

УДК 574.2: 581.543: 635.9

ОСОБЕННОСТИ СУТОЧНОЙ ДИНАМИКИ ПАРАМЕТРОВ ГАЗООБМЕНА НЕКОТОРЫХ ВЕЧНОЗЕЛЁНЫХ ЛИСТВЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Максим Сергеевич Ковалев, Светлана Павловна Корсакова

Никитский ботанический сад – Национальный Научный центр РАН, г. Ялта
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита
E-mail: komax48@mail.ru

Определен характер кривых суточного хода видимого фотосинтеза, устьичной проводимости и транспирации у декоративных вечнозеленых лиственных интродуцентов: *Laurus nobilis* L., *Prunus laurocerasus* L. и *Viburnum tinus* L. в самый жаркий летний период года при достаточном увлажнении почвы и стрессовом воздействии засухи. Установлено, что в условиях жесткой почвенной засухи сохранение водного баланса в дневные часы у *Laurus nobilis* L., обеспечивается путем закрытия устьиц и минимизации интенсивности транспирации (изогидрическая стратегия). При длительной засухе это приводит к нарушению газообмена, а впоследствии – к ранней дефолиации и утрате декоративности. У *Prunus laurocerasus* L. устойчивость к дефициту воды и перегреву в светлое время суток обеспечивается поддержанием достаточно высокого уровня устьичной проводимости и транспирации (анизогидрическая стратегия), что увеличивает риск обезвоживания. Наблюдаемая суточная динамика показателей газообмена свидетельствует о способности *Viburnum tinus* L. в условиях прогрессирующей почвенной засухи регулировать изогидричность и переключаться с анизогидрии на изогидрию, что обеспечивает защиту растений от обезвоживания и сохранение декоративности.

Ключевые слова: суточная динамика; фотосинтез; устьичная проводимость; транспирация; вечнозеленые декоративные растения

Введение

Газообмен является сложным и важным процессом взаимодействия между растительным организмом и окружающей средой, одним из ключевых механизмов, позволяющих растениям поддерживать свою жизнедеятельность [11]. К числу наиболее значимых адаптаций растений для оптимизации газообмена относится процесс фотосинтеза [9]. Нетто- или видимый фотосинтез, отражающий функциональное состояние растений на всех этапах их жизненного цикла, играет приоритетную индикаторную роль. Этот показатель является интегральным, поскольку он чутко реагирует даже на незначительные изменения в окружающей среде и доступен для непрерывного инструментального мониторинга [1].

Одним из недостаточно исследованных аспектов адаптации вечнозеленых лиственных древесных интродуцентов к действию абиотических стрессовых факторов остается вопрос реакций их фотосинтетического аппарата на изменение условий окружающей среды в течение суток. Отсутствие достаточной информации в значительной степени обусловлено тем, что проведение продолжительных автоматизированных экспериментов требует дорогостоящего оборудования [2]. Длительные исследования изменений углекислотного и водного газообмена растений в суточной динамике дают возможность выявить характерные особенности каждого вида: эколого-физиологические, степень адаптации и устойчивости к факторам среды [10]. Результаты таких исследований могут быть важны как для понимания взаимодействия растений с окружающей их средой, так и для разработки стратегий устойчивого развития экосистем [15].

В условиях Южного берега Крыма (ЮБК) во время активной вегетации растений основным ограничивающим фактором для функционирования растительных сообществ является засуха. В жаркие летние месяцы она вызывает температурный и водный стресс

у растений, приводящий в конечном итоге к нарушению их нормального функционирования и снижению продуктивности [6].

В ответ на водный стресс растения проявляют изогидрический (преждевременное закрытие устьиц для ограничения транспирации) или анизогидрический (сохранение устьиц открытыми для предотвращения перегрева и поддержания фотосинтеза, подвергая себя большему риску обезвоживания) тип стратегий [13, 14]. Механизмы, лежащие в основе устойчивости растений к засухе, являются актуальным предметом многочисленных научных исследований [5, 12, 13].

В связи с этим, целью данной работы было определение характера суточной динамики основных показателей углекислотного и водного газообмена у некоторых видов вечнозеленых лиственных интродуцентов в условиях разной водообеспеченности.

Материал и методы исследований

Объектами изучения служили широко распространенные в культурфитоценозах ЮБК, Черноморского побережья Кавказа и стран Средиземноморья декоративные виды вечнозеленых лиственных растений: *Viburnum tinus* L. (семейство Adoxaceae E.Mey.), *Prunus laurocerasus* L. (семейство Rosaceae Juss.) и *Laurus nobilis* L. (семейство Lauraceae Juss.) [3]. Исследования проводились на 6-12-летних саженцах, которые произрастали в наполненных коричневой почвой 15 л вегетационных сосудах. Наименьшая влагоемкость почвы (НВ) составляет 30% от веса абсолютно сухой почвы, влажность завядания – 6,5%. Коричневые почвы характерны на ЮБК до высоты 400 м над уровнем моря, где вечнозеленые экзотические садово-парковые насаждения являются основным компонентом природно-антропогенных ландшафтов.

