

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
«Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад –
Национальный научный центр РАН»

На правах рукописи



КОВАЛЕВ МАКСИМ СЕРГЕЕВИЧ

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

Научная специальность 1.5.15. Экология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор сельскохозяйственных наук,
чл.-корр. РАН Плугатарь Юрий Владимирович

Ялта – 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
РАЗДЕЛ 1 СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЭФФЕКТИВНЫХ НАСАЖДЕНИЙ КУЛЬТУРФИТОЦЕНОЗОВ В УСЛОВИЯХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ.....	12
1.1 Экологическая роль декоративных растений в озеленении рекреационных зон южных регионов.....	12
1.2 Механизмы устойчивости древесных растений к действию абиотических стрессовых факторов среды.....	15
1.3 Изучение устойчивости вечнозеленых лиственных древесных растений при интродукции на ЮБК.....	23
1.4 Углекислотный газообмен древесных растений в составе культурфитоценозов.....	27
РАЗДЕЛ 2 УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	30
2.1 Природно-климатические условия в зоне парков ЮБК.....	30
2.1.1 Погодные условия в годы исследований.....	33
2.2 Объекты и методы исследований.....	37
2.2.1 Характеристика объектов исследований.....	37
2.2.2 Методы исследований.....	42
РАЗДЕЛ 3 СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПРИРОДНЫХ АРЕАЛОВ И РАЙОНА ИНТРОДУКЦИИ – ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА.....	49
РАЗДЕЛ 4 ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ЛИСТВЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ НА ЮБК И ИХ РЕАКЦИЯ НА ПОТЕПЛЕНИЕ КЛИМАТА.....	64
4.1 Ритмы сезонного роста побегов вечнозеленых интродуцентов.....	64
4.2 Динамика накопления фитомассы листьев в период вегетации.....	68
4.3 Особенности цветения в условиях Южного берега Крыма.....	76

4.4 Фенологическая реакция вечнозеленых интродуцентов на потепление климата в условиях Южного берега Крыма.....	81
РАЗДЕЛ 5 ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА И ГАЗООБМЕНА У НЕКОТОРЫХ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ ПРИ ДЕЙСТВИИ АБИОТИЧЕСКИХ СТРЕССОРОВ.....	88
5.1 Анализ световых зависимостей интенсивности газообмена листьев.....	88
5.2 Особенности суточных колебаний интенсивности углекислотного и водного газообмена в условиях разной водообеспеченности.....	95
5.3 Особенности регуляции фотосинтетической активности и водного режима в оптимальных и стрессовых условиях внешней среды.....	107
5.3.1 Особенности CO ₂ /H ₂ O-газообмена в оптимальных условиях внешней среды	107
5.3.2 Особенности CO ₂ /H ₂ O-газообмена в условиях прогрессирующей почвенной засухи.....	111
РАЗДЕЛ 6 ОЦЕНКА СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ПРОЦЕССОВ ГАЗООБМЕНА И СУММАРНЫХ СУТОЧНЫХ ВЕЛИЧИН ЧИСТОГО ПОГЛОЩЕНИЯ CO ₂ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ.....	122
6.1 Сезонная динамика процессов газообмена <i>Laurus nobilis</i> , <i>Viburnum tinus</i> и <i>Prunus laurocerasus</i>	122
6.2 Количественные показатели процессов газообмена <i>Nerium oleander</i> при различных условиях внешней среды в период вегетации.....	135
6.3 Количественные показатели суточного поглощения углекислого газа <i>Aucuba japonica</i> при различных условиях внешней среды в период вегетации.....	141
6.4 Сравнительная оценка суммарного за сутки чистого поглощения CO ₂ листьями вечнозеленых интродуцентов в условиях разной водообеспеченности	147
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	150
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ.....	153
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	154
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	156

ПРИЛОЖЕНИЯ.....	187
ПРИЛОЖЕНИЕ А Гидротермические показатели на Южном берегу Крыма за годы исследований	188
ПРИЛОЖЕНИЕ Б Средние климатические показатели Южного берега Крыма и районов естественного произрастания вечнозеленых интродуцентов.....	189

ВВЕДЕНИЕ

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

древесных растений, обладающих высокой устойчивостью и поглощающей способностью, является сравнение видов и сортов из разных экологических групп, хорошо адаптированных к климату региона интродукции.

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

Имеющаяся в большинстве работ информация относительно устойчивости вечнозеленых видов к абиотическим стрессорам зачастую носит субъективный характер, поскольку базируется на общих принципах визуальной оценки в разных условиях культивирования (Анненков и др., 1984; Колесников, 1974; Казиминова и др., 2006; Карпун, 2010; Плугатарь и др., 2015). На фоне аридизации климата устойчивость интродуцентов к абиотическим стрессорам может измениться, вследствие чего актуальность широко распространенных вечнозеленых лиственных видов в отношении их декоративных качеств может быть утрачена. Основная масса публикаций по изучению ассимиляционной активности древесных растений в культурфитоценозах посвящена хвойным (Юзбеков, Цзусюнь, 2019; Болондинский и др., 2020; Strasser et al., 2010) и листопадным лиственным видам (Бухарина, Двоеглазова, 2010; Gratani, Varone, 2007; Nowak et al., 2017). Данные по вечнозеленым лиственным растениям немногочисленны и представлены преимущественно в работах зарубежных авторов (Gratani, Varone, 2013; Tor-ngern, Leksungnoen, 2020). Исследование особенностей регуляции феноритмов, эколого-физиологических механизмов процессов адаптации позволит определить уровень устойчивости к абиотическим стрессорам и ассимиляционную способность вечнозеленых лиственных интродуцентов в условиях ЮБК для оценки перспектив их использования в декоративном садоводстве южных регионов с учетом нарастающей аридизации климата.

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

Задачи исследования:

1. Исследовать феноритмы вегетации, динамику сезонного роста и формирования листовой поверхности годичных побегов у представителей вечнозеленых древесных интродуцентов на Южном берегу Крыма.
2. Выполнить оценку фенологической реакции изученных видов на потепление климата.
3. Изучить функциональную активность фотосинтетического аппарата по показателям углекислотного газообмена и выявить особенности его адаптации к световому и температурному режиму.
4. Выяснить особенности водного режима в оптимальных и стрессовых условиях вегетации для диагностики приспособленности и устойчивости интродуцентов к засухе.
5. Определить диапазоны экологического оптимума (освещенности, температуры и условий увлажнения) процессов газообмена.
6. Установить характер сезонной динамики величины чистого поглощения углекислого газа за сутки и закономерности изменений данного показателя в зависимости от условий внешней среды.

Научная новизна. Впервые дана сравнительная эколого-физиологическая характеристика, выявлена общая реакция на потепление климата пяти вечнозеленых лиственных древесных видов растений разных экологических групп, ценных для озеленения, широко используемых в культурфитоценозах ЮБК и других регионах субтропиков. Выявлены особенности сезонной динамики основных параметров углекислотного газообмена и водного режима интродуцентов. Определены оптимальные для ассимиляции CO_2 диапазоны и

пороговые значения температуры, освещения, содержания влаги в корнеобитаемом слое почвы. Установлены различные типы стратегий регуляции водного баланса у изученных видов: изогидрическая – путем закрытия устьиц, анизогидрическая – за счет поддержания высокого уровня транспирации, комбинированная – сочетает в себе оба типа стратегий и обеспечивает самую высокую адаптационную способность к засухе при сохранении декоративности. Дана оценка чистого суточного поглощения углекислого газа из атмосферы листьями интродуцентов при разных показателях почвенного увлажнения. Выявлена количественная зависимость между величиной суточного поглощения CO_2 листьями вечнозеленых растений и условиями внешней среды, показаны межвидовые отличия в доминирующем влиянии конкретных абиотических факторов на интенсивность процесса ассимиляции.

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

интродукции, озеленении помещений, могут быть экстраполированы на другие субтропические регионы для создания архитектурно-ландшафтных объектов.

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

Положения, выносимые на защиту:

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

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

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

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

Степень достоверности. Достоверность полученных результатов подтверждается большим объемом экспериментального материала, полученного с

применением комплекса классических и современных методов исследований, использованием статистических методов анализа, прикладных компьютерных программ и критериев оценки.

Апробация работы. Основные положения диссертационной работы доложены на 10 международных научных и научно-практических конференциях: «VI открытый съезд фитобиологов Причерноморья» (г. Херсон, 2015 г.), «Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия» (г. Ростов-на-Дону, 2015 г.), «Эколого-генетические резервы селекции, семеноводства и размножения растений» (г. Ялта, 2017 г.), «Современные технологии в изучении биоразнообразия и интродукции растений» (г. Ростов-на-Дону, 2017 г.), «Современные задачи и актуальные вопросы лесоведения, дендрологии, парковедения и ландшафтной архитектуры» (г. Ялта, 2018 г.), «Сохранение биологического разнообразия и заповедное дело в Крыму» (г. Ялта, 2018 г.), «Достижения науки для агропромышленного комплекса» (р.п. Новоивановское, 2020 г.), «Фундаментальные и прикладные научные исследования в биологии и сельском хозяйстве: актуальные вопросы, достижения и инновации» (г. Орел, 2021), «Международная научно-исследовательская конференция по продовольственной безопасности и сельскому хозяйству» (г. Ялта, 2021 г.), «Методологические и теоретические основы селекции, семеноводства и размножения сельскохозяйственных, садовых и лесных древесных растений» (г. Ялта, 2022 г.).

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

Личный вклад соискателя. Вклад соискателя заключается в анализе литературы и состоянии проблемы, освоении методик, проведении полевых и лабораторных исследований, обработке, анализе и обобщении результатов экспериментальной работы, формулировании выводов и основных положений,

подготовке и оформлении рукописи диссертации. Совместно с научным руководителем проведена разработка программы, выбор объектов и методик исследований, определена структура диссертации.

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

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

РАЗДЕЛ 1

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЭФФЕКТИВНЫХ НАСАЖДЕНИЙ КУЛЬТУРФИТОЦЕНОЗОВ В УСЛОВИЯХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ

1.1 Экологическая роль декоративных растений в озеленении рекреационных зон южных регионов

С первых этапов развития цивилизации человек оказывает воздействие на окружающую природную среду, исходя из удобства и экономической целесообразности, изменяя ее под собственные нужды, часто не беря в расчёт возможные пагубные последствия преобразования природных экосистем, иногда принимающих катастрофический характер (Кучерявый, 2003; Дюкова, 2012; Salmond et al., 2016; Braubach et al., 2017; Endreny et al., 2017).

Зеленое строительство предполагает не только закладку новых и реконструкцию существующих культурфитоценозов, но и сохранение естественной растительности. В связи с этим, для улучшения качества отдыха, условий труда и быта, его рассматривают как одно из первостепенных средств оптимизации ландшафтов (Ильницкий и др., 2010; Антюфеев и др., 2014; Плугатарь и др., 2015).

Как основе зеленых насаждений, древесным растениям принадлежит ведущая роль в улучшении наиболее важных санитарно-гигиенических показателей экосистем: снижении загрязнения атмосферы, гидросферы, поддержании комфортных условий микроклимата (температуры и влажности воздуха) благодаря затенению (Agram et al., 2019). Они обладают уникальной сорбционной способностью, поглощают и нейтрализуют значительное количество пыли, сажи и вредных газов. Задерживая их распространение через воздух, а также уменьшая силу ветра, древесно-кустарниковые растения выполняют барьерные функции. Многие из них выделяют в атмосферу большое количество

фитонцидов, убивающих вредные для человека микроорганизмы (Кунина, 2018). Поглощая углекислый газ из атмосферы посредством фотосинтеза, зеленые насаждения снижают его концентрацию в атмосфере (Terrer et al., 2021). Также растения представляют рекреационную и культурную ценность, уменьшают количество ультрафиолетового излучения, продуцируют кислород и др. (Plugatar et al., 2019; Tor-ngern, Leksungnoen, 2020).

Для южных регионов, где расположены сложившиеся туристские, экскурсионные и курортные центры, все эти функции древесных растений особенно актуальны в жаркое время года, когда важно обеспечить защиту людей от палящих лучей солнца и высоких температур (Кунина, 2018; Braubach et al., 2017; Aram et al., 2019).

Одними из ключевых элементов создающейся природоохранной экосети Крымского полуострова являются сады и парки Южнобережья (Перспективы..., 2002; Дюкова, 2012). Площади зеленых насаждений, как экологической основы курортно-рекреационных зон, должны расширяться и формировать окружающую среду, оптимальную для лечения, отдыха и туризма (Казиминова и др., 2006, 2009; Ильницкий и др., 2010). Однако вследствие высокой рекреационной нагрузки и изменения климата, для ЮБК проблема продуктивности парковых сообществ приобретает особую актуальность при реконструкции и восстановлении зеленых насаждений (Плугатарь и др., 2020).

Критерием для определения оптимальности функционирования культурфитоценоза и его структуры в текущих условиях должна быть устойчивость к антропогенным и природно-климатическим факторам. Вследствие снижения материальных издержек на поддержание функций зеленых насаждений повышается его экономическая эффективность (Головнев, Головнева, 2018).

Для усиления функциональной роли и эстетической составляющей зеленых насаждений важным элементом служит использование декоративных интродуцентов (Интродукция и селекция декоративных растений..., 2015), поскольку именно они могут обеспечить всесезонность курорта и сохранять декоративность в любое время года. Ассортимент соответствующих растений

следует подбирать, беря в расчёт специфику воздействия стрессовых факторов на них и затрат на их содержание.

Наиболее важными абиотическими факторами, определяющими возможность интродукции декоративных растений, являются климат и эдафические условия. Совокупность эколого-климатических факторов специфична для каждого природного района (Антюфеев, 2003). В Крыму и на Кавказе это особенно заметно, что обусловлено сложностью рельефа, характером береговой линии, разнообразием почвообразующих пород, большой пестротой почвенного покрова, разной глубиной и минерализацией грунтовых вод (Плугатарь и др., 2015; Опанасенко и др., 2018).

Значительного внимания заслуживает планирование фитоклимата парков, так как после завершения работ по озеленению он будет оказывать влияние не только на сами растения, но и на его посетителей (Ильницкий и др., 2010). При обновлении ассортимента растений под кронами существующих деревьев, нужно учитывать, что интенсивность солнечной радиации неодинакова в пределах проекции кроны (Казимилова и др., 2006).

Поэтому, при подборе древесных видов для конкретного местоположения и различного их сочетания в насаждениях потребность растений в уровне освещения является важной характеристикой и должна приниматься во внимание (Колесников, 1974; Плугатарь и др., 2015e). Такой подход позволяет исключить «световое голодание» и его отрицательное воздействие на развитие растений, их декоративность.

Немаловажной проблемой на территории курортно-рекреационных зон также остается вопрос создания благоприятного микроклимата за счет понижения дневных температур в зоне большого скопления людей, а также обогащения воздуха фитонцидами для оздоровления населения.

Всем перечисленным целям в различной степени соответствует использование в курортно-рекреационном озеленении большого разнообразия вечнозеленых лиственных видов растений, которые не только постоянно сохраняют свою декоративность, но и, благодаря плотности листовой пластины,

при условии использования видов свыше одного метра, создают более плотную тень в условиях летних повышенных температур (Кунина, 2018).

В связи с этим, к одним из главных путей увеличения декоративной и эстетической ценности зеленых насаждений в южных регионах относится расширение исследований по комплексной биоэкологической оценке вечнозеленых лиственных видов растений, их адаптивных возможностей и устойчивости к действию неблагоприятных факторов среды, в том числе, происходящих климатических изменений.

1.2 Механизмы устойчивости древесных растений к действию абиотических стрессовых факторов среды

Длительная «адаптивная эволюция» эколого-физиологических свойств растений привела к формированию у них адаптивных стратегий различных типов (Ackerly et al., 2000). Рядом ученых были предложены стабильные признаки структуры растений – ростовых параметров, которые могут быть использованы одновременно с физиологическими процессами: дыханием, фотосинтезом и т.п. (Пьянков, Мокроносков, 1993; Пьянков, Иванов, 2000; Рахманкулова, Усманов, 2000; Рахманкулова и др., 2001).

При интродукции адаптация растений к факторам среды может проявляться различными морфофизиологическими реакциями, в зависимости от эколого-географического происхождения отдельных видов (Плугатарь и др., 2018). В процессе перестройки цикла сезонного развития это сказывается на их ритмах роста, сроках начала и окончания вегетации, продолжительности глубокого покоя (Fadón et al., 2020). Начало активной жизнедеятельности и роста побегов у растений после зимнего покоя в значительной степени требует определенного уровня теплообеспеченности (термического порога вегетации), величина которого генетически обусловлена и является видовым признаком (Tang et al., 2016). Изменение термического порога вегетации происходит в ряду поколений и

составляет главный результат акклиматизации при искусственном переселении вследствие интродукции (Rupp et al., 2018). Поэтому сроки начала и окончания роста побегов являются значимыми показателями успешности интродукции (Плугатарь и др., 2018).

Одним из важнейших механизмов согласованности сезонного развития растений с однонаправленными или случайными колебаниями погоды является фенологическая пластичность, которая проявляется в смещении сроков и продолжительности фенофаз, нарушении их последовательности (Жмылев и др., 2003; Корсакова и др., 2019; Fitchett et al., 2015). Именно сезонный ритм развития характеризует степень приспособленности растений к динамике метеорологических факторов за пределами естественного ареала, выявляет своеобразие их наследственной природы и является интегральным показателем адаптационного потенциала к условиям среды (Кищенко, Ольхина, 2017). Анализ многолетних фенологических наблюдений дает возможность понять, насколько ритмы роста и развития интродуцентов укладываются в циклы погодноклиматических флуктуаций пункта интродукции, оценить перспективность их хозяйственного использования в условиях современных и прогнозируемых изменений климата (Плугатарь, Корсакова, 2019). При этом изучение фенологии дает дополнительную характеристику периода наивысшей декоративности культур, позволяет обосновать комплекс приемов их возделывания (Корсакова, Ковалев, 2022).

К одним из наиболее чувствительных клеточных систем растений относится фотосинтетический аппарат (Kaiser, 1987). На основании накопленного за десятилетия большого экспериментального материала установлена прямая зависимость между дыханием, фотосинтезом и ростом (Семихатова, 1982; Семихатова, Чиркова, 2001). Многочисленными исследованиями выявлена очень высокая чувствительность фотосинтеза не только к различным абиотическим воздействиям, но и к стрессорам биотического происхождения (Пшибытко и др., 2006; Таран, 2006; Головки и др., 2008).

В исследованиях И.Л. Бухариной (2009), посвященных изучению фотосинтетической способности ассимиляционного аппарата древесных растений установлено, что у интродуцентов уровень ассимиляционной активности на протяжении всего периода вегетации выше, чем у аборигенных видов, произрастающих в сходных с ними условиях.

Многочисленные исследования подчеркивают приоритетность индикаторной роли нетто-фотосинтеза как интегрального показателя жизненного состояния растений на всех стадиях онтогенеза, поскольку он моментально реагирует на малейшие изменения условий внешней среды и доступный для непрерывных инструментальных измерений (Заленский, 1977; Лархер, 1978; Гаевский и др., 2012; Дроздов, 2013; Гольцев и др., 2014).

Рядом авторов установлено, что основой общего метаболизма, а также ключевым источником поступления энергии для процессов жизнедеятельности растений является дыхание, играющее особую роль в процессе адаптации растений к факторам внешней среды (Головко, 1999; Рахманкулова и др., 2003). Для характеристики растений разных видов, их местообитаний и жизненных форм предложено использовать интенсивность дыхания листьев, которая также является родоспецифическим признаком (Семихатова, Чиркова, 2001). В то же время, данный параметр известен как информативный показатель для оценки адаптационной способности и пластичности метаболизма растений, поскольку он достаточно тесно связан с уровнем толерантности вида к действию различных стрессоров (Федяев, 2002; Рахманкулова и др., 2003).

Исследования реакций на воздействие абиотических стрессоров показали, что метаболический отклик растений зависит, как от направленности и интенсивности воздействия стрессовых факторов, так и от эколого-физиологических характеристик самих растений. Прежде всего, его проявление выражается в изменении протекания углеродного и водного обмена (Корзухин и др., 2004; Молчанов, 2015; Придача и др., 2019; Болондинский и др., 2020). Сравнительная оценка адаптивного потенциала у видов растений из различных экологических групп представляет особый интерес

при прогнозировании их возможного отклика на изменения окружающей среды и климата (Иванова и др., 2016; Болондинский и др., 2020; von Caemmerer, 2013).

Известно, что одним из наиболее распространенных видов стресса является почвенная засуха, которая инициирует множество процессов адаптации. Как правило, почвенная засуха сопряжена с температурным стрессом (Terry, Waldron, 1986). В связи с этим, при исследовании адаптации растения к засухе необходимо брать во внимание также и фактор температуры.

При недостаточном водообеспечении ответная реакция растений затрагивает многие стороны энерго- и массообмена, а также зависит от стадии онтогенеза и вида растений, интенсивности водного дефицита, скорости его развития и времени воздействия (Chaves et al., 2009). Водный дефицит вызывает ингибирование фотосинтеза и прочих метаболических процессов в растительных клетках. До сих пор не до конца изученным остается сам процесс, при котором запускаются защитные реакции растения, однако установлено, что именно от водного баланса листа зависит момент запуска этого сигнала (Мао и др., 2004).

Очевидно, это обусловлено тем, что к колебаниям условий окружающей среды самыми чувствительными органами растений являются листья, которые отображают реакцию на биотические и абиотические раздражители, а также различные физиологические ограничения. Более глубокое понимание взаимосвязей между функционированием листового аппарата растения и воздействием на него факторов внешней среды служит основой для оценки эколого-физиологических характеристик конкретных видов растений или культиваров, выбора оптимальной агротехники для их выращивания (Meletioui-Christou, Rhizopoulou, 2017).

Мерой адаптации растений или их сообществ к условиям окружающей среды может служить водный режим (Clements, Goldsmith, 1924). Поэтому при определении фитоценотической роли растений разных экологических групп в процессе развития растительного покрова, большое значение имеет комплексный подход при изучении основных параметров водного обмена, который позволяет

получить сведения о путях их адаптации к разной степени увлажнения (Панкратова, 2002).

Механизмы, лежащие в основе устойчивости растений к засухе, являются предметом многочисленных научных исследований. При этом основное внимание, как правило, уделяется процессам, которые обеспечивают при резком снижении оводненности тканей поддержание баланса между поглощением/потерей воды и сохранение жизнеспособности растений (Кудоярова и др., 2013).

Сохранять водный баланс в условиях водного стресса растения могут либо путем снижения потери воды листьями в процессе транспирации, либо путем абсорбции воды из почвы, увеличив гидравлическую проводимость корней. Регуляция этих процессов у растений с различной стратегией ответа на водный стресс протекает по-разному. 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. Считается, что из-за слабого контроля устьичной проводимости анизогидрические растения подвержены большему риску при засухе (Sade, Moshelion, 2014). В некоторых исследованиях показано, что, отдельные виды, например *Vitis vinifera* (Schultz, 2003) и *Populus* (Almeida-Rodriguez et al., 2010), способны регулировать изогидричность в течение вегетационного периода и переключаться с изогидрии на анизогидрию при изменении влажности почвы (Sade et al., 2012).

Как правило, в исследованиях гораздо больше внимания уделено изучению первому механизму (закрытию устьиц) (Chaves et al., 2009). По мере усиления действия засухи, на смену механизмам, обеспечивающим поддержание устьиц открытыми, приходит ограничение транспирационных потерь, в результате чего происходит закрытие устьиц и уменьшение скорости роста листьев (Кудоярова и др., 2013).

В некоторых исследованиях отмечено, при умеренном водном дефиците наблюдалась более высокая продуктивность у тех растений, которые поддерживали относительно высокую интенсивность транспирации и скорость роста листьев (Collins et al., 2008). Вместе с тем, показано, что уменьшение устьичной проводимости способствует не только сокращению потерь воды при транспирации, но и увеличению эффективности ее использования (WUE, от water use efficiency) (Кудоярова и др., 2013). С помощью показателя WUE можно оценить, какое количество воды теряется растением при ассимиляции единицы углерода (Jingrui et al., 2007). Вследствие того, что транспирация при закрытии устьиц снижается в большей степени и быстрее, чем фотосинтез, растение в расчете на единицу поглощенной воды фиксирует большее количество углерода (Chaves et al., 2009). Противоречивость сведений обусловлена тем, что закрытие устьиц ингибирует фотосинтез (Chaves et al., 2009), что отрицательно сказывается на росте и продуктивности растений.

При анализе способности адаптации растений к условиям окружающей среды, во многих работах, как правило, в исследование включают интенсивность транспирации (Никитина, 1998), которая определяется анатомо-морфологическими и эколого-физиологическими свойствами вида, его возрастом и условиями окружающей природной среды (Лархер, 1978; Никитина, 1998; Прокопьев, 2001).

В процессе адаптации к условиям водообеспечения каждый вид имеет свои индивидуальные особенности: более широкая амплитуда колебаний условий водного режима, на которые растение способно дать физиологический ответ, означает более высокие его адаптационные способности (Никитина, 1998). При адаптации водного обмена растения к условиям окружающей среды, имеют значение особенности строения его листового аппарата (Кравкина, 1991).

Одним из информативных методов исследования механизмов адаптации растений к водному дефициту является сравнение видов и сортов, различающихся по параметру засухоустойчивости. Изучение таких видов и сортов может расширить представление о способах реагирования растения на изменения

вододефицита в окружающей среде и позволит определить новые критерии для отбора засухоустойчивых форм (Иванов и др., 2007).

В механизмах адаптации растений большое значение имеет физиологическая форма устойчивости не только для временно действующего стресс-фактора, но и для перманентных критических условий окружающей среды. Физиологическую форму устойчивости можно обозначить как особенность эколого-физиологических механизмов адаптации растений, которые способствуют уменьшению вероятности деструктивного воздействия внешних факторов на растение в конкретных условиях произрастания и позволяют в дальнейшем вернуться к оптимальной биопродуктивности, жизнеспособности и воспроизведению потомства (Лархер, 1978; Wang et al., 2017).

Не утрачивает интереса для ученых на протяжении многих десятилетий вопрос о количественных соотношениях эколого-физиологических процессов. В результате многолетних исследований установлено, что соотношение между процессами фотосинтеза и дыхания не является постоянной величиной и изменяется в зависимости от вида растений, от фазы онтогенеза, условий выращивания, температуры (Усманов и др., 2001).

Анализ публикаций последних десятилетий показал, что при построении эколого-физиологических моделей, как правило, анализируется зависимость интенсивности фотосинтеза от трех факторов внешней среды: интенсивности фотосинтетически активной радиации, температуры воздуха и дефицита насыщения водяного пара (Корзухин и др., 2004; Юзбеков, Цзусюнь, 2019; Wang et al., 2017). Влияние гидротермического режима почвы учитывается довольно редко (Молчанов, 2015; Болондинский и др., 2020).

Особый интерес представляют исследования, посвященные изучению механизмов адаптации растений при интродукции, поиску способов повышения их устойчивости к воздействию стрессовых факторов (Белоус, Маляровская, 2016). Установлено, что для каждого вида свойственен свой экологический спектр и своя экологическая валентность в отношении к тому или иному фактору, которые сформировались в процессе его эволюции (Любимов, 2013). При

интродукции экзотических растений, наиболее часто за пределы их экологической валентности выходят дефицит влаги, тепла и эдафические факторы (Котова, Любимов, 2012; Ильницкий и др., 2018в).

Традиционная физиология изучает процессы обмена веществ у растений на клеточном и субклеточном уровнях, однако эти исследования не всегда могут дать полное объяснение процессам на уровне организма. Чтобы понять механизмы регуляции процессов обмена растений с окружающей средой или механизмы адаптации к изменяющимся условиям, необходимо рассматривать растение как единую систему с тесно связанными жизненными функциями (Кайбияйнен, 2003). Эколого-физиологические исследования позволяют изучать растение как организм, который функционирует в условиях постоянного взаимодействия с окружающей средой, и только на этом уровне можно понять все механизмы и процессы, связанные с обменом веществ (Плугатарь и др., 2015в; Плугатарь и др., 2015г; Ильницкий и др., 2018б; Ильницкий и др., 2018в; Ильницкий и др., 2018г).

В настоящее время в научной литературе имеется обширная информация о действии стрессоров различной природы на фотосинтетические процессы (Гольцев и др., 2014; Bassett, 2013). Однако большая часть работ в этом аспекте для вечнозеленых видов посвящена хвойным растениям (Demmig-Adams, 2003; Strasser et al., 2010). О реакции лиственных – информация отрывочна.

Комплексные исследования механизмов реализации эколого-физиологических адаптаций растительного организма на разных уровнях интеграции позволяют дать более полную картину приспособления растений к среде обитания. Они являются необходимым условием как сохранения фиторазнообразия, так и решения практических и теоретических задач интродукции (Плугатарь и др., 2014). В южных курортно-рекреационных регионах подобные исследования особенно актуальны для декоративных вечнозеленых лиственных растений, являющихся основным компонентом природно-антропогенных ландшафтов.

1.3 Изучение устойчивости вечнозеленых лиственных древесных растений при интродукции на ЮБК

Субтропический климат Южного берега Крыма (ЮБК), благодаря своим особенностям, позволяет интродуцировать большой ассортимент высокодекоративных видов и форм растений, создавать пышные вечнозелёные насаждения, которые обладают красивым цветением и придают ландшафтам неповторимый колорит. В более холодном климате за пределами этих регионов представители многих видов древесных растений, родов и даже семейств в России не встречаются или выращиваются в качестве комнатной культуры (Солтани, 2002).

К наиболее значимым абиотическим факторам, ограничивающим возможности роста и развития интродуцентов на ЮБК, является недостаточный уровень влагообеспечения на фоне высоких температур в засушливый летне-осенний период. Время наиболее активной вегетации растений часто совпадает с наступлением засухи, которая в летние месяцы у растений вызывает гидротермический стресс (Плугатарь, 2015). В настоящее время частота, интенсивность и продолжительность засух увеличиваются (Плугатарь и др., 2015а). Несмотря на то, что засуха относится к категории устранимых лимитирующих факторов, обеспечение растений необходимым объемом полива в засушливый период в Крыму ограничено водным дефицитом (Плугатарь и др., 2017).

В результате активной интродукционной деятельности за последние два столетия в культуру было введено более 1000 видов растений иноземной флоры. Визитной карточкой современного ландшафта Южного берега Крыма являются вечнозеленые экзотические садово-парковые насаждения. Общая площадь парков ЮБК составляет около 2000 гектаров (Интродукция и селекция декоративных растений..., 2015; Plugatar, 2020). От общего количества древесных растений на вечнозеленые лиственные виды приходится около 20 %, которые в большей части представлены кустарниками (около 17 %) (Плугатарь и др., 2015).

В настоящее время наиболее распространенными вечнозелеными лиственными растениями в садово-парковых насаждениях ЮБК являются: *Viburnum tinus* L., *Buxus balearica* Lam., *B. sempervirens* L., *Prunus laurocerasus* L., *Mahonia aquifolium* (Pursch.) Nutt., *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton, *Euonymus japonica* Thunb., *Cotoneaster salicifolius* Franch., *Olea europaea* L., *Quercus ilex* L., *Laurus nobilis* L., *Nerium oleander* L., *Pittosporum Tobira* Ait., *Aucuba japonica* Thunb., *Berberis juliana* Schneid. (Прокофьева, 2000; Исиков, 2002, 2003, 2017а, 2017б; Улейская, 2007; Дюкова, 2012; Пугатарь и др., 2015ж; Потапенко, Летухова, 2019, 2020; Потапенко, 2020; Потапенко и др., 2021).

В соответствии со сценариями изменения климата, в южных регионах России прогнозируется общее повышение температуры и периоды долговременной засухи (Ефимов и др., 2015). Учитывая это, культивируемые растения должны обладать достаточной пластичностью, позволяющей приспособиться к этим новым условиям.

Поэтому разработка приемов оценки адаптивного потенциала растений позволяет решать важнейшую задачу введения в практику наиболее эффективных и информативных методов диагностики устойчивости (Маляровская, Белоус, 2012; Рындин и др., 2014). К одним из признанных подходов, дающих возможность при интродукции отбирать наиболее устойчивые к гидротермическим условиям региона культивары, относится сравнительная характеристика физиологического состояния растений в оптимальный период и в период стресса (Белоус, Маляровская, 2016).

Одной из главных тем в исследованиях механизмов адаптации интродуцентов, связанных с воздействием абиотических факторов среды, является проблема их устойчивости к гидротермическому стрессу. Особый интерес представляют засухоустойчивые виды декоративных растений, которые могут быть использованы для создания долговечных культурфитоценозов в зонах с недостаточным водообеспечением. Поэтому важным направлением интродукционных исследований является поиск и формирование ассортимента

декоративных древесно-кустарниковых растений, способных успешно расти и развиваться в условиях засухи.

Определение перечня декоративных древесно-кустарниковых растений, которые способны к активному росту и развитию в ожидаемых засушливых условиях вследствие происходящих климатических изменений, является актуальным направлением интродукционных исследований. Особый интерес в решении данной проблемы представляют засухоустойчивые виды декоративных вечнозеленых растений.

Анализ литературных источников показывает, что современная шкала оценки жизненного состояния растений в культурфитоценозах основана в основном на их физиономических признаках и измерении морфологических показателей: роста различных органов, густоты кроны, повреждений и т.п. Большинство из этих признаков определяются в основном визуально (Интродукция и селекция декоративных растений..., 2015). Применительно к декоративным культурам (особенно лиственным вечнозеленым) обычно отсутствуют точные количественные параметры оптимальных величин для отдельных видов. Как правило, применяется качественный либо качественно-количественный принцип ранжирования древесных видов по требовательности к экологическим факторам (Колесников, 1974; Анненков и др., 1984; Хохрин, 1984; Методические рекомендации..., 1985; Методические рекомендации..., 1997; Казимилова и др., 2006; Карпун, 2010).

В 70-80-е годы прошлого века учеными Никитского ботанического сада были проведены исследования культивируемой дендрофлоры ЮБК (Интродукция и селекция декоративных растений..., 2015), однако полученные данные уже не отражают современного состояния вопроса, хотя имеют большое значение для выбора ассортимента декоративных древесно-кустарниковых растений. В последние годы выполнен ряд работ по изучению флоры и растительности отдельных парков Крымского региона (Плугатарь и др., 2017б; Клименко и др., 2021; Потапенко и др., 2021).

Более точными методами, которые характеризуют различные процессы жизнедеятельности растения и позволяют выявить особенности его реакции на изменяющиеся условия среды, определить экофизиологические параметры, наиболее чувствительные к тем или иным внешним воздействиям, являются эколого-физиологические и биохимические методы, основанные на исследовании растений с применением специализированной аппаратуры (Ильницкий и др., 2018).

Сотрудниками Никитского ботанического сада на протяжении ряда лет изучались особенности водного режима некоторых вечнозеленых видов рода *Cotoneaster* (Губанова, Пилькевич, 2021), морозо-, зимостойкость и засухоустойчивость видов рода *Lonicera* (Браилко, 2013, 2013а, 2017; Губанова, Браилко, 2013, 2016; Губанова и др., 2015), зимостойкость видов рода *Osmanthus*, *Cotoneaster*, *Olea* и *Ligustrum* (Глазурина, 1966; Бескаравайная, 1971; Бескаравайная, Галушко, 1971; Куликов, Доманская, 1972; Доманская, 1985; Ильницкий, 1985; Фалькова и др., 1971, 1987, 1989; Елманова, Сакович, 2005, 2005а; Губанова 2008, 2010, 2019, 2020, 2020; Губанова и др., 2015). В 70-е годы проводились исследования дневного ритма в годичном цикле фотосинтетической активности у некоторых вечнозеленых интродуцентов (Куликов и др., 1974), а также содержания и сезонных изменений хлорофиллов и каротиноидов у видов рода *Olea* (Куликов, Иванцова, 1977), функциональной деятельности фотосинтетического аппарата *Euonymus japonica* (Лукьянова, 1985).

Анализ научных публикаций, посвященных изучению ценных вечнозеленых лиственных видов растений в условиях ЮБК показал, что несмотря на длительный период интродукции и широкое применение в культурфитоценозах южной и юго-западной части Крымского полуострова, эколого-физиологические особенности *Viburnum tinus*, *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis*, *Nerium oleander* и *Aucuba japonica* остаются малоизученными. Сведения об особенностях их адаптации, способности сохранения декоративности при усилении засушливости климата, носят фрагментарный характер.

Недостаточно полно изученными вопросами их биологии остаются особенности ритмики цветения в связи с теплообеспеченностью и термическим режимом года. Имеются лишь отрывочные сведения о сроках цветения данных видов на ЮБК, которые относятся ко второй половине XX века (Галушко, 1976; Куликов, 1984). Среди немногочисленных публикаций за последние десятилетия, особый интерес представляет работа А.Л. Харченко и Г.С. Захаренко (Харченко, Захаренко, 2012), посвященная изучению внутривидовой фенологической изменчивости *Laurus nobilis* под влиянием погодных условий года и исследование Е.Н. Спотарь (Спотарь, 2014) ритмов роста побегов *Nerium oleander* при различных температурных показателях окружающей среды. Вместе с тем, недостаточно внимания уделено вопросу изменений ритмики цветения интродуцентов вследствие потепления климата.

С экологической и ресурсной точки зрения такие важные характеристики растений, отражающие особенности адаптации к окружающим условиям, как регуляция процессов роста, развития, углекислотного газообмена, водного режима в условиях ЮБК требуют более детального исследования.

1.4 Углекислотный газообмен древесных растений в составе культурфитоценозов

Зеленые насаждения покрывают достаточно большие сегменты урбанизированных территорий (например, частные и общественные сады, парки, спортивные площадки, живые изгороди, аллеи и др.) и могут снижать концентрацию CO_2 в атмосфере за счет фиксации углерода в процессе фотосинтеза и депонирования в виде фитомассы (Gratani, Varone, 2013).

Анализ публикаций за последние десятилетия свидетельствует, что подбор в культурфитоценозы определенных видов растений, обладающих максимальной способностью поглощать CO_2 в конкретных климатических условиях, позволяет добиться увеличения интенсивности секвестрации углекислого газа зелеными

насаждениями также эффективно, как и посредством увеличения их проективного покрытия и прироста биомассы (Федоров и др., 2011; Пашкевич, Коротаева, 2021; Akita, Ohe, 2021).

В связи с этим, изучение способности поглощения углекислого газа культурными растениями весьма актуально вследствие роста в атмосфере концентрации CO_2 и других парниковых газов, которые являются определяющим фактором изменения климата и глобального потепления (Юзбеков, Цзусюнь, 2019; Tor-ngern, Leksungnoen, 2020).

Виды с высоким потенциалом поглощения углекислоты могут быть использованы в культурфитоценозах для снижения концентрации CO_2 , что в определенной степени будет способствовать замедлению процесса изменения климата (Плугатарь и др., 2021). Однако эти вопросы в научной литературе до сих пор отражены недостаточно полно.

Основная масса публикаций, освещающих различные аспекты углеродного баланса, посвящена изучению углеродного и водного обмена лесных экосистем (Wang et al., 2017; Mamkin et al., 2019), а также видов древесных растений, наиболее широко представленных в них (Корзухин и др., 2004; Молчанов, 2015; Придача и др., 2019). Исследований по углекислотному газообмену древесных растений, используемых для озеленения урбанизированных территорий и оказывающих существенное влияние на качество окружающей среды и здоровье человека – не много (Юзбеков, Цзусюнь, 2019; Korsakova, 2019; Tor-ngern, Leksungnoen, 2020).

Вместе с тем, изучение видоспецифичной реакции древесных растений на изменение условий окружающей среды позволит улучшить наше понимание того, каким образом и в какой мере различные виды обеспечивают снижение концентрации CO_2 при фотосинтезе. Это позволит научно обоснованно планировать и управлять зелеными насаждениями на антропогенно-измененных территориях. Однако на сегодняшний день в существующих публикациях данные вопросы носят фрагментарный характер. Особенно малочисленны работы, посвященные вечнозеленым декоративным лиственным видам растений.

Результаты исследований CO_2 газообмена вечнозеленых лиственных растений за малым исключением фрагментарны и трудно сопоставимы. Недостаток сведений об их суточной и сезонной динамике фотосинтеза в значительной мере обусловлен сложностью и дороговизной оборудования для проведения длительного автоматизированного эксперимента, который дает наиболее полную и достоверную информацию (Кайбияйнен, 2003).

Изучение углекислотного газообмена отдельных видов древесных растений в составе культурфитоценозов имеет большое, как теоретическое, так и практическое значение, поскольку результаты позволяют количественно оценить их способность поглощать CO_2 из атмосферы в зависимости от видоспецифичной реакции ассимиляционного аппарата на меняющиеся условия внешней среды.

РАЗДЕЛ 2

УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Природно-климатические условия в зоне парков ЮБК

Исследования проведены в 2015–2021 гг. на Южном берегу Крыма (ЮБК), который расположен в приморской зоне южного макросклона Главной гряды Крымских гор и простирается от мыса Айя на западе до горы Кастель на востоке протяженностью порядка 80 км и шириной 2–8 км. Нижняя граница ЮБК проходит по побережью, верхняя – на высоте 200 м над уровнем моря (Важов, 1977).

Горные амфитеатры, отделенные короткими поперечными гребнями, представляют основу данного региона (Современные ландшафты..., 2009). Хотя Крымские горы не являются высокими, они всё равно имеют существенное значение, т.к. благоприятствуют формированию ландшафтов субсредиземноморского типа. Высотная географическая поясность ландшафтов, сформированная горами, способствует перераспределению переноса атмосферной влаги. Разнообразие склонов Крымских гор по длине, крутизне, а также инсоляционной и циркуляционной экспозиции образовано благодаря значительной расчлененности Крымских гор, что способствует интенсивному развитию биологического и ландшафтного разнообразия (Экология Крыма, 2003).

Климат ЮБК формируется циркуляцией воздушных масс над Русской равниной и югом Европы, приходом солнечной радиации, соседством глубокого незамерзающего Черного моря и защищенностью с севера относительно высокими Крымскими горами, – и может быть охарактеризован как субтропический средиземноморского типа, с преобладанием осадков в осенне-зимний период, умеренно-жарким засушливым летом и умеренно-теплой зимой (Важов, 1977; Плугатарь и др., 2015). Под влиянием отрога субтропического

(Азорского) антициклона в летнее время устанавливается сухая и жаркая погода (Пенюгалов, 1939; Климат и опасные ..., 1982).

Благодаря совокупности климатических и географических факторов на Южном берегу Крыма формируются достаточно благоприятные условия для развития растениеводства (Фурса, 2006б; Антюфеев, 2015).

Для создания парков на ЮБК были подобраны места с наиболее благоприятными условиями температурного режима, под защитой рельефа, который ограждал эти территории от проникновения прохладного воздуха. С севера такие места находятся под защитой горных массивов, со стороны юго-востока от преобладающих ветров защищены далеко выступающими мысами. Такое расположение парков приводит к формированию особого микроклимата, который способствует выращиванию там теплолюбивых интродуцентов. Однако основным элементом парковых насаждений ЮБК является аборигенная природная растительность, которая была трансформирована в результате привнесения в неё аллохтонных декоративных древесно-кустарниковых видов растений.

Территория Никитского ботанического сада входит в западный субтропический почвенно-климатический район приморской зоны ЮБК. Для данного региона характерными климатическими условиями является мягкая зима, а также засушливое умеренно-жаркое лето. Основные осадки выпадают в осенне-зимнее время. Зима на ЮБК слабо выражена, морозы редки, а снег выпадает изредка и удерживается на поверхности от нескольких часов до двух суток. В отдельные холодные зимы снежный покров может удерживаться более месяца (1–2 раза в 100 лет) (Важов, 1977). Холодное время года характеризуется чередованием теплых и дождливых дней, иногда сопровождающихся сильным ветром, с краткосрочными слабыми морозами без осадков. Волны тепла в такие периоды обуславливают резкое повышение температур воздуха до +16...+18 °С (Плугатарь и др., 2015).

Средняя годовая температура воздуха на ЮБК за период 1961–1990 гг., по данным агрометеорологической станции «Никитский сад», составила +12,4 °С.

Средняя температура самого теплого месяца (июля) равняется $+22,7^{\circ}\text{C}$, самого холодного (января) – $+3,1^{\circ}\text{C}$. Средний из абсолютных годовых минимумов температуры воздуха: $-7,9^{\circ}\text{C}$. На ЮБК за весь период инструментальных наблюдений, начиная с 1930 г., абсолютный минимум температуры воздуха опускался до $-14,6^{\circ}\text{C}$ (1930 г.), абсолютный максимум достигал $+39,0^{\circ}\text{C}$ (1998 г.) (Плугатарь и др., 2015). На поверхности почвы максимальная температура в июле может достигать $+64^{\circ}\text{C}$, а минимальная в январе опускаться до -18°C (Важов, 1977).

На ЮБК не наблюдается устойчивого перехода среднесуточных температур воздуха через 0°C .

Осенние заморозки на ЮБК фиксируются в начале декабря, а прекращение весенних заморозков наступает в 3-й декаде марта или начале апреля. Продолжительность безморозного периода составляет 260–280 дней, период активной вегетации растений с температурами воздуха выше $+10^{\circ}\text{C}$ длится в среднем 206 дней, выше $+15^{\circ}\text{C}$ – 147 дней. Сумма температур воздуха выше $+10^{\circ}\text{C}$ за период активной вегетации достигает 3625°C .

Годовое количество осадков на ЮБК составляет 586 мм, а во время вегетации их выпадает 256 мм. Максимальное количество осадков за месяц (72–82 мм) приходится на декабрь или январь, а минимальное (30–32 мм) – на май или июль–август (Плугатарь и др., 2015). Испаряемость за год составляет 900–1100 мм, а во время активной вегетации растений – 850–860 мм, что в 3,7 раза превышает сумму осадков за данный период (Важов, 1977).

Хорошо выраженный рельеф местности, благоприятный средиземноморский климат, живописный вид южного берега, а также присутствие в местной флоре декоративных видов древесных растений поспособствовало развитию здесь паркостроения и садоводства (Важов, 1977; Антюфеев и др., 2014; Плугатарь, 2015).

На ЮБК до высоты 400 м характерна мозаичность почвы, однако основными типами почвы являются коричневые, маломощные, суглинистые, плантажированные, на продуктах выветривания глин, сланцев и песчаников,

верхнеюрских известняков (Кочкин, 1967; Драган, 2009; Опанасенко, 2014; Плугатарь, 2015а, Опанасенко, 2015; Опанасенко и др., 2016).

Коричневые почвы характеризуются глубоким проникновением почвообразовательных процессов, в верхних горизонтах они содержат достаточно высокое количество гумуса (до 6–9 %). Толщина гумусового горизонта составляет 40–60 см. Почвенный поглощающий комплекс насыщен кальцием. Для верхних горизонтов почвы характерна нейтральная или слабощелочная реакция, а в нижних – щелочная. Почвенный профиль ясно коричневой окраски имеет чётко обособленный метаморфический (оглиненный) горизонт, который отличается красным или красноватым оттенком (Карманов, 1974; Костенко, 2014).

На территории Никитского ботанического сада преимущественно встречаются коричневые почвы трёх групп: коричневые слабокарбонатные почвы на смешанном делювии известняков, конгломератов, глинистых сланцев и песчаников; тёмно-коричневые на делювиальных отложениях – продуктах выветривания известняков; красно-коричневые на элювии и делювии известняков (Кочкин и др., 1976; Костенко, 2014; Опанасенко и др., 2018).

2.1.1 Погодные условия в годы исследований

Согласно данным агрометеорологической станции Никитский сад (ФГБУ «Крымское УГМС») (Приложение А, Таблица А.1), которая расположена в центральной части ЮБК и характеризует погодные условия региона исследований, вегетационный период 2015 г. был теплым и умеренно-влажным. Отличительной его особенностью были дождливый июнь, жаркий сухой август (+25,5 °С) и по-летнему теплый сентябрь. Средняя температура воздуха за теплый период составила +18,8 °С, что на 1,3 °С выше нормы. Абсолютный максимум температур достигал +35,6 °С. Среднее значение ГТК за весь период равнялось 1,1. За вегетационный период накопилось 4140 °С активных температур воздуха выше +10 °С.

Холодный период 2016 г. характеризовался чередованием глубоких волн тепла и холода. Средняя температура воздуха за период составила $+6,8^{\circ}\text{C}$, что на $1,6^{\circ}\text{C}$ выше нормы. Наиболее холодно было в конце декабря – начале января, когда минимальная температура опускалась до $-7,9^{\circ}\text{C}$. Вегетационный период 2016 г. был теплым и умеренно-влажным со средней температурой $+19,0^{\circ}\text{C}$, что на $1,5^{\circ}\text{C}$ выше нормы. Среднее значение ГТК за период составило 1,0. Отличительной его особенностью были очень жаркий июнь, сильные тропические ливни 30 июня – 1 июля, сухой сентябрь и холодная влажная вторая половина октября, которая значительно сократила вегетационный период теплолюбивых растений. Благодаря теплоте марта и первой половины апреля, весной развитие большинства культур опережало обычные сроки на 8-10 суток. За вегетационный период накопилось 4151°C активных температур воздуха выше $+10^{\circ}\text{C}$.

Холодный период 2017 г. характеризовался в первой половине преимущественно относительно прохладной, во второй – относительно теплой погодой. Средняя температура воздуха за период составила $+5,0^{\circ}\text{C}$, что на $0,2^{\circ}\text{C}$ ниже нормы. Наиболее холодно было в декабре, когда наблюдались морозы до $-7,8^{\circ}\text{C}$. Вегетационный период 2017 г. был теплым и умеренно-влажным. Средняя температура воздуха за теплый период составила $+18,7^{\circ}\text{C}$, ГТК – 0,9, а максимум температур – $+38,0^{\circ}\text{C}$. Отличительной особенностью периода был экстремально жаркий август и очень теплый сентябрь. Весной развитие растений шло медленно из-за пониженного температурного режима апреля. Наблюдались длительные бездождевые периоды, которые на фоне высоких летних температур приводили к иссушению почвы. За вегетационный период накопилось 4204°C активных температур воздуха выше $+10^{\circ}\text{C}$.

