внешней среды (Таблица 4).

Таблица 4 – Регрессионная модель для расчета суммарного за сутки чистого поглощения CO₂ листьями *Aucuba japonica*

Уравнение регрессии	R ²	RMSE	SSE	p
$A = 0,0349 SM - 0,0003 SM^2 + 0,2272 T - 0,0036 T^2 - 0,0062 DLI - 0,2947 T_{MIN} + 0,061 T_{MIN}^2 - 0,0805 VPD$	0,83	0,106	0,682	<0,001

Примечание: см. примечание к Таблице 2

В самые жаркие и засушливые летние месяцы у *Aucuba japonica* отмечался положительный углеродный баланс, при котором поглощение углекислого газа превышало уровень дыхания в 1,4 – 1,8 раза, что свидетельствует о перспективах использования в культурфитоценозах при проведении поливов в летний период.

6.4 Сравнительная оценка суммарного за сутки чистого поглощения CO₂ листьями вечнозеленых интродуцентов в условиях разной водообеспеченности

Количественная оценка ассимиляционной способности ценных вечнозеленых листовых интродуцентов в условиях вегетации на ЮБК показала, что величины чистого поглощения CO₂ за сутки при отсутствии водного дефицита находились в диапазоне от 8,0 мгCO₂/(м² сут) (*Aucuba japonica*) до 11,2 мгCO₂/(м² сут) (*Prunus laurocerasus*). В отличие от *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis*, *Viburnum tinus* и *Aucuba japonica*, у *Nerium oleander* выявлено резкое возрастание ассимиляционной активности при умеренном водном дефиците (до 20,6 мгCO₂/(м² сут)) (Рисунок 9).

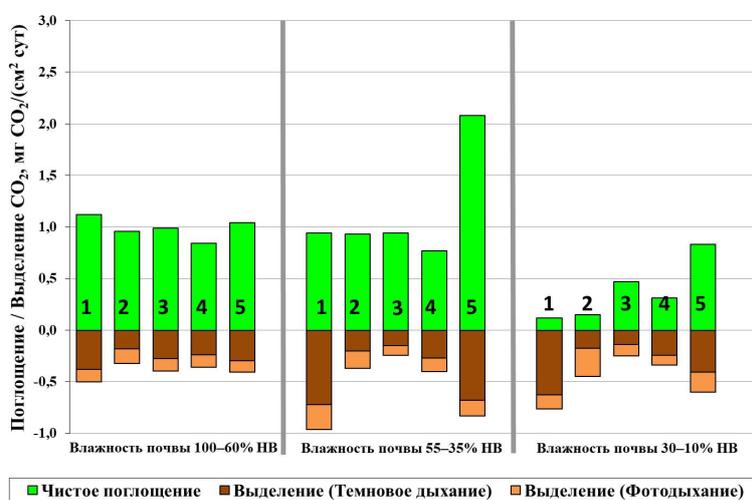


Рисунок 9 – Чистое поглощение/выделение CO₂ за сутки листьями вечнозеленых растений при различных условиях водообеспеченности: 1 – *Prunus laurocerasus*, 2 – *Laurus nobilis*, 3 – *Viburnum tinus*, 4 – *Aucuba japonica*, 5 – *Nerium oleander*

В условиях сильного гидротермического стресса наибольшими величинами поглощения углекислого газа выделились *Nerium oleander* (8,2 мгCO₂/(м² сут)) и *Viburnum tinus* (4,7 мгCO₂/(м² сут)). При сильном воздействии гидротермических стрессоров установлено, что поглощение CO₂ листьями растений превышало его эмиссию при дыхании у *Viburnum tinus* – в 2,9 раза, *Nerium oleander* – в 2,4 раза, *Aucuba japonica* – в 1,9 раза, *Laurus nobilis* – в 1,3 раза и *Prunus laurocerasus* – 1,2 раза.

Результаты проведенной оценки показали, что при использовании исследованных видов в озеленении ЮБК с целью сочетания декоративности насаждений и максимально возможного поглощения ими CO₂, при отсутствии орошения на открытых участках наиболее эффективен *Nerium oleander*, а в условиях умеренного и сильного затенения – *Viburnum tinus*.