Определение характера суточной динамики основных показателей углекислотного и водного газообмена при разной водообеспеченности проведено в условиях эксперимента в теплице с прозрачными стеклами. В сосудах с контрольными растениями влажность почвы поддерживалась на уровне 60-90% НВ. Опытные растения подвергали засухе путем прекращения полива и снижения влажности почвы до 5–20% от НВ с последующим поддержанием ее на этом уровне в течение трех суток. Во время проведения измерений параметров газообмена преобладала ясная и малооблачная погода, которая на ЮБК наиболее типична для второй, самой засушливой половины летнего сезона. В около полуденные часы относительная влажность воздуха снижалась до 25-40%. Максимальные температуры воздуха при измерении интенсивности газообмена листьев *L. nobilis* и *V. tinus* повышались до 28-29°C, *P. laurocerasus* – до 38-39°C.

Интенсивность углекислотного и водного газообмена листьев вечнозеленых интродуцентов, их фотосинтетический потенциал изучали с помощью автоматической системы «Монитор фотосинтеза РТМ-48А» производства Bioinstruments S.R.L. (Молдова). Круглосуточные непрерывные измерения осуществлялись в трехкратной повторности с частотой в 20 минут [2]. В опыте использованы молодые, полностью сформированные интактные листья, расположенные в верхней части побега. Измерения выполнялись в режиме реального времени при естественной концентрации CO₂ в воздухе (около 0,04%), что соответствовало типичным условиям окружающей среды.

Для оценки интенсивности газообмена листьев применены следующие параметры: скорость видимого фотосинтеза (P_N , мкмольCO₂/(м²·с)), устьичная проводимость (g_s , мм/с) и транспирация (E , мгH₂O/(м²·с)). Синхронно с измерениями газообмена, датчиками системы РТМ-48А автоматически регистрировались параметры окружающей среды: температура (в °C) и влажность воздуха (в %), влажность почвы (в процентах от НВ), а также интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР, в мкмоль/(м²·с)).

Статистическая обработка полученных результатов выполнена с использованием программы Excel 10.

Результаты и обсуждение

Изучение изменчивости эколого-физиологических параметров и механизмов приспособления к стрессовым факторам позволяет выявить генотипические особенности адаптивной стратегии растений. Подобные исследования также дают возможность понять, каким образом растения реагируют на флуктуации окружающей среды в течение суток, что является чрезвычайно важным для оценки их адаптации и потенциального выживания в экстремальных условиях [4]. Полученные экспериментальные данные показывают, что у изученных вечнозеленых интродуцентов, как и у других декоративных древесных культур [3, 5, 10], фотосинтетическая функция листьев существенно зависит от условий почвенного увлажнения.

Таблица 1
Средние значения интенсивности газообмена листьев *Laurus nobilis* L. в летний период при разных условиях увлажнения почвы

Засуха (опыт)				Полив (контроль)			
Влажность почвы, % от НВ	g_s	E	P_N	Влажность почвы, % от НВ	g_s	E	P_N
60–90	$1,8 \pm 0,8$	$34,0 \pm 7,7$	$10,6 \pm 1,5$	60–90	$1,6 \pm 0,6$	$33,7 \pm 7,7$	$10,9 \pm 1,4$
35–55	$0,4 \pm 0,2$	$13,2 \pm 6,3$	$3,4 \pm 1,2$	60–90	$1,5 \pm 0,4$	$34,1 \pm 8,0$	$10,2 \pm 1,0$
20–30	$0,2 \pm 0,1$	$10,2 \pm 6,3$	$0,8 \pm 0,5$	60–90	$1,6 \pm 0,4$	$41,6 \pm 11,4$	$9,9 \pm 1,2$
5–15	$0,1 \pm 0,1$	$4,9 \pm 3,2$	$0,2 \pm 0,6$	60–90	$1,7 \pm 0,3$	$37,9 \pm 8,1$	$10,5 \pm 1,0$

Примечания

Здесь и далее: НВ – наименьшая влагоемкость почвы, g_s – устьичная проводимость, мм/с, E – транспирация, мг $H_2O/(m^2 \cdot c)$, P_N – скорость видимого фотосинтеза, мкмоль $CO_2/(m^2 \cdot c)$.

Проведенные исследования при увлажнении корнеобитаемого слоя почвы в широком диапазоне позволили определить, что в условиях отсутствия стрессового воздействия почвенной засухи, во время активной летней вегетации при насыщающих значениях ФАР (выше 400 мкмоль/ $(m^2 \cdot c)$ [7]) скорость видимого фотосинтеза листьев *L. nobilis* в среднем составляет 10–11 мкмоль $CO_2/(m^2 \cdot c)$, транспирации – около 33–42 мг $H_2O/(m^2 \cdot c)$, а величина устьичной проводимости, определяющая их интенсивность – в пределах 1,5–1,8 мм/с (табл. 1).

Первые симптомы влияния недостатка почвенной влаги, выраженные небольшим снижении значений (до 10%) параметров газообмена листьев *L. nobilis*, проявились при уменьшении влажности почвы до 40–45% НВ. Дальнейшее нарастание почвенной засухи оказало существенное воздействие на фотосинтетическую активность листьев *L. nobilis*. Когда уровень влажности почвы опустился до 35% от НВ, наблюдалось снижение интенсивности транспирации у опытных растений, по сравнению с контролем, в среднем на 62%, устьичной проводимости – на 73%, видимого фотосинтеза – на 66%.

