

УДК 581.5:581.132:574.2

DOI: 10.36305/0513-1634-2020-135-9-23

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА CO₂/H₂O-ГАЗООБМЕНА ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫХ РАСТЕНИЙ В БЛАГОПРИЯТНЫХ И СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Юрий Владимирович Плугатарь, Светлана Павловна Корсакова,
Максим Сергеевич Ковалев

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52
E-mail: Korsakova2002@mail.ru

Проведена сравнительная оценка адаптивной реакции фотосинтетического аппарата и водного обмена шести вечнозеленых древесно-кустарниковых видов растений на действие абиотических факторов, их стратегий в поддержании оптимального, в соответствии с условиями среды, водного баланса. Определены параметры световых кривых фотосинтеза в условиях полного освещения и умеренного затенения. Показано, что вследствие невысокой пластичности к изменению светового режима *Arbutus andrachne* L. может испытывать существенный недостаток света при сильном затенении. Важными адаптационными признаками *Laurus nobilis* L., *Aucuba japonica* Thunb. и *Viburnum tinus* L. является возможность фотосинтетического аппарата эффективно использовать низкую освещенность и сохранять положительный углеродный баланс в условиях сильного затенения. Выявлены три типа адаптационной реакции растений на водный дефицит. Для *Nerium oleander* L. и *Laurus nobilis* характерен засухоустойчивый тип регуляции водного баланса путем закрытия устьиц. Для *Aucuba japonica* и *Prunus laurocerasus* L. свойственен продуктивный тип сохранения водного баланса в растении за счет поддержания высокого уровня транспирации. Третий, комбинированный, сочетающий оба типа реакций, обеспечивает высокую адаптационную способность к засухе *Viburnum tinus* L. и *Arbutus andrachne*. Из изученных видов засухоустойчивость *Arbutus andrachne* была самой высокой.

Ключевые слова: вечнозеленые виды; CO₂/H₂O-газообмен; световые кривые фотосинтеза; факторы среды; засухоустойчивость

Введение

Правильный подбор и использование декоративных древесных и кустарниковых растений с учетом их биологических и эколого-физиологических особенностей имеют решающее значение в ландшафтном озеленении. Для оптимизации протекания процессов жизнедеятельности и продуктивности растения адаптируются к условиям окружающей среды, в которых они находятся. Стратегии акклиматизации растений в ответ на различные условия внешней среды включают изменения в фотосинтезе и метаболизме [16]. Динамическая акклиматизация фотосинтеза вызывает изменения метаболических процессов, лежащих в основе распределения органических соединений углерода в растительных клетках [14]. По отношению к силе воздействия того или иного фактора каждому виду характерна своя экологическая валентность и свой экологический спектр, сформировавшийся в процессе эволюции [11]. В южных регионах в зонах недостаточного увлажнения наиболее активная вегетация растений, как правило, совпадает с наступлением гидротермического стресса, поэтому доступность влаги является основным ограничивающим фактором функционирования природных и антропогенных экосистем [12, 21]. Предельные возможности приспособления растений к неблагоприятным факторам внешней среды определяются их генотипом и в значительной степени зависят от этапа онтогенеза и периода

развития. К одним из критических относится период активного роста, так как в это время растения высокочувствительны к стрессу и реагируют на действие стрессоров снижением продуктивности. В условиях стресса, прежде всего, повреждаются те звенья метаболизма, которые связаны с активным ростом.

Основным специализированным органом для осуществления фотосинтетической деятельности растений, сформированным в ходе эволюции, является лист. Листья наиболее чувствительны к изменению условий окружающей среды, они отражают физиологические ограничения, адаптации и акклимации растений на абиотические раздражители [19].

Для сравнительного изучения различных видов и разновидностей растений показатели $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листа традиционно используются уже не одно десятилетие [2, 10, 16, 18]. Исследование ассимиляционной активности интактных листьев с помощью современного, не повреждающего растения фитомониторного оборудования, позволяет сократить экспериментальные исследования по испытанию устойчивости растений к абиотическим стрессорам и разработать практические рекомендации по оптимизации гидротермического режима для их роста и развития [12]. Практическое использование научно-обоснованного экологического подхода в зеленом строительстве с учетом тенденций изменения климата региона дает возможность создать высокоэффективные насаждения, отвечающие требованиям современного декоративного садоводства, способствовать снижению себестоимости посадочного материала и сбережению водных и земельных ресурсов [8].

Целью данного исследования было сравнительное изучение особенностей адаптивной реакции фотосинтетического аппарата и водного обмена шести декоративных вечнозеленых видов растений на действие абиотических стрессоров: засухи, высоких температур и изменения светового режима.

Материал и методы исследований

Объектами исследования являлись шесть ценных декоративных вечнозеленых видов растений: олеандр обыкновенный (*Nerium oleander* L.), лавр благородный (*Laurus nobilis* L.), аукуба японская пестролистная (*Aucuba japonica* Thunb.), лавровишня лекарственная (*Prunus laurocerasus* L.), калина лавролиственная (*Viburnum tinus* L.) и земляничник мелкоплодный (*Arbutus andrachne* L.). Эти виды растений широко распространены в озеленении ландшафтов Южного берега Крыма (ЮБК), Черноморского побережья Кавказа, Средиземноморья, а также кадочной культуры в северных регионах [6, 19, 20].

Исследования проведены в течение нескольких периодов активной вегетации (апрель-октябрь) 2015, 2016 и 2018 гг. на растениях, произрастающих в Верхнем парке арборетума Никитского ботанического сада (НБС-ННЦ), а также на саженцах (4-5 лет), произрастающих на опытном участке центрального отделения НБС-ННЦ и в условиях вегетационного опыта (в 10-литровых сосудах, наполненных почвой опытного участка).

Почва опытного участка темно-коричневая, среднеглинистая, среднещебнистая на щебнисто-каменистом элювии известняка. В слое 0-100 см содержание скелета составляет 19,9%, объемная масса мелкозема 1,37 г/см³, запасы мелкозема – 10974 т/га, количество гумуса – от 3 до 6%, запасы – 309,5 т/га. Наименьшая влагоемкость (НВ) колеблется от 21,6 до 25,2%, влажность завядания – 9,9-11,1%. Запасы влаги при НВ – 318 мм, а доступной для растений влаги при НВ – 201 мм [9].

Интенсивность $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листьев определены с 3-кратной повторностью на хорошо развитых интактных листьях верхней части побега с интервалом 15-20 мин. Для производства измерений использована автоматическая 4-канальная система открытого типа для мониторинга CO_2 -газообмена и транспирации листьев «Монитор фотосинтеза

РТМ-48А» (Bioinstruments S.R.L., Молдова) [1]. Измерения проведены при естественной концентрации CO_2 в воздухе около 0,04 %. Листовую камеру ориентировали таким образом, чтобы ее элементы не затеняли лист. Температуру ($^{\circ}\text{C}$) и влажность воздуха (%), фотосинтетически активную радиацию (ФАР) регистрировали с помощью датчиков Метео-модуля РТН-48, влажность почвы (%), температуру листа ($^{\circ}\text{C}$) и другие параметры измерялись датчиками системы РТМ-48А и фитомонитора РМ-11z (Bioinstruments S.R.L., Молдова) [5].

Для характеристики $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листа использованы значения скорости видимого фотосинтеза (P_N , $\text{мкмольCO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$), суммарного дыхания (R_{total} , $\text{мкмольCO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$), темнового дыхания (R_D , $\text{мкмольCO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$), фотодыхания (R_{PR} , $\text{мкмольCO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$), устьичной проводимости (g_s , мм/с), транспирации (E , $\text{мгH}_2\text{O}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$) в диапазоне ФАР от 0 до 2000 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$, а также при насыщающей интенсивности света выше 700 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ для *Nerium oleander* и *Arbutus andrachne*; 500 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ – для *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus*; 400 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ – для *Laurus nobilis*; 300 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ – для *Aucuba japonica*.

