

4. Морозова Е.В., Иозус А.П., Крючков С.Н. Особенности вегетативного размножения дуба черешчатого для защитного лесоразведения в степной зоне европейской части России // Успехи современного естествознания. – 2016. – № 12 – 2. – С. 309 – 313. – <http://www.natural-sciences.ru/ru/article/view?id=36305>. – дата обращения 15.05.2019
5. Объекты селекционного семеноводства дуба в ЦЧР: монография / В.К. Ширнин, В.А. Кострикин, Л.В. Ширнина, Т.А. Благодарова, С.А. Крюкова, М.Е. Целиков. – Воронеж: Черноземье, 2018. – 196 с.
6. Поляков А.К. Состояние и долговечность привитых древесных растений в коллекционных насаждениях Донецкого ботанического сада НАН Украины // Промышленная ботаника. – 2008. – Вып. 8. – С. 151–160.
7. Репневский В.В. Новая агротехника создания семенных плантаций дуба на Северном Кавказе // Изв. вузов. Лесной журнал. – 1984. – № 5. – С.113 – 115.

Статья поступила в редакцию 05.05.2019 г.

Kamalova I.I., Kamalov R.M., Vnukova N.I. Influence of the method of grafting on survival and growth of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2019. – № 133. – P. 36-42.

The aim of the study was to identify the most effective method of grafting the pedunculate oak in greenhouse conditions on two-year-old seedlings with a closed root system. A comparison was made of five methods of grafting on survival and growth of grafts. The following methods were used: «splice», «into a bag», «in split», «budding», «into acorn sprout». The best results in the survival of the grafts were given by the «splice» (42%). The largest increments were shown by the «in split» method ($19,0 \pm 3,1$ cm). The distribution of grafting by the magnitude of growth was significantly different from normal. The growth rates of grafting during the growing season had a high individual variability – the coefficients of variation at the age of 36, 60, and 83 days are equal, respectively, to 85, 75, and 73%. In the first growing season, clones did not show any effect on the size of growth. During this period the graft method has the greatest influence, which affects the specificity of the intergrowth of the stock with the graft.

Key words: *pedunculate oak; graft methods; survival of grafting; growth of grafting; closed root system*

ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.923.5:58.032

DOI: 10.36305/0513-1634-2019-133-42-50

ЗАВИСИМОСТЬ ИНТЕНСИВНОСТИ ВИДИМОГО ФОТОСИНТЕЗА, ТЕМПЕРАТУРЫ И ТРАНСПИРАЦИИ ЛИСТА *ARBUTUS ANDRACHNE* L. ОТ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Александр Тарасович Гиль, Олег Антонович Ильницкий

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52
E-mail: 234171@gmail.com

Изучена зависимость интенсивности видимого фотосинтеза, температуры и транспирации листа *Arbutus andrachne* L. от некоторых факторов внешней среды, и их изменения в весенние месяцы вегетации в условиях Южного берега Крыма. Полученные данные дают возможность интерпретировать скорость фотосинтеза как потенциальную эколого-физиологическую характеристику данного вида. Это

позволяет сравнивать различные виды растений, произрастающие в сходных условиях, по показателям, измеренным с использованием одинаковой методики. *A. andrachne* L. обладает относительно высоким потенциалом фотосинтеза для акклиматизации к повышенной температуре. При температуре листа выше оптимальной, интенсивность видимого фотосинтеза резко падает, и критическим её значением является 32°C. Анализ результатов показывает, что оптимальное значение фотосинтеза P_n в мае по сравнению с апрелем увеличилось на 35% и достигло величины 12-17,5 мкмоль/м²с, при этом оптимальное значение интенсивности транспирации E_l за это же время увеличилось на 138%, температуры воздуха T_b – на 56%, дефицита влажности воздуха D_b – почти не изменилось, температуры листа увеличились T_l – на 21% и освещенности ФАР – на 50%.

Ключевые слова: *Arbutus andrachne* L.; интенсивность видимого фотосинтеза; температурно-световые оптимумы; фитомониторинг; эколого-физиологическая характеристика

Введение

Для сохранения естественной растительности, закладки новых и реконструкции существующих зеленых насаждений в условиях Южного берега Крыма (ЮБК) необходимо особое внимание уделять растениям различных видов, которые находятся в условиях привычного для них микроклимата, формируемого окружающей средой [1]. При подборе таких видов растений необходимо изучение различных процессов жизнедеятельности в условиях их произрастания.