В процессе уменьшения влажности почвы в диапазоне с 30 до 20% НВ, произошло резкое падение интенсивности CO_2/H_2O -газообмена листьев у опытных растений вследствие закрытия устьиц. Скорость видимого фотосинтеза у них была в 12 раз меньше, чем у контрольных, транспирации – в 4 раза, устьичной проводимости – в 8 раз. Очевидно, закрытие устьиц лежит в основе механизма выживания растений *L. nobilis* во время умеренной и сильной засухи, что позволяет им сохранять необходимый уровень оводненности тканей корня и побега для поддержания жизнедеятельности в экстремальных условиях.

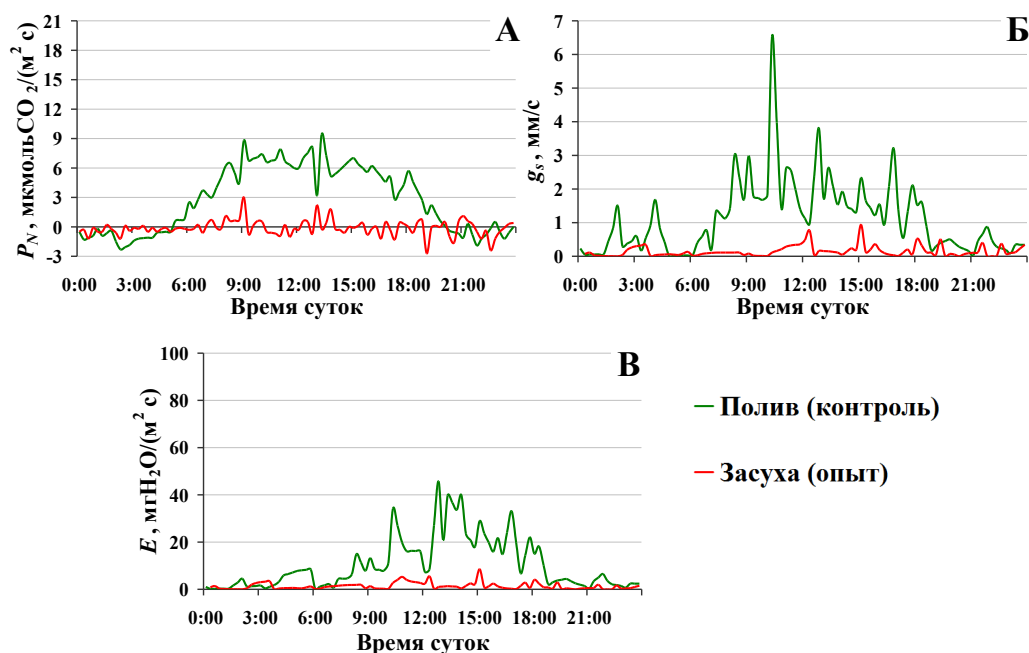


Рис. 1 Суточный ход параметров углекислотного и водного газообмена листьев *Laurus nobilis* L. в ясный летний день при разных условиях увлажнения почвы (А – скорость видимого фотосинтеза, Б – устьичная проводимость, В – интенсивность транспирации)

При дальнейшем нарастании засухи и падении влажности почвы ниже 20% от НВ, фотосинтетическое поглощение CO_2 листьями и уровень транспирации сокращались на 80-90%, по сравнению с контролем. Закрытие устьиц обеспечивало растения *L. nobilis* защитой от излишней потери воды, однако в результате реализации данного адаптационного механизма происходило ингибирование фотосинтеза, вследствие чего рост растений прекращался. При длительной засухе это приводило к нарушению газообмена, и впоследствии – к ранней дефолиации и утрате декоративности.

Изучение суточной динамики параметров углекислотного и водного газообмена показало, что интенсивность видимого фотосинтеза листьев *L. nobilis* при достаточном водоснабжении растений нарастает по мере увеличения температуры и освещенности, и выходит на плато летом около 8-9 ч. Его дневной ход соответствует изменению освещенности и в ясный день описывается куполообразной кривой с максимумом в 13 ч. Высокий уровень фотосинтетической активности в ясные дни удерживается с 8 ч утра до 18 ч вечера (рис. 1А). Отсутствие ярко выраженной полуденной депрессии фотосинтеза можно объяснить тем, что температуры воздуха во время проведения измерений не превышали критических значений для этого вида (выше 32°C [7]) и не вызывали перегрева листа. Некоторые флуктуации интенсивности поглощения CO_2 обусловлены колебанием уровня ФАР из-за наличия небольшого количества облаков верхнего яруса (2-3 бала).

Небольшой спад скорости видимого фотосинтеза, отмеченный у *L. nobilis* после 13 ч, можно связать с повышением температуры и увеличением интенсивности транспирации (рис. 1В) для предотвращения перегрева листьев, что обусловило недостаток воды в тканях растений и частичное закрытие устьиц (рис. 1Б).

При сильной почвенной засухе, вследствие закрытия устьиц, суточный ход видимого фотосинтеза, транспирации и устьичной проводимости характеризовался лишь незначительными всплесками (рис. 1). Интенсивность видимого фотосинтеза уже в 9 ч достигала максимума, после которого наблюдалась его сильная депрессия, в результате которой нетто-ассимиляция CO_2 принимала отрицательные значения.