При исследовании зависимости P_N от интенсивности света измерения CO_2 -газообмена осуществляли в диапазоне ФАР от 0 до 2000 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$. Экспериментальные измерения проведены в солнечные, преимущественно ясные дни. Исследуемые растения произрастали в благоприятных гидротермических условиях: температура воздуха в дневное время изменялась в пределах $18\text{-}31^{\circ}\text{C}$, относительная влажность воздуха – 45-70%, влажность почвы – 60-100% от НВ. Максимальное измеренное значение ФАР в условиях полного освещения изменялось в диапазоне от 1270 до 2000 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$, в условиях умеренного затенения в теплице колебалось в пределах 450-800 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$.

Для сравнительной оценки физиологических различий растений по отношению к световому фактору была выбрана модифицированная модель прямоугольной гиперболы, описывающая фотоингибирование процесса непрямоугольной гиперболой (1) [23]:

$$P_N = \varphi_{(I_0 - I_{comp})} \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} (I - I_{comp}), \quad (1)$$

где P_N – скорость нетто-фотосинтеза, $\text{мкмольCO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$; I – фотосинтетически активная радиация (ФАР), $\text{мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$; I_{comp} – световой компенсационный пункт (light compensation point) – интенсивность света, при которой суммарный CO_2 -газообмен ($P_N/I_{(x,t)}$) равен нулю, $\text{мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$; $\varphi_{(I_0 - I_{comp})}$ – квантовый выход фотосинтеза (тангенс угла наклона световой кривой рассчитывался как производная P_N в точке I) $I = I_0 - I_{comp}$, $\text{мкмольCO}_2/(\text{мкмоль фотонов})$; β и γ – корректировочные коэффициенты, которые не зависят от интенсивности солнечной радиации [23], $(\text{м}^2 \cdot \text{с})/(\text{мкмоль фотонов})$, а также β – поправочный коэффициент на тенденцию к снижению P_N при превышении ФАР точки светового насыщения за счет фотоингибирования и сходен с параметром выпуклости [13].

Из уравнения (1) были рассчитаны максимальная скорость брутто-фотосинтеза (P_{gmax}), темновое дыхание (R_D), точка светового насыщения (I_{sat}) и ряд других дополнительных параметров [18].

Исследования реакции растений на воздействие засухи и высоких температур проводили в условиях вегетационного опыта. Полив опытных растений прекращали в период их активного роста после завершения формирования первых молодых листьев по площади и биомассе. Влажность почвы в сосудах с контрольными растениями

поддерживали на уровне, соответствующей увлажнению 60-100% от наименьшей влагоемкости почвы (НВ).

Для сравнительной оценки фотосинтетической способности растений в оптимальных условиях и под воздействием абиотических стрессоров рассчитаны показатель использования ФАР при фотосинтезе – количество мкмольСО₂/ммоль фотонов (K_p) [2] и экономический коэффициент фотосинтетической способности, или коэффициент фотосинтетической эффективности ($K_{pэ}$), который равен отношению брутто-фотосинтеза к темновому дыханию ($K_{pэ} \approx (P_N + R_D)/R_D$) и характеризует максимально возможную эффективность газообмена [10].

Полученный массив данных анализировали с использованием информационно-математических критериев в среде пакетов программ MS Excel2010 и Statistica10, включающих стандартные методы обработки рядов наблюдений на основе математической статистики. Все расчеты произведены при заданном уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты и их обсуждение

Световые кривые фотосинтеза описывают зависимость скорости фотосинтеза от интенсивности ФАР. Они отражают фотосинтетический фенотип растений: предоставляют информацию о максимальной фотосинтетической способности, квантовом выходе, точке световой компенсации и эффективности использования листьями солнечной радиации. Анализ световых кривых фотосинтеза дает важную потенциальную эколого-физиологическую характеристику данного вида, что позволяет получать ценную информацию о физиологических различиях растений по отношению к световому фактору, их адаптации к световой окружающей среде. В таблице 1 представлены средние значения измеренных максимальных величин ФАР, фотосинтеза и дыхания листьев исследованных видов растений, полученные во время регистрации световой кривой.

Таблица 1

Значения (средние из максимальных) фотосинтетически активной радиации, фотосинтеза и дыхания листьев исследованных растений при измерении световых кривых

Параметры	<i>Nerium oleander</i>	<i>Laurus nobilis</i>	<i>Aucuba japonica</i>	<i>Prunus laurocerasus</i>	<i>Viburnum tinus</i>	<i>Arbutus andrachne</i>
ФАР, мкмоль/(м ² ·с)	1827 ± 36 620 ± 40	1592 ± 99 552 ± 41	1394 ± 118 473 ± 38	1941 ± 115 780 ± 88	1813 ± 11 731 ± 65	1405 ± 34 776 ± 98
P_N , мкмольСО ₂ /(м ² ·с)	13,9 ± 3,1 12,0 ± 1,1	8,5 ± 0,4 9,4 ± 0,2	7,4 ± 0,2 6,2 ± 0,5	10,1 ± 0,3 10,2 ± 0,4	12,9 ± 1,0 10,7 ± 0,7	14,6 ± 0,7 12,2 ± 1,1
R_D , мкмольСО ₂ /(м ² ·с)	1,6 ± 0,1 0,8 ± 0,2	0,6 ± 0,2 0,4 ± 0,1	0,8 ± 0,1 0,3 ± 0,1	1,5 ± 0,2 0,7 ± 0,2	1,4 ± 0,5 0,7 ± 0,1	0,9 ± 0,2 0,8 ± 0,1
P_{gmax} , мкмольСО ₂ /(м ² ·с)	15,3 ± 3,2 12,3 ± 1,3	9,2 ± 0,5 9,3 ± 0,6	8,2 ± 0,3 6,3 ± 1,2	11,6 ± 0,5 11,2 ± 1,1	14,3 ± 0,7 11,4 ± 0,6	15,3 ± 0,9 12,9 ± 1,0
K_p , мкмольСО ₂ /ммоль фотонов	8,6 ± 2,0 18,9 ± 1,5	5,8 ± 0,3 17,1 ± 0,6	5,6 ± 0,2 13,3 ± 2,1	6,0 ± 0,5 10,0 ± 1,7	7,9 ± 0,4 17,1 ± 4,3	11,0 ± 0,5 17,0 ± 2,1
$K_{pэ}$	9,6 ± 1,1 16,8 ± 5,8	15,8 ± 3,5 26,1 ± 4,6	10,4 ± 1,1 21,0 ± 4,0	8,0 ± 1,0 13,8 ± 7,4	11,5 ± 2,8 18,4 ± 3,4	19,2 ± 3,8 16,8 ± 1,7

Примечание: В числителе – условия открытого грунта: полное освещение; в знаменателе – условия теплицы: умеренное затенение; ФАР – фотосинтетически активная радиация; P_N , P_{gmax} и R_D – максимальная скорость нетто-фотосинтеза, брутто-фотосинтеза и темнового дыхания; K_p – показатель использования ФАР при фотосинтезе; $K_{pэ}$ – коэффициент фотосинтетической эффективности, безразмерный; ± – стандартное отклонение

При комфортных внешних условиях произрастания (полном освещении, хорошем водоснабжении и благоприятной температуре), самой высокой

фотосинтетической способностью характеризовались *Nerium oleander* и *Arbutus andrachne*. Интенсивность нетто-фотосинтеза сформировавшихся листьев у этих видов была в среднем на 64-97% выше, чем у листьев *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica*, на 38-45% – чем у *Prunus laurocerasus* и на 8-13% – чем у *Viburnum tinus* (табл. 1). Кривая светового насыщения фотосинтеза достигала плато у *Nerium oleander* и *Arbutus andrachne* при высоких интенсивностях света (свыше 1000 мкмоль/(м²·с) или более 50-60% полного освещения). Выход фотосинтеза на плато светового насыщения у *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus* и *Laurus nobilis* наблюдался при 800-1000 мкмоль/(м²·с), у *Aucuba japonica* – при 600-700 мкмоль/(м²·с). При высоких интенсивностях ФАР отмечено фотоингибирование фотосинтеза у *Viburnum tinus* (выше 1400-1500 мкмоль/(м²·с)), *Prunus laurocerasus* (выше 1200-1400 мкмоль/(м²·с)) и *Aucuba japonica* (выше 1300 мкмоль/(м²·с)). Повреждения листьев *Aucuba japonica* от избыточного освещения и перегрева внешне проявлялись в возникновении хлороза, краевого некроза или в полном высыхании и отмирании значительной их части [7].