Холодный период 2018 г. характеризовался влажной, неустойчивой, но преимущественно теплой погодой. Средняя температура воздуха за период была $+6,8^{\circ}\text{C}$ (на $1,6^{\circ}\text{C}$ выше нормы), а минимальная в январе не опускалась ниже $-3,5^{\circ}\text{C}$. Отличительной особенностью вегетационного периода 2018 г. был необычно теплый и сухой апрель, очень жаркий суховеино-засушливый август, сильные ливни 6–7 сентября и очень теплый октябрь, затянувший окончание

вегетации растений. Весной развитие большинства растений опережало средние многолетние сроки на 10–14 дней. Средняя температура воздуха за теплый период составила +20,5 °С (на 3,0 °С выше нормы), абсолютный максимум – +35,5 °С, ГТК – 0,5, сумма активных температур воздуха выше +10 °С – 4575 °С

Холодный период 2019 г. характеризовался в первой половине относительно прохладной, а во второй – относительно теплой погодой. Средняя температура воздуха за период составила +6,2 °С (на 1,2 °С выше нормы), абсолютный минимум температур не опускался ниже, чем –1,4 °С (Корсакова, Корсаков, 2019). Отличительной особенностью вегетационного периода 2019 г. были сухой май, очень жаркий суховеино-засушливый август и теплая, продолжительная и экстремально засушливая осень. Жестокая и очень продолжительная воздушно-почвенная засуха, длившаяся всю вторую половину вегетационного периода, угнетающе действовала на закладку и развитие генеративных структур растений. У многих древесных и кустарниковых растений наблюдалась потеря тургора и преждевременная дефолиация. Значительные осадки прошли только в последней пятидневке ноября уже после окончания периода активной вегетации. Средняя температура воздуха за период составила +19,5 °С (на 2,0 °С выше нормы), абсолютный максимум достигал +36,8 °С, ГТК составило 0,6, сумма активных температур выше +10 °С – 4447 °С (Корсакова, Корсаков, 2020).

В течение холодного периода 2020 г. было преимущественно относительно тепло и солнечно, периодически выпадали небольшие осадки. Средняя температура воздуха за период составила +7,8 °С (на 2,6 °С выше нормы), минимальная опускалась в феврале до –7,1 °С наблюдался в первой декаде февраля (Корсакова, Корсаков, 2021). Отличительной особенностью вегетационного периода 2020 г. были аномально высокий температурный фон и засушливость весны, жаркая и сухая вторая половина лета, продолжительная, необычно теплая и засушливая осень. Длительные экстремально засушливые условия вегетации, которые наблюдались второй вегетационный сезон подряд, вызывали повреждения от сильного гидротермического стресса даже у

аборигенных засухоустойчивых видов. Средняя температура воздуха за теплый период составила $+19,7^{\circ}\text{C}$ (на $2,2^{\circ}\text{C}$ выше нормы), максимальная достигала $+34,8^{\circ}\text{C}$, ГТК – 0,5, сумма активных температур воздуха выше $+10^{\circ}\text{C}$ – 4526°C (Корсакова, Корсаков, 2021).

Холодный период 2021 г. характеризовался временами влажной, преимущественно относительно теплой погодой, с глубокими продолжительными волнами тепла в первой половине и волнами холода – во второй. Средняя температура воздуха за период составила $+6,6^{\circ}\text{C}$ (на $1,4^{\circ}\text{C}$ выше нормы), абсолютный минимум опускался в феврале до $-6,6^{\circ}\text{C}$. Характерной особенностью вегетационного периода 2021 г. были холодные ранневесенний и осенний периоды и преобладание влажной погоды. Непродолжительные бездождевые периоды летом прерывались выпадением значительных осадков, временами очень сильных. Из-за холодной весны активная вегетация большинства растений началась в среднем на две недели позже обычного. Средняя температура воздуха за период составила $+18,3^{\circ}\text{C}$ (на $0,8^{\circ}\text{C}$ выше нормы), максимальная достигала в августе $+35,0^{\circ}\text{C}$, ГТК – 1,5, выпало 457 мм осадков (174 % нормы), накопилось 3834°C активных температур воздуха выше $+10^{\circ}\text{C}$ (Корсакова, Корсаков, 2022).

Сравнительный анализ погодных условий в течение теплых периодов 2016–2021 гг. показал существенное различие между вегетационными периодами упомянутых лет по влагообеспеченности и температурному режиму. Среднегодовые температуры воздуха ежегодно были на $1,0$ – $2,1^{\circ}\text{C}$ выше климатической нормы, рассчитанной за 1961–1990 гг., и на $0,3$ – $1,4^{\circ}\text{C}$ выше новой нормы 1991–2020 гг. Наиболее теплым был вегетационный период (апрель – октябрь) 2018 г. со средней температурой воздуха $+20,5^{\circ}\text{C}$. Максимальные температуры воздуха в летние периоды достигали $+35$... $+37^{\circ}\text{C}$. Количество выпавших осадков изменялось в широких пределах: от 170–183 мм (2020 и 2019 гг.) до 347–457 мм (в 2016 и 2021 гг.). Особенно контрастными по условиям увлажнения в период вегетации оказались 2016 и 2018 гг. Период вегетации в 2016 г. был умеренно влажным: за апрель – август выпало 301 мм осадков,

гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК) составил 0,94. Отличительной особенностью 2018 г. была сильная засуха (ГТК за апрель – август составил 0,32). По сравнению с 2016 г., в 2018 г. за эти же месяцы количество осадков было почти в три раза меньше и составило всего 108 мм. Особенность 2017 г. – большое количество весенних и осенних осадков.

Начало вегетации в 2016 и 2018 гг. характеризовалось повышенным температурным режимом апреля, а 2017 и 2021 гг. – пониженным. 2016 г. выделялся очень теплым февралем и мартом. Теплый и умеренно влажный март также отмечался в 2017 г., а в 2020 г. этот месяц был, не только аномально теплым, но и сухим. Отличительной особенностью 2019 г. и 2020 г. являлась очень теплая, продолжительная и засушливая осень. В 2020 г. она наблюдалась после значительного недобора зимних осадков и продолжительной весенне-летней засухи. Вегетационный сезон 2020 г. был и самым засушливым. ГТК за теплый период (апрель – октябрь) являлся самым низким в течение шести анализируемых лет – всего 0,44, а годовая сумма осадков составила 361 мм. Самым влажным оказался вегетационный период 2021 г. (ГТК 1,5), за год выпало 833 мм осадков.

В холодные периоды за анализируемый временной интервал минимальные температуры воздуха не опускались ниже $-7,9^{\circ}\text{C}$ и не достигали критических значений и не были опасны для изученных вечнозеленых растений.

2.2 Объекты и методы исследований

2.2.1 Характеристика объектов исследований

Для сравнительной оценки адаптивного потенциала у вечнозеленых лиственных видов растений из различных экологических групп, в качестве модельных объектов были выбраны пять высокодекоративных видов древесных интродуцентов, которые являются одними из наиболее широко распространенных

в культурфитоценозах ЮБК, в то же время исследования аспектов их устойчивости и адаптации носят фрагментарный характер: *Nerium oleander* L., *Aucuba japonica* Thunb., *Laurus nobilis* L., *Prunus laurocerasus* L.

Nerium oleander L. (род *Nerium* L., семейство Аросунасеае Juss.) – вечнозелёное растение, крупный кустарник. Высота обычно до 4 м. Родина – регион Средиземноморья. Был интродуцирован на Южный берег Крыма в 1813 г. Никитским ботаническим садом (Малеева, 1931; Корсакова и др., 2018). Широко используется как высокодекоративное растение при создании садово-парковых композиций в зонах рекреации и прибрежной территории (Lenzi et al., 2009; Спотарь, 2015; Корсакова и др., 2018). Цветение олеандра проходит с июня по сентябрь. Цикл жизни листа *Nerium oleander* в зависимости от условий произрастания составляет от 14 до 36 месяцев (Molisch, 1938; Васфилов, 2015; Christou, Rhizoroulou, 2017; Корсакова и др., 2018). Критическая отрицательная температура, при которой наступает летальное повреждение надземной части – -15°C (Lenzi et al., 2009; Корсакова и др., 2018). Гелиофит, ксерофит.

Aucuba japonica Thunb. (род *Aucuba* Thunb., семейство Garryaceae) – вечнозелёный кустарник до 5 м высотой, с ложнодихотомическим ветвлением. Растения двудомные. Цветёт в марте – апреле, а плодоносит в ноябре – январе. В природе встречается в субтропических лесах Японии, Китая, Кореи и на Тайване (Andersen et al., 1991). Интродуцирована в НБС в 1814 году. Довольно морозостойка, без повреждений может переносить морозы до $-12 \dots -14^{\circ}\text{C}$. Мезофит (Клименко и др., 2013; Плугатарь и др., 2014), мезотроф (Карпун, 2010). Отношение к свету – теневыносливое (Плугатарь, 2015д; Плугатарь и др., 2015г; Andersen et al., 1991). Несмотря на достаточно широкое использование в озеленении (Карпун, 2010), остаётся плохо изученным в отношении требований к температуре, влаге и освещённости.

Laurus nobilis L. (род *Laurus*, семейство Lauraceae) – двудомное, редко однодомное вечнозеленое дерево высотой до 10–15 м или высокий кустарник, с кожистыми овально-продолговатыми или ланцетными листьями и беловато-желтыми душистыми цветками. Родина – регион Средиземноморья.

Интродуцирован в НБС в 1812 году. Достаточно неприхотлив к почвам и другим условиям. Хорошо растёт на свежих, дренированных, глинисто-известковых почвах. Хорошо переносит стрижку, часто используется для создания живых изгородей (Карпун, 2010). Без сильных повреждений выдерживает в Южном Крыму понижение температуры до $-13\text{ }^{\circ}\text{C}$, при $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ подмерзают верхушки веток и молодые побеги. Ксеромезофит, гелиосциофит.

Prunus laurocerasus L. (род *Prunus* семейство Rosaceae) – кустарник или деревцо высотой 1–3 м, редко 6 м, в культуре – до 11 м при диаметре кроны до 9 м. Листья крупные, овально-широколанцетные, темно-зеленые, глянцевые. Цветки мелкие, белые с сильным миндальным запахом в прямостоячих, цилиндрических соцветиях. Плоды – небольшие, округлые, сочные костянки черного цвета, содержащие синильную кислоту. Размножается семенами. Родина – Кавказ, Малая Азия и Балканский полуостров. Интродуцирована в НБС в 1814 году. К условиям освещенности и почвам не требовательна (Деревья и кустарники, 1948; Карпун, 2010). Теневынослива. Довольно морозостойка: выдерживает морозы до $-15\text{...}-18\text{ }^{\circ}\text{C}$, а некоторые формы – и более низкие температуры. Применение в практике зеленого строительства самое разнообразное. Мезофит, мезотроф.

Viburnum tinus (род *Viburnum*, семейство Adoxaceae) – вечнозеленое дерево или кустарник 1–4 м высоты с голыми, иногда волосистыми побегами. Листья яйцевидно-продолговатые, длиной 5–7,5 см, к вершине заостренные, сверху голые, блестящие, темно-зеленые, снизу более светлые, почти голые (Рисунок 2.5). Цветки белые или розоватые, слабодушистые, собранные в выпуклые щитки 5–7,5 см в поперечнике. Начинает бутонировать уже с осени, наиболее обильное цветение отмечается в зимний или весенний период. Плоды созревают в сентябре – октябре. Без существенных повреждений переносит морозы в $-12\text{...}-13\text{ }^{\circ}\text{C}$, при $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ сильно подмерзают не только листья, но и ветви. Область распространения: юго-восточная Европа – Ивстрия, Далмация, Албания; Сев. Африка – Тунис, Марокко; Сирия. По лесам и зарослям кустарников, в маквисе. Ксеромезофит, мезотроф. Отношение к свету – среднетеневыносливое.

Исследования проведены с 2015 по 2021 гг. Изучение особенностей ритмов роста и развития, устойчивости к абиотическим стрессам вечнозеленых лиственных видов древесных интродуцентов проводились на базе Верхнего парка арборетума Никитского ботанического сада (НБС–ННЦ), опытного участка и теплицы, расположенных на территории центрального отделения НБС–ННЦ и лаборатории фитомониторинга. Растения произрастали на высоте 150–160 м над уровнем моря в составе парковых композиций на участках с соответствующим агротехническим уходом на территории Верхнего парка арборетума НБС–ННЦ (Рисунок 2.1), на опытном участке и в вегетационных сосудах.

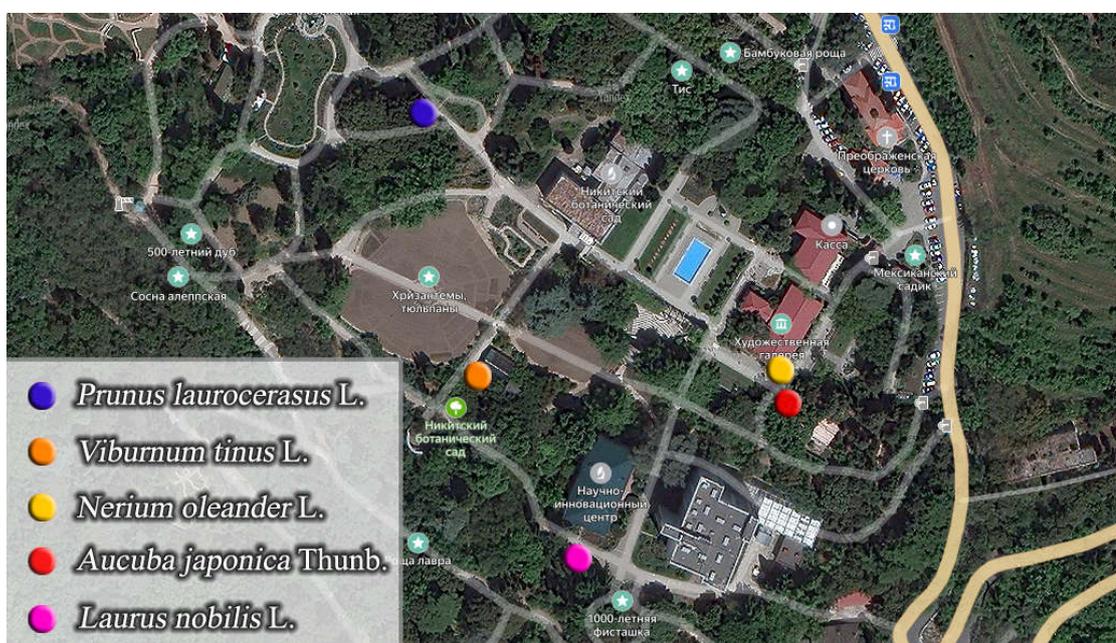


Рисунок 2.1 – Размещение объектов исследования на территории верхнего парка арборетума Никитского ботанического сада

Возраст исследуемых растений на территории парка 8–15 лет. В опытах для изучения водного режима в связи с устойчивостью к засухе, адаптации фотосинтетического аппарата к световому и температурному режиму, определения диапазона экологического оптимума процессов газообмена, использованы 6–12-летние саженцы, растущие в вегетационных сосудах объемом 10–15 л и на опытном участке в открытом грунте. Изучение сезонной динамики газообмена проводили на территории Арборетума и опытном участке.

На территории Верхнего парка арборетума Никитского ботанического сада почвы характеризуются ореховато-глыбистой или комковато-ореховатой структурой техногенно преобразованного или метаморфического горизонта, зернисто-комковатой или комковатой структурой верхних горизонтов (Опанасенко и др., 2018). Насаждения модельных вечнозелёных лиственных интродуцентов размещены на агрокоричневых слабокарбонатных сильноскелетных легко- и среднеглинистых почвах на продуктах выветривания глинистых сланцев с примесью известняков. Для почвогрунтов мощность корнедоступного слоя в среднем составляет 100–120 см. Содержание скелета в слое 0–100 см: 24–37 %, объёмная масса мелкозёма изменяется от 1,2 до 1,4 г/см³ (запасы мелкозёма – 8547–10492 т/га), количество гумуса – от 3 до 5 % (запасы – 193–410 т/га). Содержание физической глины 64–65 %, ила – 29–37 %, азота – 0,16 % (запасы 14 т/га), фосфора – 0,17 % (16 т/га), калия – 1,38 % (104 т/га). Максимальная гигроскопическая влага в слое изменяется в пределах от 6,5 до 8,4 %. Наименьшая влагоёмкость (НВ) по слоям изменяется от 18,5 до 35,2 %, влажность завядания – 8,7–11,3 %. Запасы влаги при НВ составляют 202–273 мм, рН водный – 7,5–7,9 (Опанасенко и др., 2018).

Почва опытного участка, где проводились исследования, – тёмно-коричневая, мощная, среднеглинистая, среднещербнистая на щебнисто-каменистом элювии известняка. Почвообразующая порода залегает на глубине 1,2–1,5 м. В метровом слое почвы содержание скелета – 19,9 %, объёмная масса мелкозёма 1,37 г/см³, а его запасы – 10974 т/га, количество гумуса находится в пределах от 3 до 6 %, его запасы составляют около 310 т/га. Содержание физической глины 79 %, ила – около 59,4 %, азота – 0,16 % (запасы 18 т/га), фосфора – 0,11 % (12 т/га), калия – 1,47 % (133 т/га). Максимальная гигроскопичность – от 6,6 до 7,6 %, рН 7,4–8. НВ в метровом слое почвы изменяется от 21,6 до 25,2 %, при влажности завядания – 9,9–11,1 %. Запасы влаги при НВ – 318 мм, продуктивной при НВ – 201 мм (2010 м³/га).

2.2.2 Методы исследований

В основу работы по изучению основных эколого-физиологических показателей интродуцированных вечнозеленых лиственных древесных видов растений положен вегетационный и полевой опыты (Доспехов, 1985).

Фенологические наблюдения проводили по общепринятым методикам (Бейдеман, 1974; Методика фенологических наблюдений..., 1975) с некоторыми уточнениями и дополнениями, разработанными в отделе дендрологии НБС для древесных растений (Голубева и др., 1976). Наблюдения за опытными растениями в течение всего года с интервалом семь дней, а в период активного роста и цветения – с интервалом два-три дня, на постоянных объектах. Каждый год фиксировались сроки наступления, длительность и особенности протекания основных фенологических фаз. Возобновление ростовых процессов отмечали визуально: у растений с открытыми почками – по расхождению первых чешуевидных листьев, а у растений с закрытыми почками – по фазе их распускания. Окончание ростовых процессов определяли визуальным и биометрическим способами.

Для изучения особенностей ритмики прироста однолетних побегов и накопления фитомассы выбрали по шесть типичных растений каждого вида, имеющих одинаковый возраст и размер. На каждом из них было замаркировано по пять побегов, на которых с момента распускания вегетативных почек до полного прекращения ростовых процессов ежедекадно фиксировали длину побегов и линейные размеры (длину и ширину) листовых пластинок (Кищенко, 2019).

Прямые измерения длины побега, длины и ширины листовой пластинки проводили непосредственно на участке с помощью линейки. Толщина листовой пластинки измерялась при помощи прибора «Тургоромер-1» (Россия). Объем фитомассы каждой листовой пластинки (V_{Li}) определялся по формуле (2.1):

$$V_{Li} = L_{Li} \times W_{Li} \times Th_{Li} \times K_{Lf}, \quad (2.1)$$

где L_{Li} – длина i -й листовой пластинки;

W_{Li} – ширина i -й листовой пластинки;

Th_{Li} – средняя толщина i -й листовой пластинки, рассчитанная как среднеарифметическая толщина всех листовых пластинок побега, на котором расположена i -я листовая пластинка;

K_{Lf} – коэффициент формы листовой пластинки, рассчитанный для каждого вида растений.

K_{Lf} определялся для каждого вида растений по формуле (2.2):

$$K_{Lf} = \sum_{i=1}^n \frac{S_{Li}/(L_{Li} \times W_{Li})}{n}, \quad (2.2)$$

где S_{Li} – площадь i -й листовой пластинки, измеренная по цифровому фотоснимку программным путем;

n – количество измеренных листовых пластинок.

Для определения K_{Lf} для каждого вида было выбрано по 150 листовых пластинок (по 5 с каждого побега) (Plugatar, Kovalev, Korsakova, 2021).

Для непрерывной автоматической регистрации параметров CO_2/H_2O -газообмена использовали автоматическую 4-канальную систему открытого типа для мониторинга CO_2 обмена и транспирации листьев «Монитор фотосинтеза РТМ-48А» (Bioinstruments S.R.L., Молдова) (Ильницкий и др., 2018). Измерения проводили при естественной концентрации CO_2 в воздухе около 0,04% на территории Верхнего парка Арборетума НБС–ННЦ (Рисунок 2.2), в полевых условиях на опытном участке (Рисунок 2.3), расположенном на территории центрального отделения НБС–ННЦ и в условиях вегетационного опыта (Рисунок 2.4).



Рисунок 2.2 – Измерение параметров $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена на территории Верхнего парка Арборетума Никитского ботанического сада

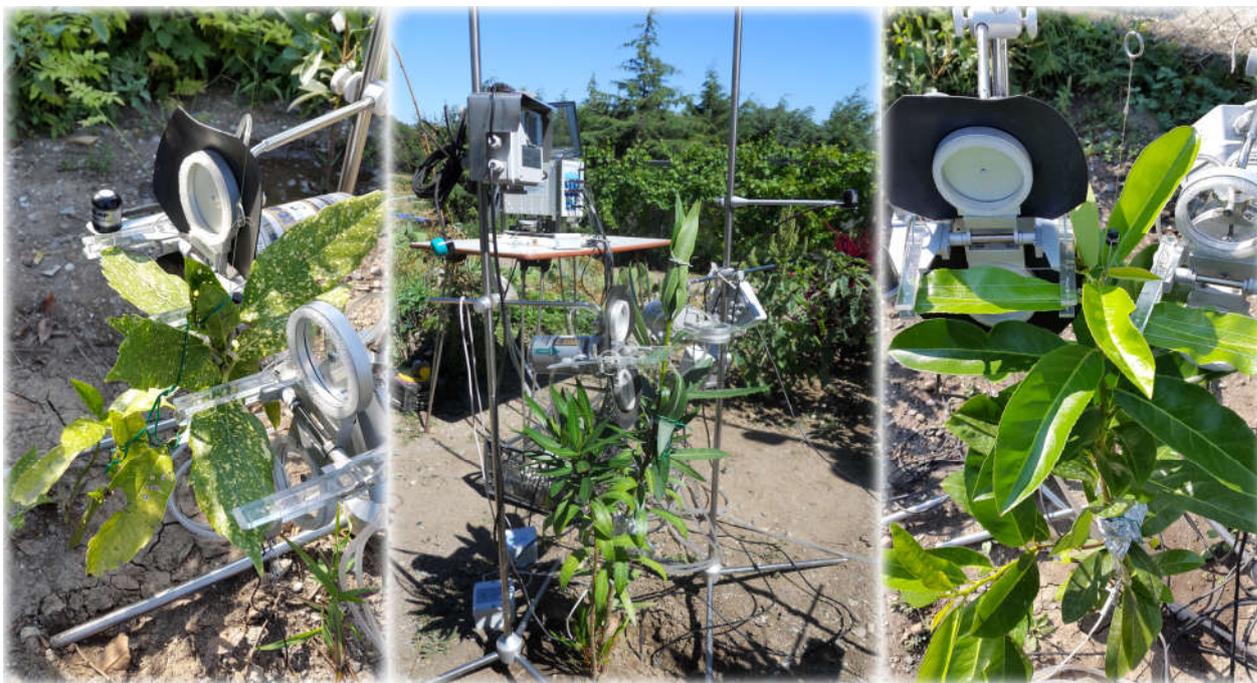


Рисунок 2.3 – Измерение параметров $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена на опытном участке Никитского ботанического сада



Рисунок 2.4 – Измерение параметров $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена в условиях вегетационного опыта

Интенсивность $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листьев с 3-кратной повторностью определяли на сформированных молодых интактных листьях в верхней части побега каждые 20 мин (72 измерения за сутки).

Для оценки метеопараметров на территории парков арборетума НБС–ННЦ использованы данные агрометеорологической станции «Никитский сад», расположенной в непосредственной близости от наблюдательных площадок (в радиусе до 1 км).

Для измерения параметров окружающей среды на опытном участке применен автоматическая метеорологическая станция DWS-11z, которая включает пиранометр (Apogee Instruments, США), датчики температуры и влажности воздуха, осадкомер (Decagon Devices, США) и анемометр (Davis Instruments (США) (Ильницкий и др., 2018).

Синхронно с измерениями газообмена автоматически регистрировали параметры внешней среды. Интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР, $\text{мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$), температуры ($^{\circ}\text{C}$) и влажности воздуха (%) проводили с

помощью датчиков метео-модуля RTH-48, которые напрямую подключены к цифровому входу системы РТМ-48А. Измерение других параметров: температуры листа ($^{\circ}\text{C}$) и влажности почвы (%) осуществлялось датчиками LT-1P и SMS-5M, подключенным к аналоговым входам РТМ-48А.

Для характеристики CO_2 -газообмена листа использовали 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 , $\text{мг H}_2\text{O}/(\text{м}^2\cdot\text{с})$) в диапазоне ФАР от 0 до 2000 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2\cdot\text{с})$, а также при насыщающих интенсивностях ФАР выше 700 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2\cdot\text{с})$ для *Nerium oleander*, выше 500 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2\cdot\text{с})$ – для *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus*; для *Laurus nobilis* – выше 400 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2\cdot\text{с})$ и *Aucuba japonica* – выше 300 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2\cdot\text{с})$.

При определении диапазонов экологического оптимума (освещенности, температуры и условий увлажнения) процессов газообмена, за зону оптимума принимались условия среды, обеспечивающие интенсивность газообмена выше 90 % от максимального, к ней примыкают зоны закаливания (Лархер, 1978).

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

Для сравнительной оценки физиологических различий растений по отношению к световому фактору использована модифицированная модель

прямоугольной гиперболы, описывающая фотоингибирование процесса непрямоугольной гиперболой (2.3) (Ye, 2007):

$$P_N = \varphi_{(I_0 - I_{\text{comp}})} \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} (I - I_{\text{comp}}), \quad (2.3)$$

где P_N – скорость нетто-фотосинтеза, мкмоль $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{ с})$;

I – фотосинтетически активная радиация (ФАР), мкмоль $/(\text{м}^2 \text{ с})$;

I_{comp} – световой компенсационный пункт (light compensation point) – интенсивность света, при которой суммарный CO_2 -газообмен ($P_N/I_{(x,t)}$) равен нулю, мкмоль $/(\text{м}^2 \text{ с})$;

$\varphi_{(I_0 - I_{\text{comp}})}$ – квантовый выход фотосинтеза (тангенс угла наклона световой кривой, рассчитывался как производная P_N в точке I) при $I = I_0 - I_{\text{comp}}$, мкмоль $\text{CO}_2/(\text{мкмоль фотонов})$;

β и γ – корректировочные коэффициенты (Ye, 2007), $(\text{м}^2 \text{ с})/(\text{мкмоль фотонов})$, β также является поправочным коэффициентом на снижение P_N при фотоингибировании, сходен с параметром выпуклости (Ye, 2007).

Максимальная скорость брутто-фотосинтеза ($P_{g\text{max}}$), точка светового насыщения (I_{sat}), темновое дыхание (R_D) и другие дополнительные параметры были рассчитаны из уравнения (2.3) (Korsakova et al., 2019).

Исследования реакции растений на воздействие засухи и высоких температур проводили в условиях вегетационного опыта. Полив опытных растений прекращали в период активного роста после завершения формирования первых молодых листьев по площади и биомассе. Влажность почвы в сосудах с контрольными растениями поддерживали на уровне оптимального увлажнения (60-90% НВ).

Для сравнительной оценки фотосинтетической способности растений в оптимальных условиях и при воздействии абиотических стрессовых факторов производились расчеты показателя использования ФАР при фотосинтезе – K_p (количество мкмоль $\text{CO}_2/\text{ммоль фотонов}$) (Болондинский, Виликайнен, 2014), а также экономический коэффициент фотосинтетической способности, или

коэффициент фотосинтетической эффективности ($K_{рэ}$), характеризующий максимально возможную эффективность газообмена и равный отношению брутто-фотосинтеза к темновому дыханию ($K_{рэ} \approx (P_N + R_D)/R_D$) (Лархер, 1978).

Для расчета количества ФАР, получаемого растением в течение светлого времени суток, использован интеграл дневного освещения (ИДО), который является функцией от интенсивности света ($\mu\text{моль}/(\text{м}^2 \text{ с})$) и времени (сутки) и измеряется в $\text{моль}/(\text{м}^2 \text{ сут})$ (Faust, 2005).

Обработка и анализ метеоданных выполнен по общепринятым в агроклиматологии и климатологии методикам (Грингоф, Клещенко, 2011; Груза, Ранькова, 2012).

В качестве независимых переменных при построении модели множественной нелинейной регрессии, описывающей количество суммарного суточного поглощения CO_2 листьями растений, были использованы факторы внешней среды. Нахождение коэффициентов регрессии проведено путем пошагового регрессионного анализа, а также использования процедуры «Нелинейное оценивание» в программе Statistica10 методом минимизации функции потерь. Оценку точности аппроксимации проводили на основе трех показателей: коэффициента детерминации (R^2), корня из среднеквадратичной ошибки (Root Mean Squared Error – RMSE) и сумме квадратов ошибок (error sum of squares, SSE). Уравнения с наибольшим R^2 и наименьшими RMSE и SSE были выбраны в качестве наиболее подходящих моделей (Korsakova et al., 2019b).

Статистическая обработка и анализ результатов экспериментов осуществлялись с использованием прикладных компьютерных программ Microsoft Excel 2010 и Statistica 10 (“Statsoft Inc.”, США). Методы наименьших квадратов и робастной локально-взвешенной регрессии были применены при моделировании и сглаживании двумерных данных (Statistica 10). Все расчеты выполняли при заданном уровне значимости $p \leq 0,05$.

РАЗДЕЛ 3

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

Известно, что успешность адаптации растений к новым условиям в значительной степени определяется сходством экологических условий природного ареала и района интродукции (Интродукция и селекция декоративных растений..., 2015). Мест с абсолютно идентичными почвенно-климатическими и другими условиями на земном шаре не существует, поэтому для устойчивого развития видов в новых культурфитоценозах не менее значим потенциал их адаптивных свойств (Булах, Шумик, 2013). Для сравнительной оценки климатических условий ареалов изучаемых видов вечнозеленых декоративных интродуцентов и района их интродукции (ЮБК) были рассмотрены общие характеристики климата, выполнен анализ особенностей температурного режима и количества осадков, а также их годового распределения. Изученные вечнозеленые виды декоративных растений имели различное географическое происхождение.

Ареал *Nerium oleander* простирается широкой полосой от Средиземноморья до Бирмы в зоне сухих и полусухих субтропиков (Рисунок 3.1). По некоторым источникам, род *Nerium* L. включает два вида: *Nerium oleander* L., (syn. *N. laurifolium* Lam), который распространен по всему побережью Средиземноморья до Персидского залива, и олеандр индийский или душистый *N. Indicum* L. (syn. – *N. odorum* Soland.), родиной которого является территория от северо-западной Индии до Китая. Однако согласно таксономической системы APG 3 род *Nerium* L. состоит только из одного вида – *N. oleander*, а *N. indicum* – входит в синонимику первого (Krüssmann, 1977). Большинство существующих ныне садовых форм (сортов) являются неуставленной природы гибридами. В России район культивирования олеандра в открытом грунте охватывает

Черноморское побережье Кавказа от Сочи до Батуми и территорию ЮБК, от бухты Ласпи до прибрежной зоны пос. Рыбачье (г. Алушта) (Галушко, 1976; Слизик-Маслова, 2013; Спотарь, 2014; Исиков, 2017а, 2017б; Потапенко, 2020; Потапенко, Летухова, 2021; Потапенко и др., 2021).

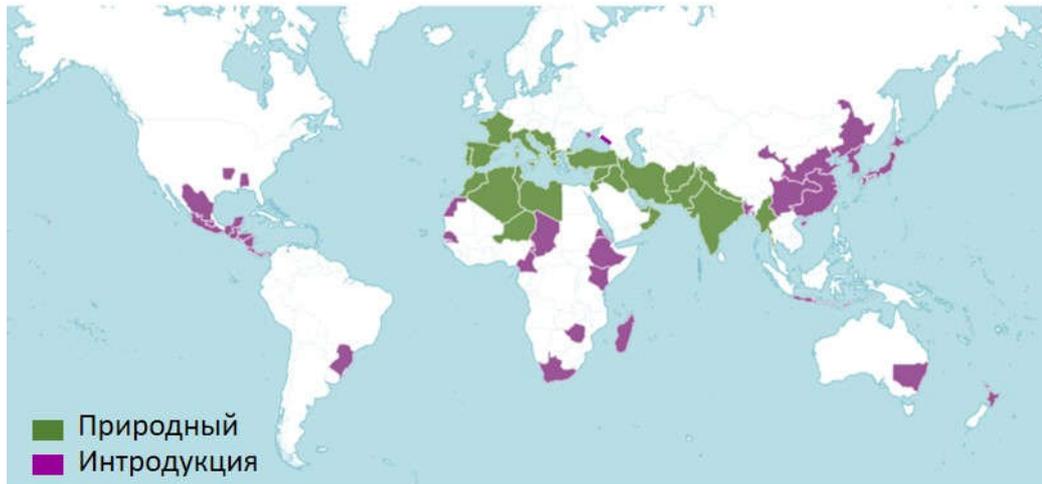


Рисунок 3.1 – Ареал *Nerium oleander* и районов интродукции

(<https://powo.science.kew.org/>)

Дикорастущий олеандр зачастую произрастает вокруг русел ручьев в долинах пересыхающих рек, где он может переносить чередующиеся длительные сезоны засухи и подтопления от зимних осадков.

Поскольку на Южный берег Крыма олеандр был интродуцирован из района Средиземноморья, приводим распределение температуры воздуха и осадков в течение года в г. Неаполь. Город расположен на западном побережье южной Италии на берегу Неаполитанского залива на высоте 450 м над уровнем моря между двумя известными вулканическими регионами, горой Везувий и Кампи Флегрей. Климат средиземноморский, характеризуется высокой среднегодовой температурой воздуха, мягкой, теплой зимой с переменчивой влажной погодой и жарким летом. Иногда выпадают сильные дожди, особенно осенью и зимой. Снег бывает редко, самый влажный месяц – ноябрь, а самый сухой – июль. Лето характеризуется высокими температурами и влажностью. Средняя температура за год составляет +15,9 °С. Минимальная температура воздуха зимой не опускается

ниже $-5,6$ °С, максимальная летом достигает $+40$ °С. Продолжительность засушливого периода составляет около 95–100 сут. (Рисунок 3.2).

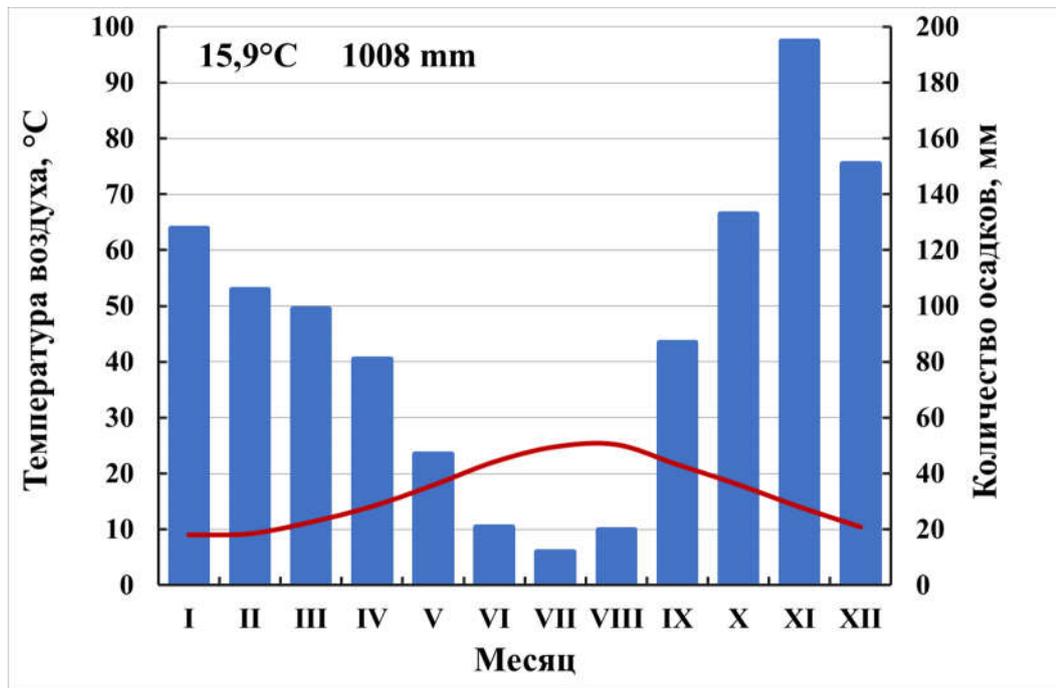


Рисунок 3.2 – Климатограмма г. Неаполя

Ареал *Aucuba japonica* сосредоточен в Юго-Восточном Китае, Тайване, Корее, Японии в областях с умеренно теплым и субтропическим муссонным типом климата (Рисунок 3.3). Данный вид широко распространен во влажных лесах на богатых лесных почвах. Обычно произрастает в низинах, вдоль ручьев и влажных склонов, зачастую большими плотными группами (Ali, 2013).

Крымский ареал интродукции *Aucuba japonica* – г. Севастополь, приморский пояс ЮБК от Фороса до Алушты (Максимов, Слизик-Маслова, 2011; Галушко, 1984; Улейская, 1997; Плугатарь и др., 2015ж; Исиков, 2017б).



Рисунок 3.3 – Ареал *Aucuba japonica* и районов интродукции

(<https://powo.science.kew.org/>)

Рельеф в местах естественного произрастания сильно расчленен: наряду с низкогорьями с многочисленными речными долинами, располагаются и средневысотные горы, а вдоль речных русел – аллювиальные равнины. Теплый и влажный субтропический климат формируется под влиянием восточноазиатских муссонов. Основным его отличием от климата других субтропиков Евразии является выхолаживающее воздействие зимнего муссона, несущего массы холодного сухого континентального воздуха из глубин материка. Основная масса осадков выпадает в летний период, характеризующийся избыточным увлажнением. В связи с этим, распределение осадков в течение года противоположно средиземноморскому климату.

В течение всего года относительная влажность воздуха составляет 70–84 %. Продолжительность периода с температурой выше +20 °С находится в пределах 8–9 месяцев. Летний период характеризуется избыточным увлажнением. Морозный период короткий. Наиболее холодным месяцем является февраль (+1,3 °С), абсолютный минимум температур опускается до –15 °С. Безморозный период длится 230–300 суток, среднегодовая температура воздуха +13...+18 °С, максимальная достигает +41 °С. Сумма осадков за год составляет 1100–2000 мм. Обильное выпадение осадков (252–281 мм в месяц) совпадает с переходом температуры через +20 °С в сторону повышения. Приводим климатические

характеристики г. Гуанчжоу (провинция Гуандун), который расположен к северу от дельты реки Чжуцзян, вблизи побережья Южно-Китайского моря, Гонконга и Макао (Рисунок 3.4) (Domrös, Peng, 2012).

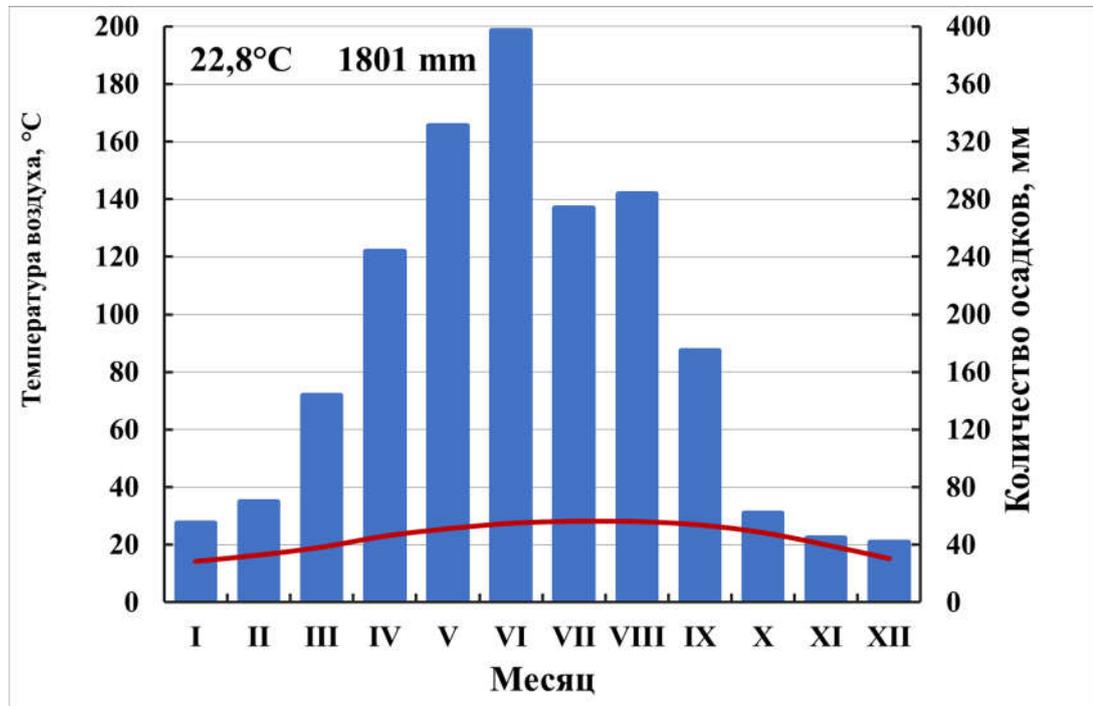


Рисунок 3.4 – Климатограмма г. Гуанчжоу

Laurus nobilis является широко распространенным реликтом лавровых лесов, которые первоначально покрывали большую часть Средиземноморского бассейна, когда климат региона был более влажным. С высыханием Средиземного моря в эпоху плиоцена лавровые леса постепенно отступили и были заменены более засухоустойчивыми склерофильными растительными сообществами. В настоящее время остатки лавровых лесов сохраняются в горах на севере Сирии, Марокко, на Канарских островах и на Мадейре, в северных прибрежных районах Средиземного моря, от Испании до Греции и Малой Азии (Рисунок 3.5) (Khela, 2018).

В Крыму ареал интродукции *Laurus nobilis* расположен в приморском поясе Южного побережья Крыма от бухты Ласпи до пос. Рыбачье (Галушко, 1976;

Харченко, Захаренко, 2012; Слизик-Маслова, 2013; Исиков, 2017а, 2017б; Потапенко, 2020; Потапенко, Летухова, 2021).

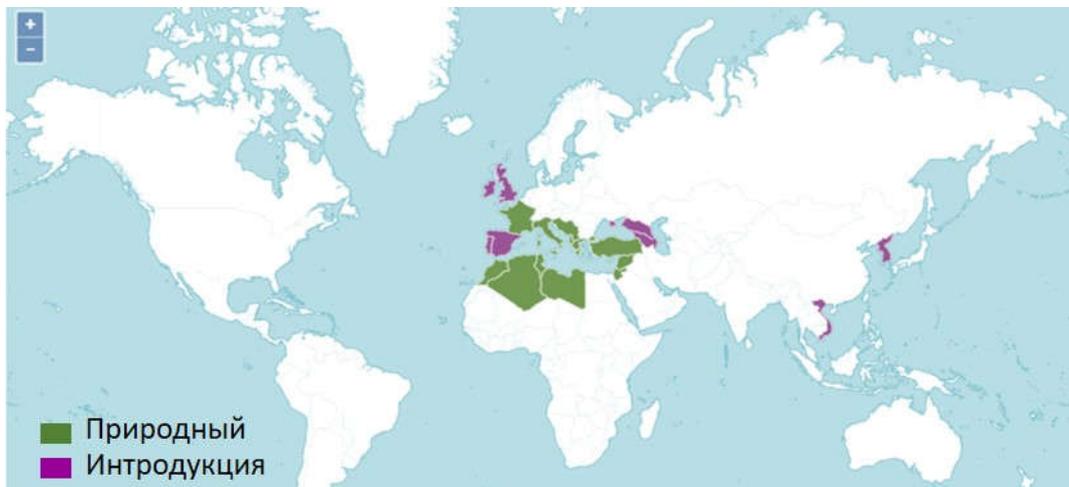


Рисунок 3.5 – Ареал *Laurus nobilis* и районов интродукции
(<https://powo.science.kew.org/>)

Климат зон естественного произрастания типичный субтропический средиземноморского типа с жарким сухим летом без осадков и теплой влажной зимой. Районы различаются главным образом количеством осадков и продолжительностью летней засухи. Горные регионы имеют значительно большее увлажнение.

На территории Турции *Laurus nobilis* распространен преимущественно в прибрежной зоне Средиземноморья, Эгейского и Черного морей на высотах около 600–800 м над уровнем моря. Средиземноморская климатическая зона охватывает прибрежные районы Средиземного и Эгейского морей до Таврского горного хребта и характеризуется мягкой дождливой зимой и жарким сухим летом с годовым количеством осадков от 600 мм до 1100 мм. Климатическая зона Черноморского побережья Турции представляет собой узкую полосу с запада на восток между побережьем Черного моря и грядой Понтийских гор. Годовое количество осадков составляет около 550 мм на западе и постепенно увеличивается до 2200 мм на востоке. Средние температуры в зимний период находятся в пределах +4...+9 °С, а в летний возрастают до +23...+29 °С. Весна и

осень, как правило, мягкие, но в течение обоих сезонов в регионе часто случаются резкие перепады периодов жары и похолоданий (<http://www.pogodaiklimat.ru/>).

Среднегодовая температура на побережье Средиземного моря в Испании, Италии, Греции колеблется от +15 до +20 °С, а годовое количество осадков – от 500 до 1110 мм. Самым жарким месяцем года является август, а самым холодным – январь. Зимой температура обычно не опускается ниже нуля, а летом поднимается до +40 °С и выше.

В южной части ареала на севере Марокко природно-климатические условия очень сходны с климатом Пиренейского полуострова. В прибрежных средиземноморских районах вдоль полосы (500 км) и некоторых частях атлантического побережья лето – от жаркого до умеренно жаркого и сухого. Средняя максимальная температура составляет от +29 °С до +32 °С. Зимы типичные для прибрежных районов западного Средиземноморья и, как правило, мягкие и влажные. Среднесуточные температуры колеблются в пределах от +9 °С до +11 °С, а средние минимальные – от +5 °С до +8 °С. Годовая сумма осадков изменяется от 600–800 мм на западе до 350–500 мм на востоке. Приводим климатические особенности г. Рабат (столица Марокко), который расположен вдоль Атлантического океана и характеризуется мягким умеренным климатом, меняющимся от прохладных дней зимой до теплых в летние месяцы (Рисунок 3.6).

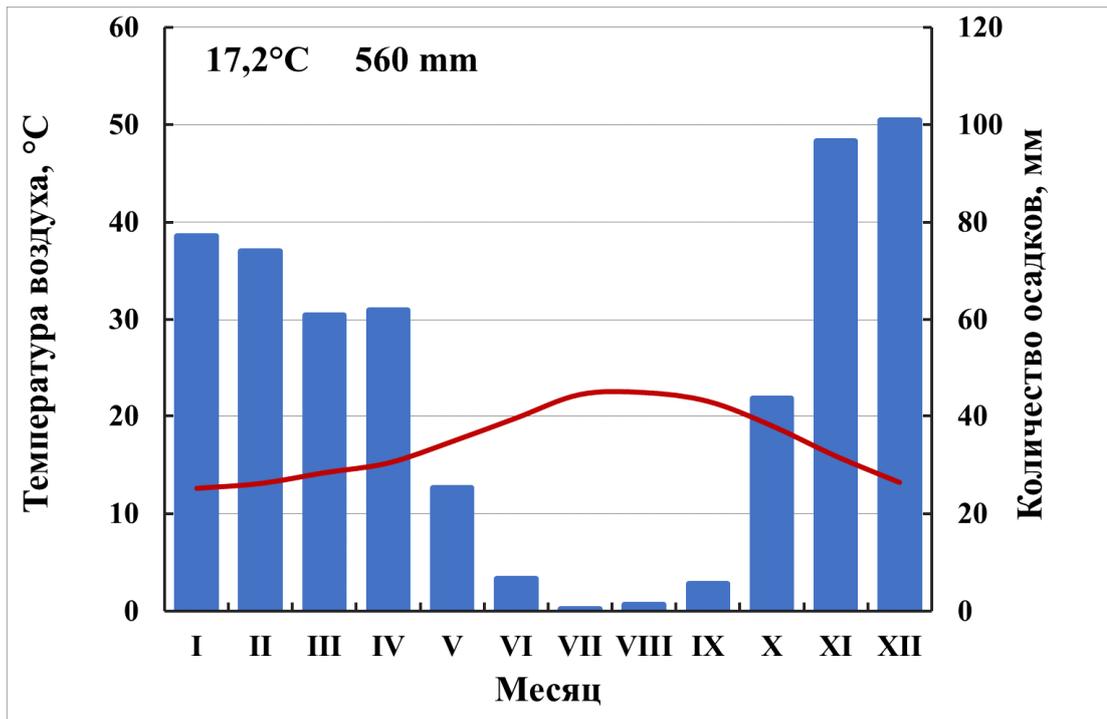


Рисунок 3.6 – Климатограмма г. Рабат

Ночи всегда прохладные (зимой – холодные), иногда температура может опускаться ниже 0 °C, а дневные температуры, как правило, выше на 7–8 °C. Абсолютный минимум температур опускается до –3,2 °C. Средние максимумы температур в зимние месяцы достигают +17,2 °C в декабре – феврале. Средние максимальные температуры в летний период колеблются около +25 °C, но могут превышать и +30 °C. Самыми жаркими месяцами являются июль и август, абсолютный максимум температур может повышаться до +45,8 °C. Средняя за год температура воздуха – +17,2 °C. В течение всего года абсолютная влажность воздуха высокая (77–83 %). Среднегодовое количество осадков составляет 560 мм.