В условиях отсутствия дефицита почвенной влаги при насыщающей для *P. laurocerasus* интенсивности ФАР (выше 500 мкмоль/(м²·с) [7]) скорость видимого фотосинтеза листьев в среднем находится в пределах 9–10 мкмольСО₂/(м²·с), транспирации – 32–55 мгН₂О/(м²·с), устьичной проводимости – 1,5–3,3 мм/с (табл. 2).

Таблица 2

Средние значения интенсивности газообмена листьев *Prunus laurocerasus* L. в летний период при разных условиях увлажнения почвы

Засуха (опыт)				Полив (контроль)			
Влажность почвы, % от НВ	g_s	E	P_N	Влажность почвы, % от НВ	g_s	E	P_N
60–90	3,3 ± 1,3	43,1 ± 12,1	9,2 ± 1,6	60–90	1,9 ± 0,5	36,0 ± 8,4	9,1 ± 1,5
35–55	2,2 ± 1,5	30,0 ± 8,2	8,4 ± 3,3	60–90	1,5 ± 0,5	32,7 ± 4,2	9,0 ± 1,7
20–30	1,0 ± 0,5	40,5 ± 14,7	2,7 ± 2,1	60–90	2,2 ± 0,5	54,7 ± 13,1	8,8 ± 1,0
5–15	0,4 ± 0,2	17,1 ± 10	1,2 ± 1,5	60–90	1,6 ± 0,5	39,7 ± 10,8	8,7 ± 0,6

В отличие от *L. nobilis*, реакция на воздействие прогрессирующей почвенной засухи у *P. laurocerasus* проявилась в виде постепенного понижения показателей газообмена. При слабом водном стрессе (влажность почвы 35–55% от НВ) интенсивность видимого фотосинтеза у опытных растений, по сравнению с контролем, снизилась в среднем на 11%, однако различия уровней транспирации и устьичной проводимости были незначительными (табл. 2).

При дальнейшем нарастании водного дефицита и снижении влажности почвы до 20–30% от НВ, интенсивность транспирации у опытных растений в среднем была ниже, чем у контроля всего лишь на 8%. Вместе с тем, устьичная проводимость и видимый фотосинтез уменьшились на 54% и 69%, соответственно. Это может указывать на то, что растение начинает приспосабливаться к условиям засухи, снижая потери воды через устьица и ограничивая процесс фотосинтеза для сохранения влаги.

В режиме очень сильной засухи (влажность почвы 5–15% от НВ), произошло частичное закрытие устьиц. Однако, в этом случае проявились механизмы выживания *P. laurocerasus* в сильную засуху, обеспечивающие поддержание устьиц открытыми и высокую скорость транспирации для предотвращения перегрева листа и сохранения газообмена. Данная реакция на дефицит воды позволяет сделать вывод, что физиологической адаптацией к перегреву и засухе у *P. laurocerasus* служит усиленная транспирация, которой отводится основная роль в терморегуляции.

Анализ суточного хода фотосинтеза, транспирации и устьичной проводимости листьев *P. laurocerasus* показал, что при достаточном водообеспечении во время активной вегетации в летний сезон высокий уровень видимого фотосинтеза отмечается с 8 до 18 ч (рис. 2А). При этом имеется одна дневная депрессия в 12–13 ч, обусловленная превышением пороговых для *P. laurocerasus* температур (выше 33°C [7]) и перегревом листа. Полуденное снижение фотосинтеза, вызванное повышением температуры листьев, скорее всего, обусловлено недостатком воды в тканях растений, закрытием устьиц и накоплением продуктов фотосинтеза [8].

Кривые дневного хода интенсивности транспирации и устьичной проводимости имеют куполообразную форму (рис. 2Б–В). Максимум нетто ассимиляции СО₂ приходится на 9 ч и составляет около 11 мкмольСО₂/(м²·с). Интенсивность транспирации достигает наибольших значений в 12 ч, а устьичной проводимости – около 14 ч. Устьичная проводимость остается на высоком уровне вплоть до 18 ч (см. рис. 2Б). При этом, интенсивность транспирации начинает постепенно снижаться только с 14 ч (см. рис. 2В). Это может быть следствием постепенного снижения температуры воздуха во второй

половине дня, что способствует сохранению влаги в растении и поддержанию водного баланса в условиях оптимального влажностного режима.