Поэтому изучение различных процессов жизнедеятельности растений в условиях их произрастания необходимо для нахождения их взаимосвязей с условиями внешней среды в связи с прогнозируемым изменением климата [5, 11].

Известны работы по изучению условий произрастания *A. andrachne* L., экологической пластичности и водного режима вида [9, 10]. В работе [9] изучены биоритмология и состояние водного режима *A. andrachne* L. Определена индивидуальная, возрастная и модификационная изменчивость показателей водного режима и биоморфологических признаков в условиях жесткой атмосферной и почвенной засухи. По результатам исследований биоритмологических особенностей и способности вида повышать устойчивость к обезвоживанию в экстремальных условиях сделан вывод о высокой экологической пластичности вида, являющегося представителем реликтовой флоры ЮБК.

В работе [10] даны рекомендации по выращиванию *A. andrachne* L. в условиях ЮБК. Его способность расти на известковых почвах и засухоустойчивость дают возможность широко использовать его при закладке новых парков, в том числе и в неполивных условиях. Помимо ЮБК *A. andrachne* L. может произрастать в некоторых районах Грузии и Азейбаржана.

Вместе с тем, большой интерес представляет изучение динамики фотосинтетической активности и водного режима вида, осуществляющееся не повреждающими методами на интактном растении. Данные, полученные в таком эксперименте, позволяют получить потенциальную эколого-физиологическую характеристику изучаемого вида.

Целью работы было изучение зависимости интенсивности видимого фотосинтеза, температуры и транспирации листа *Arbutus andrachne* L. от некоторых факторов внешней среды (освещенности, температуры и дефицита влажности воздуха) во время весеннего роста растения, а также определение оптимальных и ограничивающих условий произрастания вида на Южном берегу Крыма.

Объекты и методы исследования

Объект исследований: земляничник мелкоплодный (*Arbutus andrachne* L., сем. Ericaceae). Средиземноморский третичный реликт. Единственный вечнозеленый аборигенный вид Южного берега Крыма. Ареал вида охватывает Восточное Средиземноморье, Малую Азию, Западное Закавказье и Южный берег Крыма, где

находится северная граница его средиземноморского ареала. Гемиксерофит, гелиофит. Высота достигает до 12 м, со стволом 20 см в диаметре и коленчато-изогнутыми ветвями. Кора гладкая, красная, тонкая, в июне отслаивающаяся лоскутами, обнажая молодую, зелёную кору, которая позднее становится жёлтой, а к концу лета – кораллово-красной [8].

Исследования проводились в условиях закрытого грунта (теплица на территории центрального отделения Никитского ботанического сада ФГБУН «НБС-ННЦ», участок «Лавровое»). Для этого использовались растения – саженцы 3 – 4 лет, выращенные из черенков в вегетационных сосудах в условиях открытого грунта. В апреле – мае была проведена серия опытов продолжительностью 8–10 дней. Из них были отобраны наиболее информативные – некоторые результаты приведены в статье. Для исключения влияния влажности почвы на результаты исследований она поддерживалась на оптимальном уровне – 60–80%НВ.

Для непрерывной автоматической регистрации газообмена интактных листьев и водного баланса использовали монитор фотосинтеза РТМ-48А и фитомонитор РМ-11z [5]. Монитор фотосинтеза РТМ-48А, работает по открытой газометрической схеме, в которой интенсивность газообмена определяют по изменению концентрации CO₂ на выходе листовой камеры по относительно к концентрации в окружающем воздухе (0,04%CO₂) [4, 5]. Измерение видимого фотосинтеза проводили каждые 15 – 20 минут. Время проведения опытов – апрель – май 2017 – 2018 гг. Для характеристики газообмена использовали значения чистого фотосинтеза (Pn, мкмоль CO₂/(m²с)) и транспирации (E, мг/(m²с)) в диапазоне освещенности от 0 до 2000 мкмоль CO₂/(m²с). Фотосинтетически активную радиацию и другие параметры окружающей среды: температуру и влажность воздуха измеряли датчиками метео-модуля RTH-48, подключенными к цифровому входу системы РТМ-48А. Температуру листа – датчиком LT-1P, влажность почвы – датчиком SMS-5P [14].