Темновое дыхание в условиях полного освещения у листьев *Nerium oleander*, *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus* было почти в 2-2,5 раза выше, чем у *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica* и *Arbutus andrachne*, что указывает на их потребность в большем количестве света для компенсации CO₂.

В условиях умеренного затенения скорости фотосинтеза в среднем снизились на 19-21% у *Viburnum tinus*, *Aucuba japonica*, *Arbutus andrachne* и на 16% – у *Nerium oleander*. Вместе с тем, была отмечена тенденция к повышению скорости ассимиляции CO₂ листьями *Prunus laurocerasus* и *Laurus nobilis*, на 1 и 11% соответственно.

Использование ФАР при фотосинтезе у сформировавшихся листьев всех исследованных видов в условиях умеренного затенения выросло в несколько раз, чем при полной инсоляции. Значения показателя *Kp* увеличились у *Arbutus andrachne* и *Prunus laurocerasus* в 1,5-1,7 раз, у *Nerium oleander*, *Viburnum tinus* и *Aucuba japonica* – в 2,2-2,4 раза, у *Laurus nobilis* – в 2,9 раза. Однако изменение величин коэффициентов эффективности фотосинтеза (*Kpэ*), характеризующих максимально возможную эффективность газообмена и отражающих физиологическое состояние данного вида в данных условиях обитания, значительно различались как по величине, так и по динамике. *Kpэ* является видоспецифичным показателем и очень чувствительным по отношению к факторам среды обитания [10]. Анализ проведенных расчетов показал, что наиболее высокой экономичностью фотосинтеза из анализируемых видов растений характеризуются *Laurus nobilis* и *Arbutus andrachne*, а наиболее низкой – *Nerium oleander* и *Prunus laurocerasus*. В сравнении с полным освещением, при умеренном затенении *Kpэ* повышался у *Nerium oleander*, *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus* на 60-75%. У *Aucuba japonica* в условиях затенения эффективность фотосинтеза выросла более, чем в два раза (на 102%), а у *Arbutus andrachne*, наоборот, снизилась (на 13%). Различия показателей *Kp* и *Kpэ* в условиях полного освещения и умеренного затенения были статистически значимы с 95% вероятностью.

Анализ световых зависимостей газообмена листьев исследуемых растений подтвердил выводы, сделанные на основании проведенных измерений (табл. 2). Самыми высокими скоростями фотохимических реакций отличались *Nerium oleander* и *Arbutus andrachne*, а самой низкой – *Aucuba japonica*. Величины полученных коэффициентов детерминации указывают, что в рамках используемой модели *P_N/I*-зависимости вариация нетто-фотосинтеза на 97-99% объясняется изменением интенсивности ФАР (табл. 2).

Параметр субстратной световой константы I_K , введенный Дж. Ф. Толлингом [22] и равный значению интенсивности света на пересечении максимальной скорости фотосинтеза с линией начального наклона световой кривой ($I_K = P_{gmax}/\varphi(I_0)$), является одним из самых старых и наиболее используемых в описании световых зависимостей. Величина параметра I_K может быть использована для оценки адапционных свойств вида, поскольку характеризует световые условия, когда фотосинтез лимитируют темновые реакции, при которых начинают действовать защитные механизмы [3]. Адаптация фотофизических и фотохимических стадий к изменению режима освещения определяет характер темновых реакций фотосинтеза. Низкая величина I_K часто указывает на неэффективное использование высокой ФАР, а не на эффективное использование низкой, и наоборот [15].

Таблица 2

Средние значения параметров моделей световых кривых фотосинтеза исследованных растений в условиях различного освещения