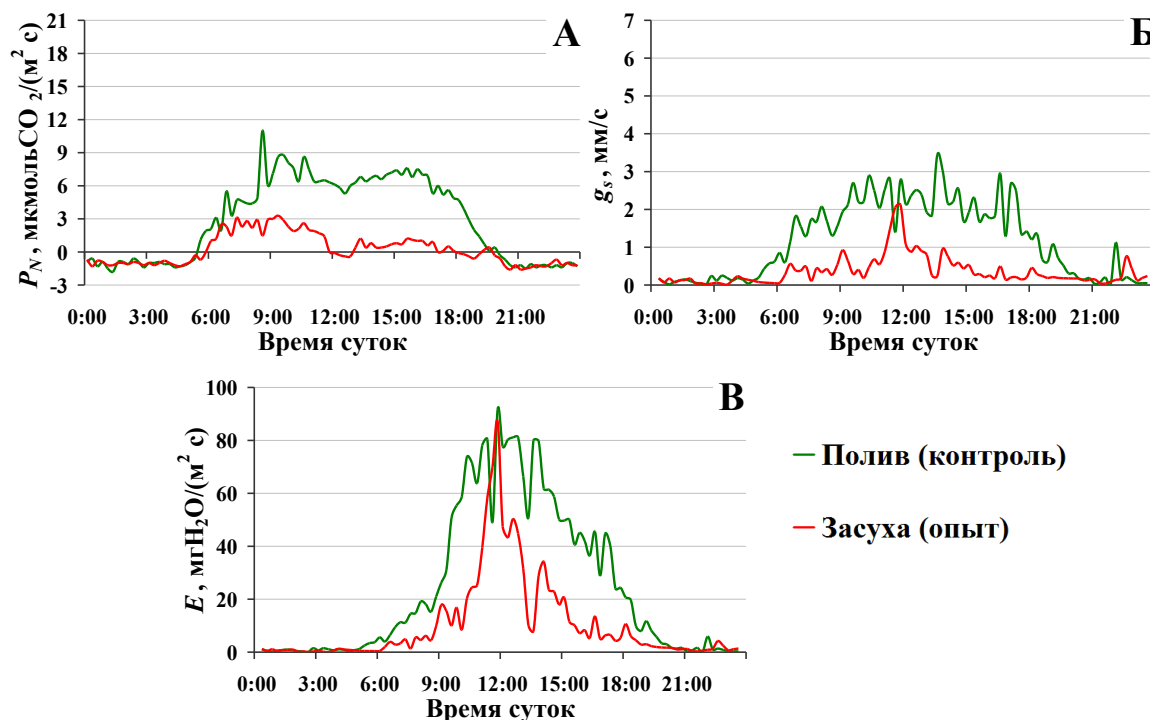


Рис. 2 Суточный ход параметров углекислотного и водного газообмена листьев *Prunus laurocerasus* L. в ясный летний день при разных условиях увлажнения почвы (А – скорость видимого фотосинтеза, Б – устьичная проводимость, В – интенсивность транспирации)

В условиях сильной почвенной засухи основное поглощение CO_2 листьями *P. laurocerasus* происходит в утренние часы (с 7 до 11 ч). После 12 ч наблюдается резкое падение уровня видимого фотосинтеза до конца светового дня с 2-3 до 0-1 $\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{с})$ из-за перегрева листа.

Таблица 3

Средние значения интенсивности газообмена листьев *Viburnum tinus* L. в летний период при разных условиях увлажнения почвы

Засуха (опыт)				Полив (контроль)			
Влажность почвы, % от НВ	g_s	E	P_N	Влажность почвы, % от НВ	g_s	E	P_N
60-90	$2,0 \pm 0,6$	$30,4 \pm 5,8$	$9,6 \pm 1,8$	60-90	$2,8 \pm 1,4$	$32,3 \pm 8,9$	$9,6 \pm 2,3$
35-55	$1,1 \pm 0,7$	$19,0 \pm 6,2$	$6,6 \pm 2,9$	60-90	$3,0 \pm 0,8$	$32,4 \pm 9,3$	$10,2 \pm 1,7$
20-30	$0,8 \pm 2,3$	$9,4 \pm 4,7$	$3,7 \pm 2,1$	60-90	$3,2 \pm 2,3$	$29,2 \pm 10,5$	$9,8 \pm 1,8$
5-15	$0,5 \pm 0,4$	$8,1 \pm 4,8$	$2,7 \pm 2,1$	60-90	$3,1 \pm 0,8$	$30,9 \pm 11,2$	$9,4 \pm 1,9$

У растений *P. laurocerasus*, в отличие от *L. nobilis*, падение уровня транспирации листьев значительно меньше в связи с тем, что при сильном водном дефиците полного закрытия устьиц не происходит (рис. 2Б, В). Пик интенсивности транспирации и устьичной проводимости приходится на самые жаркие околополуденные часы.

Изучение особенностей фотосинтетического газообмена листьев *V. tinus* показало, что при оптимальном увлажнении почвы и насыщающей интенсивности ФАР (для *V. tinus* – выше 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{с})$) [7]) скорость видимого фотосинтеза составляла в

среднем 9-10 мкмольСО₂/(м²·с), транспирации – 29-32 мгН₂О/(м²·с), устьичной проводимости – 2,0-3,0 мм/с (табл. 3).

Ответ растений *V. tinus* на изменения, вызванные прогрессирующей засухой в почве, проявился в последовательном уменьшении величин трех ключевых параметров СО₂/Н₂О-газообмена: устьичной проводимости, транспирации и скорости видимого фотосинтеза. Когда падение влажности почвы достигло уровня 35-55% от НВ, интенсивность транспирации и фотосинтеза понизилась на 34-37%, а устьичная проводимость листьев уменьшилась в два раза (табл. 3).