Природный ареал *Prunus laurocerasus* охватывает регионы, граничащие с Черным морем в юго-западной Азии и юго-восточной Европе, на Балканском полуострове от Албании и Болгарии на восток через Турцию к Кавказским горам и северному Ирану (Рисунок 3.7). Произрастает в прибрежных зарослях, тенистых оврагах, в качестве компонента второго яруса и подлеска, преимущественно на нейтральных почвах, на высотах до 600 м над уровнем моря (Yiğit et al., 2018).

Район интродукции *Prunus laurocerasus* в Крыму охватывает территорию г. Севастополя и приморский пояс Южного побережья Крыма от бухты Ласпи до пос. Приморский (г. Феодосия) (Слизик-Маслова, 2013; Репецкая, Парфенова, 2015; Потапенко и др., 2017а; Потапенко, Летухова, 2019; Потапенко, 2020; Клименко и др., 2021).

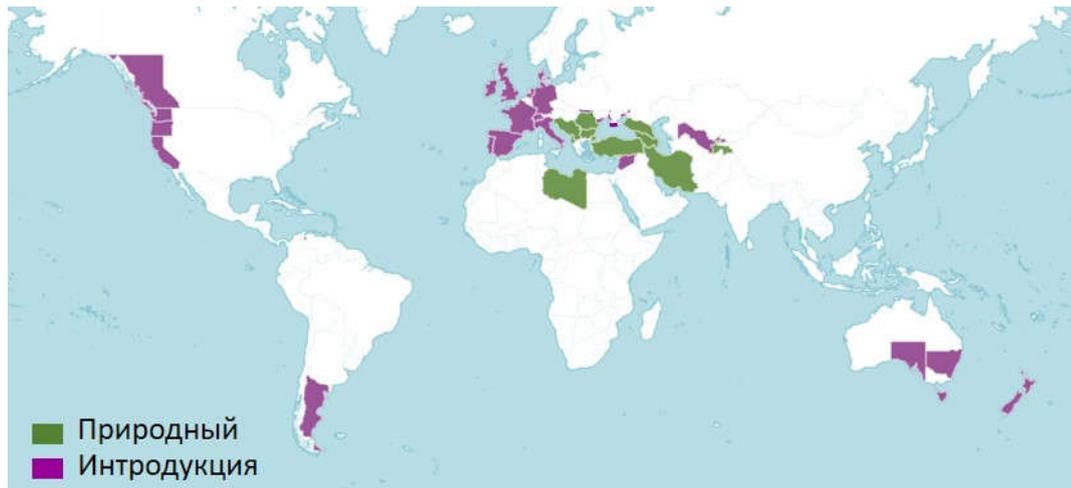


Рисунок 3.7 – Ареал *Prunus laurocerasus* и районов интродукции
(<https://powo.science.kew.org/>)

Естественный ареал преимущественно расположен в регионах с влажным субтропическим климатом, который часто характеризуется влажным летним сезоном, благодаря затокам теплого влажного воздуха из тропиков. Лето продолжительное и жаркое, средняя температура самого теплого месяца превышает +23...+27 °С, а максимальная – +38 °С. Зимы мягкие, со средними месячными температурами выше 0 °С. Средние годовые суммы осадков изменяются от 500–750 мм до 1000–2500 мм, их выпадение почти равномерно распределяется по сезонам года. Относительная влажность воздуха высокая (65–80 %) в течение почти всего года (Peneva et al., 2023).

На территории Российской Федерации влажный субтропический климат распространен на части Черноморского побережья Кавказа от Сочи до Туапсе. Приводим распределение температур и осадков г. Сочи, расположенного на северо-восточном побережье Чёрного моря в Краснодарском крае (Рисунок 3.8).

Самым холодным месяцем года является январь, абсолютный минимум температур $-13,4\text{ }^{\circ}\text{C}$. Самая высокая температура $+39,4\text{ }^{\circ}\text{C}$ отмечена в июле, самый теплый месяц – август.

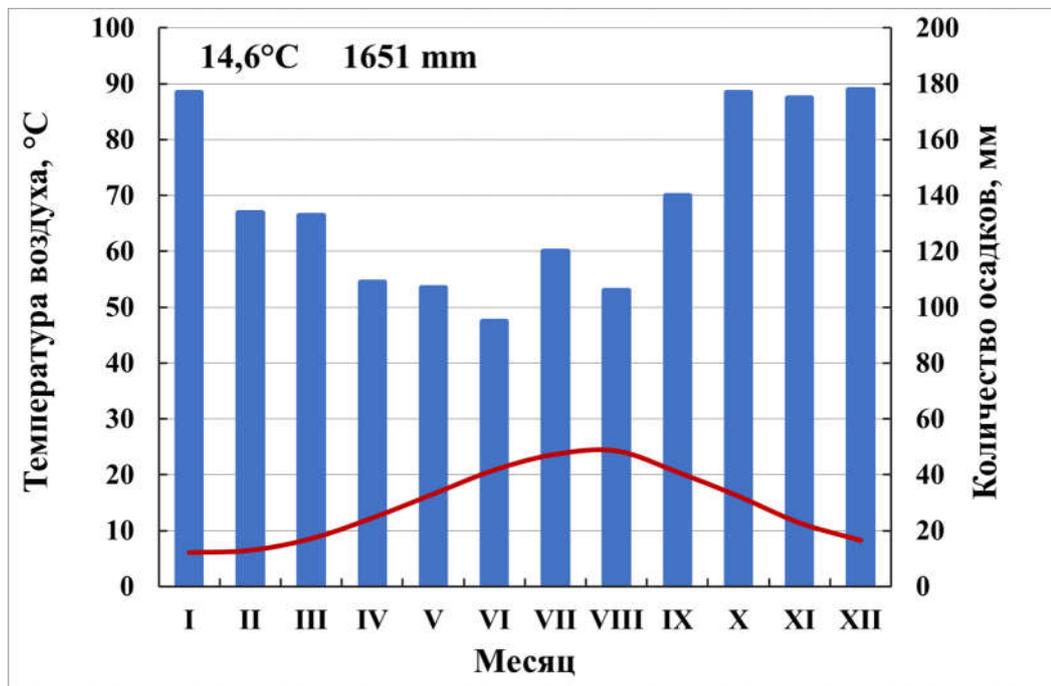


Рисунок 3.8 – Климатограмма г. Сочи

Ареал обитания *Viburnum tinus* простирается с запада от Португалии и Испании на восток до Турции и от Ливии до Марокко, включая острова в Средиземном море (Канарские, Балеарские и т. д.) (Рисунок 3.9).

В Крыму *Viburnum tinus* распространен в озеленении г. Севастополя, а также в садово-парковых насаждениях в приморском поясе Южного побережья Крыма на территории от бухты Ласпи до п. Судак (Слизик-Маслова, 2013; Потапенко и др., 2017б; Потапенко, 2020; Клименко и др., 2021; Потапенко и др., 2021).

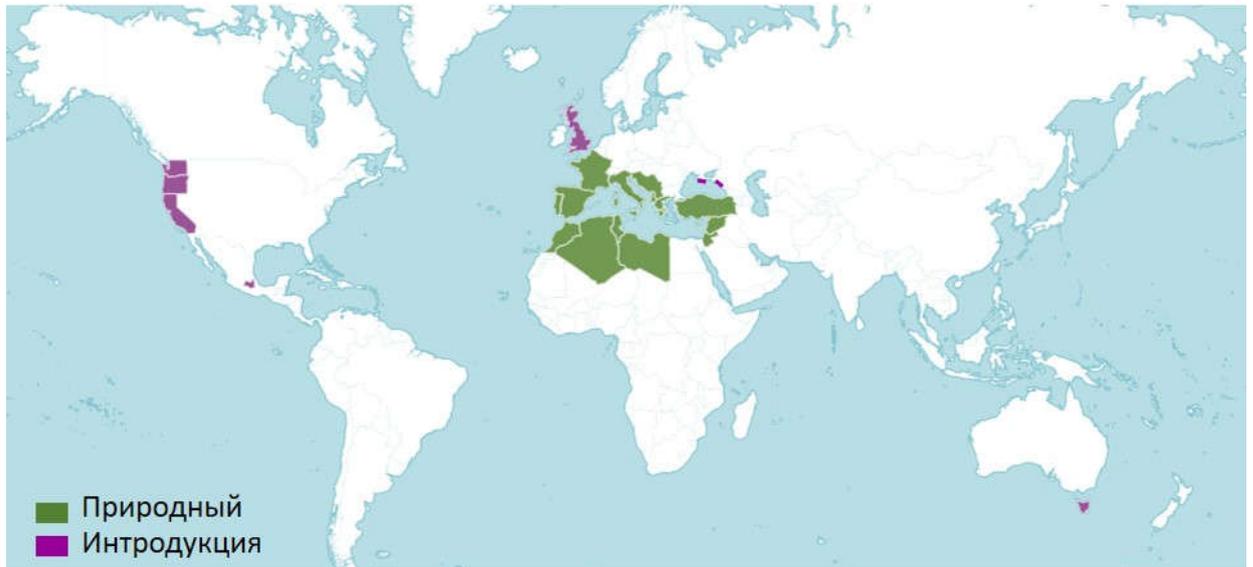


Рисунок 3.9 – Ареал рода *Viburnum tinus* и районов интродукции

(<https://powo.science.kew.org/>)

Произрастает как в сухом и жарком климате на севере Африки, так и в регионах Европы с более высокой влажностью и количеством осадков. Растет в основном в маквисах и вечнозеленых лесах, а также вдоль побережья. Предпочитает тенистые влажные места на высоте 0–800 м над уровнем моря. Выдерживает температуры до $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Чаще всего встречается в западной части Средиземноморья из-за более короткого сезона засухи и является одним из доминирующих видов средиземноморских склерофильных кустарников (Mouga et al., 2015). Приводим климатические характеристики г. Барселона (Испания), расположенного на северо-восточном побережье Пиренейского полуострова (Рисунок 3.10).

Климат в Барселоне средиземноморский, с мягкой зимой и теплым или жарким летом, самыми дождливыми сезонами являются осень и весна. Режим выпадения осадков характеризуется коротким (3 месяца) засушливым летним сезоном, а также меньшим, чем в типичном средиземноморском климате, количеством осадков зимой. Август более влажный, чем февраль, что нетипично для средиземноморского климата. Летний сезон длится около шести месяцев – с мая по октябрь. Самыми холодными месяцами являются декабрь, январь и

февраль со средней температурой днем около +15 °С и +9 °С ночью. Средняя относительная влажность за год составляет 72 %, продолжительность солнечного сияния – 2524 часа.

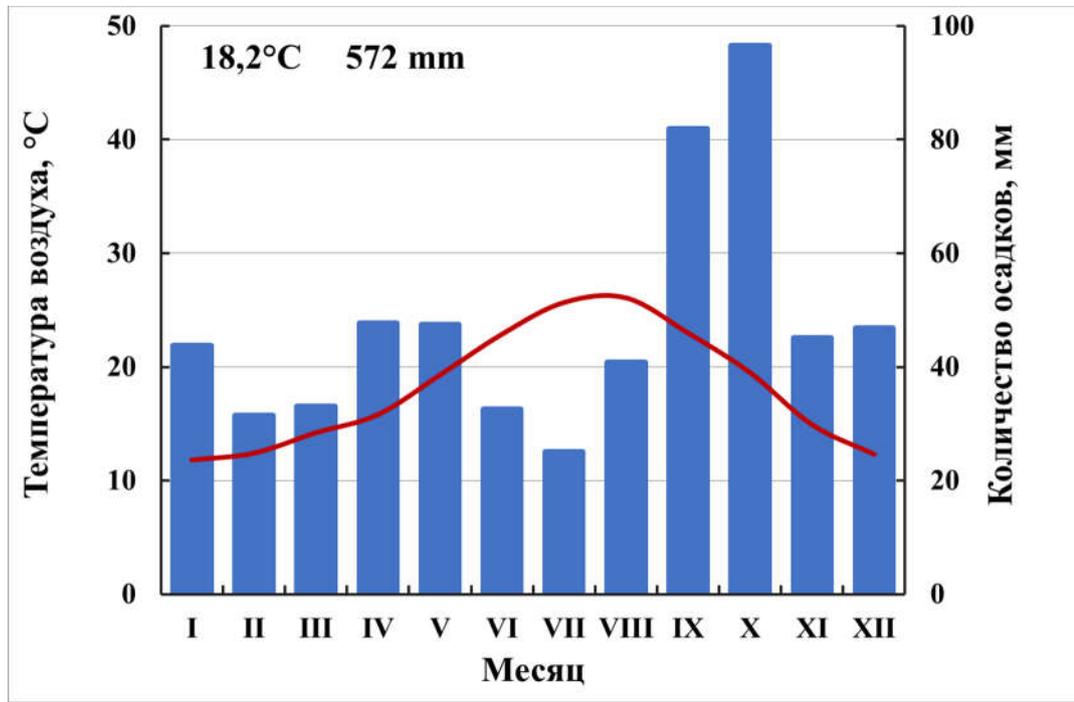


Рисунок 3.10 – Климатограмма г. Барселона

Район интродукции рассмотренных вечнозеленых лиственных видов на Южном берегу Крыма характеризуется среднегодовой температурой воздуха +12,4 °С, с колебаниями от +10,8 °С до +14,5°С. Распределение осадков в течение года неравномерное. Годовое их количество составляет 586 мм с минимумами в мае и июле – августе (30–32 мм), максимумом – в декабре – январе (72–82 мм) (Рисунок 3.11).

В период вегетации (апрель – октябрь) среднее количество засушливых дней с относительной влажностью воздуха $\leq 30\%$ в среднем составляет 16. Исходя из оценок показателей влагообеспеченности территории, радиационного индекса сухости М.И. Будыко (2,00–2,50), а также гидротермического коэффициента увлажнения (по Г.Т. Селянинову) – 0,67, можно охарактеризовать климат района интродукции как засушливый (Климат и опасные ..., 1982; Плугатарь и др., 2015).

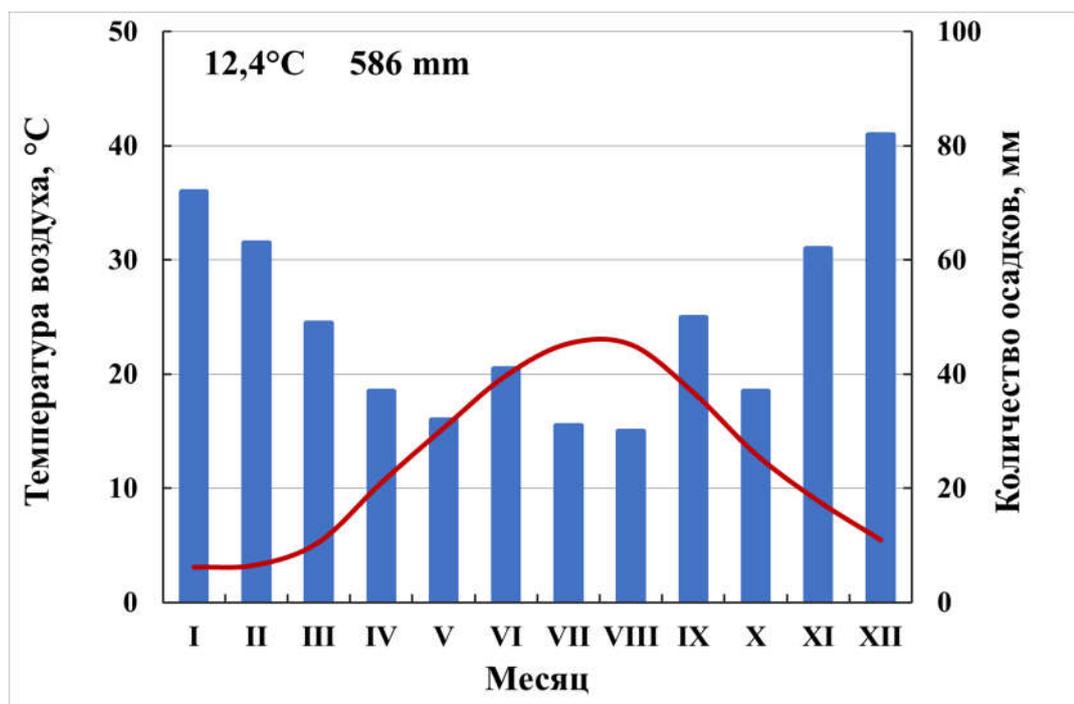


Рисунок 3.11 – Климатограмма ЮБК (Никитский сад)

Сравнительный анализ природных ареалов обитания вечнозеленых декоративных интродуцентов и Южного берега Крыма позволил выявить как сходства климатических условий, так и различия (Приложение Б). В различных экотопах Юго-Восточной Азии и Средиземноморья в отношении некоторых абиотических факторов вечнозеленые растения проявляют достаточно высокую пластичность. Ведущими факторами, которые лимитируют интродукцию данных вечнозеленых субтропических декоративных растений, являются влагообеспечение и температура, в связи с чем нами были проанализированы следующие показатели: абсолютные годовые минимумы температуры воздуха, количество осадков и их распределение, число дней со среднесуточной температурой воздуха выше $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (период вегетации) (по данным <http://www.pogodaiklimat.ru/>).

В условиях ЮБК продолжительность периода вегетации практически одинакова или несколько меньше, чем в Восточноазиатском регионе и почти на два месяца меньше, чем в Средиземноморье. Сумма за месяцы со средней температурой выше нуля составила $149\text{ }^{\circ}\text{C}$, что близко к таковым показателям Балканского полуострова, Северного Кавказа, Закавказья, Черноморского региона

Турции и Корейского полуострова (151–175 °С), но существенно ниже показателей Юго-Восточного Китая (271 °С) и Средиземноморья (198–244 °С).

Характер зимы на ЮБК имеет сходства с условиями зимнего периода Балканского полуострова, Северного Кавказа, Закавказья, Черноморского региона Турции и Японии: средняя температура января составляет +4...+6 °С, абсолютный минимум –6...–21 °С, в зимний период бывает около 75 дней с оттепелями. Обеспеченная положительными температурами сумма осадков значительно варьирует в разных регионах, однако в Кавказском и Восточно-Азиатском регионах она преимущественно выше уровня ЮБК. По климатическим показателям зона интродукции и условия произрастания вечнозеленых интродуцентов наиболее сходны для *Nerium oleander*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus*: распределение осадков характеризуется максимумом преимущественно в зимнее время, количество осадков 329–1120 мм. В летний период вероятность засухи имеет также сходство с таковой на ЮБК.

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

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

Способность *Viburnum tinus* и *Prunus laurocerasus* существовать в сухом и жарком климате (Африка), а также в более мягких частях Европы с более высокой влажностью и количеством осадков свидетельствуют об их высокой экологической пластичности и о возможности успешного произрастания в различных регионах.

Таким образом, результаты сравнительного климатического анализа показали, что к основным факторам, ограничивающим интродукцию

рассмотренных вечнозеленых декоративных видов относятся: в зимний период – абсолютные минимумы температур воздуха и отсутствие снежного покрова, в весенний – возвратные заморозки, в летний период – дефицит влаги, обусловленный малым количеством выпадающих осадков, атмосферной и почвенной засухой в сочетании с высокими температурами воздуха, в осенний – дефицит влаги вследствие недостатка осадков и ранние осенние заморозки.

РАЗДЕЛ 4

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

По ритмам роста растений можно проследить их наследственную природу, историю формирования вида, его экологическую пластичность. По мнению некоторых ученых (Галушко, 1984), если растение имеет два или более периодов роста, что иногда встречается на ЮБК при благоприятных погодных условиях, то данная особенность может свидетельствовать о принадлежности этого растения к третичной субтропической группе.

4.1 Ритмы сезонного роста побегов вечнозеленых интродуцентов

В результате проведенных фенологических исследований изученные виды вечнозеленых интродуцентов по началу роста побегов были объединены в 3 группы: ранневесеннюю (*Viburnum tinus*, *Aucuba japonica*), весеннюю (*Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus*) и поздневесеннюю (*Nerium oleander*) (Таблица 4.1).

При анализе видовых особенностей феноритмики, хронобиологических закономерностей динамики роста и накопления фитомассы однолетних вегетативных побегов установлено, что колебания в сроках начала роста побегов весной после зимнего покоя и окончания – осенью значительно различались по годам исследований и зависели не только от порога температурной чувствительности вида, но и от погодных условий года. У видов, начинающих активную вегетацию в первой половине весны (*Viburnum tinus*, *Aucuba japonica* и *Prunus laurocerasus*), самое раннее возобновление роста побегов отмечено в 2016 г., а у более теплолюбивых *Laurus nobilis* и *Nerium oleander* – в 2020 г.

Таблица 4.1 – Средние многолетние даты начала и окончания роста побегов вечнозеленых интродуцентов на ЮБК в 2016-2021 гг.

Вид	Фенофаза				Продолжительность, сутки
	Начало роста побегов		Конец роста побегов		
	Дата	Cv, %	Дата	Cv, %	
<i>Laurus nobilis</i>	28.IV±9	7,2	11.VII±14	7,5	72±21
<i>Prunus laurocerasus</i>	20.IV±7	6,5	21.IX±23	8,8	154±29
<i>Viburnum tinus</i>	01.IV±7	7,1	22.X±9	3,1	204±7
<i>Aucuba japonica</i>	02.IV±7	7,5	11.VI±9	5,8	71±16
<i>Nerium oleander</i>	11.V±5	4,1	8.IX±14	5,7	120±15

Примечания

1 Cv – коэффициент вариации

2 ± – отклонение от среднего многолетнего, сутки

Наиболее длительный рост вегетативных побегов за период исследований у *Nerium oleander* (135 сут.) и *Viburnum tinus* (210 сут.) отмечен в 2021 г., у *Prunus laurocerasus* (191 сут.) и *Laurus nobilis* (101 сут.) – в 2020 г., у *Aucuba japonica* (90 сут.) – в 2017 г. Наименьшая продолжительность роста вегетативных побегов у большинства видов растений отмечена в 2017 г.: *Viburnum tinus* – 194 сут., *Prunus laurocerasus* – 122 сут., *Nerium oleander* – 101 сут., *Laurus nobilis* – 49 сут. Исключением был самый короткий период роста побегов (44 сут.) у *Aucuba japonica* в 2020 г. Следует отметить, что по данным (Харченко, Захаренко, 2012) период роста побегов *Laurus nobilis* в условиях ЮБК может сокращаться до 28 сут. (2010 г.).

В среднем, диапазон продолжительности роста побегов изучаемых видов составляет от 71–72 сут. у *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica* до 204 сут. у *Viburnum tinus*. Рост побегов у *Aucuba japonica* заканчивается в первой половине июня, *Laurus nobilis* – во второй половине июля, *Nerium oleander* – в первой половине, а *Prunus laurocerasus* – во второй половине сентября, и, наконец, у *Viburnum tinus* – в третьей декаде октября (Рисунок 4.1).

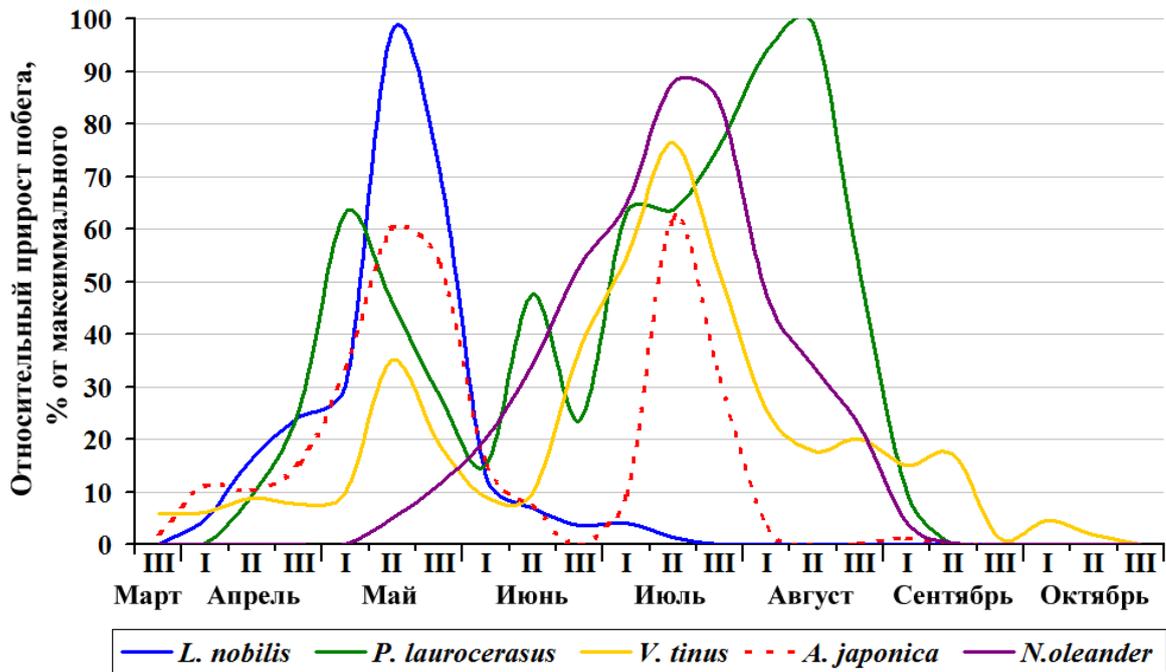


Рисунок 4.1 – Интенсивность сезонного роста побегов *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus*, *Aucuba japonica* и *Nerium oleander* при отсутствии водного стресса

Оценка потребности вечнозеленых интродуцентов в тепле для наступления той или иной фенологической фазы показала, что в условиях ЮБК для начала роста побегов ранневесенних групп (*Viburnum tinus* и *Aucuba japonica*) достаточно накопления $455\text{ }^{\circ}\text{C}$ сумм активных температур воздуха выше $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($\Sigma t_{>5\text{ }^{\circ}\text{C}}$) (Таблица 4.2). Отрастание побегов у этих видов начинается в первых числах апреля при повышении среднесуточных температур воздуха до $+8\text{ }^{\circ}\text{C}$. В середине апреля, после устойчивого перехода среднесуточных температур воздуха через $+12\dots+13\text{ }^{\circ}\text{C}$, активизируется рост побегов весенней группы: у *Prunus laurocerasus* он начинается при $\Sigma t_{>5\text{ }^{\circ}\text{C}}$ около $650\text{ }^{\circ}\text{C}$, а у *Laurus nobilis* – при накоплении еще $120\text{ }^{\circ}\text{C}$ сумм таких температур. Наиболее высокий уровень теплообеспеченности для начала вегетации необходим *Nerium oleander*, возобновление роста побегов которого наступает в первой половине мая при переходе среднесуточных температур воздуха через $+15\text{ }^{\circ}\text{C}$ в сторону повышения и накоплении около $955\text{ }^{\circ}\text{C}$ сумм температур выше $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Таблица 4.2 – Средние значения температуры и сумм активных температур воздуха выше +5 °С при прохождении фаз начала и конца роста побегов вечнозеленых интродуцентов на ЮБК в 2016–2021 гг.

Вид	Фенофаза							
	Начало роста побегов				Конец роста побегов			
	t, °С	Cv, %	$\Sigma t_{>5} \text{ } ^\circ\text{C}$	Cv, %	t, °С	Cv, %	$\Sigma t_{>5} \text{ } ^\circ\text{C}$	Cv, %
<i>Laurus nobilis</i>	+12,8±2,2	17,2	773±87	11,2	+23,9±1,4	5,9	2241±345	15,4
<i>Prunus laurocerasus</i>	+12,0±2,5	20,8	651±72	11,0	+18,7±3,2	17,1	3932±499	12,7
<i>Viburnum tinus</i>	+8,3±1,3	15,7	455±94	20,6	+13,9±2,4	17,3	4452±281	6,3
<i>Aucuba japonica</i>	+8,1±1,1	13,6	456±113	24,8	+19,5±2,5	12,8	1512±139	9,2
<i>Nerium oleander</i>	+14,6±1,1	7,5	954±104	10,9	+21,0±2,4	11,4	3677±407	11,1

Примечания

1 ± – отклонение от среднего многолетнего, °С

2 t – среднесуточная температура воздуха

3 $\Sigma t_{>5}$ – сумма активных температур выше 5 °С

4 Cv – коэффициент вариации

Известно, что интенсивность формирования текущего прироста растений зависит не только от внешних условий среды, но и от внутренних, присущих данному экотипу наследственных признаков (Минин, Воскова, 2014; Кищенко, 2019). Анализ динамики роста побегов показал, что в условиях ЮБК вступившие в репродуктивный период онтогенеза растения *Nerium oleander* и *Laurus nobilis* за один вегетационный сезон имеют только один период роста (поздневесенне-летне-осенний и весенне-летний, соответственно).

Некоторые авторы (Харченко, Захаренко, 2012) указывают, что в культуре на ЮБК наблюдается два выраженных периода роста вегетативных побегов у интенсивно растущих молодых деревьев лавра благородного и порослевых побегов у старых особей – весенний и позднелетне-осенний. Кроме того, рядом авторов установлено, что на Черноморском побережье Кавказа, ЮБК, а также в естественном ареале на территории Турции у данного вида отсутствует зимний покой и развитие репродуктивных органов в холодное время года не прекращается (Харченко, Захаренко, 2012).

Очень длительный период роста побегов у *Viburnum tinus* характеризовался двумя волнами роста, у *Prunus laurocerasus* – тремя. Следует отметить, что при

достаточной влагообеспеченности вегетационного периода, волны роста более продолжительны, что создает картину непрерывных ростовых процессов (2016 г., 2021 г.) (Корсакова, Ковалев, 2022).

У растений *Aucuba japonica* как правило, наблюдался один период отрастания побегов, который заканчивался в первой половине июня и отличался невысокой, по сравнению с рассматриваемыми вечнозелеными интродуцентами, максимальной скоростью роста. В отдельные годы (2016, 2017, 2018, 2021 гг.) наблюдался повторный рост побегов в июле – сентябре. Анализ погодных условий показал, что вторичный их рост в условиях ЮБК отмечался в дождливое лето и только при достаточной влагообеспеченности. Аналогичные особенности ритмов роста *Aucuba japonica* в условиях ЮБК описаны в работе Р.В. Галушко (Галушко, 1984).

4.2 Динамика накопления фитомассы листьев в период вегетации

Изучение прироста листьев по площади, длине и ширине листовой пластинки показало, что у каждого вида линейные размеры длины и ширины полностью сформированной листовой пластинки могут варьировать от 19–25 % (*Prunus laurocerasus*) до 37–41 % (*Aucuba japonica*), а ее площади – до 64–65 % (*Laurus nobilis*, *Nerium oleander*) (Таблица 4.3).

Площадь листа является важной характеристикой фотосинтетического потенциала, а отдельный лист – элементарной единицей при оценке листовой поверхности растения и ценоза. Среди рассматриваемых вечнозеленых видов самой большой площадью листовой пластинки обладает *Prunus laurocerasus* (50,8 см²), а самой маленькой – *Viburnum tinus* (18,7 см²). Наибольшее число листьев за период роста на однолетнем побеге формируется у *Nerium oleander* (в среднем 56 шт.). Их количество на таких же побегах у *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus* было в 2–2,5 раза меньше, а у *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica* – в 6,5–7,5 раз.

Средняя площадь листовой поверхности однолетнего побега в конце вегетации в порядке убывания составляет: *Nerium oleander* – 1244 см², *Prunus laurocerasus* – 799 см², *Viburnum tinus* – 251 см², *Aucuba japonica* – 162 см² и *Laurus nobilis* – 136 см² (Plugatar et al., 2021).

Таблица 4.3 – Морфометрические параметры листовых пластинок на однолетнем побеге *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus*, *Aucuba japonica* и *Nerium oleander*

Растение	Th _L	L _L	W _L	S _L	K _{Lf}	I _L	Число листьев, шт.
<i>Laurus nobilis</i>	0,22 ± 0,02	7,6 ± 2,4	3,2 ± 0,9	22,2 ± 14,5	0,70 ± 0,02	2,47 ± 0,38	8,75 ± 3,10
<i>Prunus laurocerasus</i>	0,34 ± 0,03	11,1 ± 2,1	4,8 ± 1,2	50,8 ± 19,8	0,72 ± 0,02	2,53 ± 0,32	22,00 ± 23,13
<i>Viburnum tinus</i>	0,25 ± 0,08	5,4 ± 1,8	2,9 ± 0,9	18,7 ± 10,7	0,74 ± 0,03	2,04 ± 0,25	23,33 ± 1,15
<i>Aucuba japonica</i>	0,34 ± 0,04	7,5 ± 3,1	3,0 ± 1,1	40,0 ± 20,1	0,70 ± 0,02	2,57 ± 0,18	7,50 ± 2,38
<i>Nerium oleander</i>	0,45 ± 0,03	13,0 ± 3,7	2,4 ± 0,7	29,9 ± 19,1	0,73 ± 0,01	5,64 ± 0,83	56,25 ± 16,98

Примечания

1 Th_L – толщина, мм

2 L_L – длина, см

3 W_L – ширина, см

4 S_L – площадь листовой пластинки, см²

5 K_{Lf} – коэффициент формы, равный (S_L / (L_L × W_L)), отн. ед.

6 I_L – индекс листовой пластинки, равный (L_L / W_L), отн. ед.

Анализ динамики роста изучаемых вечнозеленых интродуцентов позволил выявить отличительные особенности между видами исходя из интенсивности их роста в разные периоды. Интенсивность прироста побегов для каждого вида, представленная на Рисунке 4.1, выражена в относительных единицах, как процентное соотношение между текущим суточным приростом побега и максимальным, отмеченным за вегетационный период. Абсолютные значения прироста представлены в Таблице 4.4.

Максимальный суточный прирост 3,6 мм отмечался у *Laurus nobilis* во второй декаде мая. Для *Nerium oleander* он составлял 8,5–8,8 мм и наблюдался во второй и третьей декадах июля (Рисунок 4.1, Таблица 4.4). У *Viburnum tinus* максимальный прирост (2,5–3,3 мм в сутки) наблюдался при втором пике роста в июле (Рисунок 4.1).

Таблица 4.4 – Сезонная динамика прироста однолетнего побега *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus*, *Aucuba japonica* и *Nerium oleander*

Дата	Средний прирост длины побега за декаду, мм:				
	<i>Laurus nobilis</i>	<i>Prunus laurocerasus</i>	<i>Viburnum tinus</i>	<i>Aucuba japonica</i>	<i>Nerium oleander</i>
31.03	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	2,2 ± 1,3	0,3 ± 0,2	0,0 ± 0,0
10.04	1,8 ± 0,9	0,1 ± 0,1	2,6 ± 1,7	1,8 ± 1,2	0,0 ± 0,0
20.04	6,4 ± 3,2	3,6 ± 1,8	3,8 ± 2,6	1,6 ± 0,9	0,0 ± 0,0
30.04	9,0 ± 4,2	9,8 ± 5,9	3,3 ± 1,9	2,4 ± 1,5	0,0 ± 0,0
10.05	11,8 ± 5,1	24,3 ± 16,3	4,0 ± 2,2	5,4 ± 3,5	0,0 ± 0,0
20.05	35,9 ± 16,9	17,7 ± 9,0	15,4 ± 8,2	9,6 ± 6,3	4,5 ± 1,6
31.05	29,6 ± 14,2	12,0 ± 6,5	7,6 ± 4,8	9,4 ± 5,1	12,6 ± 5,3
10.06	4,7 ± 2,2	5,8 ± 3,6	6,6 ± 4,0	2,4 ± 1,6	21,0 ± 8,6
20.06	3,7 ± 1,6	9,6 ± 5,8	4,5 ± 2,7	1,1 ± 0,8	36,7 ± 13,2
30.06	1,8 ± 0,8	4,7 ± 2,7	14,8 ± 9,0	0,0 ± 0,0	56,8 ± 20,4
10.07	1,9 ± 0,9	12,2 ± 6,1	27,9 ± 14,8	1,5 ± 0,9	66,8 ± 24,7
20.07	0,7 ± 0,3	14,2 ± 9,0	33,2 ± 17,9	9,9 ± 5,7	88,1 ± 34,4
31.07	0,0 ± 0,0	28,5 ± 16,0	24,6 ± 13,3	5,5 ± 3,4	84,7 ± 38,1
10.08	0,0 ± 0,0	22,5 ± 14,2	12,9 ± 7,3	0,5 ± 0,3	49,6 ± 18,8
20.08	0,0 ± 0,0	22,2 ± 14,9	10,5 ± 6,0	0,0 ± 0,0	40,1 ± 16,4
31.08	0,0 ± 0,0	12,3 ± 8,5	13,0 ± 7,5	0,0 ± 0,0	28,6 ± 12,0
10.09	0,0 ± 0,0	2,9 ± 1,7	8,7 ± 5,1	0,2 ± 0,1	3,8 ± 1,6
20.09	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	9,5 ± 5,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,0
30.09	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,7 ± 0,4	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
10.10	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	2,6 ± 1,6	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
20.10	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	1,0 ± 0,7	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
31.10	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
Всего	107,3 ± 41,9	202,3 ± 76,9	209,3 ± 21,5	51,8 ± 25,0	493,3 ± 69,5

В начале вегетации, в период первой волны отрастания побегов, интенсивность их роста у *Prunus laurocerasus* в первой половине мая достигала 2,4 мм в сутки. В последующем темпы роста снизились. После некоторой стабилизации и образования верхушечной почки к концу мая, в середине июня началась заметная активизация ростовых процессов, однако уровень их интенсивности был почти в 2,5 раза ниже по сравнению с маем (Рисунок 4.1, Таблица 4.4). Максимальная скорость роста побегов у *Prunus laurocerasus* отмечалась во второй половине вегетационного периода при активизации третьей

волны отрастания побегов в конце июля и составляла 2,9 мм в сутки (Рисунок 4.1).

Интенсивный рост побегов и молодых листьев у *Aucuba japonica* при отсутствии водного дефицита в период активной вегетации в условиях ЮБК происходил не одновременно. Рост побегов начинался в мае месяце и продолжался до конца июля – начала августа. Наибольшая интенсивность их роста (0,72 мм/сут.) наблюдалась в мае (Рисунок 4.2). К середине июля скорость роста побегов снизилась на 27 %, по сравнению с маем. С начала августа рост побегов у *Aucuba japonica* прекратился.

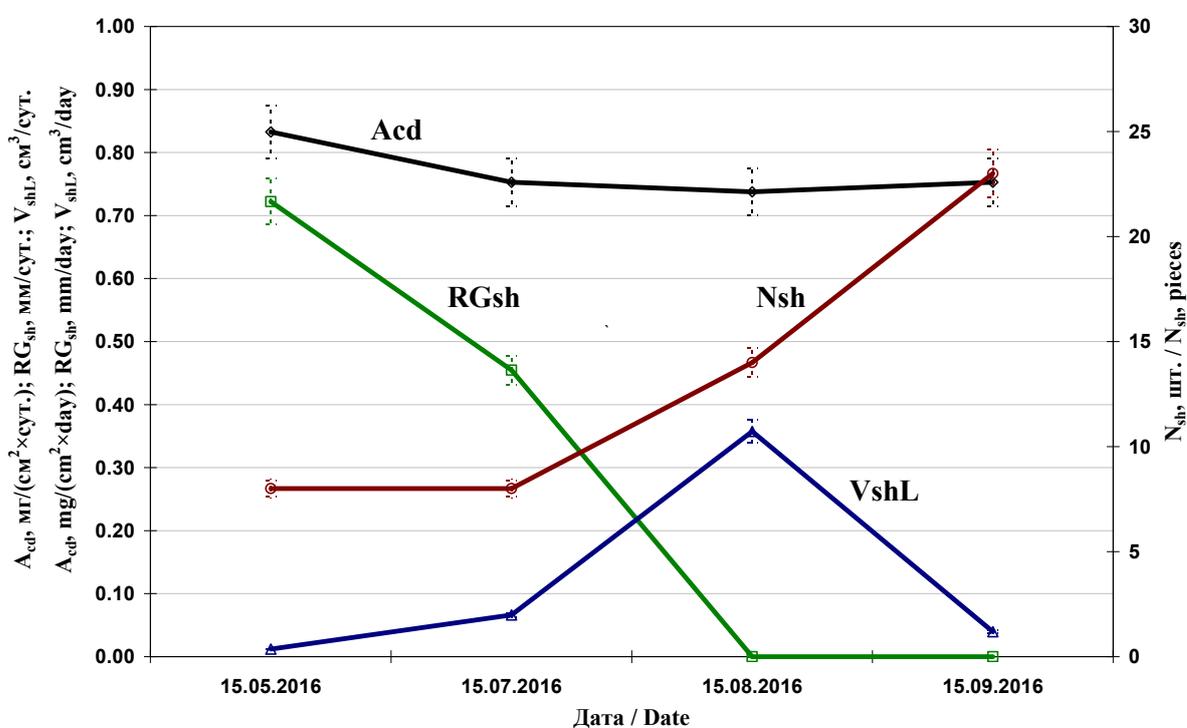


Рисунок 4.2 – Динамика нарастания фитомассы нормально развитого годовичного побега в оптимальных условиях увлажнения вегетационного периода *Aucuba japonica*: A_{cd} – количество поглощенного CO_2 , мг/(см² сут.); RG_{sh} – средняя скорость роста побега, мм/сут.; N_{sh} – количество листьев на побеге, шт.; V_{shL} – средняя скорость прироста объема фитомассы листьев, см³/сут.

В отличие от роста побегов, развитие листьев началось значительно позже. Новые листья появились только со 2-й и 3-й декады июля, а их интенсивный рост

начался на две недели позже. Максимальная интенсивность образования и роста молодых листьев отмечена в августе. В этом месяце средняя скорость прироста объема фитомассы листьев составила $0,36 \text{ см}^3/\text{сут}$. Образование и рост молодых листьев *Aucuba japonica* прекратился в конце сентября – начале октября.

Отличительной особенностью динамики прироста фитомассы листьев *Aucuba japonica* является наличие периода покоя в жаркие летние месяцы. Активизация роста после периода покоя зависит от погодных условий. При отсутствии достаточного увлажнения *Aucuba japonica* имеет только один пик роста, который заканчивается, как правило, в первой половине июня (Ковалев, 2019).

Результаты исследований показали, что кульминация прироста фитомассы листьев отмечается у *Laurus nobilis* в конце мая, у *Prunus laurocerasus* – в конце июля – августе, у *Viburnum tinus* – в конце мая и в конце июля, у *Nerium oleander* – в июле. Наибольшим приростом ($49,3 \text{ см}$) и накоплением объема фитомассы листьев ($42,3 \text{ см}^3$), отличаются однолетние побеги *Nerium oleander* (Таблица 4.4–4.5). Несколько меньшими значениями данного показателя, $24,5 \text{ см}^3$, характеризуется *Prunus laurocerasus* (Рисунок 4.3).

Динамика прироста листовенной фитомассы на однолетнем побеге *Laurus nobilis* характеризуется ярко выраженным всплеском интенсивности, пик которого ($0,12 \text{ см}^3/\text{сут}$.) приходится на 3-ю декаду мая (Рисунок 4.3, Таблица 4.5). За данным всплеском следует резкое снижение – за декаду прирост фитомассы листьев снижается в 2,5 раза. В дальнейшем рост фитомассы листьев *Laurus nobilis* выходит на плато, происходит резкий спад ее накопления (до 12 % от максимального) с последующим полным прекращением роста листьев в начале 3-й декады июня.

Отличительной особенностью сезонного формирования надземной фитомассы *Prunus laurocerasus* являются два периода интенсивного роста листьев во время вегетации. Первый период (2-я декада апреля – 1-я декада июня) характеризовался резким всплеском интенсивности прироста фитомассы листьев с пиком $0,18 \text{ см}^3/\text{сут}$. в конце мая (Рисунок 4.3, Таблица 4.5). Следует отметить, что в середине июня, при второй волне отрастания побегов, интенсивного роста

листьев не наблюдалось. Второй период интенсивного прироста фитомассы начался во второй декаде июля. Максимум прироста этого периода составляет $0,34 \text{ см}^3/\text{сут.}$ и приходится на конец июля. В последних числах августа фиксируется второй активизации роста – $0,35 \text{ см}^3/\text{сут.}$ В начале сентября происходит резкое снижение прироста фитомассы до уровня $0,11 \text{ см}^3/\text{сут.}$ с последующим его прекращением к концу месяца.

Таблица 4.5 – Сезонная динамика прироста объема фитомассы однолетнего побега *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus*, *Aucuba japonica* и *Nerium oleander*

Дата	Средний прирост объема фитомассы листьев за декаду, см^3 :				
	<i>Laurus nobilis</i>	<i>Prunus laurocerasus</i>	<i>Viburnum tinus</i>	<i>Aucuba japonica</i>	<i>Nerium oleander</i>
31.03	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$
10.04	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,2 \pm 0,1$	$0,0 \pm 0,0$
20.04	$0,0 \pm 0,0$	$0,2 \pm 0,1$	$0,0 \pm 0,0$	$0,2 \pm 0,1$	$0,0 \pm 0,0$
30.04	$0,1 \pm 0,0$	$1,0 \pm 0,6$	$0,1 \pm 0,0$	$0,3 \pm 0,2$	$0,0 \pm 0,0$
10.05	$0,1 \pm 0,1$	$1,6 \pm 0,9$	$0,2 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,1$	$0,0 \pm 0,0$
20.05	$0,8 \pm 0,4$	$1,4 \pm 0,8$	$0,6 \pm 0,4$	$2,1 \pm 1,1$	$0,3 \pm 0,1$
31.05	$1,2 \pm 0,5$	$1,8 \pm 1,0$	$0,8 \pm 0,4$	$1,4 \pm 0,7$	$1,9 \pm 0,7$
10.06	$0,5 \pm 0,2$	$1,0 \pm 0,6$	$0,5 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,3$	$1,5 \pm 0,6$
20.06	$0,3 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,3$	$0,2 \pm 0,1$	$0,1 \pm 0,0$	$3,0 \pm 1,4$
30.06	$0,0 \pm 0,0$	$0,7 \pm 0,4$	$0,2 \pm 0,1$	$0,0 \pm 0,0$	$4,4 \pm 1,8$
10.07	$0,0 \pm 0,0$	$1,1 \pm 0,5$	$0,4 \pm 0,2$	$0,0 \pm 0,0$	$5,2 \pm 2,0$
20.07	$0,0 \pm 0,0$	$1,9 \pm 1,0$	$0,5 \pm 0,3$	$0,0 \pm 0,0$	$6,1 \pm 2,6$
31.07	$0,0 \pm 0,0$	$3,4 \pm 2,0$	$0,8 \pm 0,5$	$0,1 \pm 0,0$	$6,3 \pm 2,3$
10.08	$0,0 \pm 0,0$	$2,6 \pm 1,5$	$0,2 \pm 0,1$	$0,1 \pm 0,1$	$4,3 \pm 1,7$
20.08	$0,0 \pm 0,0$	$2,5 \pm 1,4$	$0,2 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,1$	$3,9 \pm 1,5$
31.08	$0,0 \pm 0,0$	$3,5 \pm 2,0$	$0,3 \pm 0,2$	$0,1 \pm 0,1$	$3,2 \pm 1,3$
10.09	$0,0 \pm 0,0$	$1,1 \pm 0,6$	$0,5 \pm 0,3$	$0,1 \pm 0,0$	$1,8 \pm 0,7$
20.09	$0,0 \pm 0,0$	$0,2 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,1$	$0,0 \pm 0,0$	$0,3 \pm 0,1$
30.09	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$
10.10	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$
20.10	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$
31.10	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$
Всего	$3,1 \pm 1,7$	$24,5 \pm 8,5$	$5,7 \pm 1,5$	$5,6 \pm 3,3$	$42,3 \pm 9,0$

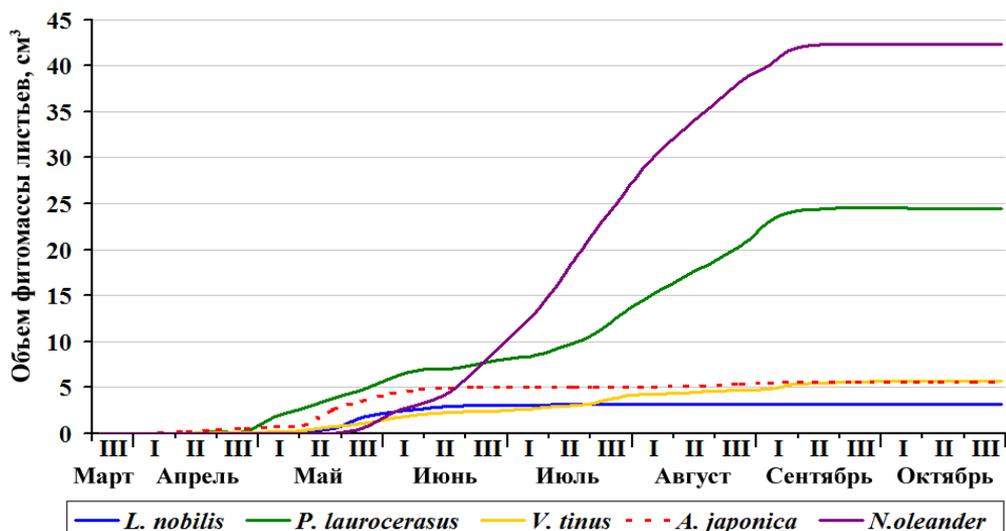


Рисунок 4.3 – Динамика накопления объема фитомассы листьев годичного побега *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus*, *Aucuba japonica* и *Nerium oleander*

Активный рост листьев у *Viburnum tinus* начинается в последней декаде апреля. В течение вегетационного периода *Viburnum tinus* выделяются три ярко выраженных пика активного прироста фитомассы листьев. Как и у *Laurus nobilis*, первый пик приходится на вторую половину мая, однако отличительной его особенностью является менее резкий скачок роста и большая стабильность – всю вторую половину мая прирост фитомассы сохраняется на уровне 80–100 % от максимума, равного $0,08 \text{ см}^3/\text{сут.}$ (Рисунок 4.3, Таблица 4.5). В начале июня прирост замедляется и к концу месяца снижается до $0,02 \text{ см}^3/\text{сут.}$ В начале июля прирост фитомассы *Viburnum tinus* снова активизируется, его максимум достигает $0,08 \text{ см}^3/\text{сут.}$ – это второй пик активного прироста, который приходится на конец июля. В течение августа интенсивность роста фитомассы незначительная ($0,02$ – $0,03 \text{ см}^3/\text{сут.}$). В начале сентября рост листьев у *Viburnum tinus* резко активизируется, и накопление фитомассы достигает третьего пика, который составляет $0,05 \text{ см}^3/\text{сут.}$ В последующем ростовые процессы затухают и интенсивность накопления фитомассы постепенно снижается. Полное завершение прироста происходит в середине октября.