Исследования проводились в трехкратной повторности, круглосуточно и через каждые 15–20 минут фиксировались показания датчиков, данные накапливались на внутреннем носителе прибора в цифровом виде.

Статистическую обработку данных проводили с использованием программы «Statistica 10» («Statsoft Inc.», США). Все расчеты осуществляли при заданном уровне значимости P ≤ 0.05. На рисунках и в таблицах представлены средние арифметические значения.

Результаты и обсуждение

Климат ЮБК представляет собой сухие субтропики. Соответственно, особенности вносит засуха на фоне повышенных температур, что определяет наиболее существенные ограничения для роста и развития растений.

Физиологические процессы в растении протекают при совместном воздействии большого количества внешних факторов. Для выявления зависимостей интенсивности видимого фотосинтеза от основных факторов внешней среды (T_в, °C – температура воздуха, D_в, кПа – дефицит влажности воздуха, I – ФАР, мкмоль/m²с – фотосинтетически активная радиация, а также интенсивности транспирации E, мг/m²с и температуры листа T_л °C) нами была проведена серия опытов в теплице с регистрацией этих параметров.

Интенсивность видимого фотосинтеза – один из ключевых параметров, который отражает состояние растения [2, 3]. Полученные данные дают возможность интерпретировать этот параметр как потенциальную эколого-физиологическую

характеристику данного вида. Считается, что максимально возможная величина скорости видимого фотосинтеза генетически детерминирована [6, 7, 13].

Результаты наших исследований *A. andrachne* L. дают возможность получить численные коэффициенты уравнений нелинейной регрессии, характеризующих взаимосвязь (модель) величины видимого фотосинтеза с основными факторами внешней среды (освещенностью, температурой и дефицитом влажности воздуха), а также температурой и транспирацией листа, учитывая действие и взаимодействие этих факторов.



Рис. 1 Вегетационные сосуды с растениями *A. andrachne* L. и приборная база для проведения исследований (ЮБК, теплица на участке «Лавровое», вегетационный опыт апрель – май 2018 г.)

Установка датчиков и общий вид эксперимента приведен на рис.1. Измерение фотосинтеза, транспирации осуществлялось на сформировавшемся листе второго года жизни, расположенным с южной стороны в средней части кроны растения. Датчик температуры листа установлен с нижней стороны.

Поверхности функции отклика P_n , построенные в координатах XYZ, и 10 проекций срезов этой поверхности плоскостями, перпендикулярными оси Z, позволяют для каждой допустимой комбинации перечисленных выше факторов получить соответствующую этому сочетанию величину видимого фотосинтеза. Наибольший интерес представляет последний срез. Эта область называется зоной оптимума, в ней попадают точки, имеющие значения более 90% от максимального фотосинтеза [2, 3, 13]. Анализ рассчитанных уравнений позволил определить условия и уровни потенциальных максимумов и границы областей оптимумов фотосинтеза.

На рис. 2 показаны поверхности квадратичной функции $P_n=f(I,D_B)$, $P_n=f(I,t^o_B)$, $P_n=f(I,t^o_L)$ и контуры срезов на плоскости XY. Контуры верхних срезов показывают свето-параметрические условия потенциальных максимумов и границ оптимумов фотосинтеза.