В условиях очень сильной засухи (влажность почвы 5-15% от НВ), характеризующейся значительным дефицитом влаги в почве, наблюдалось существенное снижение устьичной проводимости листьев *V. tinus* (в 6 раз по сравнению с контролем), а интенсивность транспирации и скорость видимого фотосинтеза упала в 3,8 и 3,3 раза, соответственно. Тем не менее, устьица оставались частично открытыми, что обеспечивало сохранение очень низкого, но положительного углеродного баланса и поддержку соотношения между поглощением СО₂ и потерей влаги на субоптимальном уровне. В отличие от *P. laurocerasus*, расходы воды на транспирацию листьев у *V. tinus* были в 1,5-2 раза ниже, что способствовало сохранению водного баланса и предохраняло от критической потери влаги.

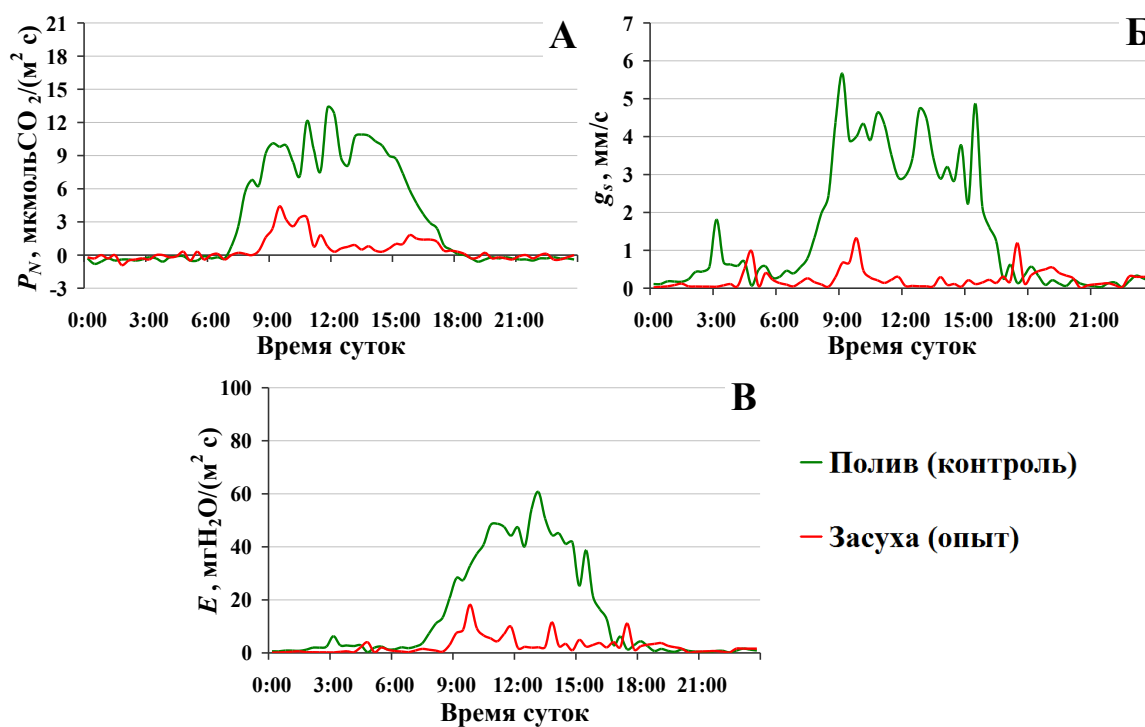


Рис. 3 Суточный ход параметров углекислотного и водного газообмена листьев *Viburnum tinus* L. в ясный летний день при разных условиях увлажнения почвы (А – скорость видимого фотосинтеза, Б – устьичная проводимость, В – интенсивность транспирации)

Суточный ход параметров газообмена листьев *V. tinus* в условиях отсутствия водного стресса также близок к кривой куполообразной формы. Высокая активность нетто-ассимиляции СО₂ отмечается в период с 9 до 15-16 ч, при этом пик достигается в 12 ч и составляет около 13 мкмольСО₂/(м²·с) (рис. 3А). В условиях сильной почвенной засухи видимый фотосинтез достигает максимальных значений уже в 10 ч (4 мкмольСО₂/(м²·с)), после чего до 11 ч сохраняется на относительно стабильном уровне около 3 мкмольСО₂/(м²·с). После 11 ч, в самое жаркое время суток, наблюдается падение

скорости видимого фотосинтеза до уровня $0,5-1,0 \text{ мкмольСО}_2/(\text{м}^2 \text{ с})$, который сохраняется до конца светового дня. Эти изменения свидетельствуют о способности растений адаптироваться к условиям засухливости, регулируя свою фотосинтетическую активность в зависимости от наличия влаги в почве.

В случае оптимального увлажнения почвы, суточная динамика уровня устьичной проводимости и транспирации листьев *V. tinus* демонстрирует сходство с динамикой видимого фотосинтеза: высокие значения параметров наблюдаются с 9 до 15-16 ч (см. рис. 3). В тот же период времени суток в случае сильной почвенной засухи, когда растение находится в состоянии водного дефицита, уровни устьичной проводимости и транспирации у *V. tinus* снижаются в разы и составляют лишь небольшую долю от значений, достигаемых при оптимальном увлажнении. Низкие значения устьичной проводимости и транспирации в условиях дефицита воды свидетельствуют о том, что растение активирует механизмы адаптивной защиты для регулирования водного баланса, в частности, путем закрытия устьиц.