Параметры	<i>Nerium oleander</i>	<i>Laurus nobilis</i>	<i>Aucuba japonica</i>	<i>Prunus laurocerasus</i>	<i>Viburnum tinus</i>	<i>Arbutus andrachne</i>
P_{gmax} , мкмоль CO_2 / (м ² ·с)	<u>14,1 ± 2,6</u> 11,5 ± 0,9	<u>8,7 ± 0,8</u> 8,7 ± 0,5	<u>7,8 ± 0,5</u> 4,9 ± 0,1	<u>10,6 ± 0,5</u> 10,8 ± 1,5	<u>13,1 ± 0,7</u> 11,0 ± 0,6	<u>14,7 ± 0,8</u> 12,7 ± 1,6
$\varphi(I_0)$, мкмоль CO_2 / (мкмоль фотонов)	<u>0,08 ± 0,01</u> 0,11 ± 0,01	<u>0,04 ± 0,01</u> 0,08 ± 0,01	<u>0,07 ± 0,01</u> 0,07 ± 0,01	<u>0,04 ± 0,01</u> 0,11 ± 0,02	<u>0,09 ± 0,02</u> 0,10 ± 0,01	<u>0,06 ± 0,01</u> 0,07 ± 0,01
$\varphi(I_{comp})$, мкмоль CO_2 / (мкмоль фотонов)	<u>0,06 ± 0,01</u> 0,10 ± 0,02	<u>0,04 ± 0,01</u> 0,08 ± 0,01	<u>0,06 ± 0,01</u> 0,07 ± 0,01	<u>0,04 ± 0,01</u> 0,10 ± 0,02	<u>0,08 ± 0,02</u> 0,09 ± 0,01	<u>0,06 ± 0,01</u> 0,06 ± 0,01
R_D , мкмоль CO_2 / (м ² ·с)	<u>1,6 ± 0,1</u> 0,8 ± 0,3	<u>0,7 ± 0,3</u> 0,4 ± 0,1	<u>0,8 ± 0,1</u> 0,3 ± 0,1	<u>1,0 ± 0,1</u> 0,6 ± 0,3	<u>1,0 ± 0,2</u> 0,4 ± 0,1	<u>0,6 ± 0,1</u> 0,5 ± 0,1
I_{comp} , мкмоль/(м ² ·с)	<u>23,6 ± 1,4</u> 8,6 ± 4,1	<u>19,0 ± 10,7</u> 4,9 ± 0,6	<u>13,3 ± 1,7</u> 4,8 ± 0,4	<u>27,5 ± 10,2</u> 5,8 ± 3,8	<u>11,4 ± 3,2</u> 4,0 ± 0,8	<u>10,3 ± 2,4</u> 8,4 ± 2,4
I_K , мкмоль/(м ² ·с)	<u>163 ± 13</u> 101 ± 1	<u>201 ± 33</u> 111 ± 10	<u>119 ± 6</u> 67 ± 6	<u>280 ± 103</u> 102 ± 14	<u>147 ± 37</u> 114 ± 18	<u>229 ± 27</u> 191 ± 17
I_{sat} , мкмоль/(м ² ·с)	<u>1387 ± 214</u> 918 ± 309	<u>1190 ± 206</u> 493 ± 73	<u>1283 ± 187</u> 402 ± 47	<u>927 ± 142</u> 642 ± 87	<u>1029 ± 256</u> 621 ± 230	<u>1149 ± 172</u> 647 ± 157
β , (м ² ·с)/ (мкмоль фотонов)	<u>12e-5 ± 5e-5</u> 18e-5 ± 10e-5	<u>17e-5 ± 6e-5</u> 49e-5 ± 10e-5	<u>9e-5 ± 3e-5</u> 46e-5 ± 13e-5	<u>33e-5 ± 3e-5</u> 27e-5 ± 9e-5	<u>16e-5 ± 5e-5</u> 40e-5 ± 28e-5	<u>19e-5 ± 7e-5</u> 51e-5 ± 18e-5
γ , (м ² ·с)/ (мкмоль фотонов)	<u>4e-3 ± 1e-3</u> 7e-3 ± 1e-3	<u>3e-3 ± 1e-3</u> 5e-3 ± 1e-3	<u>7e-3 ± 1e-3</u> 10e-3 ± 2e-3	<u>2e-3 ± 1e-3</u> 7e-3 ± 2e-3	<u>5e-3 ± 1e-3</u> 5e-3 ± 1e-3	<u>3e-3 ± 1e-3</u> 2e-3 ± 1e-3
P_{glk} , мкмоль CO_2 / (м ² ·с)	<u>8,1 ± 1,8</u> 6,5 ± 0,7	<u>5,1 ± 0,5</u> 5,4 ± 0,3	<u>4,3 ± 0,2</u> 2,9 ± 0,1	<u>6,9 ± 0,7</u> 6,3 ± 1,2	<u>7,5 ± 0,5</u> 6,6 ± 0,3	<u>8,9 ± 0,5</u> 8,3 ± 1,3
I_{max} , мкмоль/(м ² ·с)	<u>845 ± 21</u> 540 ± 24	<u>750 ± 95</u> 438 ± 54	<u>600 ± 15</u> 312 ± 8	<u>789 ± 138</u> 517 ± 55	<u>733 ± 113</u> 517 ± 134	<u>896 ± 77</u> 593 ± 99
$P_{N_{max}}$, мкмоль CO_2 / (м ² ·с)	<u>12,2 ± 2,8</u> 10,5 ± 1,2	<u>7,6 ± 0,4</u> 8,3 ± 0,6	<u>6,6 ± 0,3</u> 4,5 ± 0,0	<u>9,5 ± 0,5</u> 10,2 ± 2,0	<u>11,9 ± 1,0</u> 10,5 ± 0,8	<u>13,9 ± 0,8</u> 12,1 ± 1,5
R ² , %	<u>98,3 ± 0,9</u> 98,0 ± 0,1	<u>99,0 ± 0,1</u> 98,0 ± 0,4	<u>98,3 ± 0,4</u> 97,0 ± 0,7	<u>97,0 ± 0,5</u> 98,3 ± 0,4	<u>97,0 ± 0,5</u> 99,0 ± 0,1	<u>98,7 ± 0,5</u> 98,6 ± 0,6
SSE	<u>15,4 ± 17,8</u> 25,1 ± 7,6	<u>6,1 ± 2,1</u> 8,7 ± 0,9	<u>8,1 ± 3,2</u> 7,8 ± 3,2	<u>13,5 ± 2,8</u> 3,2 ± 1,6	<u>15,9 ± 4,4</u> 2,0 ± 0,8	<u>7,6 ± 4,8</u> 4,6 ± 2,5

Примечание: В числителе – условия открытого грунта: полное освещение; в знаменателе – условия теплицы: умеренное затенение; P_{gmax} – максимальная скорость брутто-фотосинтеза; $\varphi(I_0)$, $\varphi(I_{comp})$ – квантовый выход фотосинтеза (тангенс угла наклона световой кривой) при различной интенсивности освещения; R_D – скорость темнового дыхания; I_{comp} – световой компенсационный пункт; I_K – световая константа; I_{sat} – насыщающая интенсивность света; β и γ – корректировочные коэффициенты; P_{glk} – скорость брутто-фотосинтеза в точке I_K ; I_{max} – точка светового насыщения за которой нет существенного увеличения P_N ; $P_{N_{max}}$ – максимальная скорость нетто-фотосинтеза рассчитанная и измеренная при $I=I_{max}$; R² – коэффициент детерминации; SSE – сумма квадратов ошибок; ± – стандартное отклонение

Наибольшие диапазоны изменения световой константы (I_K), свидетельствующие о широкой экологической амплитуде по отношению к свету, проявились у *Prunus laurocerasus* (на 64%) и *Laurus nobilis* (на 45%). В условиях умеренного затенения скорость брутто-фотосинтеза листьев *Laurus nobilis* в области световой константы (P_{glk}) была даже выше, чем у листьев при полном освещении. При затенении возрастала эффективность работы фотосинтетического аппарата в области радиации малых интенсивностей, что можно связать с формированием более мощного пигментного комплекса [2]. Анализ величин I_{comp} , I_K , $\varphi_{(I_0)}$, $\varphi_{(I_{comp})}$ и их изменений при различных уровнях инсоляции позволяют сделать вывод об активном росте и развитии *Prunus laurocerasus* и *Laurus nobilis*, как при полной освещенности, так и в условиях затенения, что говорит о высокой пластичности этих видов.

Небольшие значения I_K и амплитуда их изменений у *Viburnum tinus* указывают на неэффективное использование растением высоких интенсивностей ФАР, а снижение величины светового компенсационного пункта в условиях затенения (почти в три раза) свидетельствуют о хорошей адаптации к низкой инсоляции и теневыносливости. Самая низкая величина I_{comp} (4,0 мкмоль/(м²·с)) говорит о том, что при слабой освещенности лист *Viburnum tinus* поглощал углекислоту, в то время как у других исследованных видов наблюдалось ее выделение.

Отсутствие четкой тенденции к снижению световой константы при затенении и ее высокие величины, а также тангенс угла наклона световой кривой характеризуют *Arbutus andrachne* как светолюбивое растение с эффективным использованием интенсивности ФАР в области полного солнечного освещения, слабо выраженной пластичностью к изменению светового режима и вероятности угнетающего воздействия на него сильного затенения. Однако, низкий уровень темнового дыхания (0,5-0,6 мкмольСО₂/(м²·с)) и невысокие величины I_{comp} (8,4-10,3 мкмоль/(м²·с)) указывают на способность поглощения СО₂ при слабом свете.

Средняя величина светового компенсационного пункта *Nerium oleander* при полном освещении составила 23,6 мкмоль/(м²·с), а световое насыщение отмечено при освещенности 800-1200 мкмоль/(м²·с) и уровне темнового дыхания 1,6 мкмольСО₂/(м²·с), что свидетельствует о высоком светолюбии вида. Вместе с тем, значительное снижение световой константы (на 38%), величины угла наклона начального участка световой кривой, а также параметра I_K указывают на высокую пластичность и способность *Nerium oleander* эффективно использовать при фотосинтезе свет в области невысоких интенсивностей.

Наиболее теневыносливым из всех исследованных видов была *Aucuba japonica*, которая характеризовалась самой низкой активностью фотосинтеза, невысокими скоростями темнового дыхания и самым эффективным использованием низких интенсивностей света. Световое насыщение *Aucuba japonica*, в сравнении с другими видами происходило при интенсивности ФАР ниже в 1,5-2 раза: в условиях полного освещения – при 570-680 мкмоль/(м²·с), умеренного затенения – 270-320 мкмоль/(м²·с). Световая константа I_K при этом снижалась на 44%.