Самое позднее начало прироста фитомассы листьев в середине мая отмечено у *Nerium oleander* ($0,03 \text{ см}^3/\text{сут.}$). В середине июня происходит резкая

активизация накопления фитомассы, которая в конце июля достигает максимума – 0,63 см³/сут. (Рисунок 4.3, Таблица 4.5). В августе скорость нарастания фитомассы постепенно замедляется и завершается к третьей декаде сентября.

Таким образом, по результатам изучения особенностей сезонного роста вегетативных побегов вечнозеленых интродуцентов *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus*, *Aucuba japonica* и *Nerium oleander* на ЮБК установлено, что сроки возобновления их роста после зимнего покоя весной и окончания – осенью значительно различались, как в зависимости от термического порога, обусловленного генетически, так и от сложившихся погодных условий. Диапазон продолжительности роста побегов изменяется от 71–72 сут. у *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica* до 204 сут. у *Viburnum tinus*.

Выявлены видовые особенности кульминации прироста побегов и фитомассы листьев в течение вегетации. Анализ динамики роста позволил установить, что *Laurus nobilis* и *Nerium oleander* на ЮБК характеризуются одним пиком роста побегов, *Viburnum tinus* и *Aucuba japonica* – двумя, а *Prunus laurocerasus* – тремя. При отсутствии благоприятных гидротермических условий *Aucuba japonica* имеет только один пик роста, который заканчивается, как правило, в первой половине июня. Максимальный суточный прирост побега 3,6 мм отмечается у *Laurus nobilis* во второй декаде мая, у *Nerium oleander* он составляет 8,5–8,8 мм и наблюдается во второй половине июля, у *Viburnum tinus* – в первой половине июля (2,4–3,2 мм), у *Aucuba japonica* – в конце мая (0,7 мм), а у *Prunus laurocerasus* – в конце июля (2,9 мм).

Кульминация прироста фитомассы листьев отмечается у *Laurus nobilis* в конце мая, у *Prunus laurocerasus* – в конце июля – августе, у *Viburnum tinus* – в конце мая и в конце июля, у *Nerium oleander* – в июле. Наибольшим приростом (49,3 см) и накоплением фитомассы листьев (42,3 см³) отличаются однолетние побеги *Nerium oleander*. Достаточно большим потенциалом обладает *Prunus laurocerasus*, с объемом фитомассы годового побега 24,5 см³. Годичный прирост фитомассы побегов *Viburnum tinus*, *Aucuba japonica* и *Laurus nobilis* по сравнению с *Nerium oleander* в 7–8 раз меньше (Plugatar et al., 2021).

4.3 Особенности цветения в условиях Южного берега Крыма

По ритму цветения изученные виды были подразделены на три группы. Осенне-зимне-весеннецветущие – *Viburnum tinus* (цветение начинается в среднем в начале ноября и носит пролонгированный характер, средняя продолжительность – 183 сут.) (Таблица 4.6). Средне-поздневесеннецветущие – *Prunus laurocerasus*, *Aucuba japonica* и *Laurus nobilis* (зацветают во второй-третьей декаде апреля, период цветения длится в среднем 16–24 сут.). Летне-раннеосеннецветущие – *Nerium oleander* (начало цветения отмечается в первой половине июня, период цветения непрерывен и продолжителен вследствие отсутствия летней паузы между приростами побегов разных порядков (Спотарь, 2014), длится 89 сут.).

Таблица 4.6 – Средние многолетние даты бутонизации и цветения вечнозеленых древесных интродуцентов на ЮБК в 2016–2021 гг.

Фенофаза	Показатель	<i>Laurus nobilis</i>	<i>Prunus laurocerasus</i>	<i>Viburnum tinus</i>	<i>Aucuba japonica</i>	<i>Nerium oleander</i>
Бутонизация	Дата	13.IV ± 9	30.III ± 6	13.X ± 28	13.IV ± 9	23.V ± 10
	Cv, %	8,7	6,9	9,6	8,5	6,6
Начало цветения	Дата	23.IV ± 8	12.IV ± 4	3.XI ± 30	16.IV ± 8	10.VI ± 9
	Cv, %	7,1	3,9	9,8	7,4	5,6
Начало массового	Дата	26.IV ± 8	20.IV ± 6	16.IV ± 9	20.IV ± 7	17.VI ± 9
	Cv, %	7,2	5,2	9,0	6,6	5,2
Конец массового цветения	Дата	4.V ± 11	28.IV ± 4	2.V ± 11	28.IV ± 8	24.VIII ±
	Cv, %	8,7	3,0	9,5	6,9	2,7
Конец цветения	Дата	9.V ± 10	6.V ± 4	9.V ± 10	6.V ± 9	7.IX ± 13
	Cv, %	7,7	3,5	7,9	7,0	5,1
Продолжительность цветения, сутки		16 ± 3	24 ± 5	189 ± 32	19 ± 6	89 ± 12

Примечания

1 Cv – коэффициент вариации

2 ± – стандартное отклонение

Наиболее длительный период цветения *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus* и *Aucuba japonica* в годы исследований наблюдался в 2020 г. (выше среднего на 7–42 %), *Laurus nobilis* и *Nerium oleander* – в 2021 г. (выше среднего на 19–25 %). Самое короткое цветение *Nerium oleander* (73 сут.) отмечено в 2017 г., *Prunus laurocerasus* (20 сут.) – в 2018 г., *Laurus nobilis* (13 сут.) – в 2017 и 2018 гг., *Viburnum tinus* (155 сут.) и *Aucuba japonica* (12 сут.) – в 2021 г.

Самое раннее начало цветения *Prunus laurocerasus* отмечено в 2020 г. (06.IV), *Aucuba japonica* – в 2019 г. (06.IV), *Nerium oleander* и *Laurus nobilis* – в 2018 г. (соответственно, 26.V и 12.IV), *Viburnum tinus* – в 2021 г. (1.X). В 2018 г. и 2020 г. весенний период характеризовался преобладанием повышенного температурного режима. Самые поздние сроки зацветания наблюдались у большинства видов в 2017 г. (*Nerium oleander* (16.VI), *Laurus nobilis* (30.IV), *Prunus laurocerasus* (16.IV)) и в 2021 г. (*Prunus laurocerasus* (16.IV), *Aucuba japonica* (28.IV)). В эти годы весна отличалась пониженным температурным режимом. У *Viburnum tinus* наиболее поздно цветение началось в 2020 г. (14.XII).

В ходе наших исследований установлено, что цветение средне-поздневесеннецветущих видов наступает при сумме активных температур выше +5 °С в диапазоне от 548–591 °С (*Prunus laurocerasus*, *Aucuba japonica*) до 667 °С (*Laurus nobilis*); летне-раннеосеннецветущих (*Nerium oleander*) – превышающей 1483 °С, осенне-зимне-весеннецветущих (*Viburnum tinus*) – при накоплении 4487 °С (Таблица 4.7).

Таблица 4.7 – Средние суммы активных температур воздуха выше +5 °С при прохождении фаз бутонизации и цветения вечнозеленых древесных интродуцентов на ЮБК в 2016–2021 гг.

Фенофаза	Показатель	<i>Laurus nobilis</i>	<i>Prunus laurocerasus</i>	<i>Viburnum tinus</i>	<i>Aucuba japonica</i>	<i>Nerium oleander</i>
Бутонизация	$\Sigma t_{>5} \text{ } ^\circ\text{C}$, °С	566 ± 72	428 ± 33	4246 ± 527	556 ± 104	1148 ± 117
	Cv, %	12,7	7,6	12,4	18,6	10,2
Начало цветения	$\Sigma t_{>5} \text{ } ^\circ\text{C}$, °С	667 ± 71	548 ± 19	4487 ± 452	591 ± 96	1483 ± 104
	Cv, %	10,6	3,5	10,1	16,3	7,0
Начало массового	$\Sigma t_{>5} \text{ } ^\circ\text{C}$, °С	706 ± 76	624 ± 18	584 ± 130	635 ± 86	1631 ± 112
	Cv, %	10,8	2,9	22,3	13,5	6,9
Конец массового цветения	$\Sigma t_{>5} \text{ } ^\circ\text{C}$, °С	833 ± 112	740 ± 46	779 ± 176	737 ± 132	3334 ± 118
	Cv, %	13,5	6,3	22,6	17,9	3,5
Конец цветения	$\Sigma t_{>5} \text{ } ^\circ\text{C}$, °С	892 ± 94	851 ± 53	901 ± 145	849 ± 149	3644 ± 234
	Cv, %	10,5	6,2	16,0	17,6	6,4

Примечания

1 $\Sigma t_{>5} \text{ } ^\circ\text{C}$ – суммы активных температур воздуха выше +5 °С

2 Cv – коэффициент вариации

3 ± – стандартное отклонение

Оценка взаимосвязи между фенодатами бутонизации и цветения вечнозеленых интродуцентов и суммами активных температур воздуха выше +5 °С, накопившихся на эти даты показала, что даже при высоких значениях коэффициента корреляции (0,73–0,90) р-значения были для большинства видов выше заданного уровня значимости ($p > 0,05$) (Таблица 4.8). Статистически значимая сильная прямая связь сроков наступления фенофаз с накоплением сумм активных температур из всех исследованных видов выявлена только у *Viburnum tinus* ($r = 0,89 \dots 0,99$, $p \leq 0,05$). Самые низкие значения коэффициентов корреляции были отмечены для *Prunus laurocerasus*.

Таблица 4.8 – Значения коэффициентов корреляции между фенодатами бутонизации и цветения вечнозеленых лиственных интродуцентов и суммами активных температур воздуха выше +5 °С

Фенофазы	<i>Laurus nobilis</i>	<i>Prunus laurocerasus</i>	<i>Viburnum tinus</i>	<i>Aucuba japonica</i>	<i>Nerium oleander</i>
Бутонизация	0,76	0,44	0,99*	0,83	0,81
Начало цветения	0,65	-0,76	0,98*	0,78	0,81
Массовое цветение начало	0,73	-0,21	0,91*	0,64	0,75
Массовое цветение конец	0,90	0,02	0,91*	0,82	0,51
Конец цветения	0,88	0,20	0,89*	0,84	0,80

Примечание

* – достоверно при уровне статистической значимости $p \leq 0,05$

Анализ погодичной изменчивости динамики сезонного развития изученных видов показал, что максимальными значениями среднеквадратического отклонения от 28 до 30 сут., или наибольшей вариабельностью фенодат, характеризуются фенофазы бутонизации и начала цветения *Viburnum tinus*, которые наступают в осенне-зимние месяцы. Для остальных этапов цветения *Viburnum tinus* данный показатель значительно меньше (9–11 сут.) (Таблица 4.6).

Длительность и растянутость периодов бутонизации и начала цветения указывают на лимитирующее влияние внешних факторов. По нашему мнению, высокую погодичную изменчивость сроков бутонизации и начала цветения можно объяснить значительной флуктуацией в годы исследований

гидротермических условий во второй половине вегетационного сезона и осенних месяцев в период развития слабо специализированных генеративных побегов. Подобные результаты были получены ранее при изучении ритмики цветения видов рода *Lonicera* L. в условиях ЮБК, когда самая высокая изменчивость фенодаты начала цветения также была выявлена именно у зимне-раневесеннецветущего вида *Lonicera fragrantissima* Lindl. & J. Paxton. секции *Isica* (Браилко, Кузьмина, 2015).

Проведенные исследования позволили установить, что сдвиги сроков наступления фенофаз бутонизации и цветения у *Prunus laurocerasus* не превышают 4–6 сут., у *Aucuba japonica* – 7–9 сут., у *Laurus nobilis* и *Nerium oleander* составляют от 7 до 13 сут.

Как известно, изменения феноритмики различных видов растений обусловлены с одной стороны их эколого-биологическими особенностями, с другой стороны – воздействием природно-климатических факторов региона произрастания (Fitchett et al., 2015). Поэтому, диапазон сдвига ключевых фенологических фаз можно рассматривать как один из интегральных показателей степени адаптации конкретного вида растений к условиям местообитания (Кищенко, Ольхина, 2017). Эти данные особенно важны для выявления особенностей приспособительной реакции интродуцентов.

Вычисление в ходе статистической обработки данных коэффициентов вариации (C_v) фенодат и сумм активных температур воздуха выше $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$, накопившихся на дату наступления феноявления показало, что сроки наступления фенофаз у *Nerium oleander* остаются относительно стабильными ($C_v=2,7-6,6\%$). Значения коэффициентов вариации по суммам активных температур воздуха свидетельствуют о невысокой их изменчивости при прохождении фаз цветения ($3,5-7\%$) и средней – по датам бутонизации ($10,2\%$). Сочетание низких коэффициентов вариации по обоим показателям в период цветения подтверждает факт зависимости этапов цветения *Nerium oleander* от сумм активных температур воздуха, накопленных к соответствующей фенофазе. Повышение коэффициента

вариации по суммам температур, соответствующим фазе бутонизации, указывает, что ее наступление в значительной степени обусловлено генетически.

Погодичная изменчивость сроков наступления фенофаз бутонизации и цветения *Laurus nobilis* не велика ($C_v=7,1\dots 8,7\%$), в то же время суммы активных температур, соответствующие каждой фенофазе, характеризуются большей изменчивостью ($C_v=10,5\dots 13,5\%$). Это свидетельствует об относительной устойчивости вида к резким изменениям погодных условий, и может являться следствием генетического контроля наступления сроков сезонного развития. Полученные нами данные согласуются с результатами исследований А.Л. Харченко и Г.С. Захаренко (Харченко, Захаренко, 2012).

Очень низким уровнем изменчивости (3,0–5,2 %) по годам отличались фенодаты цветения у *Prunus laurocerasus*. Несколько больше варьировали сроки бутонизации (6,9 %). Для дат наступления начала и массового цветения отмечены относительно стабильные величины сумм активных температур выше +5 °C ($C_v=2,9\dots 3,5\%$), которые можно использовать для прогнозирования сроков их наступления. Коэффициент, характеризующий изменчивость $\Sigma t_{>5^\circ\text{C}}$ для фазы бутонизации, возрастал до 7,6 %.

Если сравнить исследованные виды, то у *Viburnum tinus* заметно больше варьируют, как даты начала бутонизации и этапов цветения ($C_v=7,9\dots 9,8\%$), так и $\Sigma t_{>5^\circ\text{C}}$ этих фенофаз. Уровень изменчивости сумм активных температур при этом возрастал от умеренного ($C_v=10,1\dots 16\%$) до высокого ($C_v=22,3\dots 22,6\%$). Вероятно, сроки наступления упомянутых фенофаз у *Viburnum tinus* определяются не только суммой накопленных активных температур, но и другими параметрами.

У *Aucuba japonica* сроки наступления бутонизации и цветения характеризуются невысоким уровнем изменчивости (6,6–8,8 %). При этом коэффициент вариации сумм активных температур выше 5 °C снижается от среднего в фазах бутонизации и цветения ($C_v=14-19\%$) до низкого для даты прекращения роста побегов (9%).

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

Учитывая происходящее потепление климата, отмечающееся, в том числе и на территории ЮБК с начала 90-х годов XX столетия, значительный теоретический и практический интерес представляет оценка реакции культурных растений, широко используемых в современном озеленении, на рост температур.

Сравнение результатов многолетних исследований сезонного развития *Prunus laurocerasus*, *Aucuba japonica*, *Viburnum tinus*, *Nerium oleander* и *Laurus nobilis* на ЮБК за 1970–1973 гг. (Галушко, 1976; Галушко, 1984) и 1988–1990 гг. (Улейская, 1997) с полученными нами данными свидетельствуют о специфических особенностях реакции вечнозеленых растений на повышение температур (Рисунок 4.4).

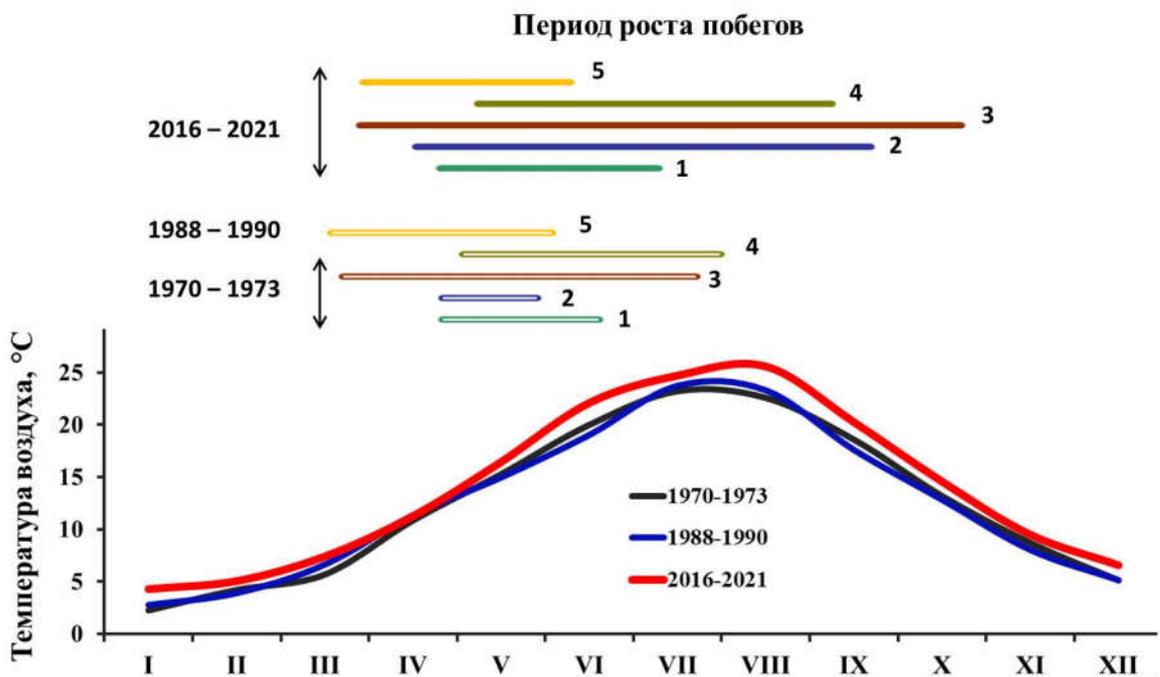


Рисунок 4.4 – Фенологическая реакция вечнозеленых интродуцентов на потепление климата в условиях Южного берега Крыма

Виды интродуцентов: 1 – *Laurus nobilis*; 2 – *Prunus laurocerasus*; 3 – *Viburnum tinus*; 4 – *Nerium oleander*; 5 – *Aucuba japonica*

Анализ изменений средних месячных температур воздуха за рассматриваемые временные периоды показал однозначный их рост в 2016–2021 гг. по сравнению с 1970–1973 и 1988–1990 гг., а также увеличение продолжительности и теплообеспеченности вегетационного периода. Средняя годовая температура воздуха за 2016–2021 гг. была выше на 1,5 °С. За исключением апреля, в течение года среднемесячные температуры воздуха выросли от 1–1,5 °С до 2–3 °С (январь, июнь, август, сентябрь).

Для всех исследованных видов с ростом теплообеспеченности вегетационного периода характерным было смещение на более позднее время сроков окончания роста побегов, которое в зависимости от видовых особенностей колебалось от 6 сут. у *Aucuba japonica* до 38 сут. у *Nerium oleander*.

Смещение сроков окончания роста побегов у *Viburnum tinus* и *Prunus laurocerasus* в 2016–2021 гг. на 90–113 сут., а также увеличение продолжительности периода их роста на 94–122 сут., по нашему мнению, связано с повышением температур в августе – октябре, достигших достаточного уровня для обеспечения непрерывных ростовых процессов у этих видов. Длительность роста побегов за последний период у *Nerium oleander* увеличилась на 33 сут., а у *Laurus nobilis* – на 18 сут. В отличие от предыдущих видов, период роста побегов весной у *Aucuba japonica* сократился на 4 сут.

Реакция на повышение весенних температур не была однонаправленной. Синхронное смещение на ранние сроки начала отрастания побегов до 7 сут. было характерным только для *Prunus laurocerasus*, что указывает на высокую экологическую пластичность вида. Более поздним начало роста побегов стало у *Viburnum tinus*, *Nerium oleander* и *Aucuba japonica* (на 5–12 сут.) и практически без изменений осталось у *Laurus nobilis* (Корсакова, Ковалев, 2022).

Сравнение данных по цветению изучаемых видов интродуцентов на ЮБК, полученных нами за 2016–2021 гг., с показателями более ранних антропоэкологических исследований (1970–1973 и 1982–1983 гг.) (Галушко, 1976; Куликов, 1984), позволило выявить общие и частные особенности реакции

вечнозеленых растений различных феноритмологических групп на повышение температурного режима (Рисунок 4.5).

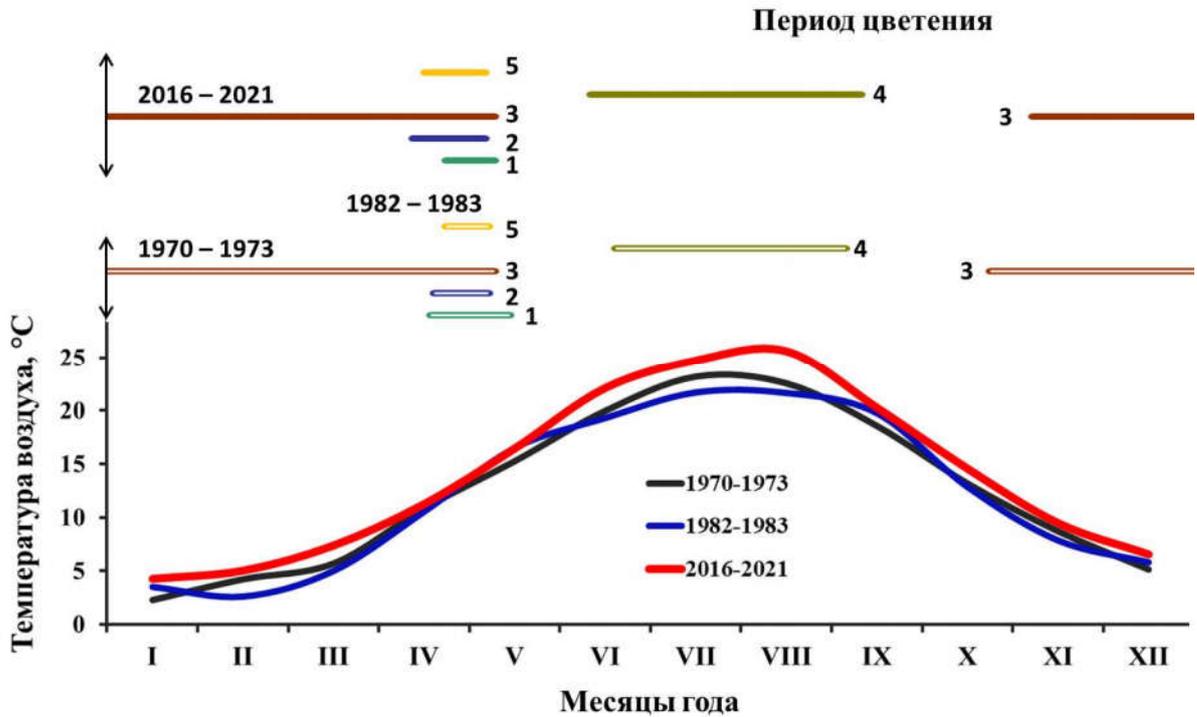


Рисунок 4.5 – Смещение сроков цветения вечнозеленых дендроинтродуцентов различных феноритмологических групп на Южном берегу Крыма при повышении температурного режима. Виды интродуцентов: 1 – *Laurus nobilis*; 2 – *Prunus laurocerasus*; 3 – *Viburnum tinus*; 4 – *Nerium oleander*; 5 – *Aucuba japonica*

Сравнительная оценка по средней многолетней дате сроков прохождения и продолжительности фенофаз цветения вечнозеленых интродуцентов показала, что их фенологическая реакция на однонаправленную трансформацию климата ЮБК в сторону потепления не была одинаковой. Причины различной фенологической реакции организмов на потепление разнообразны и до конца не изучены, но очевидно, что они носят комплексный характер и связаны с проявлением эндогенных и экзогенных механизмов регуляции биоритмов (Минин, Воскова, 2014).

Проведенный анализ тенденций смещений временных границ фенофаз исследованных видов позволил установить, что в XXI веке цветение *Prunus laurocerasus*, *Aucuba japonica* и *Nerium oleander*, относящихся к средне-

поздневесеннецветущим и летне-раннеосеннецветущим ритмологическим группам, начинается в среднем раньше на 7–8 сут. Такой характер реакции вечнозеленых видов, зацветающих в первой половине апреля и июня, можно объяснить значительным ростом температур в марте, мае и июне (соответственно на 2,0, 1,2 и 2,1 °С).

Важным показателем феноритмики, отражающим интенсивность развития, является временной интервал от начала вегетации до цветения. Выявленное сокращение длительности префлорального периода у *Nerium oleander* до 30 %, а у *Aucuba japonica* – до 56 % свидетельствует об ускорении темпов их развития на фоне положительного тренда весенних температур.

Вследствие сохранения относительной стабильности уровня температур в апреле и достаточного в этот период увлажнения почвы для развития растений, сроки окончания цветения *Prunus laurocerasus* и *Aucuba japonica* изменились незначительно (в пределах суток). Благодаря росту температур в августе – сентябре, цветение *Nerium oleander*, согласно нашим данным и данным других исследователей (Спотарь, 2014), в последние десятилетия заканчивается в среднем почти на неделю позже, чем в 70-х годах прошлого столетия. В результате смещения сроков начала и окончания цветения при повышении теплообеспеченности вегетационного периода, продолжительность цветения *Aucuba japonica*, *Prunus laurocerasus* и *Nerium oleander* в XXI веке увеличилась в среднем на 5, 6 и 13 сут. соответственно.

Однако отмеченная закономерность характерна не для всех изученных вечнозеленых видов. Так, цветение *Laurus nobilis* весной наступало на 5 сут. позже по сравнению с 1970–1973 гг., а *Viburnum tinus* осенью – на две недели (Рисунок 4.5). Нетипичная фенологическая реакция *Laurus nobilis* может быть обусловлена влиянием погоды предшествующего года и видовыми особенностями. Из литературных источников следует, что в условиях ЮБК к моменту завершения роста вегетативных побегов *Laurus nobilis*, в пазухах его листьев начинается закладка унисериальных комплексов, из которых при отсутствии выраженного периода покоя развиваются генеративные побеги

различных типов – от простых, несущих одно соцветие, до сложных – генеративно-вегетативных (Харченко, Захаренко, 2012).

Учитывая наши данные и результаты других исследований (Галушко, 1976; Харченко, Захаренко, 2012), можно предположить, что запаздывание начала цветения *Laurus nobilis* на ЮБК в той или иной степени обусловлено смещением сроков закладки унисериальных комплексов вследствие увеличения продолжительности и более позднего (на 20 сут.) окончания роста вегетативных побегов в 2016–2021 гг., чем в 1970–1973 гг. По нашему мнению, в значительной мере этому также может способствовать усиление интенсивности и продолжительности в последние десятилетия позднелетне-осенних засух на фоне повышения теплообеспеченности вегетационного периода, вызывающих торможение дальнейшего развития генеративных органов.

Сдвиг на более поздние сроки начала цветения *Viburnum tinus*, вероятно, связан с усилившимся воздействием гидротермических стрессоров, ростом температур и смещением границ перехода температур в сторону понижения осенью на более поздние сроки (Плугатарь и др., 2015; Корсакова и др., 2019).

Мониторинг сроков и продолжительности цветения *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* показал, что в условиях современного потепления климата на ЮБК, характеризующегося ростом температур и засушливых явлений, происходит смещение начала фенофазы цветения на более поздние сроки при сохранении даты ее окончания. Причины такой нетипичной фенологической реакции можно объяснить совокупным влиянием, как погодных условий определенного года, так и видовыми особенностями. Установлено, что общая продолжительность цветения *Laurus nobilis* за 2016–2021 гг., по сравнению с данными за предыдущий период (1970–1973 гг.) сократилась на 10 сут. (или на 38 %), а *Viburnum tinus* – на 12 сут. (или на 6 %).

Неодинаковая фенологическая реакция исследованных вечнозеленых интродуцентов на изменение некоторых климатических показателей в регионе свидетельствует о различиях лимитирующих факторов среды, оказывающих влияние на их ритмы сезонного роста и развития, что важно учитывать при

создании эффективных насаждений культурфитоценозов в условиях климатических изменений.

Таким образом, по результатам многолетних исследований выполнен анализ динамики фенологического развития и адаптивного состояния *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus*, *Nerium oleander* и *Aucuba japonica*. Низкие коэффициенты вариации фенодат каждой конкретной фенофазы указывают на устойчивость интродуцентов к резким изменениям погоды на ЮБК.

Выявлены фенологические особенности их реакции на одни и те же факторы внешней среды, обусловленные эндогенной ритмикой и неодинаковой требовательностью к экологическим факторам. Пластичность феноритмов изученных вечнозеленых лиственных интродуцентов проявилась в погодичной изменчивости продолжительности и сроков фенофаз в зависимости от погодных условий вегетационных периодов.

Для всех исследованных видов с ростом теплообеспеченности вегетационного периода характерным было смещение на более позднее время сроков окончания ростов побегов, которое в зависимости от видовых особенностей колебалось от 6 сут. у *Aucuba japonica* до 38 сут. у *Nerium oleander*.

Реакция на повышение весенних температур не была однонаправленной. Синхронное смещение на ранние сроки начала отрастания побегов и цветения было характерным только для *Prunus laurocerasus*, что указывает его на высокую экологическую пластичность. Более поздним начало роста побегов стало у *Viburnum tinus*, *Nerium oleander*, *Aucuba japonica*, и практически без изменений осталось у *Laurus nobilis*. На 5 сут. позже наступало цветение *Laurus nobilis*, а *Nerium oleander* – на 6 сут. раньше. Цветение *Viburnum tinus* осенью отмечалось на две недели позже.

Анализ смещения сроков начала и окончания периода цветения показал, что по сравнению со второй половиной XX века, общая продолжительность цветения *Laurus nobilis* в XXI веке сократилась в среднем на 38 %, *Viburnum tinus* – на 6 %, а у *Nerium oleander*, *Prunus laurocerasus* и *Aucuba japonica* – увеличилась соответственно на 15, 25 и 26 %.

Выявленные особенности реакции исследованных вечнозеленых древесных растений на повышение внутрисезонных температур свидетельствуют о различиях в толерантности к данному экологическому фактору, что важно учитывать при создании эффективных насаждений культурфитоценозов.

Высокие адаптивные возможности исследованных видов, проявляющиеся в соответствии модификации их феноритмики изменению внутрисезонных температур и условий увлажнения, говорят о высокой перспективности дальнейшего их использования для современного озеленения курортно-рекреационных территорий юга России в условиях текущих и ожидаемых климатических изменений (Корсакова, Ковалев, 2022; Плугатарь и др., 2022).

РАЗДЕЛ 5

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

Фундаментом транспорта углерода в виде органических соединений в клетках растений являются процессы метаболизма, на которые способна воздействовать динамическая акклиматизация фотосинтеза (Dyson et al., 2016). Характерной особенностью пика активной вегетации растений в южных регионах с недостаточным увлажнением является её совпадение с наступлением гидротермического стресса. По этой причине доступность водных ресурсов в природных и антропогенных экосистемах может являться главным лимитирующим фактором их функционирования (Плугатарь и др., 2015; Plugatar et al., 2019; Plugatar et al., 2021a). Генотип растения определяет предел его адаптационных возможностей к неблагоприятным факторам внешней среды, который в значительной степени зависит от этапа онтогенеза и периода развития этого растения. Растения наиболее уязвимы на этапе активного роста, так как в данный период имеют повышенную чувствительность к стрессу, который нередко вызывает снижение продуктивности и ростовых процессов. Это происходит потому, что во время стресса у растения в первую очередь повреждаются звенья метаболизма, связанные с активным ростом. Показатели $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листа уже не одно десятилетие традиционно используются для сравнительного изучения различных видов и разновидностей растений (Сазонова, 2011; Herrmann et al., 2019).

5.1 Анализ световых зависимостей интенсивности газообмена листьев

Зависимость скорости фотосинтеза от интенсивности фотосинтетически активной радиации описывается световыми кривыми фотосинтеза. По световым

кривым можно определить максимальную фотосинтетическую активность, квантовый выход, точку световой компенсации, а также эффективность использования листьями солнечной радиации. Результаты анализа световых кривых фотосинтеза могут быть использованы для экспресс-диагностики различий конкретных видов растений по отношению к световому фактору и аспектах их адаптации к режиму освещения. В связи с этим были проведены исследования основных параметров световых кривых фотосинтеза у изучаемых видов при различных режимах освещения. Средние значения измеренных максимальных величин дыхания листьев, фотосинтеза и ФАР у исследованных видов растений во время регистрации световой кривой представлены в Таблице 5.1.

Таблица 5.1 – Значения (средние из максимальных) фотосинтетически активной радиации, фотосинтеза и дыхания листьев исследованных растений при измерении световых кривых в различных условиях освещения

Параметры	<i>Nerium oleander</i>	<i>Laurus nobilis</i>	<i>Aucuba japonica</i>	<i>Prunus laurocerasus</i>	<i>Viburnum tinus</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
P _N , мкмольСО ₂ /(м ² с)	$13,9 \pm 3,1$ $12,0 \pm 1,1$	$8,5 \pm 0,4$ $9,4 \pm 0,2$	$7,4 \pm 0,2$ $6,2 \pm 0,5$	$10,1 \pm 0,3$ $10,2 \pm 0,4$	$12,9 \pm 1,0$ $10,7 \pm 0,7$
R _D , мкмольСО ₂ /(м ² с)	$1,6 \pm 0,1$ $0,8 \pm 0,2$	$0,6 \pm 0,2$ $0,4 \pm 0,1$	$0,8 \pm 0,1$ $0,3 \pm 0,1$	$1,5 \pm 0,2$ $0,7 \pm 0,2$	$1,4 \pm 0,5$ $0,7 \pm 0,1$
P _{gmax} , мкмольСО ₂ /(м ² с)	$15,3 \pm 3,2$ $12,3 \pm 1,3$	$9,2 \pm 0,5$ $9,3 \pm 0,6$	$8,2 \pm 0,3$ $6,3 \pm 1,2$	$11,6 \pm 0,5$ $11,2 \pm 1,1$	$14,3 \pm 0,7$ $11,4 \pm 0,6$
К _p , мкмольСО ₂ /ммоль фотонов	$8,6 \pm 2,0$ $18,9 \pm 1,5$	$5,8 \pm 0,3$ $17,1 \pm 0,6$	$5,6 \pm 0,2$ $13,3 \pm 2,1$	$6,0 \pm 0,5$ $10,0 \pm 1,7$	$7,9 \pm 0,4$ $17,1 \pm 4,3$
К _{рэ}	$9,6 \pm 1,1$ $16,8 \pm 5,8$	$15,8 \pm 3,5$ $26,1 \pm 4,6$	$10,4 \pm 1,1$ $21,0 \pm 4,0$	$8,0 \pm 1,0$ $13,8 \pm 7,4$	$11,5 \pm 2,8$ $18,4 \pm 3,4$

Примечания

1 В числителе – условия открытого грунта: полное освещение

2 В знаменателе – условия теплицы: умеренное затенение

3 ФАР – фотосинтетически активная радиация

4 P_N, P_{gmax} и R_D – максимальная скорость нетто-фотосинтеза, брутто-фотосинтеза и темнового дыхания

5 К_p – показатель использования ФАР при фотосинтезе

6 К_{рэ} – коэффициент фотосинтетической эффективности, безразмерный

7 ± – стандартное отклонение

Сравнительный анализ данных показал, что при комфортных внешних условиях произрастания (хорошее водоснабжение, благоприятная температура, полное освещение) самой высокой фотосинтетической способностью характеризовался *Nerium oleander*. Интенсивность нетто-фотосинтеза листьев у этого вида была в среднем на 64–97 % выше, чем у листьев *Aucuba japonica* и *Laurus nobilis*, на 38–45 % – чем у *Prunus laurocerasus* и на 8–13 % – чем у *Viburnum tinus* (Таблица 5.1). Кривая светового насыщения фотосинтеза у *Nerium oleander* выходила на плато при значениях ФАР выше 1000 мкмоль/(м² с) (50–60 % от полного освещения). Выход фотосинтеза на плато светового насыщения у *Laurus nobilis*, *Viburnum tinus* и *Prunus laurocerasus* был зарегистрирован при более низких уровнях ФАР (800–1000 мкмоль/(м² с)), а у *Aucuba japonica* – при 600–700 мкмоль/(м² с). При высоких интенсивностях ФАР было выявлено фотоингибирование фотосинтеза у *Aucuba japonica* (выше 1300 мкмоль/(м² с)), *Prunus laurocerasus* (выше 1200–1400 мкмоль/(м² с)) и *Viburnum tinus* (выше 1400–1500 мкмоль/(м² с)). Вследствие избыточной интенсивности света и перегрева, отмечены повреждения листьев у *Aucuba japonica*, которые проявлялись в виде краевого некроза, полного высыхания и отмирания значительной их части или возникновения хлороза (Корсакова, 2017; Ковалев, Ильницкий, 2018).

Темновое дыхание листьев *Viburnum tinus*, *Prunus laurocerasus* и *Nerium oleander* в условиях полного освещения было в 2–2,5 раза выше, чем у *Aucuba japonica* и *Laurus nobilis*. Данный факт указывает, что для компенсации CO₂ газообмена им необходимо большее количество света.

При умеренном затенении происходило снижение скорости нетто-фотосинтеза у *Nerium oleander* в среднем на 16 %, а у *Viburnum tinus* и *Aucuba japonica* – на 19–21 %. В отличие от них, в условиях умеренного затенения отмечено повышение скорости ассимиляции CO₂ листьями *Prunus laurocerasus* и *Laurus nobilis* на 1 и 11 % соответственно.

По сравнению с условиями полной инсоляции, при умеренном затенении у сформировавшихся листьев всех исследованных видов использование ФАР при фотосинтезе возросло в несколько раз. Величины показателя *K_p* у *Laurus nobilis*

выросли в 2,9 раза, у *Aucuba japonica*, *Viburnum tinus* и *Nerium oleander* – в 2,2–2,4 раза, а у *Prunus laurocerasus* – в 1,5–1,7 раз. Вместе с тем, в ходе эксперимента вариации значений $Kpэ$ (коэффициент эффективности фотосинтеза) имели значительные различия, как в динамике, так и по величинам. $Kpэ$ характеризует максимально возможную эффективность газообмена и отражает физиологическое состояние определенного вида в конкретных условиях обитания. Он очень чувствителен по отношению к факторам среды обитания и является видоспецифичным показателем (Лархер, 1978).

Результаты анализа расчетов выявили, что среди исследованных видов растений наиболее низкой экономичностью фотосинтеза характеризуются *Prunus laurocerasus* и *Nerium oleander*, а наиболее высокой – *Laurus nobilis*. Сравнение величин $Kpэ$ в условиях полного освещения и умеренного затенения показало его повышение на 60–75 % у *Viburnum tinus*, *Nerium oleander*, *Prunus laurocerasus* и *Laurus nobilis*. Вместе с тем, при затенении эффективность фотосинтеза у *Aucuba japonica* выросла более чем в два раза. В условиях различной освещенности различия показателей были статистически значимы ($p < 0,05$).

На основании анализа световых зависимостей ассимиляции CO_2 листьями исследуемых растений была подтверждена корректность выводов, основанных на проведенных измерениях. Самая низкая скорость фотохимических реакций была выявлена у *Aucuba japonica*, а самая высокая – у *Nerium oleander*. При использовании данной модели P_N/I -зависимости изменения скорости нетто-фотосинтеза на 97–99 % объясняются вариацией интенсивности фотосинтетически активной радиации (Таблица 5.2).

При описании P_N/I -зависимостей к одним из наиболее часто используемых и самых старых, относится параметр субстратной световой константы I_K , который был введен Дж.Ф. Толлингом (Talling, 1957). Данный параметр равен значению ФАР в точке пересечения линии начального наклона световой кривой с максимальной интенсивностью фотосинтеза ($I_K = P_{gmax}/\varphi(I_0)$). По величине данного параметра (I_K) можно судить об адаптационных способностях вида, так как данный параметр является характеристикой световых условий, при которых

фотосинтез ограничивают темновые реакции, при которых запускаются защитные механизмы растения (Гаевский и др., 2012). Особенности темновых реакций фотосинтеза определяются работой механизмов адаптации к изменению режима освещения его фотофизических и фотохимических стадий. Часто низкий показатель IK свидетельствует о том, что высокая ФАР используется неэффективно, но не означает, что низкая ФАР используется эффективно, и наоборот (Henley, 1993).

Таблица 5.2 – 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>
P_{gmax} , мкмоль CO_2 / (м ² с)	$\frac{14,1 \pm 2,6}{11,5 \pm 0,9}$	$\frac{8,7 \pm 0,8}{8,7 \pm 0,5}$	$\frac{7,8 \pm 0,5}{4,9 \pm 0,1}$	$\frac{10,6 \pm 0,5}{10,8 \pm 1,5}$	$\frac{13,1 \pm 0,7}{11,0 \pm 0,6}$
$\Phi(I_0)$, мкмоль CO_2 / (мкмоль фотонов)	$\frac{0,08 \pm 0,01}{0,11 \pm 0,01}$	$\frac{0,04 \pm 0,01}{0,08 \pm 0,01}$	$\frac{0,07 \pm 0,01}{0,07 \pm 0,01}$	$\frac{0,04 \pm 0,01}{0,11 \pm 0,02}$	$\frac{0,09 \pm 0,02}{0,10 \pm 0,01}$
$\Phi(I_{comp})$, мкмоль CO_2 / (мкмоль фотонов)	$\frac{0,06 \pm 0,01}{0,10 \pm 0,02}$	$\frac{0,04 \pm 0,01}{0,08 \pm 0,01}$	$\frac{0,06 \pm 0,01}{0,07 \pm 0,01}$	$\frac{0,04 \pm 0,01}{0,10 \pm 0,02}$	$\frac{0,08 \pm 0,02}{0,09 \pm 0,01}$
R_D , мкмоль CO_2 / (м ² с)	$\frac{1,6 \pm 0,1}{0,8 \pm 0,3}$	$\frac{0,7 \pm 0,3}{0,4 \pm 0,1}$	$\frac{0,8 \pm 0,1}{0,3 \pm 0,1}$	$\frac{1,0 \pm 0,1}{0,6 \pm 0,3}$	$\frac{1,0 \pm 0,2}{0,4 \pm 0,1}$
I_{comp} , мкмоль/(м ² с)	$\frac{23,6 \pm 1,4}{8,6 \pm 4,1}$	$\frac{19,0 \pm 10,7}{4,9 \pm 0,6}$	$\frac{13,3 \pm 1,7}{4,8 \pm 0,4}$	$\frac{27,5 \pm 10,2}{5,8 \pm 3,8}$	$\frac{11,4 \pm 3,2}{4,0 \pm 0,8}$
I_k , мкмоль/(м ² с)	$\frac{163 \pm 13}{101 \pm 1}$	$\frac{201 \pm 33}{111 \pm 10}$	$\frac{119 \pm 6}{67 \pm 6}$	$\frac{280 \pm 103}{102 \pm 14}$	$\frac{147 \pm 37}{114 \pm 18}$
I_{sat} , мкмоль/(м ² с)	$\frac{1387 \pm 214}{918 \pm 309}$	$\frac{1190 \pm 206}{493 \pm 73}$	$\frac{1283 \pm 187}{402 \pm 47}$	$\frac{927 \pm 142}{642 \pm 87}$	$\frac{1029 \pm 256}{621 \pm 230}$
β , (м ² с)/ (мкмоль фотонов)	$\frac{12e-5 \pm 5e-5}{18e-5 \pm 10e-5}$	$\frac{17e-5 \pm 6e-5}{49e-5 \pm 10e-5}$	$\frac{9e-5 \pm 3e-5}{46e-5 \pm 13e-5}$	$\frac{33e-5 \pm 3e-5}{27e-5 \pm 9e-5}$	$\frac{16e-5 \pm 5e-5}{40e-5 \pm 28e-5}$
γ , (м ² с)/ (мкмоль фотонов)	$\frac{4e-3 \pm 1e-3}{7e-3 \pm 1e-3}$	$\frac{3e-3 \pm 1e-3}{5e-3 \pm 1e-3}$	$\frac{7e-3 \pm 1e-3}{10e-3 \pm 2e-3}$	$\frac{2e-3 \pm 1e-3}{7e-3 \pm 2e-3}$	$\frac{5e-3 \pm 1e-3}{5e-3 \pm 1e-3}$
P_{gk} , мкмоль CO_2 / (м ² с)	$\frac{8,1 \pm 1,8}{6,5 \pm 0,7}$	$\frac{5,1 \pm 0,5}{5,4 \pm 0,3}$	$\frac{4,3 \pm 0,2}{2,9 \pm 0,1}$	$\frac{6,9 \pm 0,7}{6,3 \pm 1,2}$	$\frac{7,5 \pm 0,5}{6,6 \pm 0,3}$
I_{max} , мкмоль/(м ² с)	$\frac{845 \pm 21}{540 \pm 24}$	$\frac{750 \pm 95}{438 \pm 54}$	$\frac{600 \pm 15}{312 \pm 8}$	$\frac{789 \pm 138}{517 \pm 55}$	$\frac{733 \pm 113}{517 \pm 134}$
$P_{N(I_{max})}$, мкмоль CO_2 / (м ² с)	$\frac{12,2 \pm 2,8}{10,5 \pm 1,2}$	$\frac{7,6 \pm 0,4}{8,3 \pm 0,6}$	$\frac{6,6 \pm 0,3}{4,5 \pm 0,0}$	$\frac{9,5 \pm 0,5}{10,2 \pm 2,0}$	$\frac{11,9 \pm 1,0}{10,5 \pm 0,8}$
R^2 , %	$\frac{98,3 \pm 0,9}{98,0 \pm 0,1}$	$\frac{99,0 \pm 0,1}{98,0 \pm 0,4}$	$\frac{98,3 \pm 0,4}{97,0 \pm 0,7}$	$\frac{97,0 \pm 0,5}{98,3 \pm 0,4}$	$\frac{97,0 \pm 0,5}{99,0 \pm 0,1}$
SSE	$\frac{15,4 \pm 17,8}{25,1 \pm 7,6}$	$\frac{6,1 \pm 2,1}{8,7 \pm 0,9}$	$\frac{8,1 \pm 3,2}{7,8 \pm 3,2}$	$\frac{13,5 \pm 2,8}{3,2 \pm 1,6}$	$\frac{15,9 \pm 4,4}{2,0 \pm 0,8}$

Самые высокие диапазоны изменения I_K , (45% и 64% соответственно) были выявлены у *Laurus nobilis* и *Prunus laurocerasus*, что указывает на широкую экологическую амплитуду этих видов по отношению к световому фактору. Скорость брутто-фотосинтеза у *Laurus nobilis* в области световой константы (P_{gIk}) при умеренном затенении была даже выше, чем при полном освещении. Затенение приводило к повышению эффективности фотосинтетического аппарата при малых интенсивностях ФАР, что можно объяснить образованием мощного пигментного комплекса (Болондинский, Виликайнен, 2014). Анализ величин I_{comp} , I_K , $\Phi_{(I_0)}$, $\Phi_{(I_{comp})}$ 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.

Небольшая амплитуда изменений и невысокие величины I_K указывают на неэффективное использование высоких интенсивностей радиации *Viburnum tinus*, однако снижение величины I_{comp} в условиях затенения (почти в три раза) указывает на то, что растение теневыносливо и хорошо адаптируется к низкой инсоляции. Самая низкая величина светового компенсационного пункта (4,0 мкмоль/(м² с)) среди анализируемых видов свидетельствует о способности *Viburnum tinus* поглощать CO₂ при слабом уровне освещения, когда у других видов происходит его выделение.

В отличие от *Viburnum tinus*, у *Nerium oleander* при полном освещении средняя величина I_{comp} была в два раза выше (23,6 мкмоль/(м² с)), скорость темнового дыхания составляла 1,6 мкмольСО₂/(м² с), а световое насыщение происходило при ФАР 800–1200 мкмоль/(м² с), что свидетельствует о его высоком светолюбии. При этом выявлено существенное снижение световой константы при затенении (на 38%), параметра I_K и величины угла наклона начального участка P_N/I -кривой, что указывает на способность *Nerium oleander* достаточно эффективно использовать при фотосинтезе ФАР в области невысоких интенсивностей и высокую пластичность.