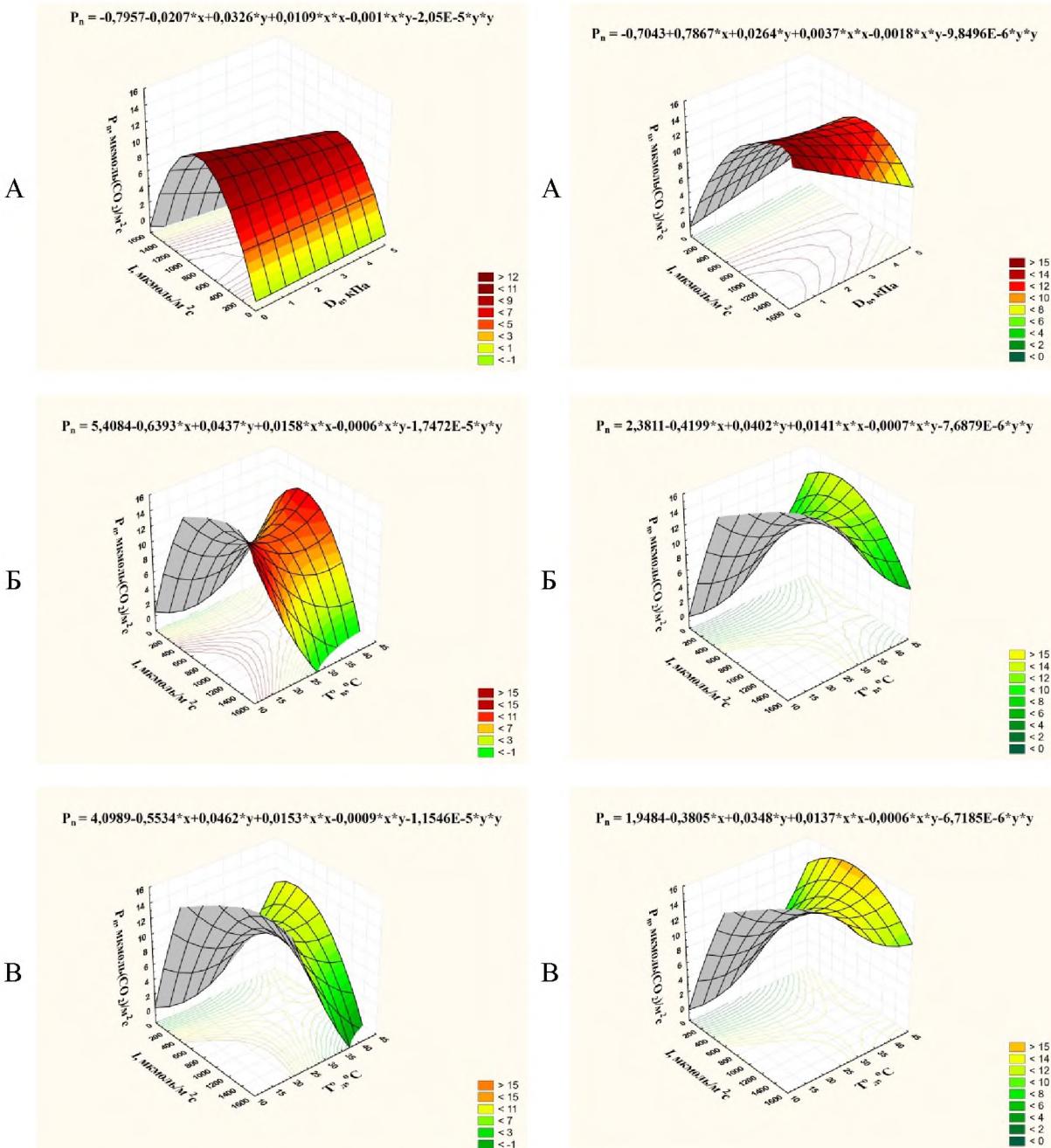


Рис. 2 Зависимость видимого фотосинтеза *A. andrachne* L. от: А: дефицита влажности воздуха и фотосинтетически активной радиации $P_n=f(I,D_v)$, Б: температуры воздуха и фотосинтетически активной радиации $P_n=f(I,t^o_v)$, В: температуры листа и фотосинтетически активной радиации $P_n=f(I,t^o_{л})$. Слева: за период 16-26 апреля 2018 г., справа: за период 15-25 мая 2018 г.

На рис. 2А (левая сторона графика) показаны зависимости фотосинтеза *A. andrachne* L. от фотосинтетически активной радиации и дефицита влажности воздуха $P_n=f(I,D_v)$ в апреле месяце. Оптимум фотосинтеза находится при: $D_v = 0,8-1,3$ кПа, $I = 700-1000$ мкмоль/ $m^2\cdot s$ и равняется $P_n = 9,5-13$ мкмоль/ $m^2\cdot s$.

В мае – рис. 2А (справа), соответственно: $D_v = 0,9-1,3$ кПа, $I = 1100-1500$ мкмоль/ $m^2\cdot s$, $P_n = 12-17,5$ мкмоль/ $m^2\cdot s$.