В результате анализа параметров световых кривых вечнозеленых древесно-кустарниковых растений было установлено повышение эффективности использования низких интенсивностей света *Nerium oleander*, *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica*, *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus* при ухудшении световых условий, что свидетельствует о высокой степени адаптации фотосинтетического аппарата данных видов к умеренному затенению.

Отсутствие значительных изменений эффективности СО₂-газообмена *Arbutus andrachne* указывает на невысокую активность использования низких интенсивностей света.

При умеренном затенении интенсивность дыхания у *Nerium oleander*, *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica*, *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus* снижалась, в среднем, в 1,5-2,5 раза, что можно расценивать как прямую реакцию на уменьшение образования ассимилятов из-за сокращения прихода ФАР.

Длительная непрерывная регистрация динамики основных характеристик CO₂/H₂O-газообмена листьев в благоприятных и стрессовых условиях внешней среды позволила выявить степень выраженности и генотипические особенности адаптивной стратегии и стресс-толерантных свойств исследованных вечнозеленых видов растений.

Проведенные исследования показали, что в благоприятных условиях произрастания при насыщающем уровне освещения (определенном для каждого вида), интенсивность фотосинтеза изученных древесно-кустарниковых вечнозеленых растений колеблется от 7,3 до 20,2 мкмольСО₂/(м²·с) (табл. 3). При отсутствии воздействия абиотических стрессоров самой высокой скоростью фотохимических реакций отличался *Nerium oleander*, а самой низкой – *Aucuba japonica*.

Таблица 3

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>	<i>Arbutus andrachne</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	3,2 ± 1,2
E , мг H ₂ O/(м ² ·с)	56,1 ± 27,4	35,1 ± 13,9	37,6 ± 12,2	37,6 ± 18,6	34,5 ± 10,4	45,9 ± 15,4
P_N , мкмольСО ₂ /(м ² ·с)	20,2 ± 4,0	9,8 ± 1,7	7,3 ± 1,6	9,0 ± 2,1	10,1 ± 1,5	13,8 ± 2,3
R_{PR} , мкмольСО ₂ /(м ² ·с)	0,7 ± 1,4	0,4 ± 0,7	0,4 ± 0,7	0,7 ± 1,1	0,5 ± 0,8	0,4 ± 0,4
R_D , мкмольСО ₂ /(м ² ·с)	3,2 ± 1,5	0,8 ± 0,9	1,1 ± 0,6	1,8 ± 1,2	0,9 ± 0,8	1,9 ± 0,7
R_{total} , мкмольСО ₂ /(м ² ·с)	4,2 ± 1,6	1,3 ± 0,9	1,5 ± 0,6	2,5 ± 1,4	1,3 ± 1,0	2,3 ± 0,7
WUE , мкмоль СО ₂ /ммоль H ₂ O	7,7 ± 2,9	6,2 ± 4,6	4,6 ± 3,7	6,3 ± 4,6	5,8 ± 2,0	6,0 ± 2,3
R_{total}/Pg , %	18,8 ± 6,3	12,8 ± 8,7	17,7 ± 5,2	21,9 ± 9,2	12,0 ± 8,6	14,4 ± 3,5

Примечание: g_s – устьичная проводимость; E – транспирация; P_N – скорость нетто-фотосинтеза; R_{PR} , R_D и R_{total} – соответственно фотодыхание, темновое и суммарное дыхание листа ($R_{total} = R_{PR} + R_D$); WUE – эффективность использования воды на транспирацию (P_N/E); R_{total}/Pg – доля дыхательных затрат от гроссфотосинтеза; ± – стандартное отклонение

Одним из важнейших звеньев в цепи процессов, которые играют существенную роль в обеспечении роста и развития растений является водный обмен. В связи с этим, изучение данной функции представляет большой интерес для выявления механизмов адаптации растений к условиям водного дефицита. К наиболее значимым характеристикам водного режима, обеспечивающим баланс влаги в растении, поддержание тургора, регуляцию температуры листьев и газообмена, относятся устьичная проводимость и транспирация.

Наши исследования показали, что в благоприятных условиях произрастания наибольшими величинами интенсивности транспирации и устьичной проводимости характеризовались светолюбивые *Nerium oleander* и *Arbutus andrachne* (табл. 3). У теневыносливых *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica*, *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus* эти показатели были в 1,5-2 раза ниже. Эффективность использования воды является одним из механизмов выживания растений в условиях жесткого водного дефицита. В порядке убывания WUE распределялось от 7,7 мкмоль СО₂/ммоль H₂O у *Nerium oleander* до 4,6 мкмоль СО₂/ммоль H₂O – у *Aucuba japonica*. Величины WUE у

Laurus nobilis, *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus* и *Arbutus andrachne* занимали промежуточное положение и различались между собой незначительно.

Суммарное дыхание (R_{total}) на свету включает фотодыхание (R_{PR}), реакции Мелера, темновое (R_D) или митохондриальное дыхание (гликолиз, цикл Кребса, дыхательная цепь) [17]. Полученные нами данные позволяют говорить о том, что все представленные в исследовании растения имеют низкую интенсивность фотодыхания и невысокую – темнового дыхания, очевидно, свойственную вечнозеленым видам растений [10]. Наиболее низкая интенсивность суммарного дыхания наблюдалась у видов, эффективно использующих слабый свет: *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica* и *Viburnum tinus*, наиболее высокая – у *Nerium oleander* со световым насыщением фотосинтеза в области высоких значений ФАР. Средний уровень интенсивности дыхания был отмечен у *Prunus laurocerasus* и *Arbutus andrachne*.

Соотношение дыхания и фотосинтеза (R_{total}/Pg) является интегральным показателем энергетического баланса целого растения, согласованности основных физиологических процессов и характеризует долю дыхательных затрат от общего количества фотоассимилятов при функционировании растений [4]. Из полученных результатов можно сделать заключение, что анализируемые виды растений тратят достаточно высокое количество фотоассимилятов на дыхание. Оценка эффективности использования углерода на процессы роста растений показала, что доля фиксированного углерода, который реализуется в чистой продуктивности, составила у *Nerium oleander* – 81%, *Laurus nobilis* – 87%, *Aucuba japonica* – 82%, *Prunus laurocerasus* – 78%, *Viburnum tinus* – 88% и *Arbutus andrachne* – 86%. Полученные соотношения процессов фотосинтеза и дыхания отражают закономерности количественной организации целого растения в оптимальных условиях [4].

Исследование температурной зависимости фотосинтеза при отсутствии водного стресса в условиях достаточного освещения показало варьирование температурных оптимумов P_N у рассмотренных видов в довольно широких пределах. В результате анализа экспериментальных данных выявлено, что скорость ассимиляции двуокиси углерода на единицу листовой поверхности *Nerium oleander* и *Arbutus andrachne* ускорялась с повышением температуры листа вплоть до 37-39°C. В оптимальных условиях увлажнения почвы при нелIMITИРУЮЩЕМ скорости фотосинтеза освещении, максимум нетто фотосинтеза у *Laurus nobilis* наблюдался при температуре листа 24-32°C, у *Aucuba japonica* – 15-26°C, *Prunus laurocerasus* – 20-33°C, *Viburnum tinus* – 15-36°C (рис. 1).

При повышении температуры листа выше пороговых значений происходило нарушение баланса ассимиляции, усиление дыхания и как результат, снижение фотосинтеза. Необходимо заметить, что в условиях сильного гидротермического стресса при влажности почвы ниже 25% от НВ ингибирование фотосинтеза у исследованных видов растений наблюдалось уже при температурах на 8-10°C ниже пороговых.

В условиях недостаточной влагообеспеченности способность растений регулировать водный режим надземных частей играет первостепенную роль. Перспективным подходом при исследовании механизмов, обеспечивающих приспособление растений к дефициту воды, является сравнение видов, различающихся по засухоустойчивости.