Самой низкой интенсивностью фотосинтеза, самым эффективным использованием низких уровней ФАР, а также невысокими скоростями темнового дыхания характеризовалась *Aucuba japonica*, которая оказалась самой теневыносливым среди включенных в исследование видов. В сравнении с остальными видами, световое насыщение *Aucuba japonica* наступало при освещенности в 1,5–2 раза ниже: в условиях умеренного затенения – при 270–320 мкмоль/(м² с), при полном освещении – 570–680 мкмоль/(м² с). При этом происходило снижение параметра I_к на 44 %.

Таким образом, в результате анализа параметров P_N/I-кривых определены кардинальные точки световых кривых пяти вечнозеленых лиственных видов интродуцентов, установлено повышение эффективности использования ими ФАР при ухудшении световых условий, что свидетельствует о высокой степени адаптации фотосинтетического аппарата *Nerium oleander*, *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica*, *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus* к умеренному затенению.

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

Установлено, что при отсутствии стрессовых воздействий дефицита влаги и высоких температур, самой высокой интенсивностью нетто-фотосинтеза листьев обладает *Nerium oleander*.

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 значения освещенности.

Важными адаптационными признаками *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica* и *Viburnum tinus*, позволяющими им существовать в условиях затенения достаточно длительное время, является сдвиг светового компенсационного пункта в область ФАР 4–5 мкмоль/(м² с) и более высокая крутизна световой кривой, дающие

возможность фотосинтетическому аппарату эффективно использовать низкую освещенность и сохранять положительный углеродный баланс в условиях сильного затенения.

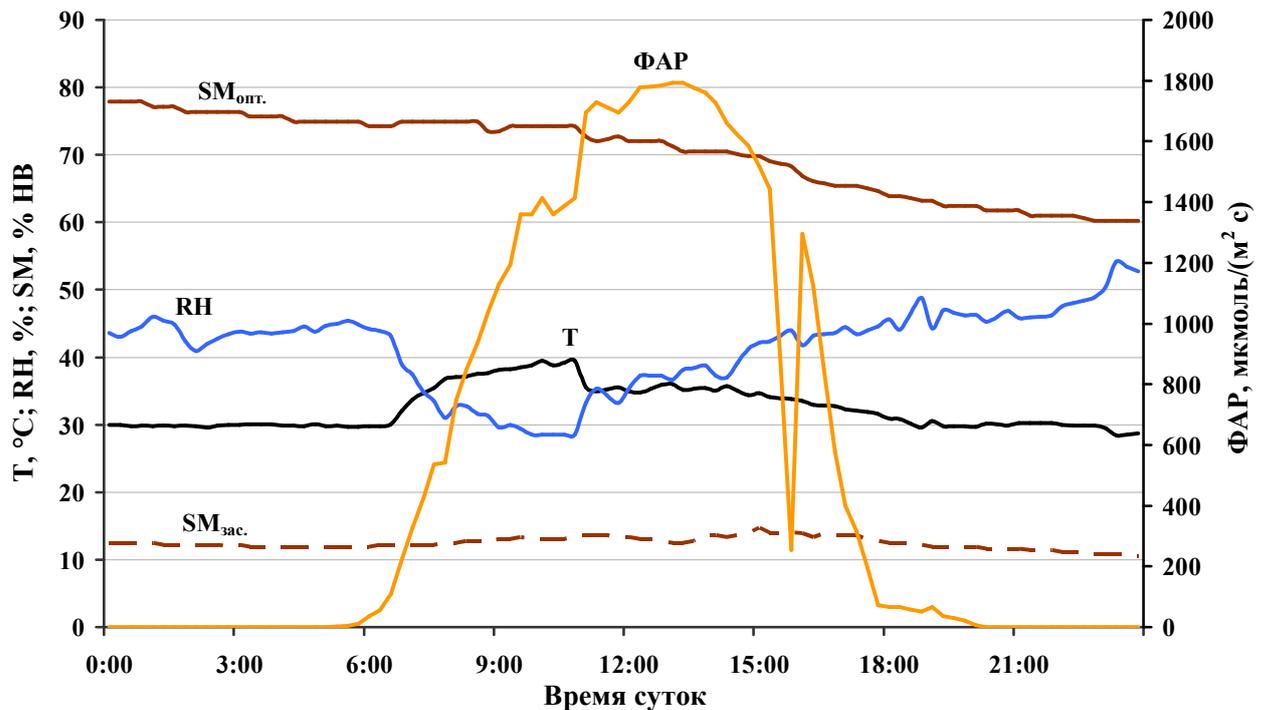
5.2 Особенности суточных колебаний интенсивности углекислотного и водного газообмена в условиях разной водообеспеченности

Одной из малоизученных проблем остается вопрос реакций фотосинтетического аппарата вечнозеленых лиственных растений на меняющиеся условия внешней среды в суточной динамике. Многолетние исследования $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена на одних и тех же видах в суточной динамике позволяют выявить особенности каждого вида: эколого-физиологические, степень адаптации и устойчивости к факторам среды. В условиях ЮБК в период активной вегетации растений на фоне высоких температур главным лимитирующим фактором для функционирования культурных фитоценозов является засуха, которая вызывает в летние месяцы у растений температурный и водный стресс (Плугатарь и др., 2015; Корсакова и др., 2018).

В связи с этим, для всех пяти видов вечнозеленых лиственных интродуцентов был определен характер суточной динамики основных параметров $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена. В течение полных суток в самый жаркий летний период года были получены кривые суточного хода нетто-фотосинтеза, суммарного дыхания, устьичной проводимости, транспирации и параметров окружающей среды, как в условиях оптимального увлажнения почвы (при поливе), так и при засухе (Рисунки 5.1 – 5.10). На рисунках представлена динамика измеренных параметров в ясные, малооблачные дни, которые наиболее характерны для второй, самой засушливой половины летнего периода на ЮБК.

Во время измерений суточной динамики $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена *Nerium oleander*, максимальная температура воздуха на уровне растений в предполуденные часы достигала 38–39 °С, относительная влажность воздуха

опускалась до 28 %, влажность почвы под контрольными растениями, где проводились поливы находилась в пределах 70 % от НВ, в условиях засухи – около 14 % от НВ (Рисунок 5.1).



T – температура воздуха, °C; RH – влажность воздуха, %; SM_{опт.}, SM_{зас.} – соответственно влажность почвы при оптимальном увлажнении и водном дефиците, % НВ; ФАР – фотосинтетически активная радиация, мкмоль/(м² с)

Рисунок 5.1 – Суточная динамика параметров окружающей среды во время измерения CO₂/H₂O-газообмена *Nerium oleander*

Анализ динамики суточного хода показал, что пик нетто-фотосинтеза у *Nerium oleander* при оптимальном увлажнении почвы приходится на 11–12 часов и составляет около 26 мкмольCO₂/(м² с), что является максимумом среди всех пяти изучаемых видов вечнозеленых растений (Рисунок 5.2А). Высокая интенсивность нетто-фотосинтеза *Nerium oleander* при оптимальном увлажнении наблюдается с 8 до 15 часов. Ярко выраженной депрессии нетто-фотосинтеза в полуденные часы не отмечено.

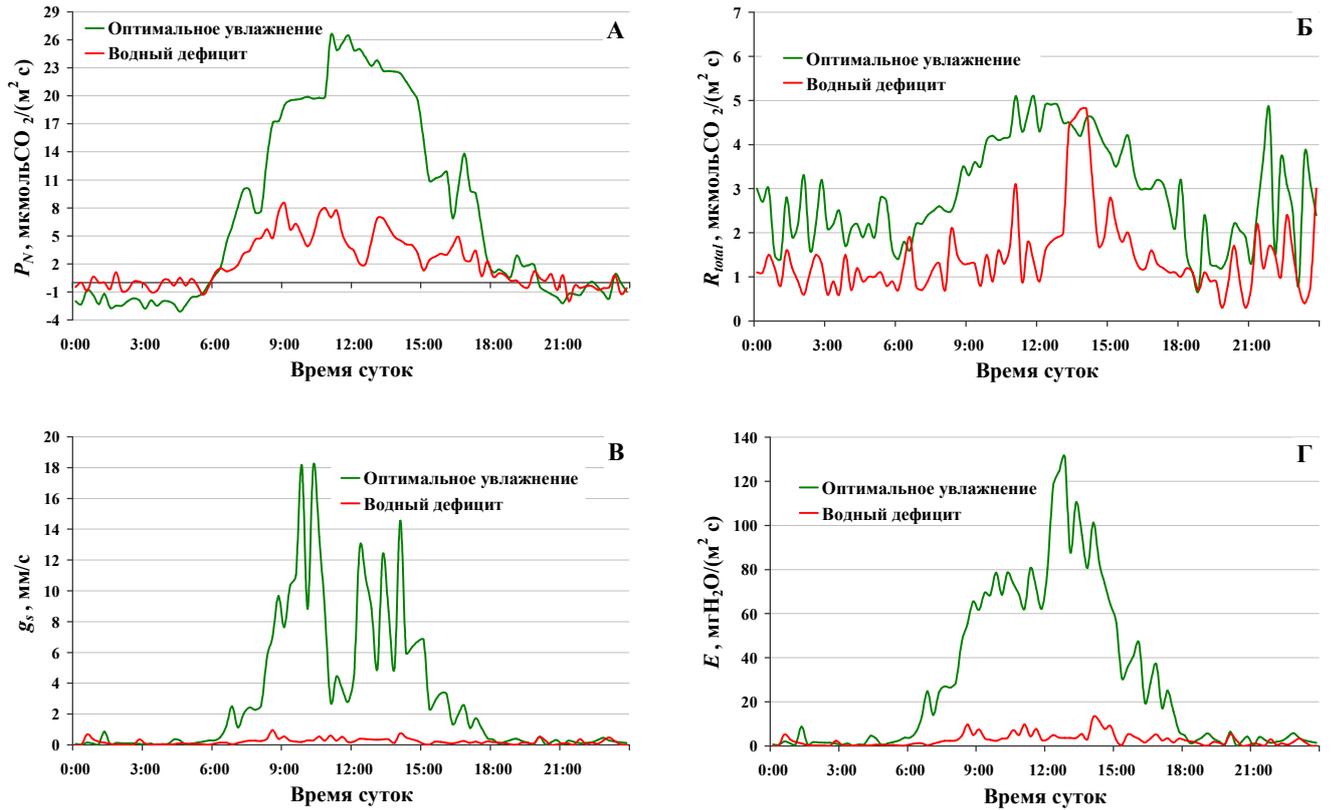
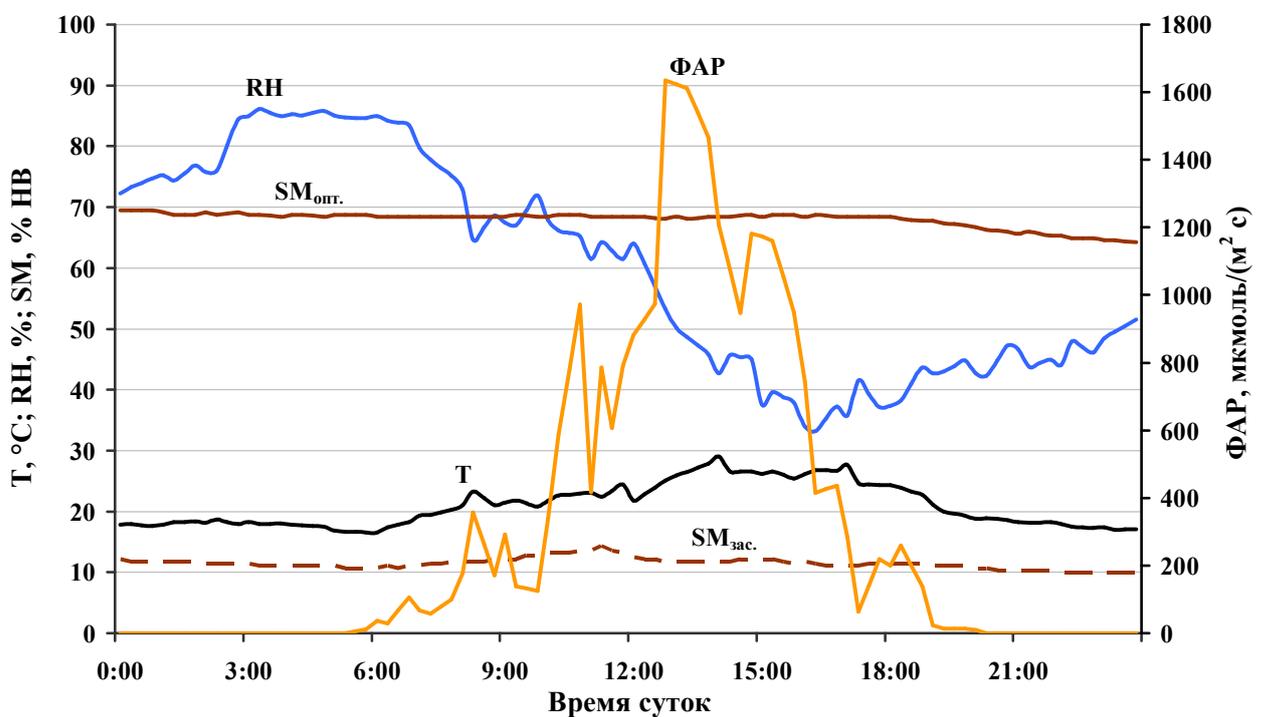


Рисунок 5.2 – Суточная динамика интенсивности $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена *Nerium oleander* в разных условиях влагообеспеченности (А – интенсивность нетто-фотосинтеза, Б – суммарное дыхание, В – устьичная проводимость, Г – интенсивность транспирации)

В условиях засухи интенсивность нетто-фотосинтеза уже в 9 часов утра достигает максимума, после которого, наоборот, постепенно снижается, испытывая три депрессии в 10, 13 и 15 часов. Последнюю депрессию, отмеченную в 15 часов, и в целом падение интенсивности нетто-фотосинтеза после 9 часов можно связать с постепенным возрастанием суммарного дыхания, пик которого приходится на 14 часов (Рисунок 5.2Б). Устьичная проводимость и транспирация у растения в условиях засухи для этого времени суток обладает лишь незначительным всплеском (Рисунок 5.2В, Г), в то время как при оптимальном увлажнении в 14 часов можно наблюдать суточный максимум транспирации и высокие значения устьичной проводимости.

Полуденная депрессия фотосинтеза в результате повышения температуры листа, очевидно, вызвана водным дефицитом в тканях растений, закрытием устьиц, а также накоплением ассимилянтов (Кузнецов, 2005).

Во время измерения основных показателей $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена *Laurus nobilis* максимальные температуры воздуха в послеполуденные часы поднимались до 28–29 °С, относительная влажность воздуха опускалась до 33 %, влажность почвы в условиях полива составляла 68 % от НВ, засухи – около 13 % от НВ (Рисунок 5.3).



T – температура воздуха, °С; RH – влажность воздуха, %; SM_{опт.}, SM_{зас.} – соответственно влажность почвы при оптимальном увлажнении и водном дефиците, % НВ; ФАР – фотосинтетически активная радиация, мкмоль/(м² с)

Рисунок 5.3 – Суточная динамика параметров окружающей среды во время измерения $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена *Laurus nobilis*

Для *Laurus nobilis* высокий уровень нетто-фотосинтеза отмечался с 8 часов и продолжался до 18 часов (Рисунок 5.4А). Некоторые колебания интенсивности фотосинтеза в первой половине суток можно объяснить изменениями ФАР, вызванными небольшой кратковременной облачностью. Выраженной полуденной

депрессии фотосинтеза также не было отмечено вследствие того, что температуры воздуха во время измерений не поднимались выше критических значений для этого вида. Пик нетто-фотосинтеза при оптимальном увлажнении почвы для этого вида приходился на 13 часов и составлял около $9 \text{ мкмольСО}_2/(\text{м}^2 \text{ с})$.

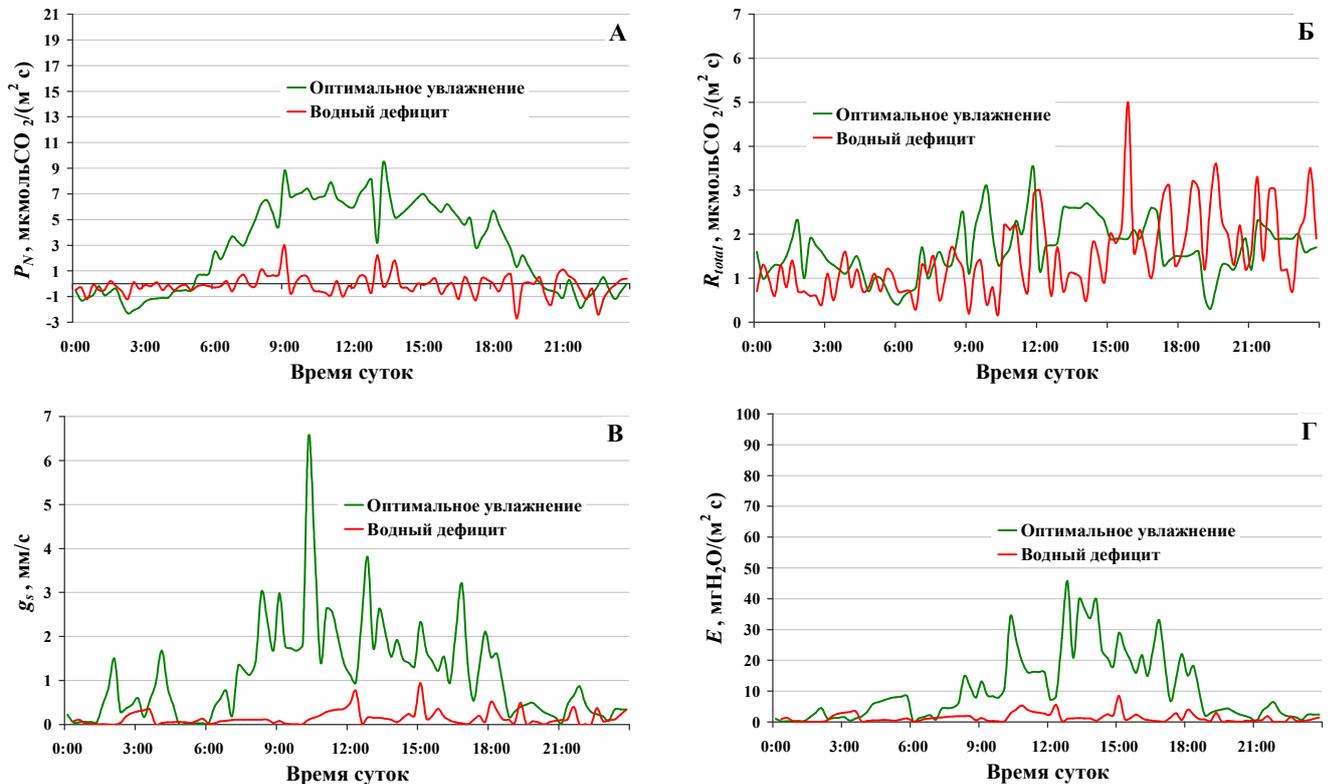
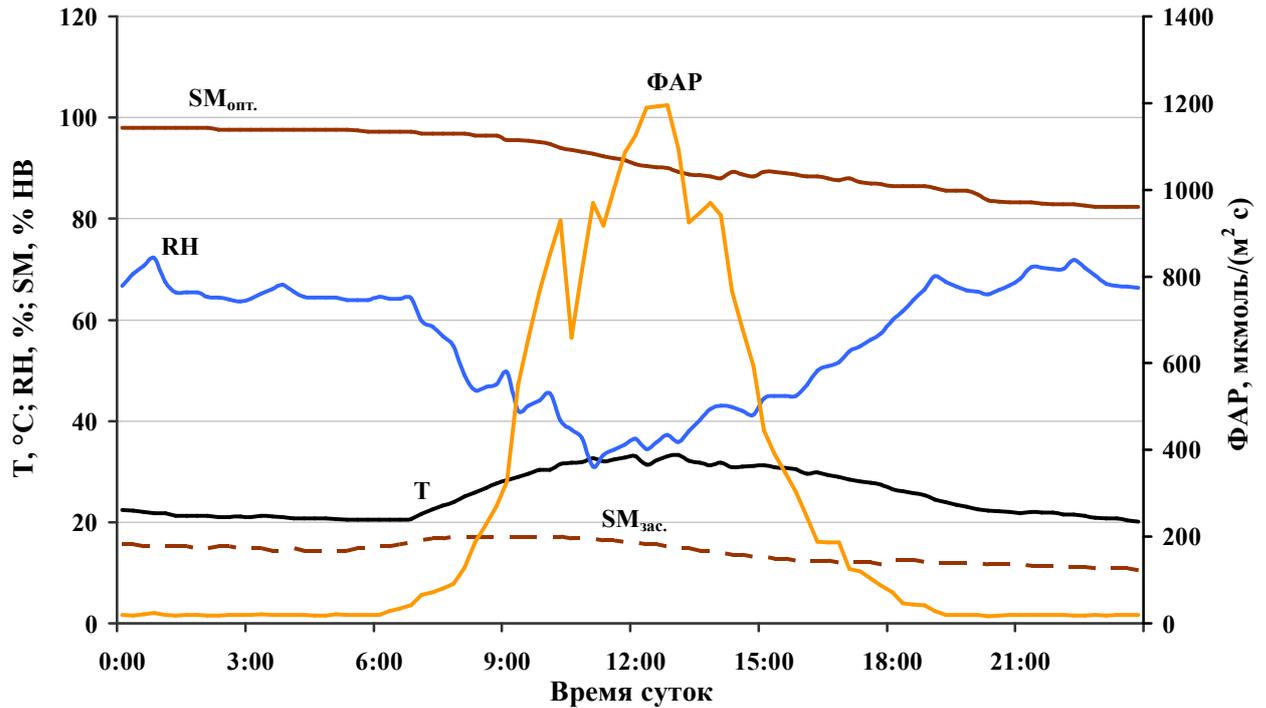


Рисунок 5.4 – Суточная динамика интенсивности $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена *Laurus nobilis* в разных условиях влагообеспеченности (А – интенсивность нетто-фотосинтеза, Б – суммарное дыхание, В – устьичная проводимость, Г – интенсивность транспирации)

Небольшое снижение интенсивности нетто-фотосинтеза у *Laurus nobilis* после 13 часов можно связать с высоким уровнем транспирации (Рисунок 5.4В, Г).

При измерении параметров $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена *Aucuba japonica* максимальная температура воздуха в полуденные часы достигала $32\text{--}33 \text{ }^\circ\text{C}$, относительная влажность воздуха снижалась до 33 %, влажность почвы в условиях полива составляла около 90 % от НВ, засухи – около 17 % от НВ (Рисунок 5.5).



T – температура воздуха, °C; RH – влажность воздуха, %; SM_{опт.}, SM_{зас.} – соответственно влажность почвы при оптимальном увлажнении и водном дефиците, % HB; ФАР – фотосинтетически активная радиация, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \text{ c})$
 Рисунок 5.5 – Суточная динамика параметров окружающей среды во время измерения $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена *Aucuba japonica*

Для *Aucuba japonica* высокий уровень нетто-фотосинтеза, который отмечается с 9 до 15 часов, не имеет особо выраженных депрессий (Рисунок 5.6А). Небольшое снижение интенсивности фотосинтеза в полуденные часы вызвано повышением температуры воздуха до 33 °C. Пик нетто-фотосинтеза при оптимальном увлажнении для этого вида приходится на 9 часов и составляет около $8 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \text{ c})$, незначительно снижаясь до $6 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \text{ c})$ в 11 часов.

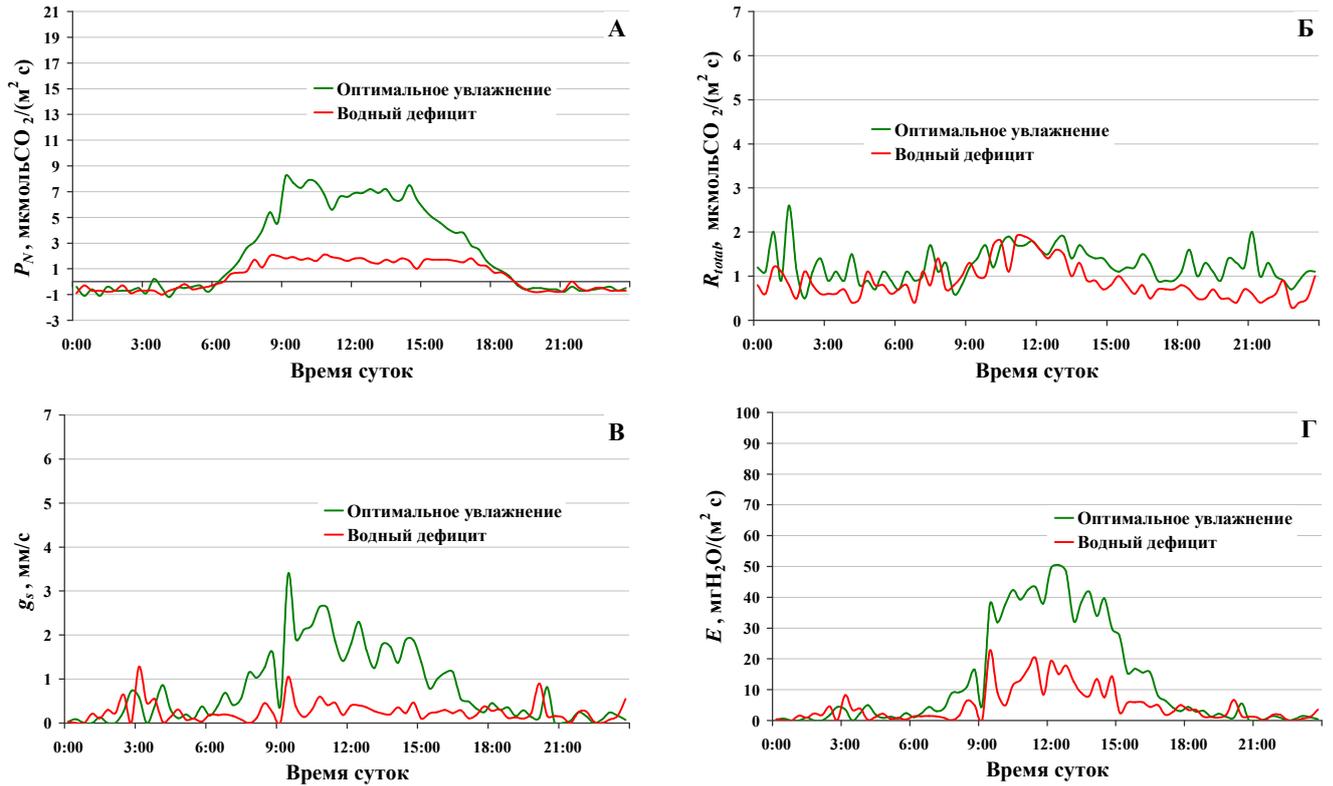
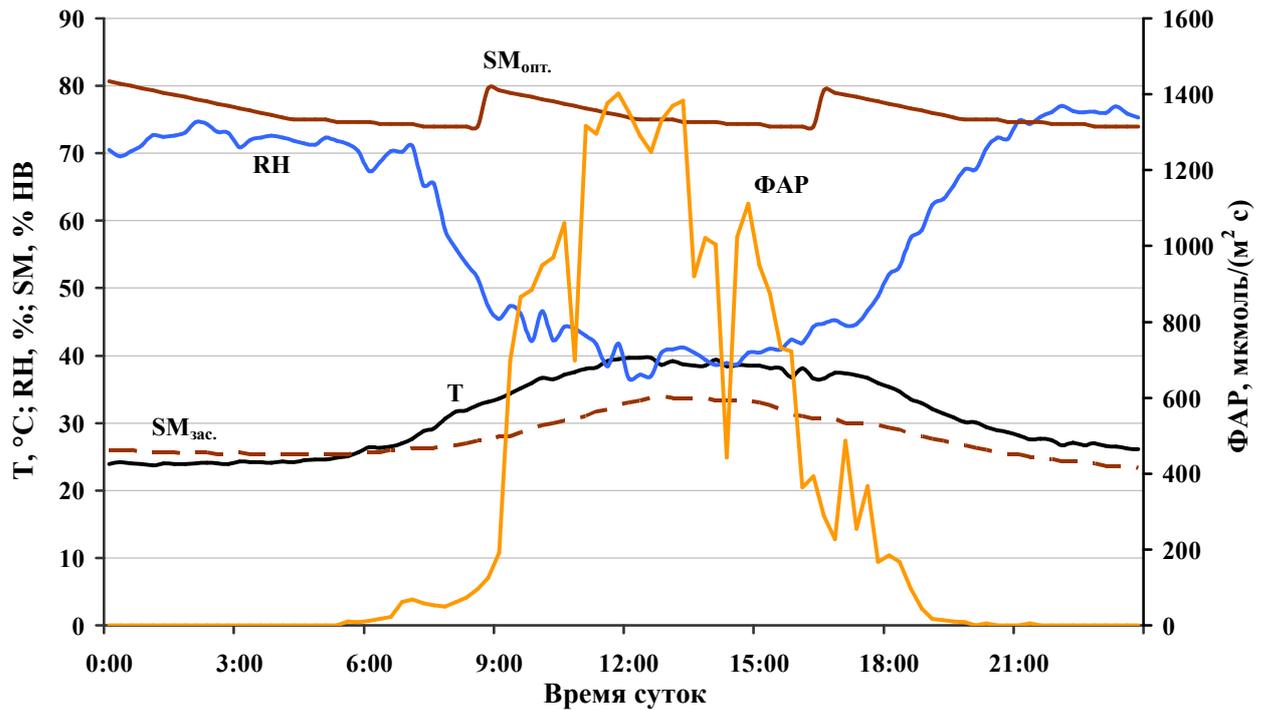


Рисунок 5.6 – Суточная динамика интенсивности $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена *Aucuba japonica* в разных условиях влагообеспеченности (А – интенсивность нетто-фотосинтеза Б – суммарное дыхание, В – устьичная проводимость, Г – интенсивность транспирации)

В сравнении с оптимальным увлажнением, в условиях засухи *Aucuba japonica* ведёт себя практически так же, с поправкой на меньшие значения интенсивности нетто-фотосинтеза, устьичной проводимости и транспирации (Рисунок 5.6А, В, Г). Только в случае с суммарным дыханием величина этого параметра остаётся неизменной у растений при разных уровнях почвенной влаги. Лишь после 14 часов и до конца суток в условиях засухи наблюдается меньший уровень суммарного дыхания, по сравнению с условиями оптимального увлажнения (Рисунок 5.6Б).

Максимальная температура воздуха во время измерений параметров $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена *Prunus laurocerasus* в полуденные часы достигала 38–39 °С, относительная влажность воздуха снижалась до 36–40 %, влажность почвы в условиях полива составляла около 75 % от НВ, засухи – около 25–30 % от НВ (Рисунок 5.5).



T – температура воздуха, °C; RH – влажность воздуха, %; SM_{опт.}, SM_{зас.} – соответственно влажность почвы при оптимальном увлажнении и водном дефиците, % HB; ФАР – фотосинтетически активная радиация, мкмоль/(м² с)

Рисунок 5.7 – Суточная динамика параметров окружающей среды во время измерения CO₂/H₂O-газообмена *Prunus laurocerasus*

Для *Prunus laurocerasus* высокий уровень нетто-фотосинтеза, который отмечается с 8 до 18 часов, имеет одну дневную депрессию в 12–13 часов, очевидно обусловленную высокими температурами воздуха (Рисунок 5.8А). Пик нетто-фотосинтеза при оптимальном увлажнении почвы для этого вида приходится на 9 часов и достигает около 11 мкмольСО₂/(м² с). Рисунок кривой нетто-фотосинтеза *Prunus laurocerasus* схож с таковым у *Aucuba japonica*, однако имеет и отличие для растений *Prunus laurocerasus* в условиях дефицита почвенной влаги: после 12 часов и до конца светового дня происходит резкое снижение уровня нетто-фотосинтеза с 2–3 до 0–1 мкмольСО₂/(м² с), что также можно объяснить высокими температурами воздуха.

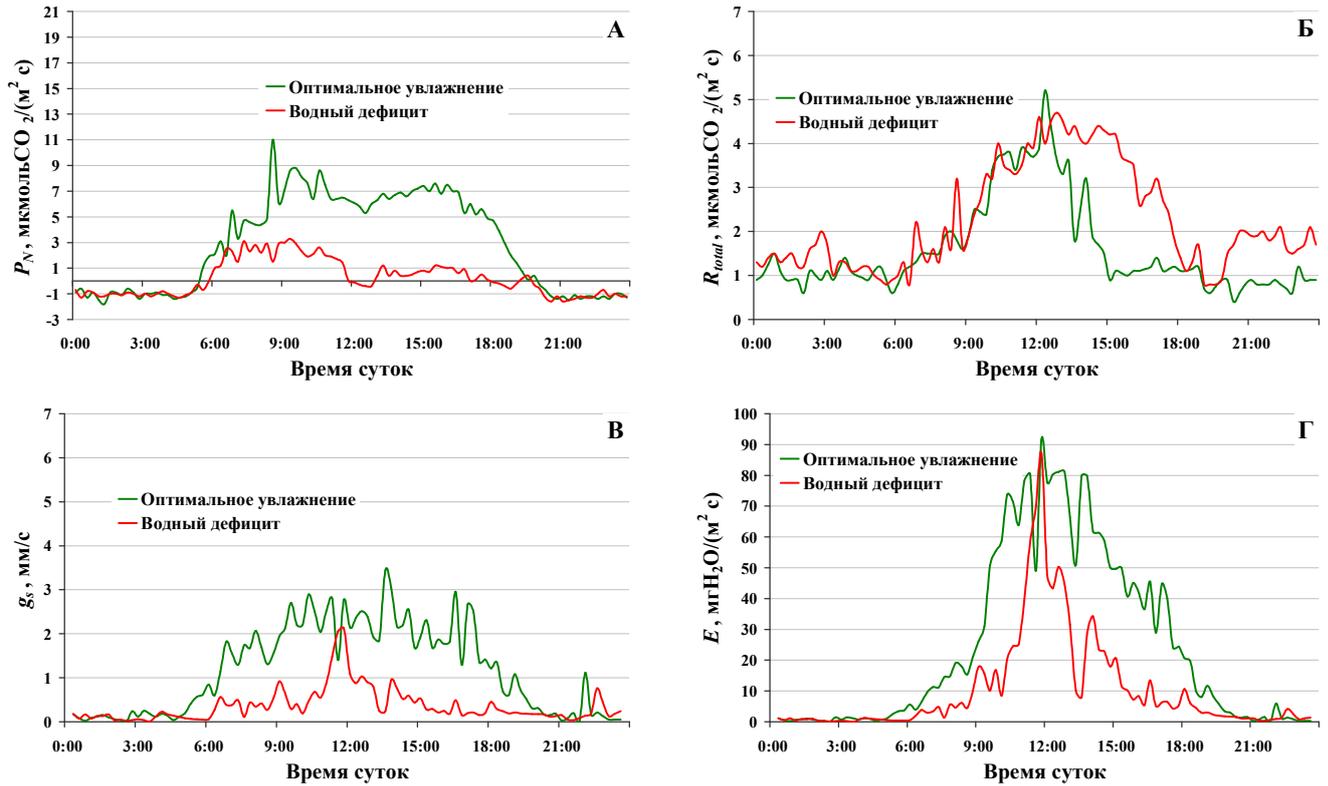
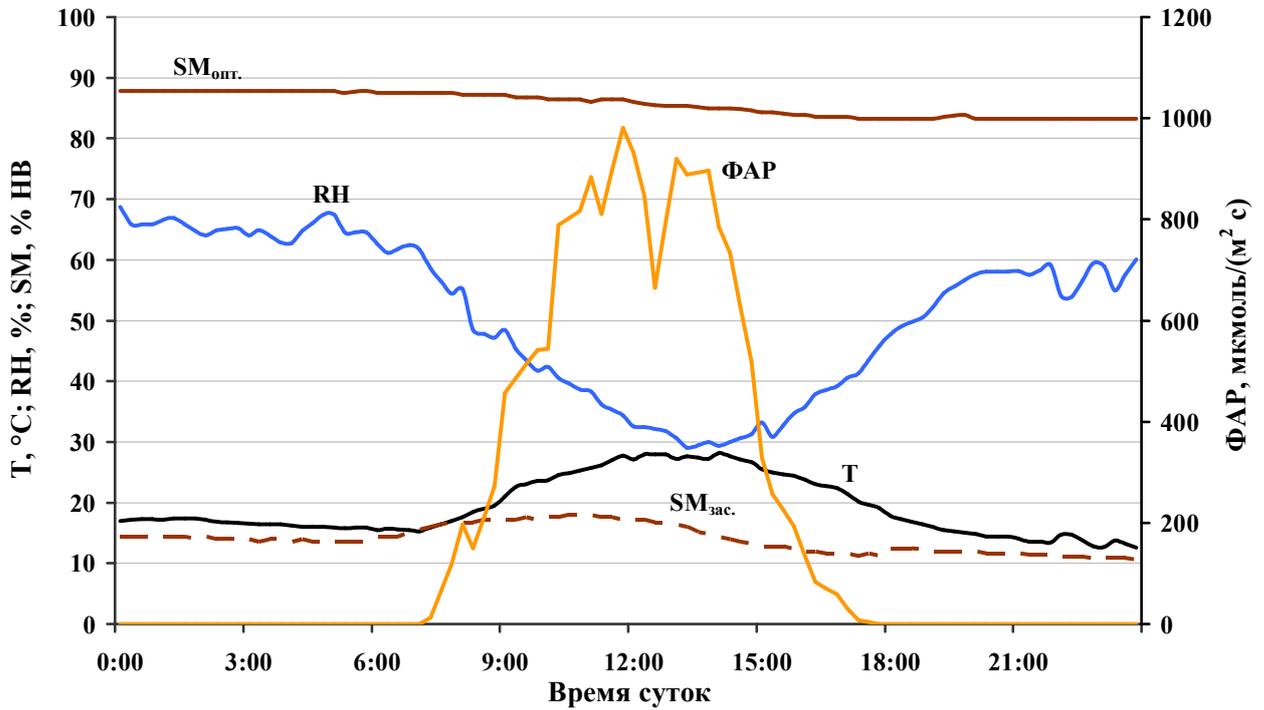


Рисунок 5.8 – Суточная динамика интенсивности $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена *Prunus laurocerasus* в разных условиях влагообеспеченности (А – интенсивность нетто-фотосинтеза, Б – суммарное дыхание, В – устьичная проводимость, Г – интенсивность транспирации)

В это же время у растения с дефицитом почвенной влаги происходит значительное снижение как устьичной проводимости, так и транспирации. Растение, находящееся в оптимальных условиях влагообеспечения, в то же самое время не испытывает столь значительного снижения двух этих параметров: устьичная проводимость находится на высоком уровне вплоть до 18 часов (Рисунок 5.8В), а транспирация начинает постепенно снижаться лишь с 14 часов (Рисунок 5.8Г), что является следствием такого же постепенного снижения температуры воздуха.

Во время измерений параметров $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена *Viburnum tinus* максимальная температура воздуха в полуденные часы повышалась до $28\text{ }^\circ\text{C}$, относительная влажность воздуха снижалась до 29% , влажность почвы в

условиях полива находилась в пределах 85 % от НВ, засухи – около 14–15 % от НВ (Рисунок 5.9).



T – температура воздуха, °C; RH – влажность воздуха, %; SM_{опт.}, SM_{зас.} – соответственно влажность почвы при оптимальном увлажнении и водном дефиците, % НВ; ФАР – фотосинтетически активная радиация, мкмоль/(м² с)

Рисунок 5.9 – Суточная динамика параметров окружающей среды во время измерения CO₂/H₂O-газообмена *Viburnum tinus*

Для *Viburnum tinus* высокий уровень нетто-фотосинтеза отмечается с 9 до 15–16 часов (Рисунок 5.10А). Его пик при оптимальном увлажнении для этого вида приходится на 12 часов и составляет около 13 мкмольСО₂/(м² с). В условиях водного дефицита, нетто-фотосинтез достигает пика уже в 10 часов (4 мкмольСО₂/(м² с)), после чего поддерживается уровень нетто-фотосинтеза около 3 мкмольСО₂/(м² с) до 11 часов. После 11 часов происходит падение скорости нетто-фотосинтеза до уровня 0,5–1,0 мкмольСО₂/(м² с), который сохраняется до конца светового дня.

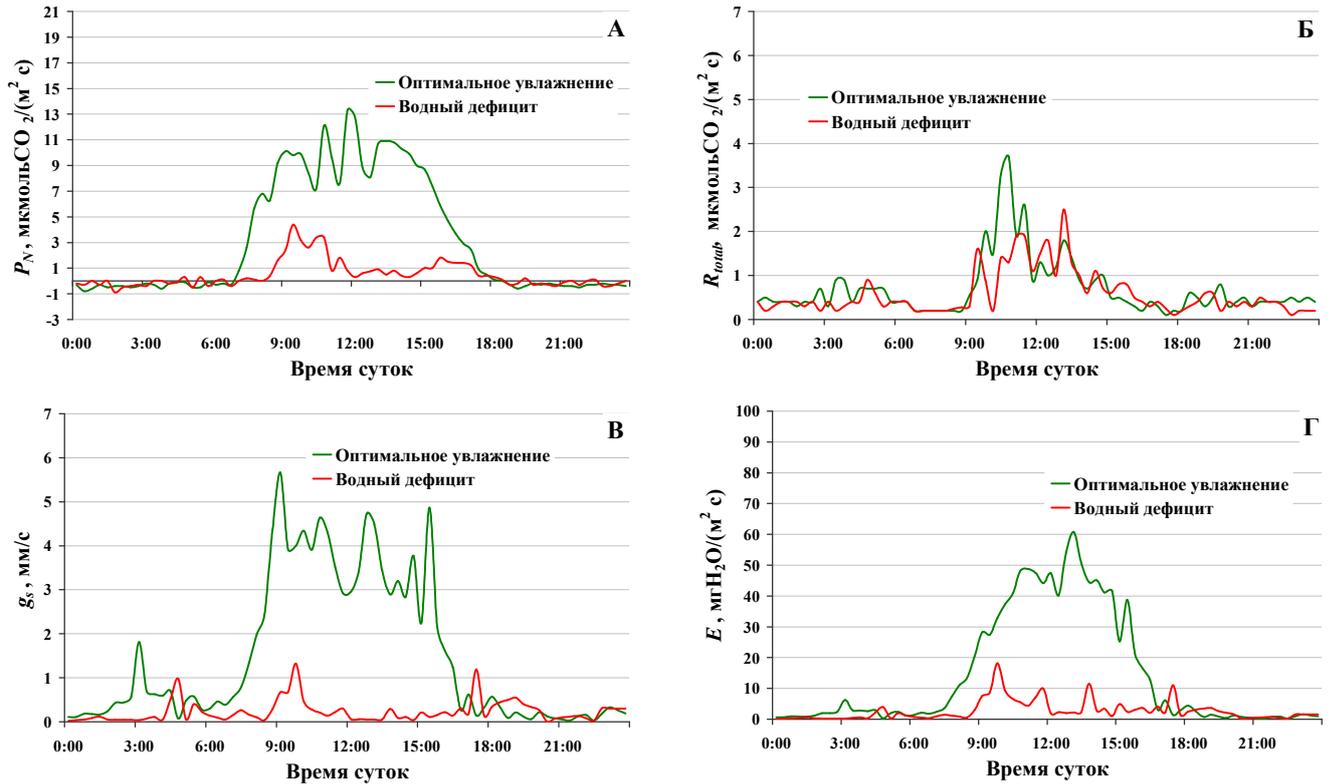


Рисунок 5.10 – Суточная динамика интенсивности $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена *Viburnum tinus* в разных условиях влагообеспеченности (А – интенсивность нетто-фотосинтеза, Б – суммарное дыхание, В – устьичная проводимость, Г – интенсивность транспирации)

Суточная динамика устьичной проводимости и транспирации у растения при оптимальном увлажнении довольно схожа с нетто-фотосинтезом: высокий уровень всех трех параметров наблюдается с 9 до 15–16 часов (Рисунок 5.10А, В, Г). В тот же самый период времени суток при водном дефиците устьичная проводимость и транспирация у *Viburnum tinus* находятся на крайне низком уровне и их уровень в разы меньше, чем у растения при оптимальном увлажнении. Наблюдаемый низкий уровень устьичной проводимости и транспирации при водном дефиците свидетельствует о срабатывании адаптивной защитно-приспособительной реакции по регуляции водного баланса – закрытия устьиц.

В заключение можно выделить особенности для каждого из рассматриваемых видов растений.

Для *Nerium oleander* характерна наибольшая интенсивность нетто-фотосинтеза при оптимальном увлажнении среди всех пяти видов. В условиях засухи сохранение водного баланса обеспечивается путем закрытия устьиц и минимизации транспирации.

У *Laurus nobilis* даже при оптимальном увлажнении наблюдалось небольшое снижение интенсивности нетто-фотосинтеза после 13 часов, которое может быть связано с высоким уровнем транспирации. В условиях засухи *Laurus nobilis* проявляет сходную с *Nerium oleander* стратегию, направленную на сохранение водного баланса путем закрытия устьиц.

Для *Aucuba japonica* характерной особенностью является отсутствие особо выраженных депрессий фотосинтеза в полуденные часы. Процессы фотосинтеза и транспирации не прекращаются даже в условиях водного дефицита, а лишь снижают свою интенсивность. Таким образом, в условиях засухи у *Aucuba japonica* проявилась анизогидрической стратегией ответа на водный стресс, выраженная в поддержании высокого уровня транспирации для предотвращения перегрева.

В условиях водного дефицита *Prunus laurocerasus* после 12 часов и до конца светового дня происходит резкое снижение уровня нетто-фотосинтеза, при этом у растения сохраняется достаточно высокий уровень устьичной проводимости и транспирации, что также указывает на анизогидрическую стратегию ответа на водный стресс.

Для *Viburnum tinus* можно проследить иной тип регуляции водного баланса, чем у рассмотренных выше видов. При водном дефиците в начале светового дня, когда интенсивность солнечной радиации и температура воздуха относительно невелики, растение открывает устьица для поддержания фотосинтеза и предотвращения углеродного голодания, а после 10 часов их закрывает, обеспечивая крайне низкие потери влаги в результате транспирации, сохраняя тем самым водный баланс и предотвращая обезвоживание.

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

5.3.1 Особенности CO₂/H₂O-газообмена в оптимальных условиях внешней среды

В результате длительной круглосуточной регистрации динамики основных параметров углекислотного и водного обмена в благоприятных условиях внешней среды и при действии абиотических стрессоров, были определены степень проявления и генотипические особенности адаптивной стратегии и стресс-толерантных свойств исследованных вечнозеленых лиственных видов.

Проведенные исследования позволили установить, что в благоприятных условиях внешней среды при насыщающей интенсивности ФАР (определенной для каждого вида) скорость нетто-фотосинтеза у изученных видов вечнозеленых лиственных интродуцентов находится в диапазоне от 7,3 до 20,2 мкмольСО₂/(м² с) (Таблица 5.3).

Таблица 5.3 – 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>
g_s , мм/с	6,4 ± 5,2	1,6 ± 0,6	2,0 ± 0,7	2,2 ± 1,0	3,2 ± 1,0
E , мг H ₂ O/(м ² ·с)	56,1 ± 27,4	35,1 ± 13,9	37,6 ± 12,2	37,6 ± 18,6	34,5 ± 10,4
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
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
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
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
WUE , мкмоль СО ₂ /ммоль H ₂ O	7,7 ± 2,9	6,2 ± 4,6	4,6 ± 3,7	5,4 ± 3,0	5,8 ± 2,0
R_{total}/Pg , %	18,8 ± 6,3	12,8 ± 8,7	17,7 ± 5,2	21,9 ± 9,2	12,0 ± 8,6

Примечания

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 (P_N/E)

R_{total}/Pg – доля дыхательных затрат от gross-фотосинтеза

При отсутствии действия абиотических стрессовых факторов, среди анализируемых видов самой высокой скоростью фотохимических реакций отличается *Nerium oleander*, а самой низкой – *Aucuba japonica*.

Водный обмен растений является одним из важнейших звеньев в цепи процессов, играющих значительную роль в обеспечении их роста и развития. В связи с этим, для выявления механизмов адаптации растений к водному дефициту исследование водного режима представляет большой интерес. К наиболее значимым характеристикам водного режима, которые обеспечивают баланс влаги в растении, регуляцию температуры листьев и газообмена, поддержание тургора, относятся транспирация и устьичная проводимость.

Проведенные нами исследования показали, что самыми высокими величинами устьичной проводимости и интенсивности транспирации при благоприятных условиях окружающей среды характеризовался гелиофильный *Nerium oleander* (Таблица 5.3). В 1,5–2 раза ниже эти показатели были у теневыносливых *Prunus laurocerasus*, *Aucuba japonica*, *Viburnum tinus* и *Laurus nobilis* (Гиль, Ковалев, 2017; Ковалев, Гиль, 2017; Паштецкий и др., 2017).

Одним из механизмов выживания растений в условиях засухи является эффективность использования воды (WUE). При помощи показателя WUE можно оценить, какое количество воды теряется растением при ассимиляции единицы углерода (Jingrui et al., 2007). По результатам анализа полученных величин WUE было установлено, что при благоприятных условиях внешней среды самым высоким количеством ассимилированного CO₂ в расчете на единицу вещества транспирационных потерь отличался *Nerium oleander* (7,7 мкмоль CO₂/ммоль H₂O), а самым низким – *Aucuba japonica* (4,6 мкмоль CO₂/ммоль H₂O). Величины WUE у *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus* занимали промежуточное положение и различались между собой несущественно.