При соблюдении агротехники и достаточном водообеспечении благодаря поливам в летние засушливые месяцы, количество чистого поглощения CO₂ за сутки листьями *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica*, *Viburnum tinus*, *Nerium oleander* и *Prunus laurocerasus* различается несущественно, однако наибольшими величинами поглощения характеризуются *Prunus laurocerasus* и *Nerium oleander*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате обобщения полученных результатов можно заключить, что на фоне аридизации климата адаптационная стратегия вечнозеленых лиственных интродуцентов к засушливым условиям ЮБК связана с феноритмической пластичностью, позволяющей наиболее оптимально использовать благоприятные условия вегетационного периода, эффективностью функционирования фотосинтетического аппарата в широком диапазоне экологических факторов. Засухоустойчивость обусловлена видоспецифичными путями регуляции водного режима и уровня газообмена. Выявленные эколого-физиологические характеристики *Viburnum tinus*, *Nerium oleander*, *Prunus laurocerasus*, *Aucuba japonica* и *Laurus nobilis* могут быть использованы при оценке их перспектив в зеленом строительстве: как с учетом климатических изменений, так и при решении конкретных задач декоративного садоводства.

1. Установлено, что в условиях ЮБК особенностью роста *Viburnum tinus*, *Nerium oleander* и *Prunus laurocerasus* является длительный волнообразный характер побегообразования, тогда как у *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica* период ростовых процессов короткий. Самый высокий годичный прирост фитомассы листьев выявлен у *Nerium oleander*, самый низкий – у *Aucuba japonica* и *Laurus nobilis*. По срокам цветения выделены осенне-зимне-весеннецветущие, средне-позднелетнецветущие и летне-раннеосеннецветущие группы. Для всех изученных интродуцентов характерно смещение фенофаз в зависимости от погодных условий вегетационных периодов.

2. Выявлено, что общая адаптивная реакция изученных видов на потепление климата реализуется в более позднем окончании вегетационного периода и наиболее ярко выражена у *Viburnum tinus* и *Prunus laurocerasus*. Установлена видоспецифичность отклика на рост внутрисезонных температур, проявившаяся в сокращении продолжительности периода цветения *Laurus nobilis* на 38 %, *Viburnum tinus* на 6 %, и его пролонгации на 15–26 % у *Nerium oleander*, *Prunus laurocerasus* и *Aucuba japonica*.

3. По отношению к световому фактору самой широкой экологической амплитудой характеризуются *Prunus laurocerasus* и *Laurus nobilis*. Важным адаптационным признаком фотосинтетического аппарата *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica*, *Viburnum tinus* и *Prunus laurocerasus* является способность эффективно использовать низкую освещенность и сохранять положительный углеродный баланс в условиях сильного затенения. Неэффективным использованием высокой интенсивности ФАР отличался *Viburnum tinus*.

4. Устойчивость к водному дефициту у *Nerium oleander* и *Laurus nobilis* обеспечивается с помощью изогидрической стратегии регуляции водного баланса (путем закрытия устьиц), что в условиях жесткой засухи приводит к ранней дефолиации и утрате декоративности вследствие нарушения газообмена. У *Aucuba japonica* и *Prunus laurocerasus* установлен анизогидрический тип регуляции водного статуса (поддержание высокого уровня транспирации), что ускоряет нарастание водного дефицита до критических границ. Комбинированный, сочетающий в себе оба типа стратегий и обеспечивающий самую высокую адаптационную способность к засухе при сохранении декоративности, выявлен у *Viburnum tinus*.

5. Оптимальные условия для ассимиляции углекислоты достаточно широки и видоспецифичны. Наибольший диапазон температурного оптимума фотосинтетического поглощения углекислоты выявлен у *Viburnum tinus* (+15...+36 °С) и *Nerium oleander* (+23...+39 °С), влажности почвы (40–100 % НВ) и освещенности (от 400 мкмоль/(м² с) и выше) – у *Laurus nobilis*. У остальных видов ширина диапазона

границ светового оптимума находилась в пределах 1000 мкмоль/(м² с), влажности почвы – преимущественно в границах 50–100 % от НВ. Широкие пределы экологического оптимума свидетельствует о пластичности фотосинтетического аппарата листьев изученных видов.

6. На основе выявленных закономерностей построены модели для расчета суммарного за сутки чистого поглощения CO₂ как функции факторов внешней среды. Модели адекватно отражают реакцию растений на изменения внешней среды, как при оптимальных условиях, так и при действии абиотических стрессовых факторов. Полученные модели можно применять для прогнозирования реакции изученных видов, как на изменения условий вегетационного периода, так и климата.