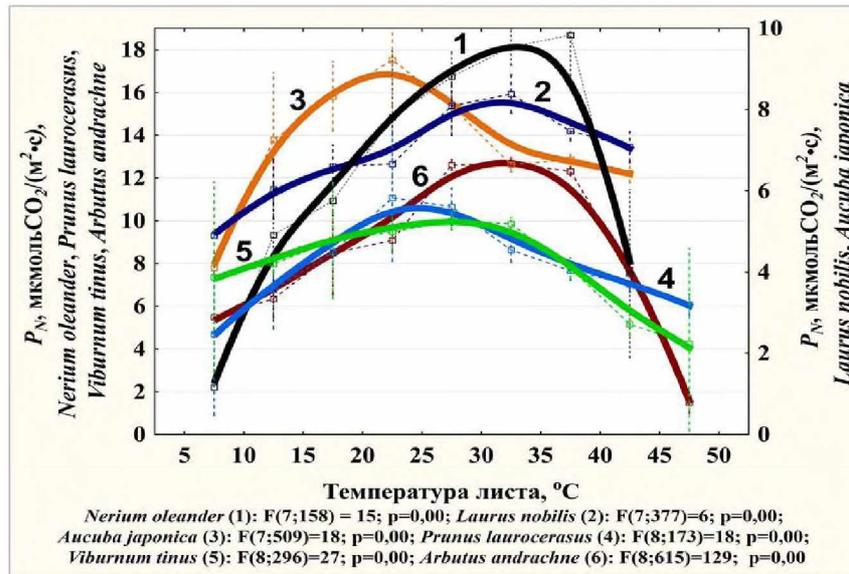


Рис. 1 Температурная зависимость фотосинтетической активности листьев *Nerium oleander* (1), *Laurus nobilis* (2), *Aucuba japonica* (3), *Prunus laurocerasus* (4), *Viburnum tinus* (5) и *Arbutus andrachne* (6) при насыщающей интенсивности света и отсутствии водного дефицита

Определение эколого-физиологической характеристики нетто-фотосинтеза в широком диапазоне изменения влажности почвы позволило определить зависимость интенсивности газообмена исследованных видов растений от влажности почвы (рис. 2). 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. Высокой толерантностью к засухе и способностью эффективно функционировать в широком диапазоне увлажнения почвы (в пределах 35-100% от НВ) выделялся аборигенный вечнозеленый вид *Arbutus andrachne*.

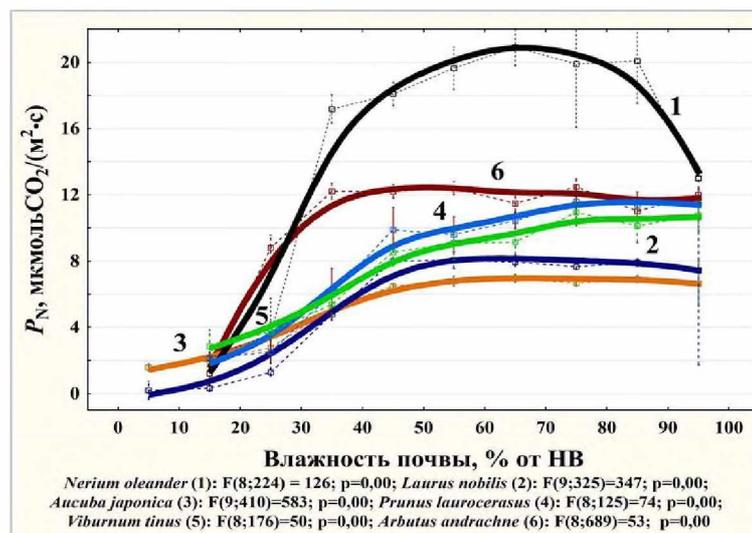


Рис. 2 Зависимость интенсивности нетто-фотосинтеза (P_N) *Nerium oleander* (1), *Laurus nobilis* (2), *Aucuba japonica* (3), *Prunus laurocerasus* (4), *Viburnum tinus* (5) и *Arbutus andrachne* (6) от влажности почвы (% от НВ (наименьшей влагоемкости) при световом насыщении

В результате проведенных комплексных исследований выявлены генотипические особенности растений *Nerium oleander*, *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica*, *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus* и *Arbutus andrachne* в поддержании оптимального, в соответствии с условиями среды, водного баланса. У исследованных видов проявились различные стратегии ответа на водный дефицит (рис. 3).

Установлено, что для *Nerium oleander* и *Laurus nobilis* характерен засухоустойчивый тип регуляции водного баланса путем закрытия устьиц. Быстрое закрытие устьиц повышает их конкурентоспособность в условиях почвенной засухи, диктующей необходимость экономить воду. Закрытие устьиц предохраняет растения от обезвоживания, но вместе с тем нарушает газообмен. В условиях длительной интенсивной засухи при дополнительном комплексном воздействии высокой инсоляции и температурного стресса сокращение потерь воды у *Nerium oleander* реализуется за счет ускоренного старения и частичного сбрасывания не только старых, но и молодых листьев, что в условиях культуры приводит к потере декоративных качеств [5].

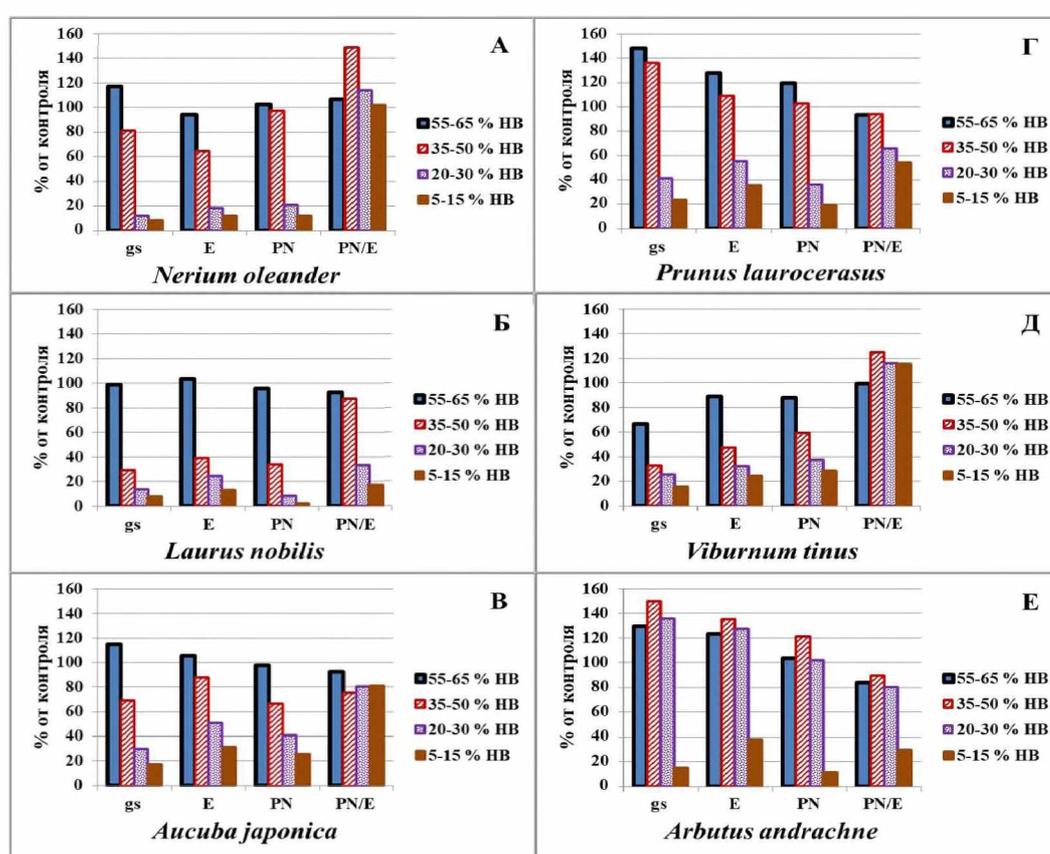


Рис. 3 Регуляция устьичной проводимости (g_s), интенсивности транспирации (E) и видимого фотосинтеза (P_N) у *Nerium oleander* (А), *Laurus nobilis* (Б), *Aucuba japonica* (В), *Prunus laurocerasus* (Г), *Viburnum tinus* (Д) и *Arbutus andrachne* (Е) в условиях прогрессирующей почвенной засухи, % от контроля; НВ – наименьшая влагоемкость

В ответ на водный дефицит у *Aucuba japonica* и *Prunus laurocerasus* выявлена адаптивная реакция, направленная на сохранение водного баланса в растении за счет поддержания высокого уровня транспирации, что характерно для продуктивного типа регуляции водного баланса. Второй тип реакции является выгодным с точки зрения углеродного и водного баланса при условии достаточной влажности почвы.