На рис. 2Б (левая сторона графика) показана поверхность квадратичной функции $P_n=f(I,t^o_v)$. Из графика видно, что оптимум фотосинтеза в апреле находится при температуре воздуха $17-18$ °С, $I = 700-1000$ мкмоль/ $m^2\cdot s$ и равняется $P_n = 9,5-13$

мкмоль/м²с. В мае (рис. 2Б, справа) эти значения равнялись: $t^0_B = 26-28$ °C, $I = 1100-1500$ мкмоль/м²с, $P_n = 12-17,5$ мкмоль/м²с соответственно.

На рис. 2В показана поверхность квадратичной функции $P_n=f(I,t^0_B)$. Из рис. 2В (левая сторона графика) видно, что в апреле оптимум фотосинтеза находится при температуре листа 21-24 °C, $I = 700-1000$ мкмоль/м²с и равняется $P_n = 9,5-13$ мкмоль/м²с. В мае (рис. 2В, справа) эти значения равнялись: $t^0_B=27-29$ °C, $I = 1100-1500$ мкмоль/м²с, $P_n = 12-17,5$ мкмоль/м²с соответственно.

Оптимальная температура фотосинтеза для большинства растений в том числе и для изучаемого нами вида, (фотосинтез идет по C₃-пути) составляет примерно 22 – 28°C [12], а для C₄-пути – более высокая (35 – 45°C и выше).

На рис. 3А показана поверхность квадратичной функции $P_n=f(I,E)$ и контуры срезов на плоскости в апреле и мае. В апреле (рис. 3А, слева) оптимум фотосинтеза находится при $E = 12-16$ мг/м²с, $I = 700-1000$ мкмоль/м²с и равняется $P_n = 9,5-13$ мкмоль/м²с. В мае (рис. 3А, справа) эти значения равнялись: $E = 24-38$ мг/м²с, $I = 1100-1500$ мкмоль/м²с, $P_n = 12-17,5$ мкмоль/м²с соответственно.

Транспирация играет важную роль во многих процессах, происходящих в листьях растения. Нами проведена серия опытов, позволяющих найти зависимости между изучаемыми факторами внешней среды и транспирацией, а также оптимумы этого параметра. На рис. 3Б показана зависимость транспирации *A. andrachne* L. от температуры листа и дефицита влажности воздуха $E=f(t^0_B,D_B)$. Из графика видно, что при значениях температуры листа, близких к 32°C, транспирация имеет тенденцию к снижению уровня.