Суммарное дыхание (R_{total}) на свету включает фотодыхание (R_{PR}), реакцию Мелера, темновое (R_D) или митохондриальное дыхание (гликолиз, цикл Кребса, дыхательная цепь) (Hurry et al., 2005). 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 (Лархер, 2978). Наиболее высокая интенсивность R_{total} наблюдалась у *Nerium oleander*, для которого характерно световое насыщение фотосинтеза при высоких интенсивностях света, наиболее низкая – у наиболее эффективно использующих слабую освещенность *Aucuba japonica*, *Viburnum tinus* и *Laurus nobilis*. У *Prunus laurocerasus* был отмечен средний уровень интенсивности дыхания.

Интегральным показателем энергетического баланса целого растения, согласованности протекания основных физиологических процессов является величина соотношения между дыханием и фотосинтезом (R_{total}/Pg). С помощью показателя R_{total}/Pg можно оценить, какая доля от общего количества фотоассимилятов приходится на дыхательные затраты при функционировании растений (Гармаш, 2016). Анализ полученных результатов показал, что затраты фотоассимилятов на дыхание у изученных вечнозеленых интродуцентов достаточно высоки (Таблица 5.3).

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

При изучении зависимости интенсивности фотосинтеза от фактора температуры в условиях отсутствия водного дефицита при достаточном уровне ФАР выявлен довольно широкий диапазон температурных оптимумов нетто-фотосинтеза у рассмотренных видов. В результате анализа экспериментальных данных установлено, что скорость ассимиляции углекислого газа на единицу

листовой поверхности *Nerium oleander* ускорялась с повышением температуры листа вплоть до +37...+39 °С. При нелимитирующей скорости фотосинтеза ФАР и оптимальном увлажнении почвы, максимальные величины нетто-фотосинтеза *Viburnum tinus* наблюдались при температуре листа +15...+36 °С, у *Laurus nobilis* – при +24...+32 °С, у *Prunus laurocerasus* – при +20...+33 °С, у *Aucuba japonica* – при +15...+26 °С (Рисунок 5.11).

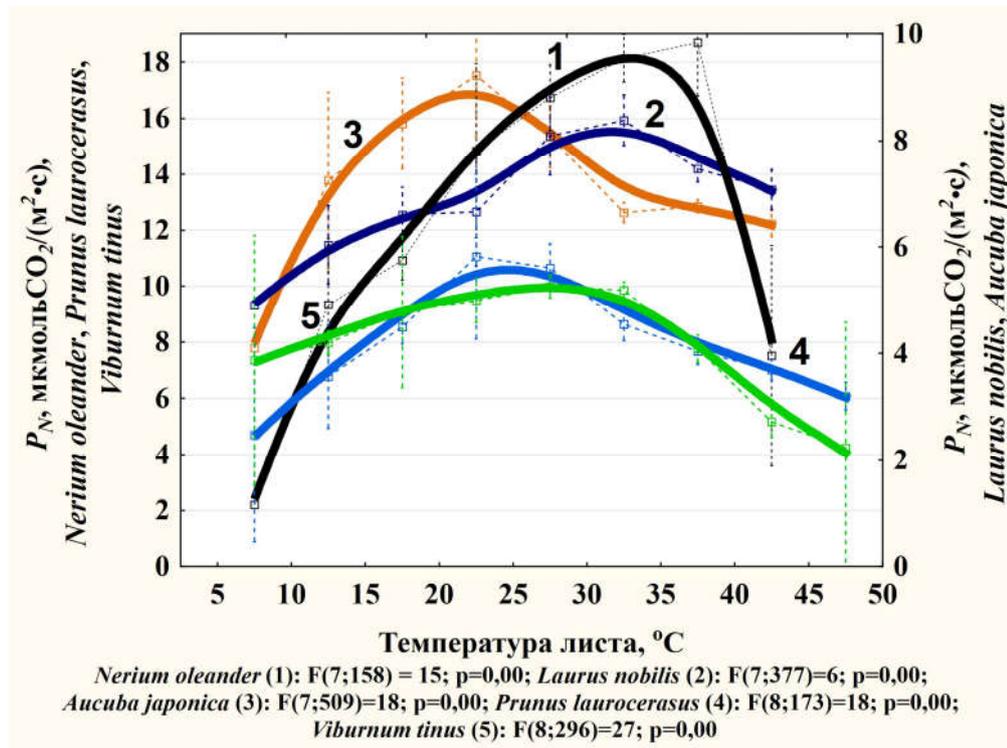


Рисунок 5.11 – Температурная зависимость фотосинтетической активности листьев *Nerium oleander* (1), *Laurus nobilis* (2), *Aucuba japonica* (3), *Prunus laurocerasus* (4), *Viburnum tinus* (5) и при насыщающей интенсивности света и отсутствии водного дефицита

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 вечнозеленых интродуцентов происходило значительно раньше – при температурах ниже пороговых на 8–10 °С.

5.3.2 Особенности CO₂/H₂O-газообмена в условиях прогрессирующей почвенной засухи

Известно, что в условиях водного дефицита способность растений регулировать водный режим играет первостепенную роль. Перспективным подходом при исследовании механизмов, обеспечивающих приспособление растений к дефициту воды, является сравнение видов, различающихся по засухоустойчивости. В связи с этим, нами проведено изучение реакции вечнозеленых лиственных растений на действие прогрессирующей почвенной засухи.

Исследование показало, что первые признаки водного дефицита у растений *Nerium oleander* проявились при снижении влажности почвы до 45 % от НВ. При снижении влажности почвы до уровня 35 % от НВ, интенсивность транспирации опытного растения была в среднем ниже контроля на 36 %, а устьичная проводимость и нетто-фотосинтез в среднем ниже на 19 % и 3 % соответственно (Таблица 5.4). В результате изменений CO₂/H₂O-газообмена, эффективность использования воды на транспирацию *WUE* у опытных растений превысила контроль на 21%. Увеличению эффективности использования воды, способствовало сокращение ее потерь при транспирации вследствие уменьшения устьичной проводимости.

Таблица 5.4 – Характеристика CO₂/H₂O-газообмена листьев *Nerium oleander* в условиях прогрессирующей почвенной засухи

Влажность почвы, % от НВ	Опыт				Контроль			
	g_s	E	P_N	WUE	g_s	E	P_N	WUE
55–70	4,8 ± 2,2	52,9 ± 18,7	17,7 ± 2,6	8,0 ± 2,7	4,1 ± 2,0	56,1 ± 17,2	17,3 ± 1,9	7,7 ± 1,8
35–50	2,1 ± 0,7	33,7 ± 11,8	15,6 ± 2,1	9,2 ± 2,5	2,6 ± 0,6	52,5 ± 15,0	16,1 ± 4,0	7,6 ± 2,8
20–30	0,3 ± 0,2	6,8 ± 4,7	3,4 ± 2,3	9,0 ± 4,8	2,5 ± 0,6	37,3 ± 6,0	16,5 ± 1,3	8,0 ± 1,2
5–15	0,2 ± 0,1	3,9 ± 2,1	2,1 ± 1,2	9,8 ± 3,6	2,4 ± 0,6	33,0 ± 6,9	17,6 ± 1,3	9,6 ± 1,6

Примечания

1 E – транспирация, мг H₂O/(м²·с)

2 g_s – устьичная проводимость, мм/с

3 P_N – скорость видимого фотосинтеза, мкмольCO₂/(м²·с)

4 WUE – эффективность использования воды, мкмоль CO₂/ммоль H₂O

По мере уменьшения влажности почвы с 35 до 20 % от НВ наблюдалось резкое падение скорости фотосинтеза, транспирации и устьичной проводимости в 4–7 раз, вследствие закрытия устьиц. При этом показатель WUE находился на прежнем уровне (Таблица 5.4). Данный механизм (закрытие устьиц), очевидно, лежит в основе устойчивости растений *Nerium oleander* к засухе и позволяет сохранять высокий уровень оводненности тканей корня и побега, что необходимо для поддержания их жизнедеятельности в условиях водного дефицита. Однако в условиях длительной жесткой засухи это приводит к ранней дефолиации и утрате декоративности.

Нарушения водного баланса при снижении влажности почвы до 5–15 % от НВ привели к снижению тургора верхушечных листьев, однако остальные части растения сохраняли тургесцентность. Устьица оставались закрытыми, что препятствовало диффузии CO_2 в лист и привело к прекращению роста.

В отличие от *Nerium oleander*, воздействие прогрессирующей почвенной засухи при снижении влажности почвы до 35 % от НВ на растения *Laurus nobilis* привело к более значительному падению всех характеристик CO_2/H_2O -газообмена. Интенсивность транспирации опытного растения при влажности почвы была ниже контрольного в среднем на 62 %, а устьичная проводимость и нетто-фотосинтез – на 73 % и 66 % соответственно. Величина параметра WUE у опытных растений оставалась на уровне контроля (Таблица 5.5).

Таблица 5.5 – Характеристика CO_2/H_2O -газообмена листьев *Laurus nobilis* в условиях прогрессирующей почвенной засухи

Влажность почвы, % от НВ	Опыт				Контроль			
	g_s	E	P_N	WUE	g_s	E	P_N	WUE
55–70	1,8 ± 0,8	34,0 ± 7,7	10,6 ± 1,5	5,9 ± 1,8	1,6 ± 0,6	33,7 ± 7,7	10,9 ± 1,4	6,1 ± 1,6
35–50	0,4 ± 0,2	13,2 ± 6,3	3,4 ± 1,2	6,5 ± 3,7	1,5 ± 0,4	34,1 ± 8,0	10,2 ± 1,0	6,1 ± 1,7
20–30	0,2 ± 0,1	10,2 ± 6,3	0,8 ± 0,5	3,7 ± 3,7	1,6 ± 0,4	41,6 ± 11,4	9,9 ± 1,2	4,9 ± 1,5
5–15	0,1 ± 0,1	4,9 ± 3,2	0,2 ± 0,6	2,9 ± 2,1	1,7 ± 0,3	37,9 ± 8,1	10,5 ± 1,0	5,5 ± 1,6

Примечания

1 E – транспирация, мг $H_2O/(m^2 \cdot c)$

2 g_s – устьичная проводимость, мм/с

3 P_N – скорость видимого фотосинтеза, мкмоль $CO_2/(m^2 \cdot c)$

4 WUE – эффективность использования воды, мкмоль $CO_2/ммоль H_2O$

При влажности почвы до 20–30 % от НВ интенсивность транспирации и величина устьичной проводимости опытных растений была меньше контроля соответственно в 4 и 8 раз, а скорость нетто-фотосинтеза – в 12 раз. Эффективность использования воды при такой влажности почвы была ниже контроля на 24 % (Таблица 5.5).

При снижении влажности почвы до 10 % от НВ и ниже, устьица закрывались, скорость фотосинтеза и транспирации снижалась на 80–90 %, по сравнению с контролем. Закрытие устьиц предохраняло *Laurus nobilis* от чрезмерного обезвоживания, но ингибировало фотосинтез, в результате рост прекращался.

У *Aucuba japonica* при воздействии прогрессирующей почвенной засухи наблюдалось постепенное снижение всех четырёх параметров $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена: устьичной проводимости, транспирации, скорости фотосинтеза и эффективности использования воды (Таблица 5.6).

Таблица 5.6 – Характеристика $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листьев *Aucuba japonica* в условиях прогрессирующей почвенной засухи

Влажность почвы, % от НВ	Опыт				Контроль			
	g_s	E	P_N	WUE	g_s	E	P_N	WUE
55–70	1,7 ± 0,3	35,8 ± 6,6	6,3 ± 0,4	3,3 ± 0,6	1,4 ± 0,4	33,9 ± 8,8	6,5 ± 0,6	3,9 ± 1,0
35–50	1,1 ± 0,3	32,8 ± 8,4	4,9 ± 0,6	3,0 ± 0,9	1,6 ± 0,3	37,2 ± 7,1	7,4 ± 0,6	3,9 ± 0,7
20–30	0,6 ± 0,1	21,4 ± 4,3	2,7 ± 0,6	2,4 ± 0,7	1,9 ± 0,4	42,0 ± 7,2	6,5 ± 0,5	3,6 ± 0,7
5–15	0,3 ± 0,1	13,1 ± 3,6	1,7 ± 0,3	2,7 ± 1,0	2,0 ± 0,5	41,7 ± 7,5	6,8 ± 0,4	3,1 ± 0,6

Примечания

1 E – транспирация, мг $\text{H}_2\text{O}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$

2 g_s – устьичная проводимость, мм/с

3 P_N – скорость видимого фотосинтеза, мкмоль $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$

4 WUE – эффективность использования воды, мкмоль $\text{CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$

При слабом водном стрессе (влажность почвы 35–50 % от НВ) интенсивность транспирации опытного растения, по сравнению с контролем, снизилась в среднем на 12 %, устьичная проводимость – на 31 %, а нетто-фотосинтез – на 34 % (Таблица 5.6). Величина параметра WUE у опытных растений также снизилась на 23 %. При дальнейшем снижении влажности почвы все характеристики $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена снизились ещё значительно. В режиме очень

жѐсткой засухи (влажность почвы 5–15 % от НВ) устьичная проводимость и скорость нетто-фотосинтеза снизились, соответственно в 6 и в 4 раза по сравнению с контролем. Эффективность использования воды была ниже контроля на 13 %.

Даже в режиме очень жѐсткой засухи у *Aucuba japonica* устьица были приоткрыты, их проводимость довольно долго сохранялась на достаточном уровне для поддержания газообмена и фотосинтеза, интенсивной транспирации, а также активного роста побега. Таким образом, исходя из особенностей водного обмена, физиологической адаптацией к перегреву и засухе у *Aucuba japonica* служит усиленная транспирация, которой отводится основная роль в терморегуляции (Корсакова, 2017). Однако, дальнейшее поддержание устьиц открытыми при сильном водном дефиците привело к критической потере влаги.

У *Prunus laurocerasus* воздействие прогрессирующей почвенной засухи, при снижении влажности почвы до 35–50 % от НВ привело к снижению нетто-фотосинтеза на 11 % (Таблица 5.7).

Таблица 5.7 – Характеристика $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листьев *Prunus laurocerasus* в условиях прогрессирующей почвенной засухи

Влажность почвы, % от НВ	Опыт				Контроль			
	g_s	E	P_N	WUE	g_s	E	P_N	WUE
55–70	$3,3 \pm 1,3$	$43,1 \pm 12,1$	$9,2 \pm 1,6$	$3,9 \pm 1,5$	$1,9 \pm 0,5$	$36,0 \pm 8,4$	$9,1 \pm 1,5$	$4,5 \pm 1,6$
35–50	$2,2 \pm 1,5$	$30,0 \pm 8,2$	$8,4 \pm 3,3$	$5,0 \pm 2,4$	$1,5 \pm 0,5$	$32,7 \pm 4,2$	$9,0 \pm 1,7$	$5,0 \pm 0,1$
20–30	$1,0 \pm 0,5$	$40,5 \pm 14,7$	$2,7 \pm 2,1$	$1,2 \pm 0,9$	$2,2 \pm 0,5$	$54,7 \pm 13,1$	$8,8 \pm 1,0$	$2,9 \pm 0,9$
5–15	$0,4 \pm 0,2$	$17,1 \pm 10$	$1,2 \pm 1,5$	$1,2 \pm 0,6$	$1,6 \pm 0,5$	$39,7 \pm 10,8$	$8,7 \pm 0,6$	$3,9 \pm 0,8$

Примечания

1 E – транспирация, мг $\text{H}_2\text{O}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$

2 g_s – устьичная проводимость, мм/с

3 P_N – скорость видимого фотосинтеза, мкмоль $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$

4 WUE – эффективность использования воды, мкмоль $\text{CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$

При дальнейшем снижении влажности почвы до уровня 20–30 % от НВ, интенсивность транспирации опытного растения была ниже контрольного в среднем только на 8 %, а устьичная проводимость и нетто-фотосинтез снизились на 54 % и

69 % соответственно. Величина параметра *WUE* опытных растений при такой влажности почвы была ниже контроля на 58 % (Таблица 5.7).

Частичное закрытие устьиц произошло при снижении влажности почвы до 5–15 % от НВ. При этом проявились сходные с *Aucuba japonica* механизмы устойчивости к засухе, обеспечивающие поддержание устьиц открытыми и высокую скорость транспирации (Таблица 5.7).

Реакция на воздействие прогрессирующей почвенной засухи на растения *Viburnum tinus* наблюдалось в постепенное снижение трёх параметров $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена: устьичной проводимости, транспирации, скорости нетто-фотосинтеза. При снижении влажности почвы до 35–50 % от НВ, реакция на засуху проявилась в снижении устьичной проводимости в два раза, интенсивности транспирации и фотосинтеза – на 34–37 % (Таблица 5.8).

Таблица 5.8 – Характеристика $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листьев *Viburnum tinus* в условиях прогрессирующей почвенной засухи

Влажность почвы, % от НВ	Опыт				Контроль			
	g_s	E	P_N	WUE	g_s	E	P_N	WUE
55–70	2,0 ± 0,6	30,4 ± 5,8	9,6 ± 1,8	5,7 ± 2,5	2,8 ± 1,4	32,3 ± 8,9	9,6 ± 2,3	5,3 ± 2,3
35–50	1,1 ± 0,7	19,0 ± 6,2	6,6 ± 2,9	6,3 ± 2,1	3,0 ± 0,8	32,4 ± 9,3	10,2 ± 1,7	5,7 ± 1,4
20–30	0,8 ± 2,3	9,4 ± 4,7	3,7 ± 2,1	7,0 ± 4,8	3,2 ± 2,3	29,2 ± 10,5	9,8 ± 1,8	6,1 ± 2,0
5–15	0,5 ± 0,4	8,1 ± 4,8	2,7 ± 2,1	6,0 ± 4,4	3,1 ± 0,8	30,9 ± 11,2	9,4 ± 1,9	5,5 ± 2,7

Примечания

1 E – транспирация, мг $\text{H}_2\text{O}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$

2 g_s – устьичная проводимость, мм/с

3 P_N – скорость видимого фотосинтеза, мкмоль $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$

4 WUE – эффективность использования воды, мкмоль $\text{CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$

В условиях жесткой засухи при сильном водном дефиците (5–15 % от НВ) устьичная проводимость в опыте была в среднем в 6 раза меньше, чем в контроле, а интенсивность транспирации и скорость нетто-фотосинтеза – в 3,8 и 3,3 раза ниже. Устьица оставались приоткрытыми, обеспечивая достаточно высокий уровень фотосинтеза. Однако, в отличие от *Aucuba japonica* и *Prunus laurocerasus*, расходы воды на транспирацию были в 1,5–2 раза ниже, что способствовало сохранению водного баланса и предохраняло от критической

потери влаги. Величина WUE оставалась на высоком уровне при любом уровне влажности почвы (Таблица 5.8).

Изучение CO_2 -газообмена растений в широком диапазоне изменения влажности почвы позволило определить зависимость интенсивности нетто-фотосинтеза исследованных видов вечнозеленых интродуцентов от влажности почвы (Рисунок 5.12).

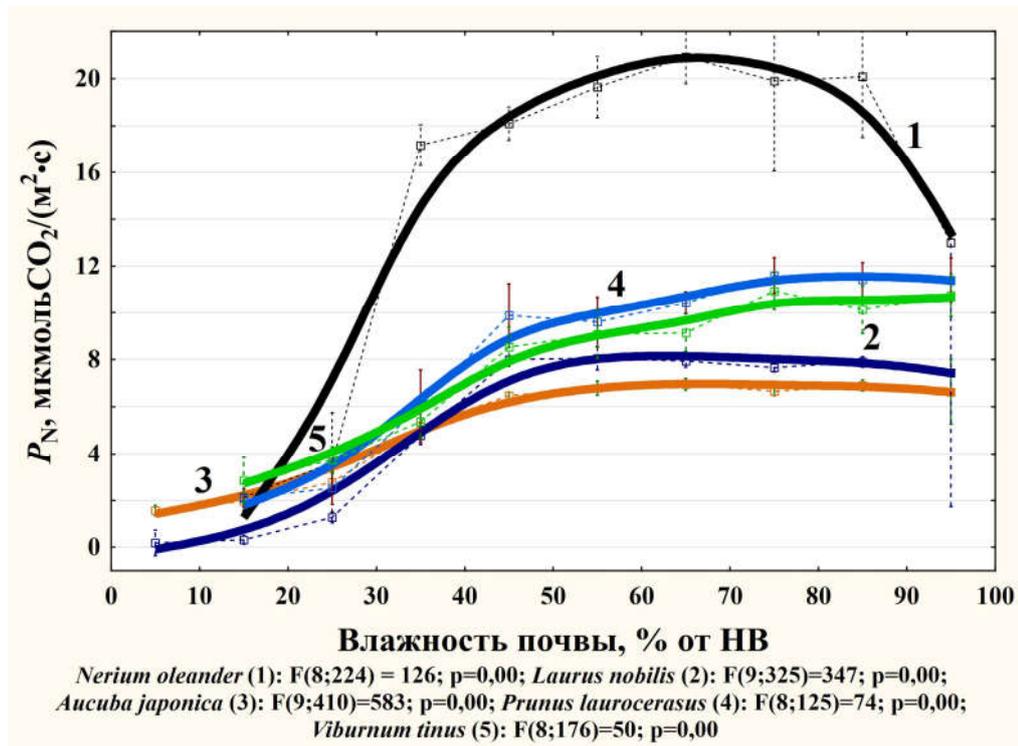


Рисунок 5.12 – Зависимость интенсивности нетто-фотосинтеза (P_N) *Nerium oleander* (1), *Laurus nobilis* (2), *Aucuba japonica* (3), *Prunus laurocerasus* (4) и *Viburnum tinus* (5) от влажности почвы при световом насыщении

Анализ полученных результатов показал, что зона оптимума увлажнения почвы для *Nerium oleander* находится в пределах 45–75 % НВ. При влажности почвы ниже или выше указанных пределов интенсивность фотосинтеза снижается. Влияние почвенной засухи на активность ассимиляции CO_2 проявляется у *Laurus nobilis* при снижении влажности почвы до 40–45 % от НВ, *Aucuba japonica* – до 45–50 % от НВ, *Prunus laurocerasus* – 60–70 % от НВ, *Viburnum tinus* – 50–60 % от НВ.

В результате проведенных комплексных исследований выявлены генотипические особенности растений *Nerium oleander*, *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica*, *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus* в поддержании оптимального, в соответствии с условиями среды, водного баланса. У исследованных видов проявились различные стратегии ответа на водный дефицит (Рисунок 5.13).

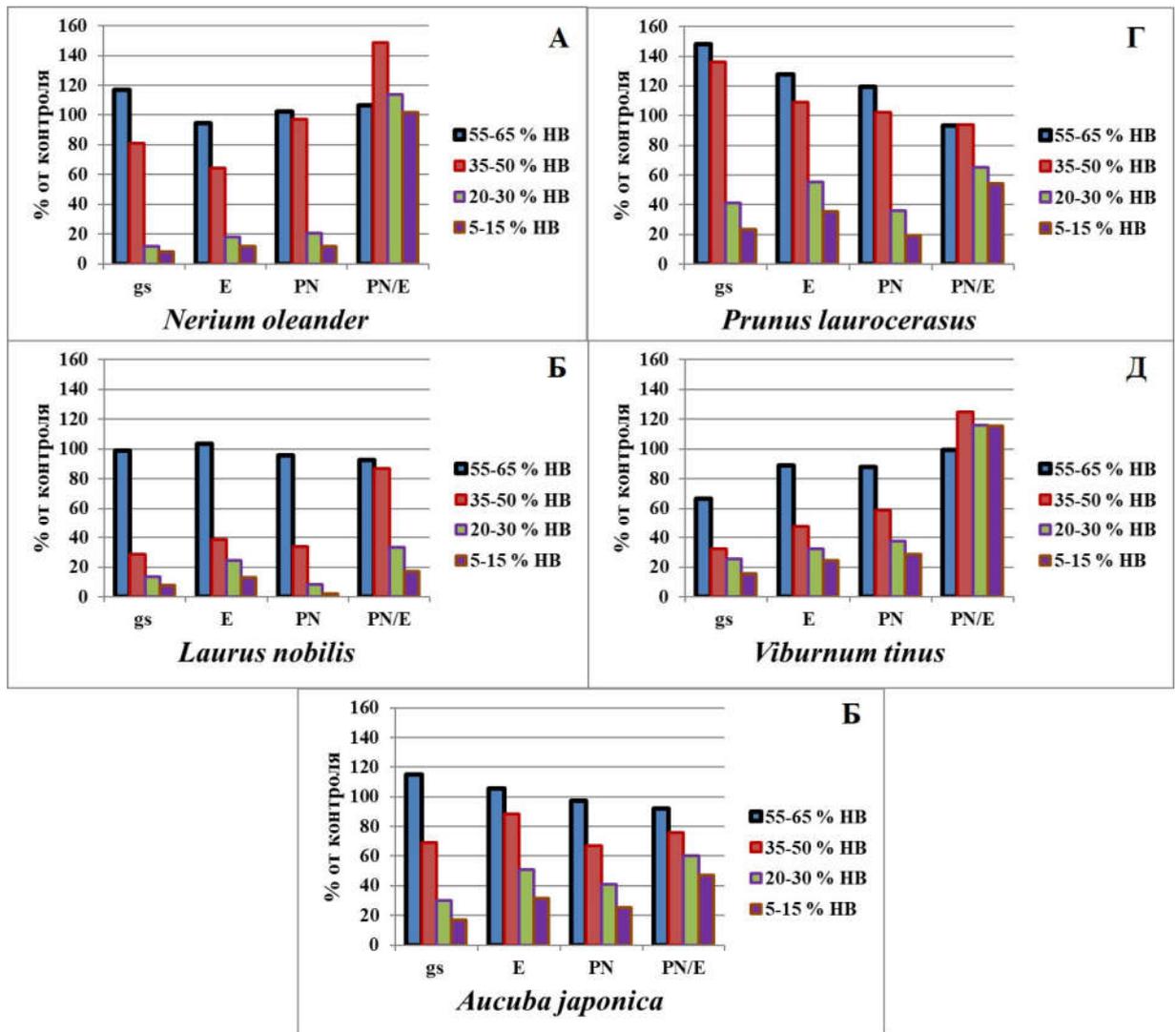


Рисунок 5.13 – Регуляция устьичной проводимости (g_s), интенсивности транспирации (E) и видимого фотосинтеза (P_N) у *Nerium oleander* (А), *Laurus nobilis* (Б), *Aucuba japonica* (В), *Prunus laurocerasus* (Г) и *Viburnum tinus* (Д) в условиях прогрессирующей почвенной засухи, % от контроля

Установлено, что для *Nerium oleander* и *Laurus nobilis* характерен изогидрической тип стратегии 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 частичного сбрасывания не только старых, но и молодых листьев, что в условиях культуры приводит к утрате декоративных качеств (Ильницкий и др., 2016; Плугатарь и др., 2020). Поскольку на организменном уровне устойчивость к обезвоживанию реализуется или путем избегания стресса или формированием толерантности (Chaves et al., 2009), предполагаем, что при воздействии засухи ранняя дефолиация является реализацией механизма избегания стресса.

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 анизогидрического типа регуляции водного баланса. Второй тип стратегии 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* и *Laurus nobilis*, 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.

Комбинированная стратегия, сочетающая в себе оба типа регуляций водного баланса, выявлена у *Viburnum tinus*. Этот вид проявил способность снижать устьичную проводимость и транспирацию при умеренном водном дефиците (при влажности почвы 20–50 % от НВ) и поддерживать соотношение в поглощении CO_2 и потере влаги на субоптимальном уровне при сильном гидротермическом стрессе, что обеспечивало самую высокую адаптационную способность к засухе при сохранении декоративности. Таким образом, исследования показали, что во время активной вегетации растения *Viburnum tinus* способны регулировать изогидричность в условиях прогрессирующей почвенной засухи и переключаться с изогидрии на анизогидрию при изменении влажности почвы (Плугатарь и др., 2020).

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 параметров $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листьев от нарастания дефицита почвенной влаги (Таблица 5.9). 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 генотипическими 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 и *Viburnum tinus* – 50–20 % от НВ.

Таблица 5.9 – 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>
g_s , мм/с	-0,106***	-0,022***	-0,037***	-0,042***	-0,029
R^2 , %	72,4	42,9	64,6	38,2	3,0
E, мг $\text{H}_2\text{O}/(\text{м}^2 \text{ с})$	-1,466***	-0,377***	-0,599***	0,018	-0,495***
R^2 , %	70,4	21,1	39,3	0,0	45,2
P_N , мкмоль $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{ с})$	-0,440***	-0,153***	-0,157***	-0,265***	-0,167***
R^2 , %	77,4	61,8	89,8	76,8	30,7
R_{total} , мкмоль $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{ с})$	-0,050***	-0,006	-0,012***	0,041***	-0,005
R^2 , %	21,8	1,1	9,9	13,8	0,6
WUE, мкмоль $\text{CO}_2/$ ммоль H_2O	0,017	-0,007	-0,002**	-0,012***	0,002
R^2 , %	1,6	1,4	2,4	49,4	0,2

Примечания

1 * – в % от НВ почвы

2 g_s – устьичная проводимость

3 E – транспирация

4 P_N – скорость нетто-фотосинтеза

5 R_{total} – суммарное дыхание листа

6 WUE – эффективность использования воды на транспирацию

7 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 *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 *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*.

Таким образом, в результате исследований проведена комплексная оценка особенностей регуляции фотосинтетической активности и водного режима у пяти видов вечнозеленых лиственных интродуцентов.

У исследованных видов выявлены три типа стратегий ответа на водный дефицит. Устойчивость к водному дефициту у *Nerium oleander* и *Laurus nobilis* обеспечивается с помощью изогидрической стратегии регуляции водного баланса (путем закрытия устьиц), что повышает их конкурентоспособность в условиях почвенной засухи, но приводит к ранней дефолиации и утрате декоративности вследствие нарушения газообмена.

У *Aucuba japonica* и *Prunus laurocerasus* установлен анизогидрический тип регуляции водного статуса, который направлен на сохранение водного баланса в растении за счет поддержания высокого уровня транспирации. Анизогидрическая стратегия является выгодной с точки зрения углеродного и водного баланса при условии достаточной влажности почвы, однако в условиях сильной засухи это ускоряет нарастание водного дефицита до критических границ.

Комбинированный, сочетающий в себе оба типа стратегий выявлен у *Viburnum tinus*. Такая пластичность, очевидно, обеспечивает высокую адаптационную способность к засухе растениям *Viburnum tinus*, которые в зависимости от сложившихся гидротермических условий поддерживают устьица в открытом или закрытом состоянии, что способствует сохранению декоративности (Плугатарь и др., 2020).

РАЗДЕЛ 6

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

В повышении эстетической и функциональной ценности зеленых насаждений урбанизированных экосистем, как правило, ключевая роль отводится интродуцентам. Учитывая ожидаемое общее повышение температуры и увеличение длительности периодов и интенсивности засухи в южных регионах России (Efimov et al., 2015), растения должны обладать достаточной пластичностью, чтобы существовать в новых условиях. Это обуславливает актуальность исследований способности древесных интродуцентов поглощать углекислоту при различных условиях влагообеспеченности.

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

В процессе изучения способности вечнозеленых лиственных древесных интродуцентов поглощать углекислоту при различных условиях влагообеспеченности, была проведена регистрация среднесуточных, максимальных и минимальных значений величин параметров окружающей среды и CO₂/H₂O-газообмена листьев с июня по октябрь, отображающих сезонные колебания условий внешней среды и видоспецифичность функционирования ассимиляционного аппарата в данных условиях обитания. В анализ были включены данные по *Prunus laurocerasus* за 35 суток, *Laurus nobilis* – за 75 суток и *Viburnum tinus* – за 59 суток (Таблица 6.1)

Анализ данных показал, что в среднем за сезон вегетации наиболее высокой способностью поглощения углекислого газа на единицу листовой поверхности

среди рассматриваемых видов растений характеризуется *Prunus laurocerasus*, а наибольшей интенсивностью транспирации – *Viburnum tinus*.

Таблица 6.1 – Значения параметров окружающей среды и CO₂/H₂O-газообмена в листьях вечнозеленых растений при измерении

Параметр	<i>Prunus laurocerasus</i>		<i>Laurus nobilis</i>		<i>Viburnum tinus</i>	
	Минимум / Максимум	Среднее	Минимум / Максимум	Среднее	Минимум / Максимум	Среднее
E, мгH ₂ O/(см ² сут.)	4,9 / 234,7	104,5±55,1	11,8 / 259,5	97,2±53,5	15,6 / 353,3	119,8±82,3
gs, мм/с	0,27 / 1,50	0,93±0,35	0,10 / 1,59	0,88±0,38	0,25 / 3,80	1,33±0,70
A, мгCO ₂ /(см ² сут.)	0,08 / 1,63	1,03±0,43	-0,05 / 1,63	0,84±0,42	0,15 / 2,23	0,95±0,39
R _{RTotal} , мгCO ₂ /(см ² сут.)	0,20 / 0,97	0,55±0,24	0,10 / 0,73	0,36±0,16	0,15 / 0,97	0,34±0,22
R _{RD} , мгCO ₂ /(см ² сут.)	0,12 / 0,75	0,43±0,22	0,03 / 0,56	0,18±0,12	0,10 / 0,74	0,24±0,17
R _{PR} , мгCO ₂ /(см ² сут.)	0,04 / 0,24	0,12±0,05	0,07 / 0,53	0,18±0,10	0,03 / 0,24	0,11±0,05
DLI, моль/(м ² сут.)	0,6 / 48,2	24,1±11,9	5,8 / 41,7	21,2±8,3	0,9 / 30,8	15,8±8,4
T, °C)	+15,0 / +31,2	+23,7±4,9	+8,5 / +33,8	+24,2±5,2	+16,9 / +31,6	+22,0±4,6
T _{MAX} , °C	+17,0 / +39,7	+31,4±5,6	+12,9 / +41,5	+32,3±5,5	+19,1 / +41,8	+30,3±5,6
T _{MIN} , °C	+11,4 / +25,2	+18,4±4,2	+4,5 / +28,4	+18,5±5,3	+12,0 / +26,9	+17,1±4,5
RH, %	49,2 / 82,4	65,9±10,4	38,7 / 77,8	56,1±9,4	42,5 / 79,3	58,1±9,7
VPD, кПа	0,30 / 2,40	1,21±0,63	0,40 / 3,31	1,54±0,66	0,40 / 2,84	1,29±0,64
SM, % HB	24,8 / 97,0	73,9±17,7	10,8 / 95,9	61,3±19,5	14,8 / 97,5	66,4±24,5

Примечания

- 1 E – среднесуточная транспирация
- 2 gs – устьичная проводимость
- 3 A – среднесуточное поглощение углекислого газа
- 4 R_{RTotal} – общее выделение углекислого газа за счет дыхания
- 5 R_{RD} – выделение углекислого газа за счет темнового дыхания
- 6 R_{PR} – выделение углекислого газа за счет фотодыхания
- 7 DLI – дневной световой интеграл
- 8 T – среднесуточная температура воздуха
- 9 T_{MAX} – максимальная суточная температура воздуха
- 10 T_{MIN} – минимальная суточная температура воздуха
- 11 RH – среднесуточная относительная влажность воздуха
- 12 VPD – дефицит давления водяного пара
- 13 SM – влажность почвы
- 14 ± – стандартное отклонение

При наиболее благоприятных условиях окружающей среды, количество поглощенного CO₂ на единицу площади листовой поверхности *Viburnum tinus* в 1,5 раза превышало данный показатель у *Prunus laurocerasus* и *Laurus nobilis*. В условиях воздействия сильного гидротермического стресса, поглощение углекислоты листьями *Viburnum tinus* снижалось в сравнении с контролем (полив) в 6–8 раз. Вместе с тем, количество поглощенного CO₂ листьями *Viburnum tinus* в

условиях жесткой засухи было в два раза больше, чем листьями *Prunus laurocerasus*, а у *Laurus nobilis* наблюдался отрицательный углеродный баланс между уровнем ассимиляции CO_2 при фотосинтезе и его потерями при дыхании (Таблица 6.1). Различия показателей фотосинтетической активности исследуемых видов в оптимальных и стрессовых условиях были статистически значимы с 95 % вероятностью.

В ходе активной вегетации с июня по октябрь максимальное среднесуточное количество поглощенного CO_2 на единицу площади листовой пластинки *Prunus laurocerasus* наблюдалось в июне месяце (составило $1,38 \text{ мг}/(\text{см}^2 \text{ сут.})$) и в сентябре ($1,30 \text{ мг}/(\text{см}^2 \text{ сут.})$). В июле и октябре суточное поглощение CO_2 сохранялось на уровне $0,72\text{--}0,73 \text{ мг}/(\text{см}^2 \text{ сут.})$ (Рисунок 6.1). Максимальное выделение углекислого газа при дыхании $0,83 \text{ мг}/(\text{см}^2 \text{ сут.})$ наблюдалось в июле.

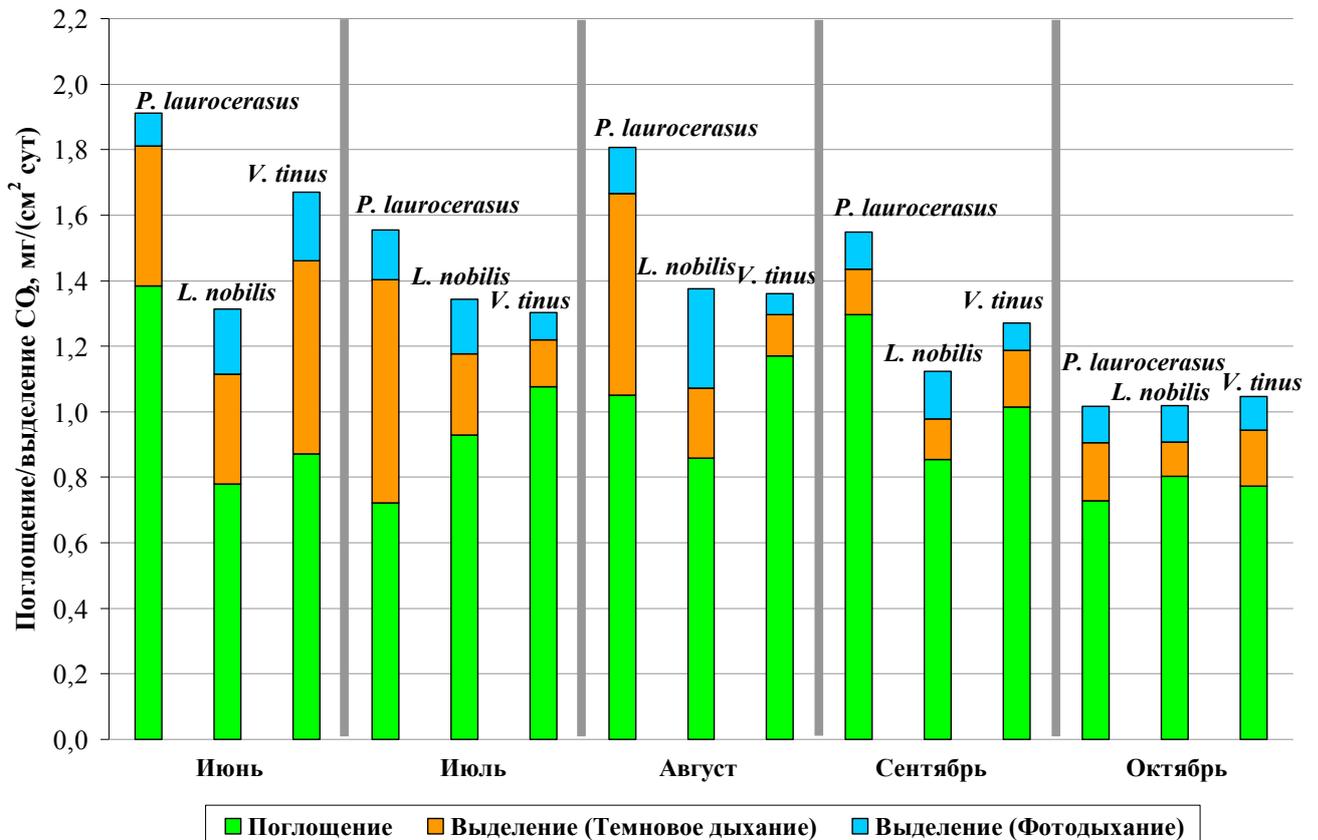


Рисунок 6.1 – Динамика суточного поглощения/выделения углекислого газа листьями *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* во время вегетации

В сезонной динамике поглощения углекислоты листьями *Laurus nobilis* отмечены незначительные колебания (0,78–0,86 мг/(см² сут.)) с максимумом в июле (0,93 мг/(см² сут.)). Максимальное выделение CO₂ при дыхании наблюдалось в июне (0,53 мг/(см² сут.)) в период активного роста листьев.

Максимум среднесуточного поглощения диоксида углерода листьями *Viburnum tinus* был в августе (1,17 мг/(см² сут.)), а выделения – в июне (0,80 мг/(см² сут.)). Закономерным для всех видов было снижение ассимиляционной активности в октябре при затухании ростовых процессов (Рисунок 6.1).

Расчет доли суммарных дыхательных затрат от гросс-фотосинтеза ($\frac{\sum(R_{RD} + R_{PR})}{(A + R_{RD} + R_{PR})}$) и анализ сезонной динамики основных процессов углекислотного обмена листьев (поглощения и выделения CO₂) показал, что в жаркие летние месяцы анализируемые вечнозеленые виды растений тратят достаточно высокое количество фотоассимилятов на дыхание. Доля дыхательных затрат в июне – августе у *Prunus laurocerasus* в среднем составляет 27,6–53,5 %, у *Laurus nobilis* – 30,7–40,6 %, у *Viburnum tinus* в июне 47,9 %, а в июле – августе колеблется в пределах 14–26 %. По нашим данным, в оптимальных условиях соотношения процессов дыхания и фотосинтеза у интродуцентов в среднем составляют 21,9 % (*Prunus laurocerasus*), 12,8 % (*Laurus nobilis*) и 12,0 % (*Viburnum tinus*) (Плугатарь и др., 2020).

Среднемесячные величины суточной транспирации и устьичной проводимости у листьев *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* показаны на Рисунках 6.2 и 6.3. Среди трех видов самые высокие значения обоих параметров во время вегетации наблюдались у листьев *Viburnum tinus*: наибольшая суточная транспирация была в июне, в среднем за месяц она составляла около 275 мгН₂О/(см² сут.), а устьичная проводимость – в июле около 1,85 мм/с. Во время вегетации у данного вида с каждым последующим месяцем наблюдалось снижение суточной транспирации: с 275 мгН₂О/(см² сут.) в июне до 60 мгН₂О/(см² сут.) в октябре (Рисунок 6.2).

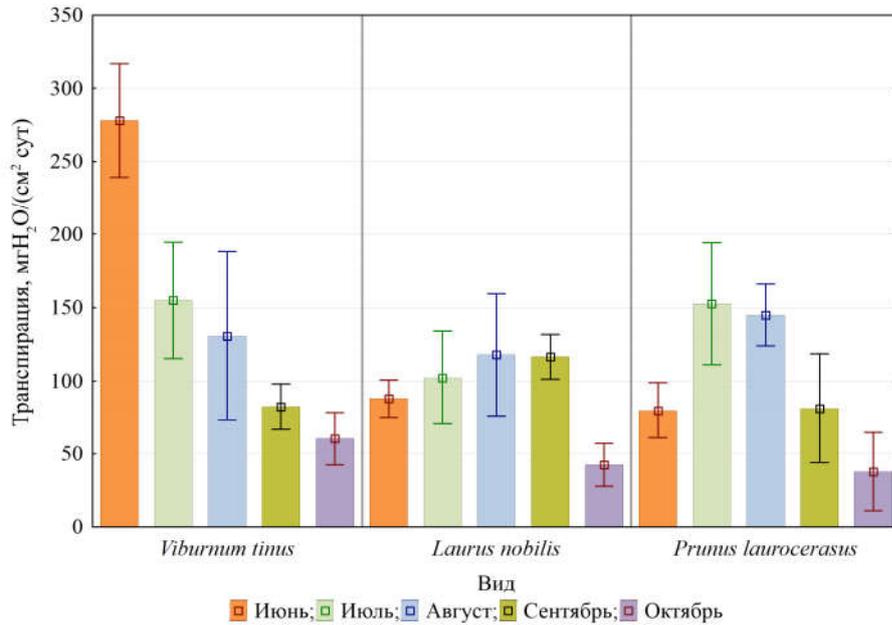


Рисунок 6.2 – Динамика суммарного количества испаренной воды за сутки при транспирации листьями *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* во время вегетации

Устьичная проводимость у листьев *Viburnum tinus* с июня по август была на уровне 1,75–1,85 мм/с, в сентябре и октябре – 1,05 и 0,95 мм/с соответственно (Рисунок 6.3).

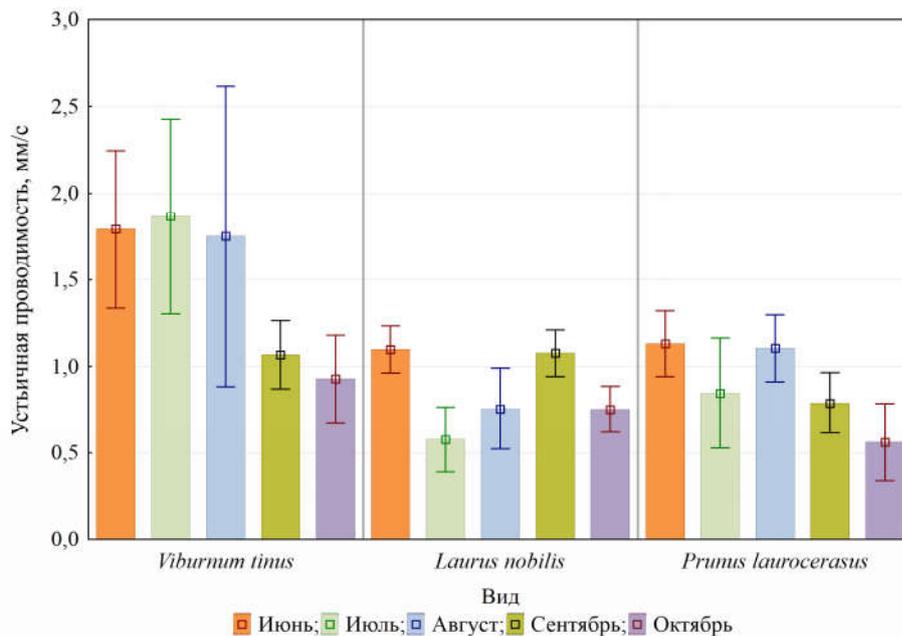


Рисунок 6.3 – Динамика устьичной проводимости листьев *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* во время вегетации

Для листьев *Laurus nobilis* фиксировался рост транспирации и устьичной проводимости с июня по август, примерно одинаковые значения в августе – сентябре и значительное уменьшение их в октябре. У *Prunus laurocerasus* наблюдалось увеличение обоих параметров с июня по июль, схожие значения с июлем были в августе, а с сентября по октябрь транспирация и устьичная проводимость уменьшались.

Анализ расчетов в условиях нарастающего дефицита почвенной влаги показал, что интенсивность поглощения CO_2 на единицу площади листовой пластинки опытных растений начинала снижаться при влажности почвы ниже 30–35 % НВ (Рисунок 6.4).

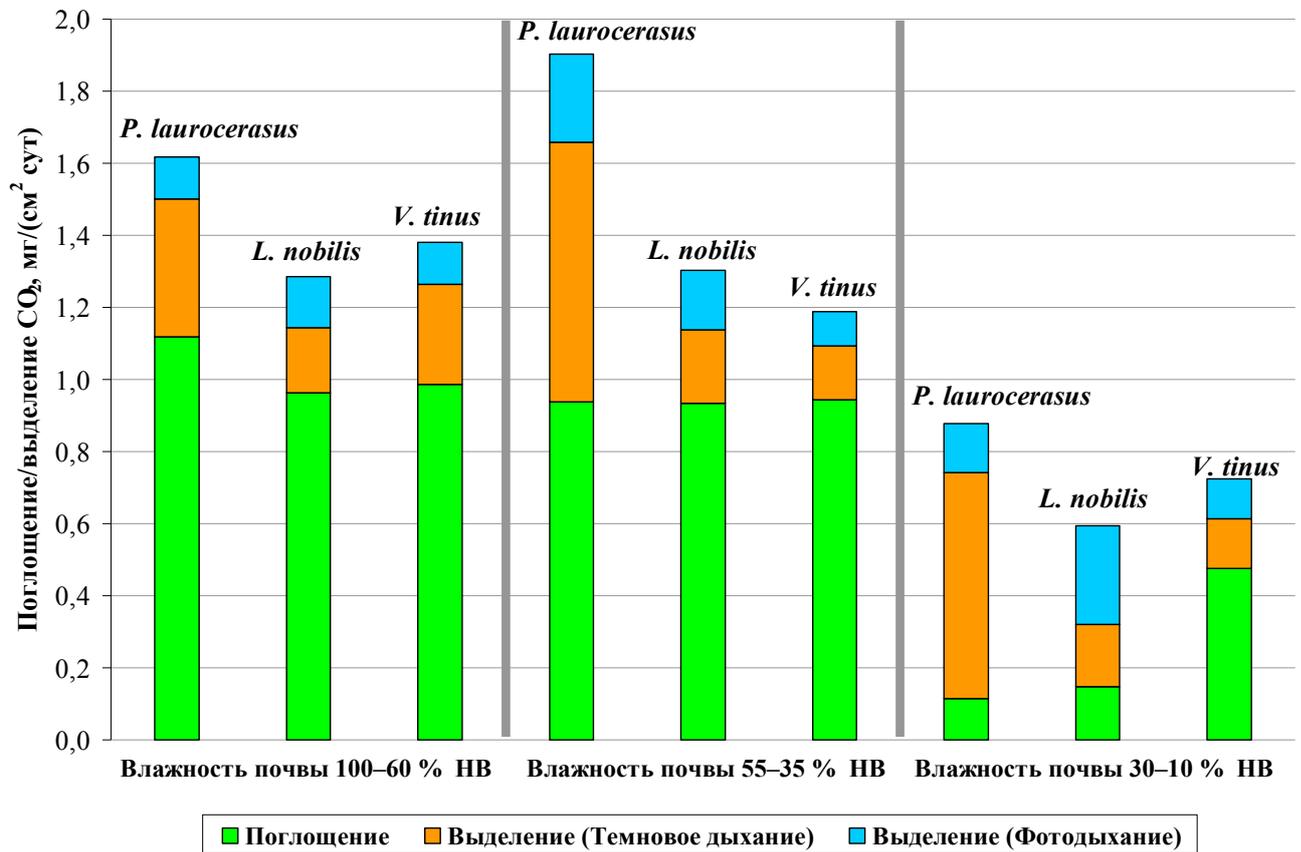


Рисунок 6.4 – Суточное поглощение/выделение углекислого газа листьями *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* при различных условиях влажности почвы

При снижении влажности почвы до 30 % НВ и менее, проявились видоспецифичные особенности реакции растений на засуху. Количество

поглощенного CO_2 листьями снизилось по сравнению с условиями достаточного водообеспечения у *Prunus laurocerasus* в 10 раз, у *Laurus nobilis* – в 7 раз, а у *Viburnum tinus* – только в 2 раза. При невысоком росте темнового дыхания у *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* в сложившихся условиях водообеспеченности, его доля в процессе углекислотного газообмена *Prunus laurocerasus* возросла в 2 раза. Повышение суммарного дыхания в условиях водного дефицита очевидно связано с тем, что параллельно со снижением ростовых процессов происходит возрастание интенсивности дыхания.