При недостатке почвенной влаги в период активного роста обнаружена тенденция большего поглощения углекислоты *Aucuba japonica* и *Prunus laurocerasus* по

сравнению с *Nerium oleander*, *Laurus nobilis* и *Arbutus andrachne*, приводящая при жесткой засухе в период активного роста к критической потере влаги. Как результат, у *Aucuba japonica* это приводит к появлению краевого некроза тканей на молодых листьях. Зона некроза, в результате комплексного влияния обезвоживания и перегрева, может достигать 50-60% от площади листа. Критическая потеря влаги приводит к утрате тургора и снижению декоративности у *Prunus laurocerasus*. Приспособлением *Aucuba japonica* и *Prunus laurocerasus* к засухе является выработка сезонных ритмов активного роста, дающих возможность использовать благоприятные для активного роста на Южном берегу Крыма весенние и осенние периоды года.

Смешанный тип регуляции водного баланса выявлен у *Viburnum tinus* и *Arbutus andrachne*. Эти виды проявили способность поддерживать возросший уровень транспирации за счет увеличения поступления воды при слабом и умеренном водном дефиците (при влажности почвы 20-50% от НВ) и снижать устьичную проводимость для экономного расходования воды при сильном гидротермическом стрессе. Из группы исследованных вечнозеленых растений особенно выделился *Arbutus andrachne*, характеризующийся высокой способностью переносить обезвоживание и состояние длительного завядания без потери жизнеспособности.

С целью оценки чувствительности изученной группы вечнозеленых растений к гидротермическому стрессу была рассчитана величина наклона линейного участка (коэффициент линейного тренда, оцененный методом наименьших квадратов) кривых зависимости показателей $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листьев от нарастания дефицита почвенной влаги (табл. 4). Она показывает среднюю скорость снижения величины изучаемой характеристики при падении влажности почвы на 1% от НВ. Долю дисперсии зависимой переменной, объясняемую трендом, выражает коэффициент детерминации (R^2 , %). Для исследованных видов выбранный диапазон влажности почвы с относительно линейным снижением значений $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена определялся особенностями их реакции на нарастающий водный дефицит и составлял: для *Nerium oleander* – 35-15% от НВ, *Laurus nobilis* – 45-20% от НВ, *Aucuba japonica* – 50-20% от НВ, *Prunus laurocerasus* – 60-20% от НВ, *Viburnum tinus* – 50-20% от НВ и *Arbutus andrachne* – 35-15% от НВ.

Таблица 4

Оценка чувствительности показателей $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листьев вечнозеленых растений к нарастанию дефицита почвенной влаги*

Параметры	<i>Nerium oleander</i>	<i>Laurus nobilis</i>	<i>Aucuba japonica</i>	<i>Prunus laurocerasus</i>	<i>Viburnum tinus</i>	<i>Arbutus andrachne</i>
g_s , мм/с	-0,106***	-0,022***	-0,037***	-0,042***	-0,029	-0,183***
R^2 , %	72,4	42,9	64,6	38,2	3,0	61,0
E , мг $\text{H}_2\text{O}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$	-1,466***	-0,377***	-0,599***	0,018	-0,495***	-2,089***
R^2 , %	70,4	21,1	39,3	0,0	45,2	40,7
P_N , мкмоль $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$	-0,440***	-0,153***	-0,157***	-0,265***	-0,167***	-0,611***
R^2 , %	77,4	61,8	89,8	76,8	30,7	69,6
R_{total} , мкмоль $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$	-0,050***	-0,006	-0,012***	0,041***	-0,005	0,053***
R^2 , %	21,8	1,1	9,9	13,8	0,6	5,7
WUE , мкмоль $\text{CO}_2/$ ммоль H_2O	0,017	-0,007	-0,002**	-0,012***	0,002	0,010***
R^2 , %	1,6	1,4	2,4	49,4	0,2	18,4

Примечание: * - в % от НВ почвы; g_s – устьичная проводимость; E – транспирация; P_N – скорость нетто-фотосинтеза; R_{total} – суммарное дыхание листа; WUE – эффективность использования воды на транспирацию; R^2 – коэффициент детерминации, выраженный в %; уровень статистической значимости: ** – $p < 0,001$, *** – $p < 0,0001$

В период нарастания дефицита почвенной влаги у всех видов растений наблюдалось закономерное снижение интенсивности газообмена листьев. Сравнение полученных результатов между видами показало значительную вариабельность чувствительности исследованных характеристик к водному стрессу. Самые высокие значения чувствительности показателей $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листьев, отражающие способность к активной перестройке водного режима организма в соответствии с обеспеченностью его влагой извне, были выявлены у *Arbutus andrachne*, несколько меньше – у *Nerium oleander*. Чувствительность показателей газообмена к нехватке воды у *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica*, *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus* была в 4-8 раз ниже, чем у *Arbutus andrachne* и *Nerium oleander*. Статистически не значима была линейная связь между водным дефицитом и вариациями величин устьичной проводимости у *Viburnum tinus*, а также между изменениями влажности почвы и интенсивностью транспирации у *Prunus laurocerasus*.

Заключение

В результате исследований дана комплексная оценка особенностей регуляции фотосинтетической активности и водного режима шести видов вечнозеленых древесно-кустарниковых растений, определены кардинальные точки их световых кривых.

Установлено, что при отсутствии стрессовых воздействий дефицита влаги и высоких температур, самой высокой интенсивностью нетто-фотосинтеза листьев обладают *Nerium oleander* и *Arbutus andrachne*. Особенности ассимиляции CO_2 при фотосинтезе позволяют заключить, что *Arbutus andrachne* является светолюбивым растением со слабо выраженной пластичностью к изменению светового режима и может испытывать существенный недостаток света при сильном затенении.

К группе светолюбивых растений с хорошо выраженными признаками теневыносливости относятся *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus*, а самым теневыносливым видом является *Aucuba japonica*, которая характеризуется самой низкой интенсивностью фотосинтеза и наиболее эффективно использует невысокие интенсивности света.

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 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{c})$ и более высокая крутизна световой кривой, дающие возможность фотосинтетическому аппарату эффективно использовать низкую освещенность и сохранять положительный углеродный баланс в условиях сильного затенения.