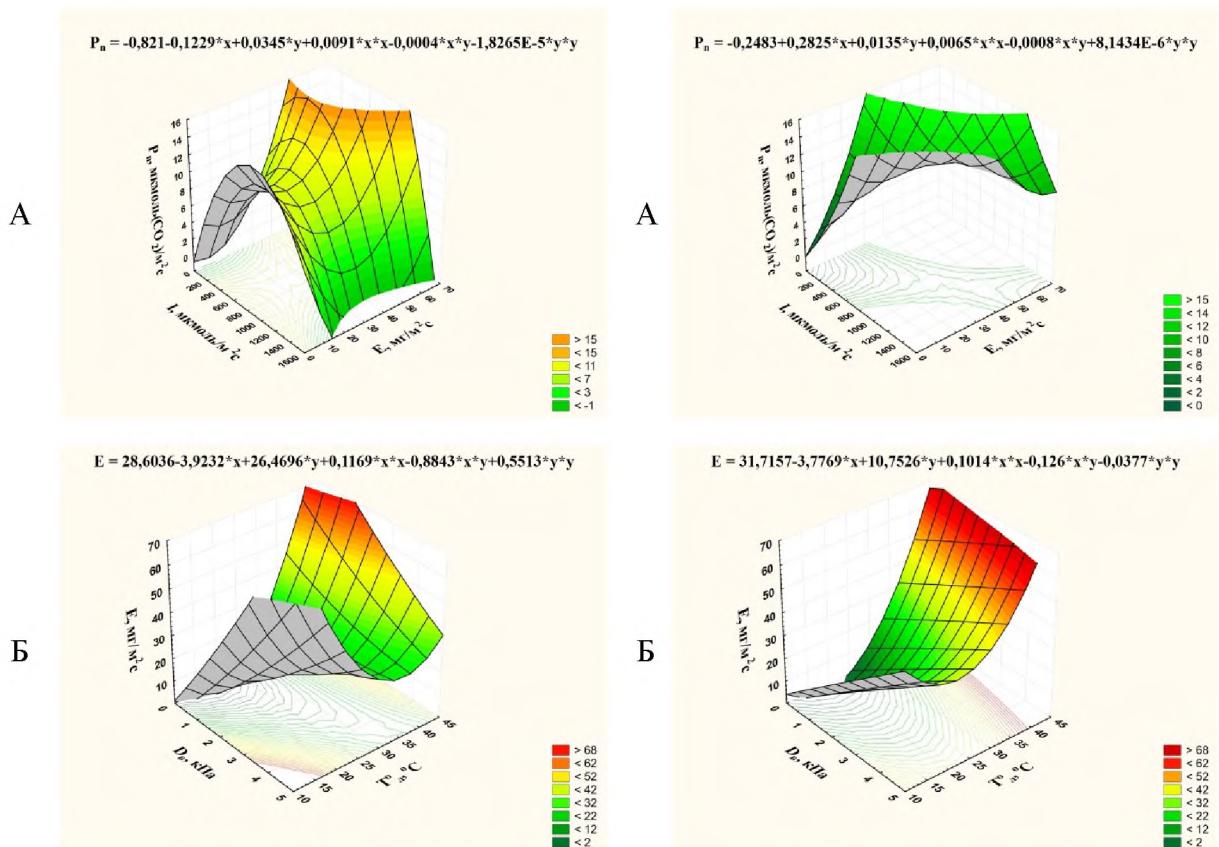


Рис. 3 А: Зависимость фотосинтеза *A. andrachne* L. от фотосинтетически активной радиации и транспирации $P_n=f(I,E)$, Б: Зависимость транспирации *A. andrachne* от температуры листа и дефицита влажности воздуха $E=f(t^0_B,D_B)$. Слева: за период 16-26 апреля 2018 г., справа: за период 15-25 мая 2018 г.

На рис. 4 представлена почасовая динамика изменения параметров *A. andrachne* L. с 16 по 21.04.2018 г.: видимого фотосинтеза (P_n), транспирации (E), температуры листа ($t_{\text{л}}$). Из графиков видно, что при достижении температуры листа критического значения 32°C, наступает дневная температурная депрессия фотосинтеза: 18 апреля с 10:40 до 12:40 с минимумом в 12:00, 21 апреля с 11:00 до 15:00. В то время как транспирация в те же промежутки времени 18 апреля синхронно с фотосинтезом уменьшалась, а 21 апреля при уменьшении фотосинтеза наблюдался некоторый рост уровня транспирации. Это свидетельствует о том, что видимый фотосинтез и транспирация по-разному реагируют на изменение факторов внешней среды.

Результаты исследований показывают, что растения способны активизировать или замедлять диффузию молекул CO₂ и испарение воды, обеспечивая защиту растений от перегрева и необходимые условия для фотосинтеза, а в конечном итоге определенный гомеостаз продукционного процесса.