Заключение

В результате исследований проведена комплексная оценка особенностей регуляции фотосинтетической активности и водного режима у трех видов декоративных вечнозеленых лиственных интродуцентов, широко используемых в озеленении территорий южных регионов. Для каждого из рассматриваемых видов растений выявлены особенности суточного хода показателей газообмена и их величины при разных условиях водообеспеченности во время активной вегетации в самый жаркий летний период.

Установлено, что в условиях отсутствия дефицита почвенной влаги дневной ход видимого фотосинтеза соответствует изменению освещенности и в ясный день описывается куполообразной кривой с максимумом у *P. laurocerasus* и *V. tinus* в 12 ч, у *L. nobilis* – в 13 ч. Высокий уровень поглощения CO_2 сохраняется преимущественно с 8 до 18 ч. Характерной особенностью для *P. laurocerasus* является выраженная депрессия фотосинтеза в полуденные часы, обусловленная повышением температуры воздуха. В суточном ходе транспирации отличительной чертой для *L. nobilis* было увеличение ее интенсивности в послеполуденные часы для предотвращения перегрева листа, для *V. tinus* – сходство с динамикой видимого фотосинтеза. Среди изученных видов *P. laurocerasus* выделялся самыми высокими значениями транспирации, которые удерживались с 10 до 15 ч. Максимальная устьичная проводимость наблюдалась у *L. nobilis* с 10 до 11 ч, у *P. laurocerasus* – с 10 до 18 ч с пиком интенсивности в 14 ч. У *V. tinus* пик устьичной проводимости отмечался около 9 ч, а дневной ход был сходен с динамикой фотосинтеза и транспирации.

В условиях жесткой почвенной засухи сохранение водного баланса у *L. nobilis* обеспечивается путем закрытия устьиц и минимизацией транспирации. Вследствие закрытия устьиц, дневной ход видимого фотосинтеза, транспирации и устьичной проводимости характеризуется лишь незначительными всплесками, с отрицательными значениями нетто-ассимиляции CO_2 в около полуденные часы из-за сильной депрессии фотосинтеза. В отличие от *L. nobilis*, при большом дефиците воды полного закрытия устьиц у *P. laurocerasus* не происходит, в связи с чем в дневные часы сохраняется достаточно высокий уровень транспирации для предотвращения перегрева листа и сохранения газообмена. Это указывает на то, что физиологической адаптацией к перегреву и засухе у *P. laurocerasus* служит усиленная транспирация, которой отводится основная роль в терморегуляции. Однако реализация данной стратегии при длительной сильной засухе увеличивает риск обезвоживания. При значительном дефиците почвенной влаги для *V. tinus* характерной особенностью было открытие устьиц для

поддержания газообмена и предотвращения углеродного голодания в начале светового дня, когда интенсивность солнечной радиации и температура воздуха относительно невелики. После 10 ч устьица закрывались, обеспечивая крайне низкие потери влаги в результате транспирации, сохраняя тем самым водный баланс и предотвращая обезвоживание.

По результатам исследований установлено, что адаптационные механизмы выживания в засуху у изученных вечнозеленых листовых видов декоративных интродуцентов реализуются в трех направлениях. Сохранение водного баланса у *L. nobilis* обеспечивается путем закрытия устьиц и минимизации интенсивности транспирации (изогидрическая стратегия). У *P. laurocerasus* устойчивость к дефициту воды и перегреву обеспечивается поддержанием достаточно высокого уровня устьичной проводимости и транспирации (анизогидрическая стратегия). Для *V. tinus* характерно наличие комбинированного механизма поддержания водного баланса, выраженного в способности переключаться с анизогидрии на изогидрию. Такая стратегия обеспечивает *V. tinus* защиту от обезвоживания и сохранение декоративности.

Список литературы

1. Дроздов С.Н., Холопцева Е.С. Возможности использования многофакторного эксперимента в исследовании эколого-физиологических характеристик растений // Ученые записки ПетрГУ. Естественные и технические науки. – 2013. – № 2 (131). – С. 11–15.
2. Ильницкий О.А., Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П. Методология, приборная база и практика проведения фитомониторинга. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – 236 с.
3. Карпун Ю.Н. Субтропическая декоративная дендрология. – СПб.: ВВМ, 2010. – 582 с.
4. Ковалев М.С. Эколого-физиологические механизмы адаптации вечнозеленых листовых древесных растений при интродукции в условиях Южного берега Крыма : дисс. ... канд. биол. наук : 1.5.15 / Ковалев Максим Сергеевич. – Ялта, 2023. – 190 с.
5. Корсакова С.П., Плугатарь Ю.В., Ильницкий О.А., Клейман Э.И. Особенности водного обмена *Nerium oleander* L. в условиях прогрессирующей почвенной засухи // Юг России: экология, развитие. – 2018. – Т. 13, № 1. – С. 101–115.
6. Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ильницкий О.А. Экологический мониторинг Южного берега Крыма. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2015. – 164 с.
7. Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ковалев М.С. Сравнительная оценка $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена вечнозеленых древесно-кустарниковых растений в благоприятных и стрессовых условиях внешней среды // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2020. – № 135. – С. 9–23. DOI: 10.36305/0513-1634-2020-135-9-23
8. Смашевский Н.Д. Экология фотосинтеза // Астраханский вестник экологического образования. – 2014. – № 2 (28). – С. 165–180.
9. Allakhverdiev S.I. Optimizing photosynthesis for environmental fitness // Functional Plant Biology. – 2020. – Vol. 47, Is. 11. – P. 3–7. DOI: 10.1071/FPv47n11_FO
10. Borišev M., Horak R., Pajević S., Orlović S., Nikolić N., Župunski M., Pilipović A. Daily dynamics of photosynthetic parameters in beech population under periodical drought conditions // Open Life Sciences. – 2015. – Vol. 10, № 1. DOI: 10.1515/biol-2015-0022
11. Crous K.Y., Uddling J., De Kauwe M.G. Temperature responses of photosynthesis and respiration in evergreen trees from boreal to tropical latitudes // New Phytologist. – 2022. – Vol. 234. – P. 353–374.
12. Gubanova T., Pilkevich R., Paliy I., Grebennikova O., Melkozeorova E. Features of physiological and biochemical processes of *Prunus armeniaca* and *Ficus carica* in water stress