У исследованных видов выявлены три типа реакции на водный дефицит. Для растений *Nerium oleander* и *Laurus nobilis* характерен засухоустойчивый тип регуляции водного баланса путем закрытия устьиц, что повышает их конкурентоспособность в условиях почвенной засухи. В то же время у растений *Aucuba japonica* и *Prunus laurocerasus* ответная реакция на водный дефицит направлена на сохранение водного баланса в растении за счет поддержания высокого уровня транспирации. Второй тип реакции является выгодным с точки зрения углеродного и водного баланса при условии достаточной влажности почвы. Для третьего типа (*Viburnum tinus* и *Arbutus andrachne*) характерно сочетание обоих типов реакций: поддержание устьиц открытыми на первой стадии физиологического ответа и их закрытие – на второй вследствие недостаточной доставки воды из корней. Такая пластичность, очевидно, обеспечивает высокую адаптационную способность к засухе растений *Viburnum tinus* и *Arbutus andrachne*, которые в

зависимости от сложившихся гидротермических условий поддерживают устьица в открытом или закрытом состоянии. Из изученных видов засухоустойчивость *Arbutus andrachne* была самой высокой.

Список литературы

1. Балаур Н.С., Воронцов В.А., Клейман Э.И., Тон Ю.Д. Новая технология мониторинга CO₂-обмена у растений // Физиология растений. – 2009. – Т. 56. – С. 466-470.
2. Болондинский В.К., Виликайнен Л.М. Исследование световой зависимости фотосинтеза у карельской березы и березы повислой в условиях разной обеспеченности элементами минерального питания // Труды Карельского научного центра РАН. – 2014. – № 5. – С. 207-213.
3. Гаевский Н.А., Иванова Е.А., Дубровская М.А. Сравнительная оценка фотосинтетической активности у ряда растений Южной Сибири (п. Жемчужный, республика Хакасия) // Геоэкологические проблемы степных регионов: матер. VI междунар. симпозиума и VIII междунар. школы-семинара. – Оренбург: ИПК «Газпромпечатъ» ООО «Оренбурггазпромсервис», 2012. – С. 165-168.
4. Гармаш Е.В. Митохондриальное дыхание фотосинтезирующей клетки // Физиология растений. – 2016. – Т. 63. – №1. С. 17-30. DOI: 10.7868/S001533031506007X
5. Ильницкий О.А., Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П. Методология, приборная база и практика проведения фитомониторинга. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – 236 с.
6. Карпун Ю.Н. Субтропическая декоративная дендрология. – СПб.: ВВМ, 2010. – 582 с.
7. Корсакова С.П. Зависимость фотосинтеза у *Aucuba japonica variegata* Thunb. от факторов среды в норме и в условиях почвенной засухи // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2017. – Вып. 4(67). – С. 102-106. DOI: 10.21515/1999-1703-67-102-106
8. Корсакова С.П., Ильницкий О.А., Плугатарь Ю.В., Паштецкий А.В. Применение фитомониторных систем для оптимизации интродукционных исследований // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2018. – Т. 147. – С. 80-82.
9. Кочкин М.А., Казмирова Р.Н., Молчанов Е.Ф. Почвы заповедника «Мыс Мартыан» // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1976. – Т. 70. – С. 26-44.
10. Лархер В. Экология растений. – Москва: Мир, 1978. – 184 с.
11. Любимов В.Б. Экологический метод интродукции деревьев и кустарников, дифференцированно природным условиям района исследований // Живые и биокосные системы. – 2013. – № 3; URL: <http://www.jbks.ru/archive/Issue-3/article-6>.
12. Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ильницкий О.А. Экологический мониторинг Южного берега Крыма. – Симф.: ИТ «АРИАЛ», 2015. – 164 с.
13. Торили Дж.Г.М. Математические модели в физиологии растений. – Киев: Наукова думка, 1982. – 312 с.
14. Dyson B.C., Miller M.A.E., Feil R., Rattray N., Bowsher C.G., Goadacre R., Lunn J.E., Johnson G.N. FUM2, a cytosolic fumarase, is essential for acclimation to low temperature in *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiology. – 2016. – Vol. 172. – P.118-127. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.16.00852>

15. *Henley W.J.* Measurement and interpretation of photosynthetic light-response curves in algae in the context of photoinhibition and diel changes // *Journal of Phycology*. – 1993. – Vol. 29, Issue 6. – P. 729-739.

16. *Herrmann H.A., Schwartz J-M., Johnson G.N.* Metabolic acclimation—a key to enhancing photosynthesis in changing environments? // *Journal of Experimental Botany*. – 2019. – Vol. 70. – Iss. 12, 1. – P. 3043-3056. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erz157>

17. *Hurry V., Igamberdiev A. U., Keerberg O., Parnik T., Atkin O., Zaragoza-Castells J., Gardestrom P.* Respiration in Photosynthetic Cells: Gas Exchange Components, Interactions with Photorespiration and the Operation of Mitochondria in the Light // *In Plant Respiration: From Cell to Ecosystem* (eds. H. Lambers and M. Ribas-Carbo). – Berlin: Springer-Verlag, 2005. – P. 43-61.

18. *Korsakova S.P., Plugatar Yu.V., Ilnitsky O.A., Karpukhin M.* A research on models of the photosynthetic light response curves on the example of evergreen types of plants // *Agronomy Research*. – 2019. – Vol. 17. – No. 2. – P. 518-539. DOI: 10.15159/AR.19.065

19. *Meletiου-Christou M.S., Rhizopoulou S.* Leaf functional traits of four evergreen species growing in Mediterranean environmental conditions // *Acta Physiologiae Plantarum*. – 2017. – Vol. 39, N 1. – P. 34-46. DOI: 10.1007/s11738-016-2330-4

20. *Nardini A.* Relations between efficiency of water transport and duration of leaf growth in some deciduous and evergreen trees // *Trees*. – 2002. – Vol. 16. – P. 417-422 DOI 10.1007/s00468-002-0180-8.

21. *Plugatar Y.V., Klymenko Z.K., Ulanovskaya I.V., Zykova V.K., Plugatar S.A.* Prospects for the use of the Crimean flora resources in the floriculture // *Acta Horticulturae*. – 2019. – Vol. 1240. – P. 65-68. DOI: 10.17660/ActaHortic.2019.1240.10

22. *Talling J.F.* Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation // *New Phytologist*. – 1957. – Vol. 56, Issue 1. – P. 29-50. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1957.tb07447.x

Ye Z.-P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* // *Photosynthetica*. – 2007. – Vol. 45, Issue 4. – P. 637-640.

Статья поступила в редакцию 15.05.2020 г.

Plugatar Yu.V., Korsakova S.P., Kovalev M.S. A comparative assessment of CO₂/H₂O gas exchange in evergreen woody and shrubby plants under favorable and stressful environmental conditions // *Bull. of the State Nikita Botan. Gard*. – 2020. – № 135. – P. 9-23.

A comparative assessment of the adaptive response of the photosynthetic apparatus and water regime in 6 evergreen tree and shrub plant species to the effect of abiotic factors and their strategies in supporting optimal water balance in accordance with environmental conditions was carried out. Parameters of photosynthesis light response curves under conditions of full sunlight and moderate shading were determined. It is shown that due to the low plasticity to changes in the light regime *Arbutus andrachne* L. may have a significant lack of light in strong shading. Important adaptive features of *Laurus nobilis* L., *Aucuba japonica* Thunb. and *Viburnum tinus* L. is the ability of the photosynthetic apparatus to effectively use low light and maintain a positive carbon balance in conditions of strong shading. Three types of plant response to water deficit have been identified. Drought-resistant type of water balance regulation by closing stomata is characteristic of *Nerium oleander* L. and *Laurus nobilis*. In *Aucuba japonica* and *Prunus laurocerasus* L. a reaction aimed at preserving the water balance in the plant by maintaining a high level of transpiration has been identified. The third type of plant response to water deficit which combines both types of reaction provides high adaptive ability to drought *Viburnum tinus* and *Arbutus andrachne*. Drought tolerance of *Arbutus andrachne* was the highest among the studied species.

Key words: evergreen species; CO₂/H₂O gas exchange; light response curves; environmental factors; drought tolerance