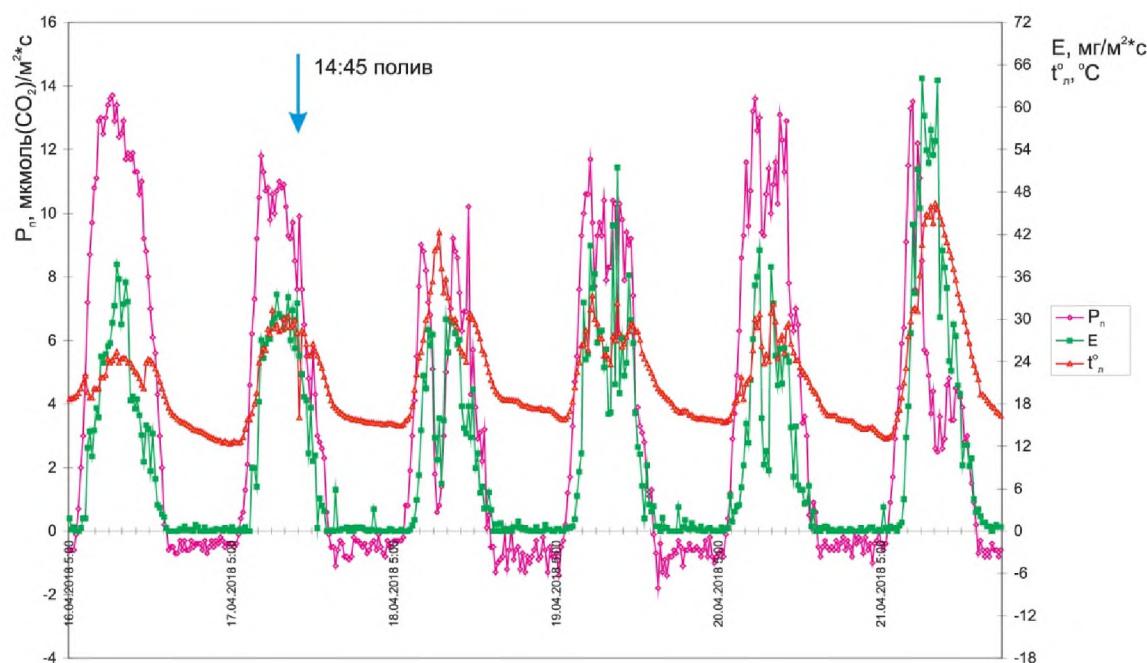


Рис. 4 Суточная динамика изменения параметров (видимого фотосинтеза (P_n), транспирации (E), температуры листа ($t_{\text{л}}$)) *A. Andrachne*. L. (ЮБК, теплица на участке Лавровое, вегетационный опыт с 16 по 21.04.2018 г.)

По результатам измерений (см. табл.) видно, что оптимальное значение видимого фотосинтеза P_n за апрель – май увеличилось на 35%, при этом оптимальное значение интенсивности транспирации E_л за это же время увеличилось на 138%, температуры воздуха T_в – на 56%, дефицита влажности воздуха D_в – почти не изменилось, температуры листа T_л – на 21% и освещенности ФАР-І – на 50%.

Таблица
Диапазоны изменения оптимумов видимого фотосинтеза, транспирации, температуры листа и факторов внешней среды на протяжении весенних месяцев вегетации (апрель – май 2018 г.)

Измеряемый параметр, единица измерения	Время измерения (месяц, дата)	
	Апрель, 16-26	Май, 15-25
I, мкмоль/м ² с.	700-1000	1100-1500
T _в , °C	17-18	26-28
T _л , °C	21-24	27-29
D _в , кПа	0,8-1,3	0,9-1,3
E _л , мг/м ² с	12-16	24-38
P _н , мкмоль/м ² с.	9,5-13	12-17,5

Проведенные исследования позволили изучить зависимости интенсивности видимого фотосинтеза, температуры и транспирации листа *Arbutus andrachne* L. от некоторых факторов внешней среды (освещенности, температуры и дефицита влажности воздуха), а также определить оптимальные и ограничивающие условия произрастания *A. andrachne* L. на Южном берегу Крыма в весенний период вегетации растения. Для нахождения этих зависимостей для всего периода вегетации необходимо дальнейшее проведение исследований.

Выводы

Выявлены генотипические особенности растений вида *A. andrachne* L. в поддержании оптимальных эколого-физиологических характеристик в весенний период вегетации растения в соответствии с условиями среды.

Получены количественные величины оптимальных и пороговых значений экологических факторов, лимитирующих скорость видимого фотосинтеза *A. andrachne* L. в весенний период вегетации растения.

Анализ результатов измерений показывает, что оптимальное значение видимого фотосинтеза P_н составило 12-17,5 мкмоль/м²с (за апрель – май увеличилось на 35%). При этом оптимальное значение интенсивности транспирации E_л за это же время увеличилось на 138%, температуры воздуха T_в – на 56%, дефицита влажности воздуха D_в – не изменилось, увеличились температуры листа T_л – на 21% и освещенности ФАР-I – на 50%.

При температуре листьев выше оптимальной, интенсивность фотосинтеза резко падает. Для *A. andrachne* L. критической является температура листа 32°C. При этом наблюдается различная реакция фотосинтеза и транспирации на изменение факторов внешней среды – интенсивность транспирации при критической температуре для фотосинтеза не снижается. Это обеспечивает защиту растений от перегрева, а в конечном итоге определенный гомеостаз продукционного процесса.