Для *Viburnum tinus* максимальная интенсивность транспирации и устьичной проводимости отмечена при влажности почвы выше 60 % от НВ, минимальная – при влажности почвы ниже 30 % (Рисунки 6.5, 6.6).

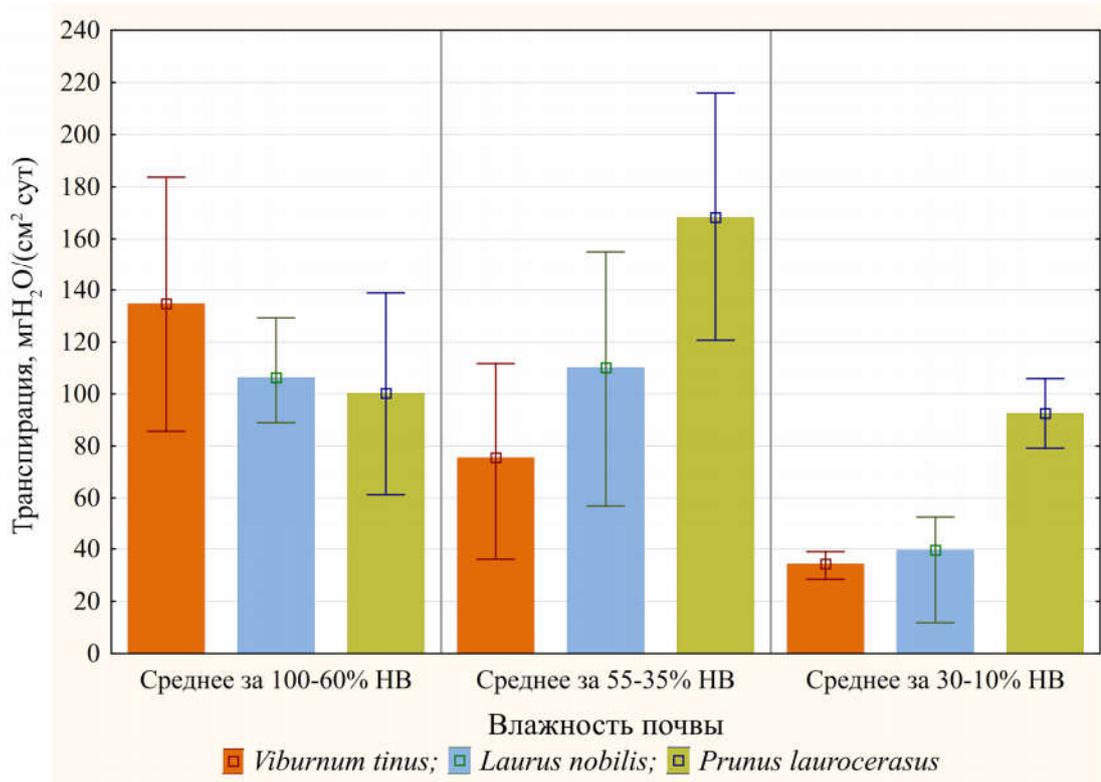


Рисунок 6.5 – Суточная транспирация листьев *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* во время вегетации при различной влажности почвы

В то же время у *Laurus nobilis* при влажности почвы 55–35 % от НВ не наблюдается значительного уменьшения устьичной проводимости и транспирации по сравнению с влажностью почвы выше 60 % от НВ. Это означает,

что максимумы устьичной проводимости и транспирации *Laurus nobilis* можно наблюдать при средних значениях влажности почвы. При влажности почвы ниже 30 % от НВ отмечено снижение обоих параметров в 2,5–3 раза по сравнению с оптимальными значениями.

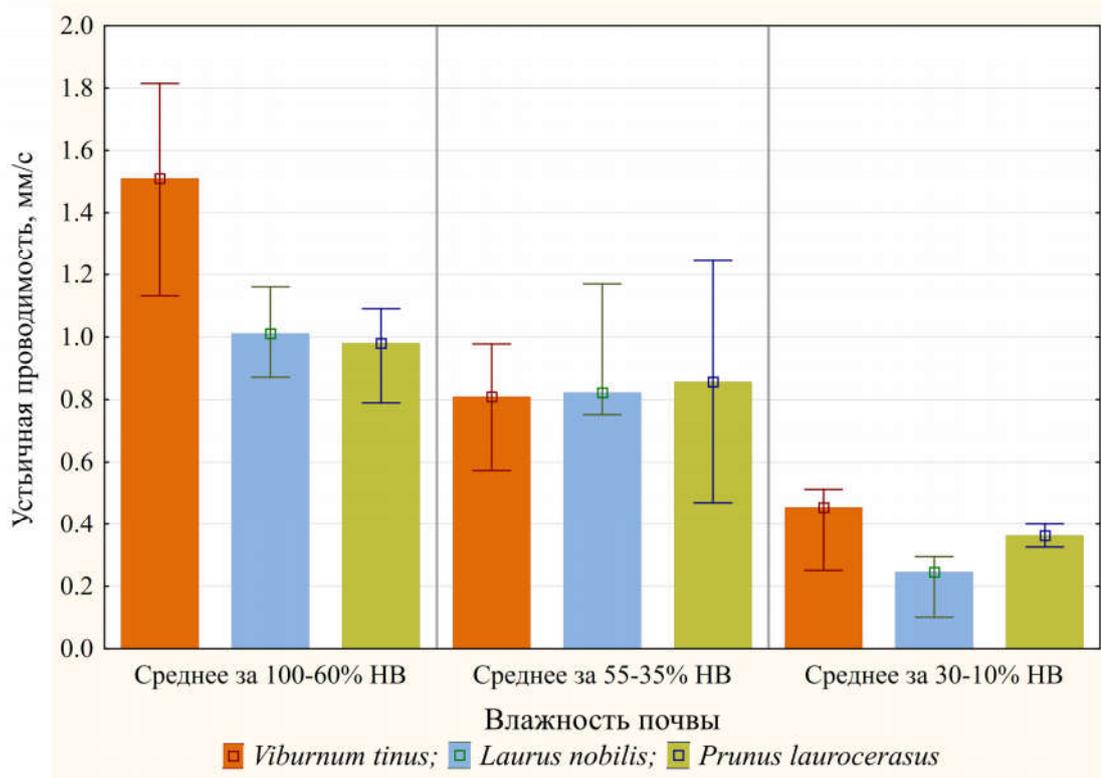


Рисунок 6.6 – Устьичная проводимость листьев *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* во время вегетации при различной влажности почвы

У *Prunus laurocerasus* максимум устьичной проводимости наблюдался при влажности почвы выше 60% от НВ, а транспирации – при 55–35% от НВ. При влажности почвы выше 60% и ниже 30% от НВ транспирация была примерно на одном уровне – 95–100 мгН₂О/(см² сут.) (Рисунок 6.5), в то время как устьичная проводимость при влажности почвы 30–10% от НВ была в 2-2,5 раза ниже, чем при влажности почвы 55–35% и 100–60% от НВ (Рисунок 6.6).

Анализ коэффициентов корреляции между составляющими СО₂/Н₂О-газообмена листьев вечнозеленых растений и параметрами внешней среды

показал наличие как положительных, так и отрицательных статистически высоко значимых ($p < 0,01$) зависимостей (Таблица 6.2).

Таблица 6.2 – Коэффициенты корреляции между газообменом $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ в листьях вечнозеленых растений и факторами внешней среды

Вид	Параметр газообмена	Фактор окружающей среды						
		DLI (моль/ (м^2 сут.))	T ($^{\circ}\text{C}$)	T _{MAX} ($^{\circ}\text{C}$)	T _{MIN} ($^{\circ}\text{C}$)	RH (%)	VPD (кПа)	SM (% НВ)
<i>Prunus laurocerasus</i>	E (мг $\text{H}_2\text{O}/(\text{см}^2$ сут.))	0,70**	0,78**	0,68**	0,73**	-0,68**	0,77**	-0,25**
	gs (мм/с)	0,38*	0,14	0,17	0,15	-0,06	0,03	0,37*
	A (мг $\text{CO}_2/(\text{см}^2$ сут.))	0,12	-0,22	-0,12	-0,22	0,17	-0,31	0,63**
	R _{RTotal} (мг $\text{CO}_2/(\text{см}^2$ сут.))	0,74**	0,85**	0,70**	0,84**	-0,47*	0,73**	-0,59*
<i>Laurus nobilis</i>	E (мг $\text{H}_2\text{O}/(\text{см}^2$ сут.))	0,42**	0,48**	0,43**	0,44**	-0,43**	0,52**	0,34**
	gs (мм/с)	0,11	-0,21	-0,22	-0,20	0,01	-0,17	0,62**
	A (мг $\text{CO}_2/(\text{см}^2$ сут.))	0,07	0,11	0,1	0,1	0,02	0,06	0,66**
	R _{RTotal} (мг $\text{CO}_2/(\text{см}^2$ сут.))	0,46**	0,51**	0,44**	0,56**	-0,12	0,37*	-0,35*
<i>Viburnum tinus</i>	E (мг $\text{H}_2\text{O}/(\text{см}^2$ сут.))	0,80**	0,87**	0,81**	0,77**	-0,61**	0,89**	0,46**
	gs (мм/с)	0,46**	0,50**	0,44**	0,44**	-0,28*	0,44**	0,56**
	A (мг $\text{CO}_2/(\text{см}^2$ сут.))	0,41**	0,07	0,16	-0,08	0,01	0,03	0,40**
	R _{RTotal} (мг $\text{CO}_2/(\text{см}^2$ сут.))	0,84**	0,97**	0,89**	0,95**	-0,59**	0,94**	0,34*

Примечания

- 1 E – среднесуточная транспирация
- 2 gs – устьичная проводимость
- 3 A – среднесуточное поглощение углекислого газа
- 4 R_{RTotal} – общее выделение углекислого газа за счет дыхания
- 5 R_{RD} – выделение углекислого газа за счет темнового дыхания
- 6 R_{PR} – выделение углекислого газа за счет фотодыхания
- 7 DLI – дневной световой интеграл
- 8 T – среднесуточная температура воздуха
- 9 T_{MAX} – максимальная суточная температура воздуха
- 10 T_{MIN} – минимальная суточная температура воздуха
- 11 RH – среднесуточная относительная влажность воздуха
- 12 VPD – дефицит давления водяного пара
- 13 SM – влажность почвы
- 14 *, ** представляют $p < 0,05$ и $p < 0,01$ соответственно

У исследованных видов выявлена высокая положительная связь между величиной транспирации, выделением CO_2 и факторами среды: интегралом дневного освещения, температурами воздуха и дефицитом насыщения водяного пара, и отрицательная – с относительной влажностью воздуха.

Слабые коэффициенты парной корреляции между величиной устьичной проводимости, поглощением диоксида углерода листьями *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и параметрами среды: освещением, температурой и влажностью воздуха, указывают на отсутствие линейной зависимости (некоррелированности переменных), но не об отсутствии связи как таковой. Они позволяют предположить о возможной независимости данных составляющих газообмена листьев *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и преобладании флуктуирующей изменчивости.

Для всех видов установлена статистически высоко значимая положительная связь между количеством поглощения CO_2 и водообеспеченностью. Среди изученных видов наличием высоко значимых коэффициентов корреляции между величиной устьичной проводимости и факторами окружающей среды (освещенностью, температурой и влажностью воздуха, влажностью почвы) отличались растения *Viburnum tinus* (Таблица 6.2).

На основе экспериментальных данных по количеству суточного поглощения CO_2 и параметрам окружающей среды, полученных в течение круглосуточных измерений, путем пошагового регрессионного анализа и использования процедуры «Нелинейное оценивание» модуля «Регрессия пользователя – производная функция потерь», были подобраны и оптимизированы параметры уравнений регрессии, для расчета суммарного за сутки чистого поглощения CO_2 единицей площади листовой поверхности как функции факторов внешней среды для *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* (Таблица 6.3).

При изучении углекислотного газообмена вечнозеленых лиственных древесных растений одной из основных задач являлось получение количественной характеристики взаимосвязи между суточным поглощением углекислого газа и условиями окружающей среды, позволяющей оценить роль растений в углеродном балансе урбанизированной экосистемы.

Таблица 6.3 – Уравнения регрессии для расчета суммарного за сутки чистого поглощения CO₂ единицей площади листовой поверхности *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus*

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

Примечания

- 1 A – среднесуточное поглощение углекислого газа
- 2 DLI – дневной световой интеграл
- 3 T – среднесуточная температура воздуха
- 4 T_{MAX} – максимальная суточная температура воздуха
- 5 T_{MIN} – минимальная суточная температура воздуха
- 6 RH – среднесуточная относительная влажность воздуха
- 7 VPD – дефицит давления водяного пара
- 8 SM – влажность почвы
- 9 R² – коэффициент детерминации
- 10 RMSE – корень из среднеквадратичной ошибки
- 11 SSE – сумма квадратов ошибок

Оценка качества моделей на основе трех базовых критериев R², RMSE и SSE показала, что построенные регрессионные модели вполне адекватны, так как итоговые потери, оцененные функцией минимизации потерь, имеют малые величины, RMSE прогноза при расчетах по этим моделям составляют 0,146–0,174 мгСО₂/(см² сут.), а значение коэффициентов детерминации находится в пределах 0,84–0,89.

Рассчитанные по уравнениям величины и экспериментальные данные чистого поглощения CO₂ за сутки 1 см² листовой поверхности *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* за все дни измерений, включающие разные условия окружающей среды, представлены на Рисунках 6.7–6.9 в виде совмещенных графиков. Как видно из графиков, расчетные данные и экспериментальные близки.

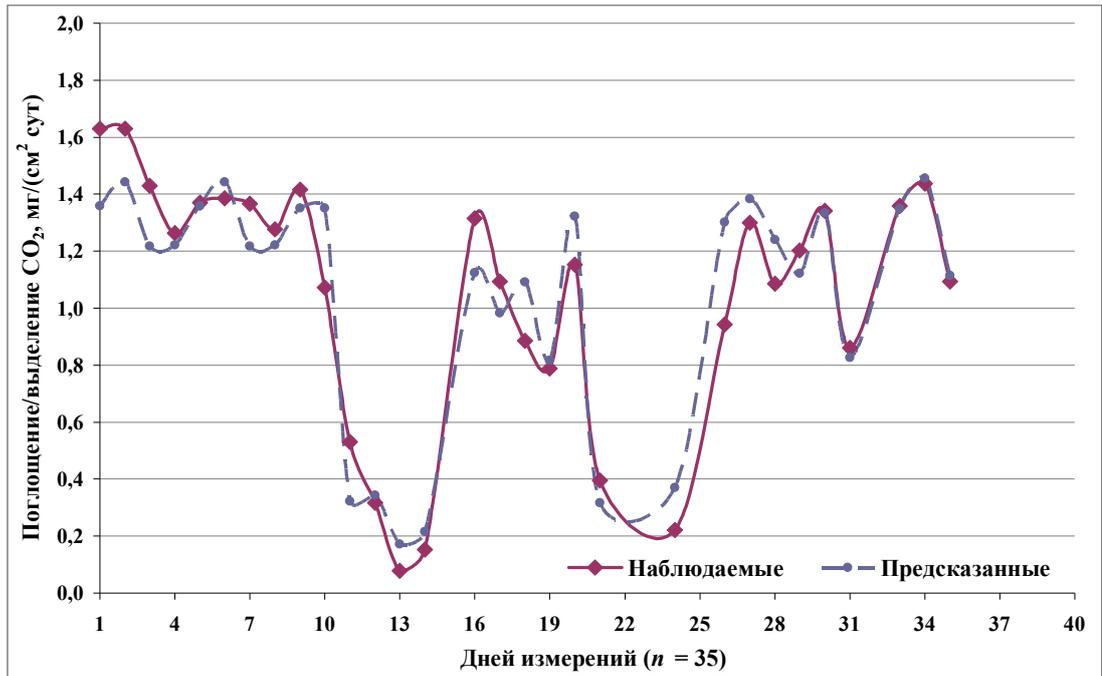


Рисунок 6.7 – Сравнение наблюдаемого и прогнозируемого количества суточного поглощения углекислого газа листьями *Prunus laurocerasus* в различных условиях окружающей среды

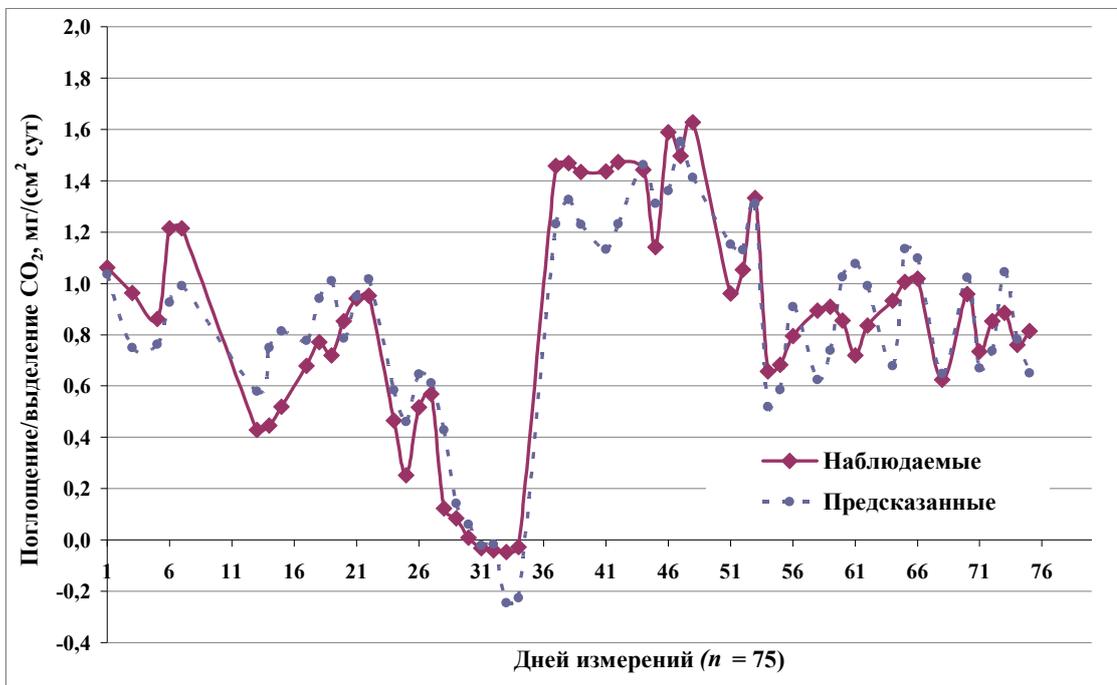


Рисунок 6.8 – Сравнение наблюдаемого и прогнозируемого количества суточного поглощения углекислого газа листьями *Laurus nobilis* в различных условиях окружающей среды

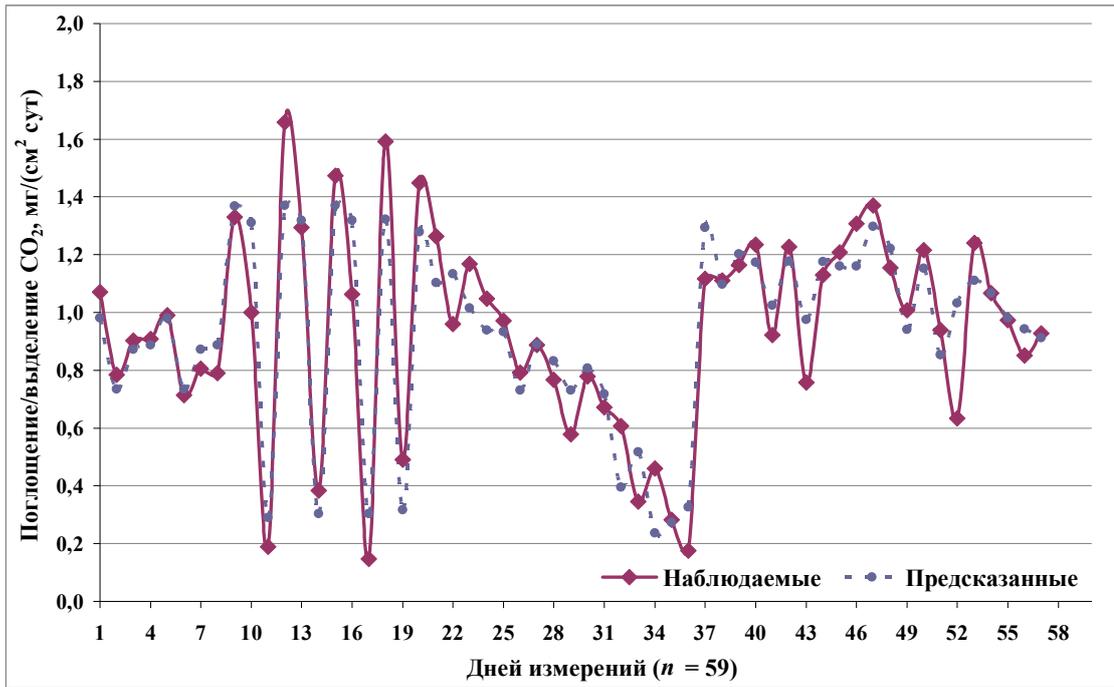


Рисунок 6.9 – Сравнение наблюдаемого и прогнозируемого количества суточного поглощения углекислого газа листьями *Viburnum tinus* в различных условиях окружающей среды

Таким образом, проведенное исследование показало, что основным фактором, ингибирующим процесс углекислотного газообмена *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* в период их вегетации является водообеспеченность.

Наибольшая устойчивость к засухе и способность поглощать CO_2 в условиях гидротермического стресса выявлена у растений *Viburnum tinus*. Определено, что ингибирование процессов поглощения CO_2 при нарастающем водном дефиците начинается у исследованных видов при снижении влажности почвы до 35% НВ.

В условиях почвенной засухи количество поглощенного CO_2 листьями *Prunus laurocerasus* снижается в десять раз, *Laurus nobilis* – в семь раз, *Viburnum tinus* – в два раза.

Положительный углекислотный газообмен *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* в жаркий засушливый период, при котором величина поглощения CO_2 превышает его выделение при дыхании соответственно в 1–5,1,

1,5–3,7 и 1,1–6,2 раза, свидетельствует о существенном потенциале видов в оптимизации культурфитоценозов субтропических регионов России.

Разработанные прогнозные модели позволяют выполнить количественную оценку способности поглощения углекислого газа исследованными вечнозелеными лиственными интродуцентами при различных условиях окружающей среды.

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

Среднесуточные, максимальные и минимальные значения величин параметров окружающей среды и CO₂/H₂O-газообмена листьев *Nerium oleander*, представлены в Таблице 6.4 (за 52 суток).

Таблица 6.4 – Значения параметров окружающей среды и CO₂/H₂O-газообмена листьев *Nerium oleander* во время измерений

Параметр	Значения параметра			
	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение
E (мгH ₂ O/(см ² сут.))	6,5	332,6	115,8	91,7
g _S (мм/с)	0,15	4,66	1,47	1,24
A (мгCO ₂ /(см ² сут.))	0,36	2,78	1,55	0,75
R _{RTotal} (мгCO ₂ /(см ² сут.))	0,16	1,20	0,62	0,29
R _{RD} (мгCO ₂ /(см ² сут.))	0,10	1,05	0,47	0,27
R _{PR} (мгCO ₂ /(см ² сут.))	0,06	0,34	0,15	0,06
DLI (моль/(м ² сут.))	1,0	42,9	19,4	9,4
T (°C)	+8,5	+32,4	+23,8	5,5
T _{MAX} (°C)	+12,9	+40,0	+31,7	7,1
T _{MIN} (°C)	+4,5	+28,4	+18,8	5,0
RH (%)	39	86	60	13
VPD (кПа)	0,3	3,0	1,4	0,7
SM (% НВ)	10,8	87,3	46,3	17,9

Примечания

1 E – среднесуточная транспирация

2 g_S – устьичная проводимость

3 A – среднесуточное поглощение углекислого газа

4 R_{RTotal} – общее выделение углекислого газа за счет дыхания

5 R_{RD} – выделение углекислого газа за счет темнового дыхания

- 6 R_{PR} – выделение углекислого газа за счет фотодыхания
- 7 DLI – дневной световой интеграл
- 8 T – среднесуточная температура воздуха
- 9 T_{MAX} – максимальная суточная температура воздуха
- 10 T_{MIN} – минимальная суточная температура воздуха
- 11 RH – среднесуточная относительная влажность воздуха
- 12 VPD – дефицит давления водяного пара
- 13 SM – влажность почвы

Анализ сезонной динамики параметров CO_2 -газообмена *Nerium oleander* показал, что в жаркие засушливые летние месяцы растения сохраняют положительный углекислотный газообмен (Рисунок 6.10).

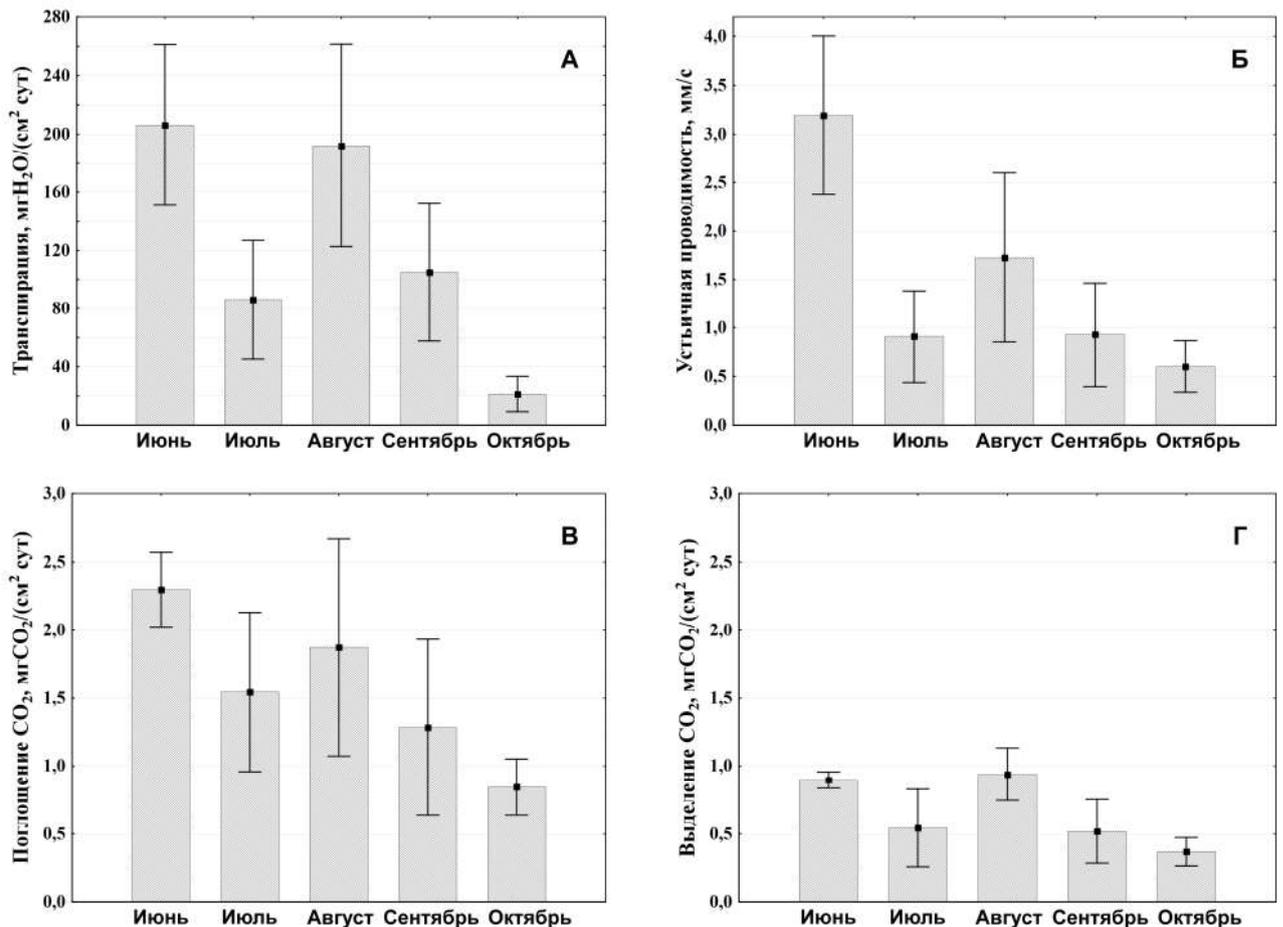


Рисунок 6.10 – Сезонная динамика показателей интенсивности газообмена листьев *Nerium oleander*: А – суточное испарение воды при транспирации, Б – устьичная проводимость, В – суточное количество поглощенного диоксида углерода в процессе фотосинтеза, Г – суточное количество выделенного диоксида углерода при дыхании

В среднем за сезон активной вегетации (Таблица 6.4), и в отдельные месяцы, с июня по октябрь (Рисунок 6.10), суммарное за сутки чистое поглощение CO_2 и его выделение в расчете на см^2 площади листьев у *Nerium oleander* достаточно высокое, что говорит об эффективной работе фотосинтетического аппарата.

Среднесезонные величины суточной транспирации и устьичной проводимости у листьев *Nerium oleander* также достаточно высокие. Однако, при оценке сезонной динамики повышенная интенсивность транспирации и устьичной проводимости у листьев *Nerium oleander* отмечена только в июне и в августе. Очевидно, это обусловлено физиологическими особенностями водного обмена у данного вида древесных растений, выявленными нами ранее в результате проведенных исследований (Плугатарь и др., 2020).

Между процессами $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена (поглощением диоксида углерода, интенсивностью транспирации и устьичной проводимостью) выявлена довольно тесная взаимосвязь: коэффициенты парной корреляции у *Nerium oleander* находились пределах 0,84–0,86.

В ходе активной вегетации с июня по октябрь максимальное среднесуточное количество поглощенного CO_2 на единицу площади листьев у *Nerium oleander* отмечено в июне, а максимальное выделение углекислого газа обратно в атмосферу при дыхании – в июне (в период интенсивного роста) и в августе (вследствие воздействия гидротермических стрессоров).

Установлено, что доля суммарных дыхательных затрат от гросс-фотосинтеза затрат в июне – августе у *Nerium oleander* в среднем составляет 35–51 %. По нашим данным, для данного вида в оптимальных условиях соотношение процессов дыхания и фотосинтеза в среднем составляет 19 % (Плугатарь и др., 2020).

Анализ расчетов в условиях нарастающего дефицита почвенной влаги показал, что интенсивность поглощения CO_2 , транспирации и устьичной проводимости у начинала снижаться при влажности почвы выше 60–80 % НВ и ниже 30–35 % НВ (Рисунок 6.11). При влажности почвы 10–30 % НВ, проявились видоспецифичные особенности регуляции водного баланса и реакции на засуху. В

сложившихся условиях водообеспеченности доли темнового дыхания и фотодыхания у *Nerium oleander* в процессе углекислотного газообмена возросли в 1,5–2 раза (Рисунок 6.11Б). В условиях воздействия сильного гидротермического стресса при влажности почвы на уровне мертвого запаса, поглощение углекислоты листьями *Nerium oleander* снижалось в сравнении с контролем (полив) в 5–6 раз (Плугатарь и др., 2021).

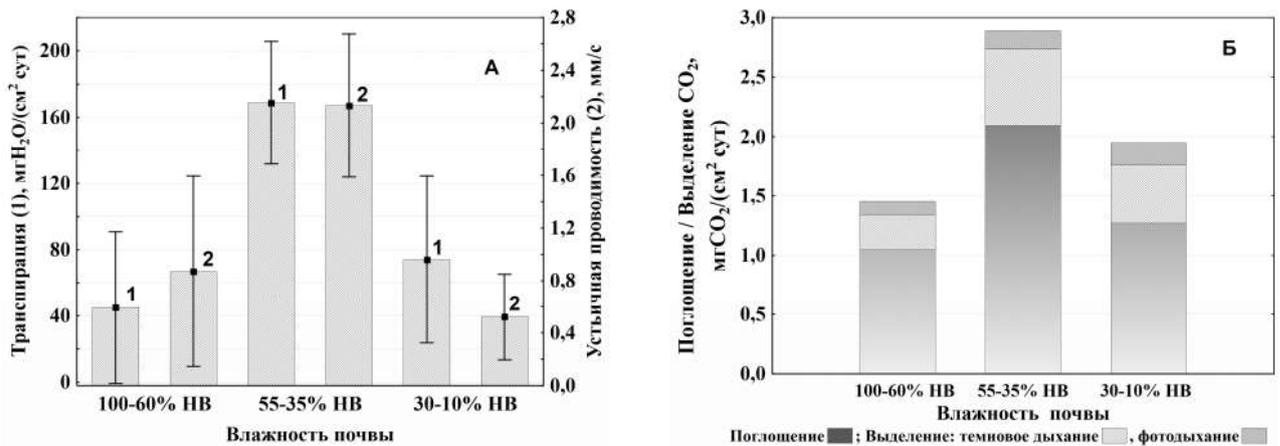


Рисунок 6.11 – Интенсивность газообмена листьев *Nerium oleander* при различных условиях водообеспеченности: А – суммарное за сутки количество испаренной воды при транспирации и устьичная проводимость, Б – суточное количество поглощенного и выделенного углекислого газа

Анализ коэффициентов корреляции между составляющими CO₂/H₂O-газообмена листьев вечнозеленых растений и параметрами внешней среды показал наличие как положительных, так и отрицательных статистически значимых ($p < 0,05$) зависимостей (Таблица 6.5).

Как и для *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* (Таблица 6.2) у *Nerium oleander* выявлена сильная зависимость интенсивности транспирации и выделения CO₂ листьями: прямая – от интеграла дневного освещения, температуры воздуха и дефицита насыщения водяного пара; обратная – с относительной влажностью воздуха.

Таблица 6.5 – Коэффициенты корреляции между показателями газообмена листьев *Nerium oleander* и факторами окружающей среды

Показатели газообмена	Факторы окружающей среды						
	DLI (моль/ (м ² сут.))	T (°C)	T _{MAX} (°C)	T _{MIN} (°C)	RH (%)	VPD (кПа)	SM (% НВ)
E (мгH ₂ O/(см ² сут.))	0,66	0,68	0,74	0,77	-0,56	0,78	-0,15*
gs (мм/с)	0,35	0,51	0,55	0,57	-0,21*	0,45	0,08*
A (мгCO ₂ /(см ² сут.))	0,47	0,67	0,63	0,70	-0,41	0,59	-0,03*
R _{RTotal} (мгCO ₂ /(см ² сут.))	0,72	0,88	0,89	0,92	-0,58	0,86	-0,36
R _{RD} (мгCO ₂ /(см ² сут.))	0,76	0,83	0,85	0,87	-0,57	0,84	-0,26*
R _{PR} (мгCO ₂ /(см ² сут.))	0,13*	0,50	0,48	0,51	-0,29*	0,39	-0,51

Примечания

- 1 E – среднесуточная транспирация
- 2 gs – устьичная проводимость
- 3 A – среднесуточное поглощение углекислого газа
- 4 R_{RTotal} – общее выделение углекислого газа за счет дыхания
- 5 R_{RD} – выделение углекислого газа за счет темнового дыхания
- 6 R_{PR} – выделение углекислого газа за счет фотодыхания
- 7* – не достоверны при уровне значимости p<0,05

На основе полученных экспериментальных данных было рассчитано уравнение зависимости суточного поглощения диоксида углерода (в расчете на 1 см² площади листьев) растениями *Nerium oleander* от совокупности всех учтенных внешних факторов – солнечной радиации, температуры и влажности воздуха (дефицита насыщения водяного пара), влажности почвы. В ходе разработки модели были отобраны наиболее информативные факторы.

Использовалась множественная нелинейная регрессия, при этом вид уравнения и состав независимых переменных подбирался на основе визуального анализа зависимостей от отдельных переменных, по более высокому значению коэффициента детерминации, наименьшим значениям статистик «Итоговые потери» и уровню значимости коэффициентов уравнения меньше задаваемого при расчете коэффициентов модели (p<0,05).

Используя функцию минимизации потерь, определили, что итоговые потери достаточно невелики (SSE = 2,594), RMSE прогноза согласно предложенной модели составляет 0,303 мгCO₂/(см² сут.). Доля дисперсии составила 87%. Полученные значения свидетельствуют об адекватности построенной регрессионной модели (Таблица 6.6).

Рассчитанные по прогнозным уравнениям величины и экспериментальные данные о количестве поглощенного за сутки диоксида углерода 1 см² листовой поверхности *Nerium oleander* за все дни измерений, включающие разные условия окружающей среды, представлены на Рисунке 6.12. Из полученных графиков можно сделать вывод о близости расчетных и экспериментальных данных.

Таблица 6.6 – Регрессионная модель для расчета суммарного за сутки чистого поглощения CO₂ единицей площади листовой поверхности *Nerium oleander*

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

Примечания

- 1 A – среднесуточное поглощение углекислого газа
- 2 DLI – дневной световой интеграл
- 3 T – среднесуточная температура воздуха
- 4 VPD – дефицит давления водяного пара
- 5 SM – влажность почвы
- 6 R² – коэффициент детерминации
- 7 RMSE – корень из среднеквадратичной ошибки
- 8 SSE – сумма квадратов ошибок



Рисунок 6.12 – Измеренные и рассчитанные величины суточного поглощения диоксида углерода (в расчете на 1 см² площади листьев) у растений *Nerium oleander* в разных условиях окружающей среды

Проведенные исследования показали высокую чувствительность процессов углеродного и водного обмена *Nerium oleander* к изменению условий внешней среды, что позволило построить прогнозную модель для количественной оценки способности поглощения диоксида углерода у данного вида растения в сложившихся условиях окружающей среды. Положительный углекислотный газообмен *Nerium oleander*, при котором поглощение углекислого газа превышает уровень дыхания в самые жаркие и засушливые летние месяцы в 2,4 раза, свидетельствует о высоком адаптивном потенциале этого вида к гидротермическим стрессорам. Разработанные нелинейные регрессионные модели могут быть использованы для прогнозной оценки способности поглощения диоксида углерода *Nerium oleander* при ожидаемых климатических изменениях.

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

В Таблице 6.7 представлены среднесуточные, максимальные и минимальные значения величин параметров окружающей среды и $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листьев *Aucuba japonica*, измеренных за весь период регистрации с июня по октябрь. Они показывают амплитуду сезонных колебаний условий внешней среды и отражают видоспецифичность функционирования ассимиляционного аппарата в данных условиях обитания.

В течение сезона активной вегетации величина суммарного за сутки чистого поглощения CO_2 листьями *Aucuba japonica*, в зависимости от сложившихся условий окружающей среды, изменялась в 4,4 раза, а его выделения – в 4,3 раза. Величина суточной транспирации колебалась от 18,5 до 164,8 $\text{mgH}_2\text{O}/(\text{cm}^2 \text{сут.})$.

Коэффициенты вариации, которые являются показателями относительного разброса измеренных величин газообмена, были высокими и составляли: для поглощения, выделения CO_2 и транспирации 25, 30 и 33 % соответственно.

Таблица 6.7 – Значения параметров окружающей среды и CO₂/H₂O-газообмена листьев *Aucuba japonica* во время измерений

Параметр	Значения параметра			
	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение
E (мгH ₂ O/(см ² сут.))	18,5	164,8	88,8	29,5
g _s (мм/с)	0,40	1,58	0,76	0,21
A (мгCO ₂ /(см ² сут.))	0,35	1,55	0,81	0,20
R _{RTotal} (мгCO ₂ /(см ² сут.))	0,16	0,69	0,37	0,11
R _{RD} (мгCO ₂ /(см ² сут.))	0,09	0,53	0,25	0,09
R _{PR} (мгCO ₂ /(см ² сут.))	0,04	0,23	0,12	0,04
DLI (моль/(м ² сут.))	2,9	28,5	17,2	5,9
T (°C)	+14,4	+29,9	+24,4	3,0
T _{MAX} (°C)	+20,8	+38,5	+32,1	3,5
T _{MIN} (°C)	+10,5	+25,2	+19,1	3,0
RH (%)	41,0	83,7	64,2	9,4
VPD (кПа)	0,27	2,15	1,23	0,39
SM (% HB)	24,5	96,5	60,2	16,6

Примечания

- 1 E – среднесуточная транспирация
- 2 g_s – устьичная проводимость
- 3 A – среднесуточное поглощение углекислого газа
- 4 R_{RTotal} – общее выделение углекислого газа за счет дыхания
- 5 R_{RD} – выделение углекислого газа за счет темнового дыхания
- 6 R_{PR} – выделение углекислого газа за счет фотодыхания
- 7 DLI – дневной световой интеграл
- 8 T – среднесуточная температура воздуха
- 9 T_{MAX} – максимальная суточная температура воздуха
- 10 T_{MIN} – минимальная суточная температура воздуха
- 11 RH – среднесуточная относительная влажность воздуха
- 12 VPD – дефицит давления водяного пара
- 13 SM – влажность почвы

Средний за весь период регистрации коэффициент эффективности роста (КЭР), показывающий долю продуктов фотосинтеза, затраченных на накопление биомассы растения, составил 68 %. Различия показателей фотосинтетической активности листьев *Aucuba japonica* в оптимальных и стрессовых условиях были статистически значимы с 95 % вероятностью.

В период активной вегетации с июня по октябрь максимальная величина суммарного за сутки чистого поглощения CO₂ листьями *Aucuba japonica* наблюдалось в октябре месяце (0,96 мгCO₂/(см² сут.), чуть меньшее – в июне и сентябре (0,82–0,83 мгCO₂/(см² сут.)) (Рисунок 6.13).

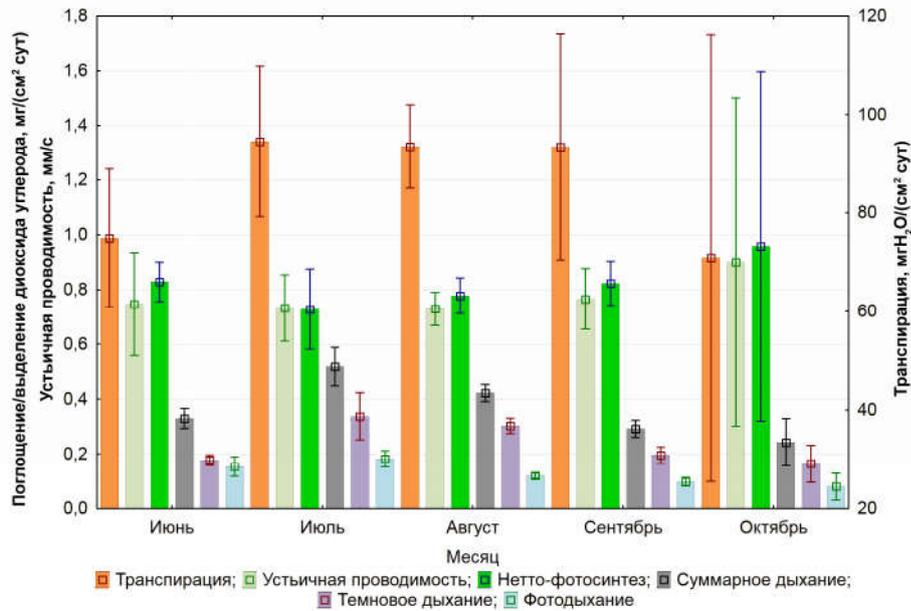


Рисунок 6.13 – Динамика устьичной проводимости, а также суточной транспирации, поглощения и выделения CO₂ листьями *Aucuba japonica* во время вегетации

В июле и августе величины чистого поглощения CO₂ за сутки сохранялись на уровне 0,73–0,78 мгСО₂/(см² сут.). Максимальное выделение углекислого газа обратно в атмосферу при дыхании отмечено в июле – 0,52 мгСО₂/(см² сут.).

Наибольшее количество суммарных дыхательных затрат от gross-фотосинтеза в летние месяцы у *Aucuba japonica* наблюдалось в июле (41,6 %), несколько меньше – в августе (35,2 %) (Рисунок 6.13). Наиболее благоприятным для эффективного процесса поглощения углекислого газа *Aucuba japonica* за рассмотренный период вегетации является октябрь месяц, когда доля суммарных дыхательных затрат от gross-фотосинтеза составляет всего 20,2 %. В июне и сентябре она на 6–8 % выше, чем в октябре.

При влажности почвы 40 % НВ интенсивность поглощения CO₂ снижалась до 60 % от контроля (орошение), а при влажности почвы 20 % НВ – составляла менее 28 % в сравнении с оптимальными условиями водообеспеченности (Рисунок 6.14).

Анализируя показатели динамики CO₂/H₂O-газообмена во время вегетации *Aucuba japonica* при различной влажности почвы, выявлено, что максимум

ассимиляции CO_2 при влажности почвы 100–60 % НВ составил $1,55 \text{ мгCO}_2/(\text{см}^2 \text{ сут.})$, а при влажности почвы 30–10 % НВ – $0,51 \text{ мгCO}_2/(\text{см}^2 \text{ сут.})$.

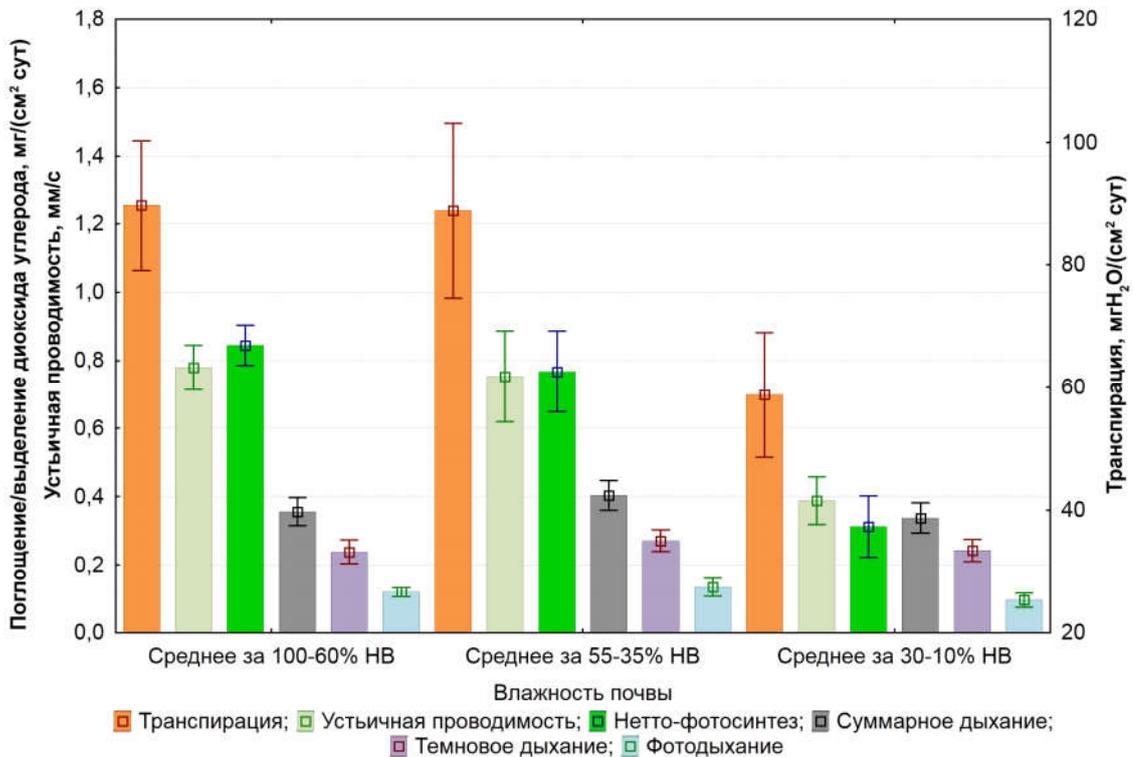


Рисунок 6.14 – Устьичная проводимость, а также суточная транспирация, чистое поглощение и выделение CO_2 листьями *Aucuba japonica* во время вегетации при различной влажности почвы

При влажности почвы 30–10 % НВ суточная транспирация не превышала $83,1 \text{ мгH}_2\text{O}/(\text{см}^2 \text{ сут.})$, что в два раза меньше, чем максимальная суточная транспирация при влажности почвы 100–60 % НВ – $164,8 \text{ мгH}_2\text{O}/(\text{см}^2 \text{ сут.})$. При влажности почвы 55–35 % НВ, по сравнению с влажностью почвы 100–60 % НВ, максимальная суточная транспирация была меньше на 22,3 %, а максимальные и средние значения ассимиляции CO_2 за сутки оказались ниже всего на 7–9 %.