7. Максимальное суммарное за сутки поглощение углекислоты листьями *Prunus laurocerasus* и *Nerium oleander* происходит в июне, *Laurus nobilis* – в июле, *Viburnum tinus* – в августе, *Aucuba japonica* – в октябре. Величины чистого поглощения CO₂ за сутки интродуцентами при отсутствии водного дефицита находятся в диапазоне от 20,6 мгCO₂/(м² сут) до 8,0 мгCO₂/(м² сут), ранжированный ряд в порядке убывания составляет: *Nerium oleander* → *Prunus laurocerasus* → *Viburnum tinus* → *Laurus nobilis* → *Aucuba japonica*. В условиях почвенной засухи высокая способность поглощения CO₂ выявлена у *Nerium oleander* и *Viburnum tinus*. Положительный углеродный баланс в самые жаркие и засушливые летние месяцы свидетельствует о перспективности использования изученных видов в озеленении территорий южных регионов.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

При создании в условиях ЮБК древесно-кустарниковых насаждений с акцентом на сочетание декоративности и максимально возможного поглощения CO₂, в богарных условиях, целесообразно на открытых участках использовать *Nerium oleander*, в условиях умеренного и сильного затенения – *Viburnum tinus*, характеризующихся высокой способностью поглощения CO₂ в условиях засухи.

Для оптимизации эффективности использования видов в озеленении на ЮБК путем обеспечения максимальной способности интенсивно поглощать углекислый газ и сохранения декоративности при экономном расходе водных ресурсов необходимо:

- в засушливый период с июля по сентябрь проводить поливы *Nerium oleander* – при снижении влажности почвы до 35 % от НВ, *Laurus nobilis* – до 45 % от НВ, *Aucuba japonica* и *Viburnum tinus* – до 50 % от НВ и *Prunus laurocerasus* – до 60 % от НВ;
- высаживать *Nerium oleander* предпочтительно на открытых освещенных участках, *Viburnum tinus* и *Prunus laurocerasus* – в условиях полутени и тени, *Aucuba japonica* – в условиях полутени и тени, предпочтительно – в тени. *Laurus nobilis* – успешно растет при любой освещенности.

При соблюдении агротехники в отсутствии водного дефицита, в летний период величины суточного поглощения углекислого газа различаются незначительно, наибольшими значениями показателя характеризуются *Prunus laurocerasus* и *Nerium oleander*.

Данные исследований по изученным видам растений могут быть использованы при озеленении урбозкосистем и в других субтропических регионах, фитодизайне интерьеров, для составления проектов по улучшению качества окружающей среды путем подбора видов с учетом их экологических, эстетических особенностей, а также полученных нами эколого-физиологических характеристик, которые подходят для конкретных условий окружающей среды.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных изданиях, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования:

1. Плугатарь, Ю.В. Параметры углекислотного и водного обмена древесных растений как инструмент оптимизации структуры зеленых насаждений урбозкосистем среды / Ю.В. Плугатарь, С.П. Корсакова, **М.С. Ковалев** // Российская сельскохозяйственная наука. – 2021. – № 3. – С. 51–56. DOI:10.31857/S2500262721030108
2. Plugatar, Yu.V. Carbon Dioxide and Water Exchange Parameters of Woody Plants as an Optimization Tool for Green Space Structure in Urban Ecosystems / Yu.V. Plugatar, S.P. Korsakova, **M. S. Kovalev** // Russian Agricultural Sciences. – 2021. – Vol. 47, No. 4. – P. 404–410. DOI:10.3103/S1068367421040145
3. Korsakova, S. Quantification of some ornamental plant species carbon dioxide absorption for various moisture conditions [Электронный ресурс] / S. Korsakova, Yu. Plugatar, **M. Kovalev** // E3S Web of Conferences. – 2021. – Vol. 254. – № 06013. – Режим доступа: <https://www.doi.org/10.1051/e3sconf/202125406013>
4. Plugatar, Yu.V. Seasonal development of aboveground phytomass of evergreen introduced plants on the Southern Coast of the Crimea [Электронный ресурс] / Yu.V. Plugatar, **M.S. Kovalev**, S.P. Korsakova // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – 2021. – Vol. 843. – № 012047. – Режим доступа: <https://www.doi.org/10.1088/1755-1315/843/1/012047>

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

5. **Ковалев, М.С.** Взаимосвязь между засухоустойчивостью *Aucuba japonica* Thunb. и факторами внешней среды в условиях Южного берега Крыма [Электронный ресурс] / М.С. Ковалев, Ю.В. Плугатарь, О.А. Ильницкий // АгроЭкоИнфо. – 2017. – № 3. – Режим доступа: http://agroecoinfo.narod.ru/journal/STATYI/2017/3/st_306.doc
6. Плугатарь, Ю.В. Сравнительная оценка CO₂/H₂O-газообмена вечнозеленых древесно-кустарниковых растений в благоприятных и стрессовых условиях внешней среды / Ю.В. Плугатарь, С. П. Корсакова, **М. С. Ковалев** // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2020. – № 135. – С. 9–23. DOI: 10.36305/0513-1634-2020-135-9-23
7. Плугатарь, Ю.В. Особенности цветения некоторых субтропических видов растений в условиях Южного берега Крыма / Ю.В. Плугатарь, С.П. Корсакова, **М.С. Ковалев** // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2022. – Вып. 145. – С. 56–66. DOI:10.36305/0513-1634-2022-145-56-66