conditions // E3S Web of Conferences. 2021. – Vol. 254. – № 02018. DOI: 10.1051/e3sconf/202125402018.

13. Kane C., McAdam S. Absciscic acid driven stomatal closure during drought in anisohydric *Fagus sylvatica* // Journal of Plant Hydraulics. – 2023. – Vol. 9. – № 002. DOI: 10.20870/jph.2023.002

14. Sade N., Moshelion M. The dynamic isohydric-anisohydric behavior of plants upon fruit development: taking a risk for the next generation // Tree Physiology. – 2014. – Vol. 34. – P. 1199-1202.

15. Verma K.K., Wu K., Verma C.L., Li D., Malviya M.K., Singh R.K., Singh P., Chen G., Song X.P., Li Y.R. Developing mathematical model for diurnal dynamics of photosynthesis in *Saccharum officinarum* responsive to different irrigation and silicon application // PeerJ. – 2020. – Vol. 8. – № e10154. DOI: 10.7717/peerj.10154

Статья поступила в редакцию 07. 06. 2024 г.

Kovalev M.S., Korsakova S.P. Peculiarities of daily dynamics of gas exchange parameters of some evergreen leaf woody plants // Bull. Of the State Nikita Botan. Gard. – 2024. – № . – P. 68-77

The character of diurnal course curves for net photosynthesis, stomatal conductance and transpiration in ornamental evergreen leaf woody introducers was carried: *Laurus nobilis* L., *Prunus laurocerasus* L. and *Viburnum tinus* L. during the hottest summer period of the year under sufficient soil moisture and drought stress. It was found that under conditions of severe soil drought, preservation of water balance during daytime hours in *L. nobilis* is ensured by closure of stomata and minimization of transpiration intensity (isohydric strategy). In case of prolonged drought, this leads to impaired gas exchange and subsequently to early defoliation and loss of ornamental value. In *P. laurocerasus*, tolerance to water deficit and overheating during daylight hours is provided by maintaining a sufficiently high level of stomatal conductance and transpiration (anisohydric strategy), which increases the risk of dehydration. The observed daily dynamics of parameters gas exchange indicates the ability of *V. tinus* under conditions of progressive soil drought to regulate isohydricity and switch from anisohydria to isohydria, which provides plant protection from dehydration and preservation of ornamental value.

Key words: daily dynamics; photosynthesis; stomatal conductance; transpiration; evergreen ornamental plants

УДК 674.031.635.35:581.1:58.032

АДАПТАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *FICUS* L. В УСЛОВИЯХ ВОДНОГО СТРЕССА

Руслана Адольфовна Пилькевич, Оксана Анатольевна Гребенникова

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

Представлены результаты изучения летней динамики показателей параметров водного режима листьев 4 генотипов рода *Ficus* из коллекции Никитского ботанического сада. Экспериментально исследовано влияние суховейно-засушливых условий на водоудерживающую способность и репарационные возможности листового аппарата. Установлено, что время массового созревания плодов потеря листьями 10-12% влаги является сублетальным водным дефицитом. В отсутствие плодовой нагрузки этот показатель может повыситься до 15-20%. Листья сорта Сабруция Розовая и вида *Ficus palmata* Forsk. демонстрируют повышенную способность удерживать влагу при завядании в экстремальных условиях, а также возможность на высоком уровне восстанавливать тургор тканей после обезвоживания. Слабые водоудерживающие силы и, как следствие, неудовлетворительную тургесцентность проявляют листья сорта Муасон и вида *Ficus virgata* Roxb. В результате сравнительной оценки комплекса физиологических показателей выделены потенциально адаптивные, устойчивые к действию гидротермического стресса, обладающие повышенными водоудерживающими и репарационными характеристиками после критического обезвоживания генотипы: сорт *Ficus carica* L. Сабруция Розовая и вид *Ficus palmata* Forsk.

Ключевые слова: *Ficus*; водный режим; засухоустойчивость; водоудерживающие силы; водный дефицит; тургор