Результаты исследований могут быть полезны для оптимизации выращивания саженцев в тепличных условиях и высадке их в открытый грунт.

Список литературы

1. Анненков А.А., Иванов В.Ф., Хохрин А.В., Акимов Ю.А. Методические рекомендации по изыскательским работам для проектирования объектов озеленения в Крыму. – Ялта, 1984. – 26 с.
2. Дроздов С.Н., Курец В.К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. – Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. – 172 с.

3. Дроздов С.Н., Попов Э.Г., Курец В.К. и др. Влияние света и температуры на нетто-фотосинтез и дыхание *Betula pendula* var. *pendula* и *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) // Ботан. журн. 1995. – Т. 80, № 3. – С. 60–64.
4. Ильницкий О.А., Ушканенко В.А., Федорчук М.И., Радченко С.С., Бондарчук С.В. Методология и приборная база фитомониторинга. – Учебное пособие. – Херсонский государственный аграрный университет. – Херсон, 2012. – 124 с.
5. Ильницкий О.А., Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П. Методология, приборная база и практика проведения фитомониторинга. – Симферополь: АРИАЛ, 2018. – 233 с.
6. Кайбейнен Э.Л., Пелконен П. Оптимизация фотосинтеза и транспирации у неотделенных листьев ивы на плантациях быстрого возобновления // Физиология растений. – 2007. – Т. 54. – С. 350–355.
7. Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. – М.: Наука, 1981. – 96 с.
8. Научные записки Природного заповедника «Мыс Мартыян» – 2011. – Выпуск 2. – С. 58, 129.
9. Фалькова Т.В., Галушкио Р.В., Липцук А.И., Захаренко Г.С., Крайнюк Е.С. Пластичность *Arbutus andrachne* (Ericaceae) в условиях засухи на Южном берегу Крыма. // Украинский ботанический журнал. – 2001, том 58, № 6. – С. 700–706.
10. Эггерс Е.В. Земляничное дерево в Крыму // Бюл. Никит. ботан. Сада – 1934. – №14. – С. 3–38.
11. Giorgi F., Lionello P. Climate change projections for the Mediterranean region. Glob Planet Change. – 2008. – № 63. – P. 90–104. – doi:10.1016/j.gloplacha.2007.09.005.
12. Farquhar G.D., von Caemmerer C. and Berry J.A. A Biochemical Model of Photosynthetic CO₂ Assimilation in Leaves of C₃ Species. *Planta*. 1980. V. 149. P. 78–90.
13. Larcher W. Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. – Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. – 506 p.
14. PTM-48A Photosynthesis Monitor // Phyto-Sensor Group. URL: <http://phyto-sensor.com/PTM-48A.en>.

Статья поступила в редакцию 01.08.2019 г.

Il'ints'ky O.A., Gil A.T. Dependence of the intensity of the visible photosynthesis, temperature and transpiration of leaves of *Arbutus andrachne* L. on some environmental factors // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2019. – № 133. – P. 42–50.

The dependence of the intensity of visible photosynthesis, temperature and transpiration of *Arbutus andrachne* L. leaf on some environmental factors, and their changes in the spring growing season on the Southern Coast of the Crimea. The obtained data make it possible to interpret the rate of photosynthesis as a potential ecological and physiological characteristic of this species. This makes it possible to compare different plant species that grow in similar conditions, according to indicators measured using the same technique. *A. andrachne* L. has a relatively high potential for photosynthesis acclimatization to elevated temperatures. At leaf temperature above optimum, the intensity of photosynthesis drops sharply, and its critical value is 32°C. Analysis of the results shows that the optimal value of the net photosynthesis of Pn in May compared with April increased by 35% and reached the value of 12–17.5 μmol/m²s, while the optimal value of the transpiration intensity of El during the same time increased by 138%, the Tair temperature – 56%, the lack of humidity Da – has not changed, the leaf temperature increased by Tl – 21% and the illumination of the illumination PAR – 50%.

Key words: *Arbutus andrachne* L.; intensity of visible photosynthesis; temperature and light optima; phytomonitoring; ecological and physiological characteristics