Научные статьи в журналах (статьи в других научных изданиях)

8. Плугатарь, Ю.В. Экофизиологические характеристики некоторых видов кустарников нижнего яруса в условиях микроклимата парков ЮБК / Ю.В. Плугатарь, О.А. Ильницкий, **М.С. Ковалев**, С.П. Корсакова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2015. – Вып. 115. – С. 7–16.
9. Ильницкий, О.А. Зависимость засухоустойчивости *Nerium oleander* L. от факторов внешней среды в условиях Южного берега Крыма / О.А. Ильницкий, Ю.В. Плугатарь, С.П. Корсакова, **М.С. Ковалев**, А. В. Паштецкий // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. – 2016. – Т. 142. – С. 139–149.
10. Паштецкий, А. В. Зависимость интенсивности фотосинтеза *Laurus nobilis* L. от факторов внешней среды (ТВ, I-ФАР, ДВОЗ.), температуры листьев, транспирации и их изменение в ходе вегетации в условиях ЮБК / А.В. Паштецкий, Ю.В. Плугатарь, О.А. Ильницкий, С.П. Корсакова, **М.С. Ковалев**, А.Т. Гиль // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2017. – Вып. 4(67). – С. 166–173. DOI: 10.21515/1999-1703-67-166-173

11. **Ковалев, М.С.** Отношение *Aucuba japonica* Thunb. к свету и влажности почвы в условиях Южного берега Крыма / М.С. Ковалев, О.А. Ильницкий // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. – 2018. – Т. 147. – С. 125–126.

12. **Ковалев, М.С.** Количественные показатели поглощения CO₂ *Aucuba japonica* Thunb. в условиях разной влагообеспеченности / М.С. Ковалев // Биология растений и садоводство: теория, инновации. – 2019. – Т. 153. – С. 27–36. DOI: 10.36305/2019-4-153-27-36

13. Корсакова, С.П. Особенности фенологического развития некоторых видов декоративных интродуцентов на Южном берегу Крыма / С. П. Корсакова, **М. С. Ковалев** // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2022. – Вып. 4(97). – С. 95–100. DOI: 10.21515/1999-1703-97-95-100

Публикации в материалах научных конференций

14. Ильницкий, О.А. Исследование засухоустойчивости некоторых видов кустарников нижнего яруса в условиях арборетума Никитского ботанического сада / О.А. Ильницкий, Ю.В. Плугатарь, **М.С. Ковалев**, С.П. Корсакова // VI открытый съезд фитобиологов Причерноморья. Секция 4. «Интродукция растений»: сборник докладов (Херсон-Лазурное, 19 мая 2015 г.). – Херсон: ХДУ, 2015. – С. 119–121.

15. Плугатарь, Ю. В. Световой режим в подкроновом пространстве древесных растений парка Никитского ботанического сада / Ю.В. Плугатарь, **М.С. Ковалев**, О.А. Ильницкий, С.П. Корсакова // Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия. Секция №5. Экологический мониторинг состояния почв и экосистем: материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию Южного федерального университета (Ростов-на-Дону, 27-30 мая 2015 г.). Ростов-на-Дону: Южный федеральный университет, 2015. – С. 640–641.

16. **Ковалев, М.С.** Мониторинг экофизиологических особенностей растений на примере *Aucuba japonica* Thunb. в условиях Южного берега Крыма / М.С. Ковалев, А.Т. Гиль // Современные технологии в изучении биоразнообразия и интродукции растений: материалы Международной научной конференции (Ростов-на-Дону, 17-21 октября 2017 г.). – Таганрог: Издательство Южного федерального университета, 2017. – С. 57–59.

17. Гиль, А.Т. Экофизиологическая оценка параметров жизнедеятельности *Prunus laurocerasus* L. в условиях Южного берега Крыма / А.Т. Гиль, **М. С. Ковалев** // Современные технологии в изучении биоразнообразия и интродукции растений: материалы Международной научной конференции (Ростов-на-Дону, 17-21 октября 2017 г.). – Таганрог: Издательство Южного федерального университета, 2017. – С. 45–47.