По результатам расчетов коэффициентов линейной парной корреляции (r) выявлено наличие как прямых, так и обратных корреляционных связей ($p < 0,05$) между параметрами $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листьев *Aucuba japonica* и факторами окружающей природной среды. Установлена статистически значимая, но слабая теснота связи транспирации листьев *Aucuba japonica* с температурой воздуха,

ИДО и дефицитом насыщения водяного пара ($r=0,44\dots0,56$); устьичной проводимости – с влажностью почвы ($r=0,39$); поглощения CO_2 с температурой воздуха и дефицитом насыщения водяного пара ($r=$ от $-0,32$ до $-0,41$); выделения CO_2 при суммарном и темновом дыхании – с ИДО ($r=0,32\dots0,35$). Умеренная теснота связи выявлена между количеством поглощения CO_2 и влажностью почвы ($r=0,58$), а также между выделением CO_2 при суммарном и темновом дыхании и температурой воздуха ($r=0,57\dots0,72$). Значимые линейные корреляционные связи между выделением CO_2 при фотодыхании и параметрами среды не установлены.

На основе экспериментальных данных, полученных в течение 61 суток измерений углекислотного газообмена и параметров окружающей среды, были подобраны и оптимизированы коэффициенты уравнения зависимости суточного поглощения CO_2 листьями *Aucuba japonica* от факторов окружающей среды (5.1):

$$A = 0,0349 \text{ SM} - 0,0003 \text{ SM}^2 + 0,2272 \text{ T} - 0,0036 \text{ T}^2 - 0,0062 \text{ DLI} - 0,2947 \text{ T}_{\text{MIN}} + 0,061 \text{ T}_{\text{MIN}}^2 - 0,0805 \text{ VPD}, \quad (5.1)$$

где SM – влажность почвы;

T – среднесуточная температура воздуха;

TMIN – минимальная суточная температура воздуха;

DLI – дневной световой интеграл;

VPD – дефицит давления водяного пара.

Оценка качества модели на основе трех базовых критериев показала адекватность построенной модели, поскольку итоговые потери, оцененные функцией минимизации потерь, имеют малые величины ($\text{SSE} = 0,682$), а значение коэффициента детерминации, объясняет до 83% дисперсии переменной. Точность прогноза модели составила $0,106 \text{ мгCO}_2/(\text{см}^2 \text{ сут.})$. Рассчитанные по модели величины чистого поглощения CO_2 листьями *Aucuba japonica* за сутки и экспериментальные данные за все дни измерений с разными условиями окружающей среды, представлены на рисунке (Рисунок 6.15). Как видно из рисунка, расчетные данные и экспериментальные близки.

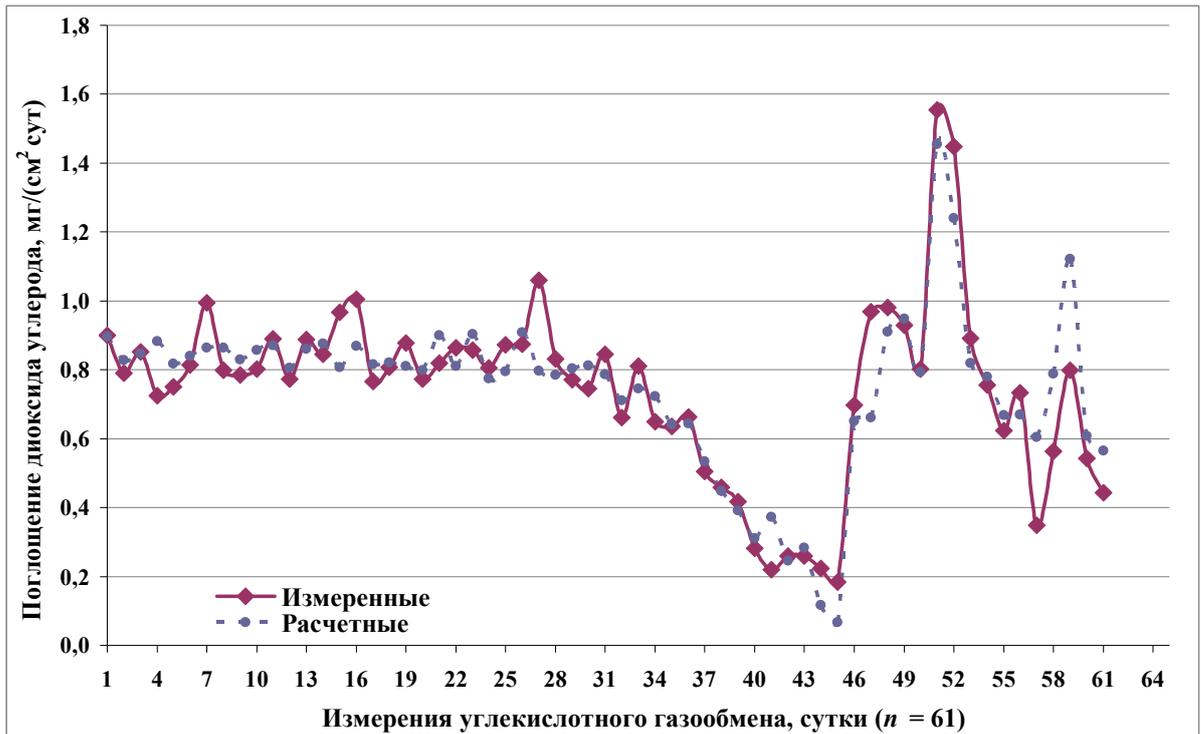


Рисунок 6.15 – Измеренные и рассчитанные величины суммарного за сутки чистого поглощения CO_2 (в расчете на cm^2 площади листьев) листьями *Aucuba japonica* в разных условиях внешней среды

Анализ данных показал, что параметры $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листьев *Aucuba japonica* характеризовались значительной изменчивостью. В отличие от *Laurus nobilis*, *Viburnum tinus*, *Nerium oleander* и *Prunus laurocerasus*, закономерным для *Aucuba japonica* было увеличение ассимиляционной активности в сентябре и октябре вследствие уменьшения гидротермической нагрузки.

Положительный углеродный баланс, при котором поглощение углекислого газа превышает уровень дыхания в самые жаркие и засушливые летние месяцы на ЮБК в 1,4–1,8 раза, свидетельствует о перспективах использования *Aucuba japonica* в культурфитоценозах при проведении поливов в летние месяцы.

Полученные данные об изменениях наблюдаемых параметров, вызванных ответными реакциями растений, можно использовать при оценке эффективности адаптации вида к окружающей среде, а также для составления прогноза его состояния в условиях изменения климата.

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

Исследования фотосинтетической и дыхательной активности ценных вечнозеленых листовенных интродуцентов (*Laurus nobilis*, *Aucuba japonica*, *Viburnum tinus*, *Nerium oleander*, *Prunus laurocerasus*) позволили выделить виды, характеризующиеся высокой способностью поглощения диоксида углерода в условиях Южного берега Крыма.

Величины чистого поглощения CO₂ за сутки в условиях отсутствия водного дефицита (при влажности почвы 60–100 % НВ) у исследованных видов составляли: *Prunus laurocerasus* – 11,2; *Laurus nobilis* – 9,6; *Viburnum tinus* – 9,9; *Aucuba japonica* – 8,0; *Nerium oleander* – 10,4 мгСО₂/(м² сут) (Таблица 6.8).

Таблица 6.8 – Суммарное за сутки чистое поглощение CO₂ листьями вечнозеленых интродуцентов при различных условиях водообеспеченности

Вид	Влажность почвы, % от НВ		
	100–60	55–35	30–10
	Чистое поглощение CO ₂ , мг/(м ² сут)		
<i>Prunus laurocerasus</i>	11,2	9,4	1,2
<i>Laurus nobilis</i>	9,6	9,3	1,5
<i>Viburnum tinus</i>	9,9	9,4	4,7
<i>Aucuba japonica</i>	8,0	7,7	3,2
<i>Nerium oleander</i>	10,4	20,6	8,2

При умеренном водном дефиците (влажность почвы 35–55 % НВ) количество поглощенного диоксида углерода листьями *Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis*, *Viburnum tinus* и *Aucuba japonica* снижалось соответственно до 9,4; 9,3; 9,4 и 7,7 мгСО₂/(м² сут), а *Nerium oleander*, наоборот, возрастало до 20,6 и 13,0 мгСО₂/(м² сут).

В условиях сильного гидротермического стресса при снижении влажности почвы до 10–30 % НВ, наибольшими величинами поглощения углекислого газа выделялись *Nerium oleander* (8,2 мгСО₂/(м² сут)) и *Viburnum tinus* (4,7 мгСО₂/(м² сут)). Чистое поглощение СО₂ листьями *Aucuba japonica* составляло 3,2 мгСО₂/(м² сут), а *Prunus laurocerasus* и *Laurus nobilis* соответственно – 1,2 мгСО₂/(м² сут) и 1,5 мгСО₂/(м² сут) (Рисунок 6.16).

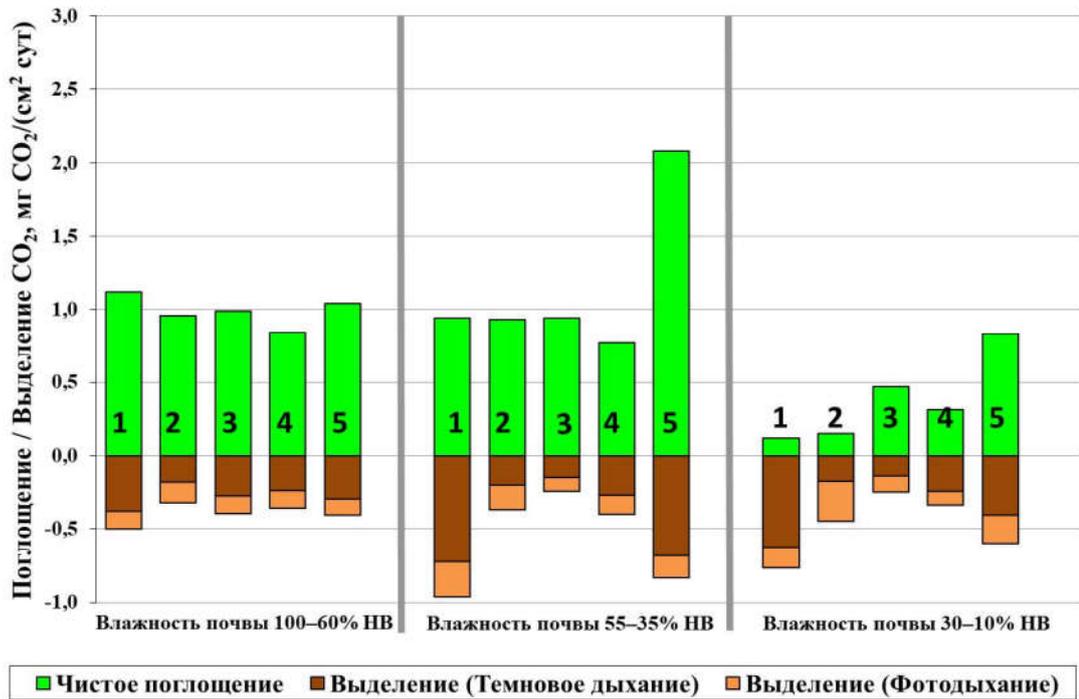


Рисунок 6.16 – Чистое поглощение/выделение СО₂ за сутки листьями вечнозеленых растений при различных условиях водообеспеченности

1 - *Prunus laurocerasus*, 2 - *Laurus nobilis*, 3 - *Viburnum tinus*,
4 - *Aucuba japonica*, 5 - *Nerium oleander*

Несмотря на значительное снижение ассимиляционной способности при сильном воздействии гидротермических стрессоров, поглощение СО₂ листьями растений превышало его эмиссию при дыхании у *Viburnum tinus* – в 2,9 раз, *Nerium oleander* – в 2,4 раза, *Aucuba japonica* – в 1,9 раз, *Laurus nobilis* – в 1,3 раза и *Prunus laurocerasus* – 1,2 раза.

Оценка эффективности использования углерода в процессах роста растений показала значительную вариабельность данного параметра в течение периода активной вегетации (Таблица 6.9).

Таблица 6.9 – Доля фиксированного углерода (%), который реализуется в чистой продуктивности

Вид	Месяц				
	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Prunus laurocerasus</i>	72	46	58	84	72
<i>Laurus nobilis</i>	59	69	62	76	79
<i>Viburnum tinus</i>	52	83	86	80	74
<i>Aucuba japonica</i>	71	58	65	74	80
<i>Nerium oleander</i>	72	74	67	71	70

По сравнению с благоприятными условиями окружающей среды, доля фиксированного углерода, который реализуется в чистой продуктивности в жаркий летний период (июль – август) снижается у *Prunus laurocerasus* на 20–32 %, у *Aucuba japonica* – на 17–24 %, у *Laurus nobilis* – на 18–25 %, *Nerium oleander* – только на 7–14 % и у *Viburnum tinus* – всего на 2–5 %.

Таким образом, при использовании исследованных видов в озеленении ЮБК с целью сочетания декоративности насаждений и максимально возможного поглощения ими CO₂, при отсутствии орошения на открытых участках наиболее эффективно использовать *Nerium oleander*, а в условиях умеренного и сильного затенения – *Viburnum tinus*.

При соблюдении агротехники и отсутствии водного дефицита, обеспеченного проведением поливов в летние засушливые месяцы, чистое поглощение CO₂ за сутки листьями *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica*, *Viburnum tinus*, *Nerium oleander* и *Prunus laurocerasus* различается несущественно, однако наибольшими величинами поглощения характеризуются *Prunus laurocerasus* и *Nerium oleander*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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

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

2. Выявлено, что общая адаптивная реакция изученных видов на потепление климата реализуется в более позднем окончании вегетационного периода и наиболее ярко выражена у *Viburnum tinus* и *Prunus laurocerasus*. Установлена видоспецифичность отклика на рост внутрисезонных температур, проявившаяся в сокращении продолжительности периода цветения *Laurus nobilis*

на 38 %, *Viburnum tinus* на 6 %, и его пролонгации на 15–26 % у *Nerium oleander*, *Prunus laurocerasus* и *Aucuba japonica*.

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

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

5. Оптимальные условия для ассимиляции углекислоты достаточно широки и видоспецифичны. Наибольший диапазон температурного оптимума фотосинтетического поглощения углекислоты выявлен у *Viburnum tinus* (+15...+36 °С) и *Nerium oleander* (+23...+39 °С), влажности почвы (40–100 %НВ) и освещенности (от 400 мкмоль/(м² с) и выше) – у *Laurus nobilis*. У остальных видов ширина диапазона границ светового оптимума находилась в пределах 1000 мкмоль/(м² с), влажности почвы – преимущественно в границах 50–100 % от НВ. Широкие пределы экологического оптимума свидетельствует о пластичности фотосинтетического аппарата листьев изученных видов.

6. На основе выявленных закономерностей построены модели для расчета суммарного за сутки чистого поглощения CO₂ как функции факторов

внешней среды. Модели адекватно отражают реакцию растений на изменения внешней среды, как при оптимальных условиях, так и при действии абиотических стрессовых факторов. Полученные модели можно применять для прогнозирования реакции изученных видов, как на изменения условий вегетационного периода, так и климата.

7. Максимальное суммарное за сутки поглощение углекислоты листьями *Prunus laurocerasus* и *Nerium oleander* происходит в июне, *Laurus nobilis* – в июле, *Viburnum tinus* – в августе, *Aucuba japonica* – в октябре. Величины чистого поглощения CO_2 за сутки интродуцентами при отсутствии водного дефицита находятся в диапазоне от $20,6 \text{ мгCO}_2/(\text{м}^2 \text{сут})$ до $8,0 \text{ мгCO}_2/(\text{м}^2 \text{сут})$, ранжированный ряд в порядке убывания составляет: *Nerium oleander* → *Prunus laurocerasus* → *Viburnum tinus* → *Laurus nobilis* → *Aucuba japonica*. В условиях почвенной засухи высокая способность поглощения CO_2 выявлена у *Nerium oleander* и *Viburnum tinus*. Положительный углеродный баланс в самые жаркие и засушливые летние месяцы свидетельствует о перспективности использования изученных видов в озеленении территорий южных регионов.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

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

Для оптимизации эффективности использования видов в озеленении на ЮБК путем обеспечения максимальной способности интенсивно поглощать углекислый газ и сохранения декоративности при экономном расходе водных ресурсов: 1) необходимо в засушливый период с июля по сентябрь проводить поливы: *Nerium oleander* – при снижении влажности почвы до 35 % от НВ, *Laurus nobilis* – до 45 % от НВ, *Aucuba japonica* и *Viburnum tinus* – до 50 % от НВ и *Prunus laurocerasus* – до 60 % от НВ; 2) высаживать *Nerium oleander* предпочтительно на открытых освещенных участках, *Laurus nobilis* – успешно растет при любой освещенности, *Viburnum tinus* и *Prunus laurocerasus* – в условиях полутени и тени, *Aucuba japonica* – в условиях полутени и тени, предпочтительно – в тени. При соблюдении агротехники в отсутствии водного дефицита, в летний период величины суточного поглощения углекислого газа различаются несущественно, наибольшими значениями показателя характеризуются *Prunus laurocerasus* и *Nerium oleander*.

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

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

ЮБК – Южный берег Крыма

CO₂ – углекислый газ

НВ, % – наименьшая влагоёмкость почвы

НБС–ННЦ – Никитский ботанический сад – Национальный научный центр

H₂O – вода

г. – год

Крэ – коэффициент фотосинтетической эффективности

E, мгH₂O/(м² с) – транспирация

ГТК – гидротермический коэффициент Селянинова

A, мгCO₂/(см² сут.) – среднесуточное поглощение углекислого газа

Φ_(I₀-I_{comp}), мкмольCO₂/мкмоль квантов – квантовый выход фотосинтеза

WUE – эффективность использования воды (P_N/E)

VPD, кПа – дефицит давления водяного пара

T_{MIN}, °C – минимальная суточная температура воздуха

T_{MAX}, °C – максимальная суточная температура воздуха

T, °C – температура воздуха

SSE – сумма квадратов ошибок

SM, % от НВ – влажность почвы

R_{total}/P_g, % – доля дыхательных затрат от gross-фотосинтеза

R_{total}/P_g – доля дыхательных затрат от gross-фотосинтеза

R_{total}, мкмольCO₂/(м² с) – суммарное дыхание

R_{RTotal}, мгCO₂/(см² сут.) – общее выделение углекислого газа за счет дыхания

R_{RD}, мгCO₂/(см² сут.) – выделение углекислого газа за счет темнового дыхания

R_{PR}, мкмольCO₂/(м² с) – фотодыхание

R_{PR}, мгCO₂/(см² сут.) – выделение углекислого газа за счет фотодыхания

RMSE – корень из среднеквадратичной ошибки

RH, % – относительная влажность воздуха

R_D, мкмольCO₂/(м² с) – темновое дыхание

R^2 – коэффициент детерминации

P_N/E , от.ед. – эффективность использования воды на транспирацию

P_N , $\mu\text{мольCO}_2/(\text{м}^2 \text{ с})$ – скорость видимого фотосинтеза (нетто-фотосинтез)

$P_{g\text{max}}$, $\mu\text{мольCO}_2/(\text{м}^2 \text{ с})$ – максимальная скорость брутто-фотосинтеза

K_p – показатель использования ФАР при фотосинтезе

I_K – световая константа

I_{comp} , $\mu\text{моль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ – световой компенсационный пункт

I , ФАР, $\mu\text{моль}/(\text{м}^2 \text{ с})$ – фотосинтетически активная радиация

g_s , $\text{мм}/\text{с}$ – устьичная проводимость

DLI – интеграл дневного освещения

C_v – коэффициент вариации

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анненков, А.А. Методические рекомендации по изыскательским работам для проектирования объектов озеленения в Крыму / А. А. Анненков, В. Ф. Иванов, А. В. Хохрин, Ю. А. Акимов. – Ялта, 1984. – 26 с.

2. Антюфеев, В. В. Агроклиматические, микроклиматические и почвенные условия в приморской полосе Южного берега Крыма. Теоретические основы и практические рекомендации для рационального размещения растений при реконструкции насаждений / В. В. Антюфеев, Р. Н. Казимилова, А. П. Евтушенко // Сборник научных трудов ГНБС. – 2014. – Т. 137. – С. 5–25.

3. Антюфеев, В. В. Агроклиматический потенциал субтропического садоводства в Крыму / В. В. Антюфеев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2015. – № 4 (54). – С. 185–188.

4. Антюфеев, В. В. Учет агрометеорологических и фитолиматических факторов при реставрации старых парков / В. В. Антюфеев // Бот. сады как центры сохранения биоразнообразия и рац. использования растительных ресурсов: Мат. Межд. конф., посв. 60-летию ГБС им. Н.В. Цицина РАН, 5–7 июля 2005 г., Москва. – 2005. – С. 17–18.

5. Антюфеев, В. В. Исторический обзор климатологических исследований Никитского сада в связи с интродукцией растений / В. В. Антюфеев // Сборник научных трудов ГНБС. – 2003. – Т. 121. – С. 118–126.

6. Бейдеман, И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / И. Н. Бейдеман. – Новосибирск : Изд-во Наука, 1974. – 156 с.

7. Белоус, О. Г. Оценка адаптивности красивоцветущих растений к стресс-факторам субтропиков России / О. Г. Белоус, В. И. Маляровская // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2016. – № 121. – С. 39–47.

8. Бескаравайная, М. А. К вопросу изучения морозоустойчивости древесных интродуцентов на юге Крыма Текст. / М. А. Бескаравайная, Р. В. Галушко // Бюллетень Главного ботанического сада. – 1971. – Вып. 2 (16). – С. 19–25.
9. Бескаравайная, М. А. Экологические типы деревьев и кустарников в связи с их засухоустойчивостью / М. А. Бескаравайная // Труды государственного Никитского ботанического сада. – 1971. – Т. 45. – С. 36–47.
10. Болондинский, В. К. Влияние температуры почвы и воздуха на рост и CO₂-газообмен саженцев березы повислой / В. К. Болондинский, Л. М. Виликайнен, В. Б. Придача, Т. А. Сазонова // Труды Карельского научного центра РАН. – 2020. – N 3. – С. 20–30. DOI: 10.17076/eb1127
11. Болондинский, В. К. Исследование световой зависимости фотосинтеза у карельской березы и березы повислой в условиях разной обеспеченности элементами минерального питания / В. К. Болондинский, Л. М. Виликайнен // Труды Карельского научного центра РАН. – 2014. – № 5. – С. 207–213.
12. Браилко, В. А. Морозостойкость и зимостойкость некоторых листопадных видов рода *Lonicera* L. в условиях интродукции на Южном берегу Крыма / В. А. Браилко // Вестник Тамбовского университета. Серия Естественные и технические науки. – 2017. – Т. 22. №5-1. – С.770–776.
13. Браилко, В. А. Особенности роста побегов видов рода *Lonicera* L. в условиях интродукции на Южном берегу Крыма / В. А. Браилко // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2013а. – Том 26 (65), №2. – С.10–17.
14. Браилко, В. А. Характеристика некоторых параметров водного режима вечнозеленых видов рода *Lonicera* L. в условиях Южного берега Крыма / В. А. Браилко // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2013. – Вып. 108. – С.69–76.
15. Браилко, В.А. Декоративные жимолости на Южном берегу Крыма: особенности внутрипочечного развития и цветения / В.А. Браилко, Т.Н. Кузьмина

// Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. – 2015. – Т. 157, № 3. – С. 47–57.

16. Булах, П. Е. Теория устойчивости в интродукции растений / П. Е. Булах, Н. И. Шумик. – Киев: Наукова думка, 2013. – 151 с.

17. Бухарина, И. Л. Биоэкологические особенности древесных растений и обоснование их использования в целях экологической оптимизации урбаноcреды (на примере г. Ижевска) : автореф. дисс. ... д-ра биол. наук : 03.00.16 / Бухарина Ирина Леонидовна. – Тольятти, 2009. – 37 с.

18. Бухарина, И. Л. Биоэкологические особенности травянистых и древесных растений в городских насаждениях: монография / И. Л. Бухарина, А. А. Двоеглазова. – Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2010. – 184 с.

19. Важов, В. И. Агроклиматическое районирование Крыма / В. И. Важов // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1977. – Т. 71. – С. 92–120.

20. Васфилов, С. П. Влияние параметров фотосинтеза на продолжительность жизни листа / С. П. Васфилов // Журнал общей биологии. Экология, ботаника, физиология. – 2015. – Т. 76, № 3. – С. 225–243.

21. Гаевский, Н. А. Сравнительная оценка фотосинтетической активности у ряда растений Южной Сибири (п. Жемчужный, республика Хакасия) / Н. А. Гаевский, Е. А. Иванова, М. А. Дубровская // Геоэкологические проблемы степных регионов: матер. VI междунар. симпозиума и VIII междунар. школы-семинара. – Оренбург: ИПК «Газпромпечатъ» ООО «Оренбурггазпромсервис», 2012. – С. 165–168.

22. Галушко, Р. В. Ритмы роста и развития древесных растений Средиземноморья на Южном берегу Крыма : дисс. ... канд. биол. наук / Галушко Раиса Васильевна. – Ялта, 1976. – 266 с.

23. Галушко, Р.В. Ритмы развития восточноазиатских древесных растений на Южном берегу Крыма / Р.В. Галушко // Сборник научных трудов ГНБС. – 1984. – Т. 92. – С. 78–83.

24. Гармаш, Е. В. Митохондриальное дыхание фотосинтезирующей клетки / Е. В. Гармаш // Физиология растений. – 2016. – Т. 63, №1. – С. 17–30. DOI: 10.7868/S001533031506007X

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

26. Глазурина, А. Н. Засухоустойчивость интродуцированных деревьев и кустарников на Южном берегу Крыма Текст. / А. Н. Глазурина // Бюллетень Главного ботанического сада. – 1966. – Вып. 62. – С. 78–93.

27. Головкин, Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты) / Т. К. Головкин. – СПб.: Наука, 1999. – 204 с.

28. Головкин, Т. К. Мезоструктура и активность фотосинтетического аппарата трех видов растений сем. Crassulaceae в холодном климате / Т. К. Головкин, И. В. Далькэ, Д. С. Бачаров // Физиология растений. – 2008. – Т. 55. – № 5. – С. 671–680.

29. Головнев, И. И. Об особенностях формирования садово-парковых ландшафтов в условиях Южного берега Крыма / И. И. Головнев, Е. Е. Головнева // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2018. – № 127. – С. 18–27. DOI: 10.25684/NBG.boolt.127.2018.02

30. Голубева, И. В. Методические указания по фенологическим наблюдениям над деревьями и кустарниками при их интродукции на юге СССР. / И. В. Голубева, Р. В. Галушко, А. М. Кормилицын. – Ялта, 1976. – 26 с.

31. Гольцев, В. Н. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла а – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений / В. Н. Гольцев, М. Х. Каладжи, М. А. Кузманова, С. И. Аллахвердиев. – М. – Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2014. – 220 с.

32. Горышина, Т. К. Сравнительно-географический очерк сезонных ритмов развития и фотосинтеза у травянистых растений листопадных лесов / Т. К. Горышина // Ботанический журнал. – 1972. – Т. 57, № 5. – С. 446–456.

33. Грингоф, И. Г. Основы сельскохозяйственной метеорологии / И. Г. Грингоф, А. Д. Клещенко. – Обнинск : ФГБУ «ВНИИГМИ-МЦД», 2011. – Т. 1 : Потребность сельскохозяйственных культур в агрометеорологических условиях и опасные для сельскохозяйственного производства погодные условия – 808 с.

34. Груза, Г. В. Наблюдаемые и ожидаемые изменения климата России: температура воздуха / Г. В. Груза, Э. Я. Ранькова. – Обнинск : ФГБУ «ВНИИГМИ-МЦД», 2012. – 194 с.

35. Губанова, Т. Б. Влияние дефицита влаги на процессы фотосинтеза вечнозеленых кустарников рода *Cotoneaster* (Medic.) Bauhin / Т. Б. Губанова, Р. А. Пилькевич // Биология растений и садоводство: теория, инновации. – 2021. – № 1 (158). – С. 99–109.

36. Губанова, Т. Б. Влияние отрицательных температур на состояние фотосинтетического аппарата вечнозеленых видов рода *Osmanthus* Lour. / Т. Б. Губанова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2020. – № 137. – С. 133–138. DOI: 10.36305/0513-1634-2020-137-133-138

37. Губанова, Т. Б. Влияние отрицательных температур на фотосинтетическую активность у некоторых вечнозеленых видов семейства Oleaceae / Т. Б. Губанова // Субтропическое и декоративное садоводство. – 2019. – №70. – С. 158–167. DOI: 10.31360/2225-3068-2019-70-158-167

38. Губанова, Т. Б. Зимостойкость некоторых видов декоративных кустарников и суккулентов в условиях Южного берега Крыма: методический аспект / Т. Б. Губанова, В. А. Браилко, Р. А. Пилькевич // Субтропическое и декоративное садоводство: Сборник научных трудов ГНУ ВНИИЦиСБ Россельхозакадемии. – 2015. – Вып. 54. – С. 103–110.

39. Губанова, Т. Б. Краткие итоги исследований в области физиологии растений в Никитском ботаническом саду / Т. Б. Губанова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2010. – № 100. – С. 78–84.
40. Губанова, Т. Б. Сравнительная характеристика низкотемпературной устойчивости стеблевых и листовых суккулентов / Т. Б. Губанова // Сборник научных трудов ГНБС. – 2008. – Т. 129. – С. 22–36.
41. Губанова, Т. Б. Сравнительная характеристика устойчивости некоторых интродуцентов в коллекции Никитского ботанического сада (НБС-ННЦ) к погодным условиям зимы 2011–2012 года / Т. Б. Губанова, В. А. Браилко // Черноморский ботанический журнал. – 2013. – Том 9, №2. – С. 300–308.
42. Губанова, Т. Б. Сравнительный анализ состояния некоторых субтропических видов растений коллекции Никитского ботанического сада в условиях зимнего периода / Т. Б. Губанова, В. А. Браилко // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: матер. VI междунар. научн. конф. – Санкт-Петербург, 2016. – С. 113–117.
43. Деревья и кустарники / Под ред. Е.В. Вульфа, В.П. Малеева и С.С. Станкова // Труды Государственного Никитского ботанического сада им. В.М. Молотова. – 1948. – Т. 22, вып. 3,4. – 296 с.
44. Доманская, Э. Н. Взаимосвязь процессов метаболизма как критерий оценки зимостойкости маслины / Э. Н. Доманская // Сборник науч. трудов Никит. ботан. сада. – Ялта, 1985. – Т. 96. – С. 51–58.
45. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е изд., доп. и перераб. / Б. А. Доспехов. – М. : Агропромиздат, 1985. – 351 с.
46. Драган, Н. А. Структура почвенного покрова Ялтинского горно-лесного природного заповедника / Н. А. Драган // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского Серия: География. – 2009. – Т. 22 (61). – № 2. – С.14–26.
47. Дроздов, С. Н. Возможности использования многофакторного эксперимента в исследовании эколого-физиологических характеристик растений /

С. Н. Дроздов, Е. С. Холопцева // Ученые записки ПетрГУ. Естественные и технические науки. – 2013. – № 2 (131). – С. 11–15.

48. Дюкова, Л. А. Экологическая эффективность зеленых насаждений парков Южного берега Крыма и мероприятия по ее повышению : дисс. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Дюкова Людмила Алексеевна. – Ялта, 2012. – 217 с.

49. Елманова, Т. С. Биологический покой почек декоративных кустарников разного срока цветения / Т. С. Елманова, Д. А. Сакович // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2005. – Вып.91. – С. 56–60.

50. Елманова, Т. С. Изучение факторов, влияющих на морозовыносливость древесных растений на юге Украины / Т. С. Елманова, Д. А. Сакович // Сборник научных трудов ГНБС. – Ялта, 2005а. – Т. 125. – С. 112–121.

51. Ефимов, В. В. Моделирование изменений климата в Черноморском регионе в XXI столетии / В. В. Ефимов, Е. М. Володин, А. Е. Анисимов // Морской гидрофизический журнал. – 2015. – № 2 (182). – С. 3–14.

52. Жмылев, П. Ю. Возможные причины изменения сезонного развития растений в связи с потеплением климата / П. Ю. Жмылев, А. П. Жмылева, Е. А. Карпухина, А. В. Титовец // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. – 2003. – № 9. – С. 98–103.

53. Заленский, О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза (Тимирязевские чтения, XXXVII) / О. В. Заленский. – Л.: Наука, 1977. – 56 с.

54. Иванов, Е. А. Реакция устьиц растений яровой мягкой пшеницы разных сортов на уменьшение влажности воздуха как диагностический признак в селекции на засухоустойчивость / Е. А. Иванов, Р. Г. Фархутдинов, Д. С. Веселов, А. Л. Золотов, В. И. Никонов, В. К. Трапезников, Р. Г. Фаизов, Г. Р. Кудоярова // Сельскохозяйственная биология. – 2007. – № 1. – С. 72–78.

55. Иванова, Л. А. Акклимация листьев луговых растений разных функциональных типов к экспериментальному потеплению климата / Л. А. Иванова, А. Г. Чанчикова, Д. А. Ронжина, Н. В. Золотарева, В. В. Косульников, Р. М.

Кадушников, Л. А. Иванов // Физиология растений. – 2016. – Т. 63(6). – С. 860–872.
DOI: 10.7868/S0015330316050067

56. Иванько, И. А. Развитие учения о типах экологической и световой структуры искусственных насаждений / И. А. Иванько // Екологія та ноосферологія. – 1999. – Т. 8, № 4. – С. 56–63.

57. Ильницкий, О. А. Алгоритмы оптимального автоматического управления поливом растений и биотехнические устройства для их реализации / О. А. Ильницкий // Сборник научных трудов ГНБС. – Ялта, 1985. – Т. 96. – С. 112–121.

58. Ильницкий, О. А. Зависимость засухоустойчивости *Nerium oleander* L. от факторов внешней среды в условиях Южного берега Крыма / О. А. Ильницкий, Ю. В. Плугатарь, С. П. Корсакова, М. С. Ковалев, А. В. Паштецкий // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. – 2016. – Т. 142. – С. 139–149.

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

60. Ильницкий, О. А. Экологический мониторинг / О. А. Ильницкий, А. Н. Щедрин, А. П. Грамотенко. – Донецк, 2010. – 293 с.

61. Ильницкий, О. А. Динамика изменения оптимумов нетто-фотосинтеза, транспирации, температуры листа и факторов внешней среды в течение периода вегетации *Viburnum tinus* L. в условиях ЮБК / О. А. Ильницкий, С. П. Корсакова, Ю. В. Плугатарь, А. В. Паштецкий // Сборник научных трудов ГНБС. – 2018в. – Т. 147. – С. 117–118.

62. Ильницкий, О. А. Методология, приборная база и практика проведения фитомониторинга / О. А. Ильницкий, Ю. В. Плугатарь, С. П. Корсакова. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018г. – 236 с.

63. Ильницкий, О. А. Оптимальные и ограничивающие условия факторов внешней среды и их влияние на интенсивность видимого фотосинтеза *Prunus laurocerasus* L. в условиях ЮБК / О. А. Ильницкий, С. П. Корсакова, Ю. В. Плугатарь, А. В. Паштецкий // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2018б. – Вып. 4(73). – С. 68–72. DOI : 10.21515/1999-1703-73-68-72

64. Ильницкий, О. А. Применение методологии и приборной базы фитомониторинга в научных исследованиях в заповедниках и национальных парках России / О. А. Ильницкий, Ю. В. Плугатарь, С. П. Корсакова // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России : Тезисы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (Петрозаводск, 29 августа – 4 сентября 2016 г.). – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2016в. – С. 89–90.

65. Интродукция и селекция декоративных растений в Никитском ботаническом саду (современное состояние, перспективы развития и применение в ландшафтной архитектуре): Монография // Под общей редакцией Ю.В. Плугатаря. – Симферополь : ИТ «АРИАЛ», 2015. – 432 с.

66. Исиков, В. П. Современное состояние древесных растений парка-памятника "Лазурный", Артек, Гурзуф / В.П. Исиков // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2017а. – № 123. – С. 28–37.

67. Исиков, В. П. Дендрофлора парка-памятника "Кипарисный", Артек, Гурзуф / В.П. Исиков // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2017б. – № 124. – С. 50–61.

68. Исиков, В. П. Парк эмира Бухарского в Крыму / В. П. Исиков // Бюллетень государственного Никитского Ботанического сада. – 2002. – Вып. 84. – С. 57–59.

69. Исиков, В. П. Юсуповский дворцово-парковый комплекс в Крыму / В. П. Исиков, Н. В. Корнилова // Бюллетень госуд. Никитского Ботанического сада. . – 2003. – Вып. 87. – С. 25–28.

70. Казими́рова, Р. М. Класифікація коричневих скелетних ґрунтів низьких таксонів для оцінювання їх придатності під хвойні інтродуценти Текст. / Р. М. Казими́рова, Г. П. Євтушенко, М. П. Литвинов // Агрохімія і ґрунтознавство. – 2009. – Вип. 69. – С. 38–42.
71. Казими́рова, Р. Н. Принципы и методы агроэкологической оценки территории для зеленого строительства на Юге Украины / Р. Н. Казими́рова, В. В. Антюфеев, А. П. Евтушенко. – Киев : Аграрна наука. – 2006. – 118 с.
72. Кайбияйнен, Л. К. Эколого-физиологические исследования сосны и сосновых древостоев / Л. К. Кайбияйнен // Труды Карельского научного центра РАН. – Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2003. – Вып. 5. – С. 65–73.
73. Карманов, И. И. Коричневые почвы / И. И. Карманов // Агрохимическая характеристика основных типов почв СССР / отв. Ред. А. В. Соколов, В. М. Фридланд. – М. : Наука, 1974. – С. 361–365.
74. Карпун, Ю.Н. Субтропическая декоративная дендрология / Ю. Н. Карпун. – СПб. : ВВМ, 2010. – 582 с.
75. Кищенко, И. Т. Особенности фенологического развития деревьев *Picea abies* (L.) Karst. в древостоях различной степени нарушенности в южной Карелии / И.Т. Кищенко, Е.С. Ольхина // Arctic Environmental Research. – 2017. – №4. – С. 336–345. DOI: 10.17238/issn2541-8416.2017.17.4.336
76. Кищенко, И. Т. Сезонное формирование надземной фитомассы средневозрастных сосновых древостоев различных типов леса в Средней тайге / И. Т. Кищенко // Лесоведение. – 2019. – № 1. – С. 19–28. doi: 10.1134/S002411481901008X
77. Клешнин, А. Ф. Растение и свет / А. Ф. Клешнин. – М.: Изд-во АН СССР. – 1954. – 456 с.
78. Климат и опасные гидрометеорологические явления Крыма / под ред. К. Г. Логвинова, М. Б. Барабаш. – Л. : Гидрометеоиздат, 1982. – 318 с.
79. Клименко, Н. И. Летнецветущие деревья и кустарники в озеленении Юго-восточного берега Крыма / Н. И. Клименко, И. Л. Потапенко, О. Е. Клименко

// Юг России: экология, развитие. – 2021. – Т. 16, № 1 (58). – С. 6–16.
10.18470/1992□1098□2021□1□6□16

80. Коба, В. П. Лесорастительные условия и состояние культур *Pinus pallasiana* D. Don восточной части южного макросклона Главной гряды Крымских гор / В. П. Коба, А. Р. Никифоров, В. В. Папельбу, М. Л. Новицкий // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. – 2021. – Т. 7 (73), № 1. – С. 64–74. DOI: 10.37279/2413-1725-2021-7-1-64-74

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

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

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

84. Ковалев, М. С. Взаимосвязь между засухоустойчивостью *Aucuba japonica* Thunb. и факторами внешней среды в условиях Южного берега Крыма [Электронный ресурс] / М. С. Ковалев, Ю. В. Плугатарь, О. А. Ильницкий // АгроЭкоИнфо. – 2017. – № 3. – Режим доступа : http://agroecoinfo.narod.ru/journal/STATYI/2017/3/st_306.doc (Дата обращения: 17.04.2023)

85. Колесников, А. И. Декоративная дендрология / А. И. Колесников. – М.: Лесная промышленность, 1974. – 704 с.

86. Корзухин, М. Д. Применение комбинированной модели фотосинтеза и устьичной проводимости для анализа ассимиляции ели и лиственницы в лесах России / М. Д. Корзухин, Н. Н. Выгодская, И. М. Милюкова, Ф. А. Татаринцов, Ю. Л. Цельникер // Физиология Растений. – 2004. – Т. 51, № 4. – С. 341–354.
87. Корсакова, С. П. Биология опыления *Juniperus excelsa* и *J. deltoides* (Сupressaceae) на Южном берегу Крыма) / С. П. Корсакова, И. С. Саркина, Н. А. Багрикова // Ботанический журнал. – 2019. – Т. 104, № 10. – С. 1574–1587. DOI: 10.1134/S0006813619100077
88. Корсакова, С. П. Климатическая характеристика сезонов 2019 г. на Южном берегу Крыма / С. П. Корсакова, П. Б. Корсаков // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2020. – Вып. 11. – С. 6–22. DOI: 10.36305/2413-3019-2020-11-06-22
89. Корсакова, С. П. Климатическая характеристика сезонов 2020 года на Южном берегу Крыма / С. П. Корсакова, П. Б. Корсаков // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2021. – Вып. 12. – С. 6–27. DOI: 10.36305/2413-3019-2021-12-06-27
90. Корсакова, С. П. Климатическая характеристика сезонов 2021 года на Южном берегу Крыма / С. П. Корсакова, П. Б. Корсаков // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2022. – Вып. 13. – С. 9–27. DOI: 10.36305/2413-3019-2022-13-09-27
91. Корсакова, С. П. Особенности фенологического развития некоторых видов декоративных интродуцентов на Южном берегу Крыма / С. П. Корсакова М. С. Ковалев // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2022. – Вып. 4(97). – С. 95–100. DOI: 10.21515/1999-1703-97-95-100
92. Корсакова, С. П. Сравнительная оценка микроклимата в природном заповеднике «Мыс Мартьян» по данным двух метеостанций / С. П. Корсакова, П. Б. Корсаков // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2019. – № 10. – С. 34–43. DOI: 10.36305/2413-3019-2019-10-34-43
93. Корсакова, С. П. Зависимость фотосинтеза у *Aucuba japonica variegata* Thunb. от факторов среды в норме и в условиях почвенной засухи /

С. П. Корсакова // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2017. – Вып. 4(67). – С. 102–106. DOI: 10.21515/1999-1703-67-102-106

94. Корсакова, С. П. Особенности водного обмена *Nerium oleander* L. в условиях прогрессирующей почвенной засухи / С. П. Корсакова, Ю. В. Плугатарь, О. А. Ильницкий, Э. И. Клейман // Юг России: экология, развитие. – 2018. – Т. 13, № 1. – С. 101–115. DOI: 10.18470/1992-1098-2018-1-101-115

95. Корсакова, С.П. Биология опыления *Juniperus excelsa* и *J. deltoides* (Сupressaceae) на Южном берегу Крыма / С.П. Корсакова, И.С. Саркина, Н.А. Багрикова // Ботанический журнал. – 2019. – Т. 104, № 10 – С. 77–90 DOI: 10.1134/S0006813619100077

96. Костенко, И. В. Атлас почв Горного Крыма / И. В. Костенко. – 2014. – Киев : «Аграрная наука». – 184 с.

97. Котова, Н. П. Гидротермический режим содержания интродуцентов / Н. П. Котова, В. Б. Любимов. – Брянск : Изд-во БГУ, 2012. – 140 с.

98. Кочкин, М. А. Почвы заповедника «Мыс Мартьян» / М. А. Кочкин, Р. Н. Казимирова, Е. Ф. Молчанов // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1976. – Т. 70. – С. 26–44.

99. Кочкин, М. А. Почвы, леса и климат горного Крыма и пути их рационального использования / М. А. Кочкин // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1967. – Т. 38. – 368 с.

100. Кравкина, И. В. Влияние загрязнителей атмосферы на структуру листа / И. В. Кравкина // Ботанический журнал. – 1991. – № 1. – С. 3–9.

101. Кудоярова, Г. Р. Современное состояние проблемы водного баланса растений при дефиците воды / Г. Р. Кудоярова, В. П. Холодова, Д. С. Веселов // Физиология растений. – 2013. – Т. 60, № 2. – С. 155–165. DOI: 10.7868/S0015330313020140

102. Куликов, Г. В. Динамика пигментов в листьях вечнозеленых и листопадных древесных растений в Крыму / Г. В. Куликов, З. В. Иванцова // Ботанический журнал. – 1977. – Т. 62. – С. 1053–1062.

103. Куликов, Г. В. Изучение засухоустойчивости и морозостойкости вечнозеленых барбарисов в Крыму / Г. В. Куликов, Э. Н. Доманская // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1972. – Т. 55. – С. 27–43.
104. Куликов, Г. В. Новые для Крыма древесные интродуценты / Г. В. Куликов // Сборник научных трудов ГНБС. – 1984. – Т. 92. – С. 22–33.
105. Куликов, Г. В. О зимнем фотосинтезе у вечнозеленых лиственных растений в Крыму / Г. В. Куликов, З. П. Ярославцева, Н. Г. Чемарин // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1974. – Вып. 3 (25). – С. 23–26.
106. Кунина, В. А. Особенности современного состояния городского озеленения на примере центрального района города-курорта Сочи / В. А. Кунина // Сборник научных трудов ГНБС. – 2018. – Том 147. – С. 220–222.
107. Кучерявий, В. П. Витоки і шляхи розвитку урбоекотолгії та фітомеліорації як нових екологічних дисциплін / В. П. Кучерявий // Науковий вісник УкрДЛТУ. – 2003. – Вип. 13.5. – С. 16–22.
108. Лархер, В. Экология растений / В. Лархер. – М.: Мир, 1978. – 384 с.
109. Лукьянова, Н. М. Особенности фотосинтеза у вечнозеленых растений в искусственных экологических системах / Н. М. Лукьянова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1985. – Вып. 57. – С. 93–97.
110. Любимов, В. Б. Экологический метод интродукции деревьев и кустарников, дифференцированно природным условиям района исследований [Электронный ресурс] / В. Б. Любимов // Живые и биокосные системы. – 2013. – № 3. – Режим доступа : <http://www.jbks.ru/archive/Issue-3/article-6> (Дата обращения: 17.04.2023)
111. Максимов, А. П. Парковый дендроассортимент Севастопольской зоны (Крым) / А. П. Максимов, Л. Н. Слизик-Маслова // Старинные парки и ботанические сады – научные центры сохранения биоразнообразия растений и охраны историко-культурного наследия: материалы межд. науч. конф. – Умань, 2011. – С. 233–234.

112. Малеева, О. Ф. Никитский сад при Стевене (1812–1824 гг.) / О. Ф. Малеева // Записки Никитского ботанического сада. – 1931. – Т. 17. – №1. – С. 25–28.

113. Маляровская, В. И. Методические рекомендации по оценке засухоустойчивости гидрангеи крупнолистной (*Hydrangea macrophylla* Ser.) / В. И. Маляровская, О. Г. Белоус // Субтропическое и декоративное садоводство. – 2012. – Т. 47, № 2. – С. 228–246.

114. Мао, Ц. Водный обмен листа березы и лиственницы и их устойчивость к кратковременной и длительной почвенной засухе / Ц. Мао, Х. Дзьян, Ю. Ванг, Ю. Цзу, П. Ю. Воронин Ц. // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 5. – С. 773–777.

115. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. – М.: ГБСАН СССР, 1975. – 27 с.

116. Методические рекомендации по комплексной оценке засухоустойчивости декоративных растений / Под ред. Яблонского Е. А. – Ялта, 1985. – 40 с.

117. Методические рекомендации по оценке состояния зелёных насаждений в городах и других населённых пунктах Крыма / под ред. В. П. Исикова, Н. В. Корниловой, М. М. Эйдельберга, Ю. Г. Расина. – Ялта: Госуд. Никитский ботанический сад, 1997. – 47 с.

118. Минин, А.А. Гомеостатические реакции растений на современные изменения климата: пространственно-фенологические аспекты / А.А. Минин, А.В. Воскова // Онтогенез. – 2014. – Т. 45, № 3. – С. 162–169. DOI: 10.7868/S0475145014030021

119. Молчанов, А. Г. Изменчивость световых кривых фотосинтеза некоторых древесных пород / А. Г. Молчанов // Лесоведение. – 2015. – № 1. – С. 20–26.

120. Никитина, Н. Н. Водный режим луговых сообществ Приишимья. Результаты научных исследований / Н. Н. Никитина. – Ишим: Изд-во ИГПИ им. П. П. Ершова, 1998. – 36 с.

121. Опанасенко, Н. Е. О плодородии и пригодности агрокоричневых террасированных почв Крыма под миндаль (*Amygdalus communis* L.) / Н. Е. Опанасенко, И. Г. Чернобай, А. П. Евтушенко, А. П. Новицкая, М. Л. Новицкий // Сборник научных трудов ГНБС. – 2016. – Вып. 142. – С. 156–167.
122. Опанасенко, Н. Е. Почвы парков Никитского ботанического сада / Н. Е. Опанасенко, Ю. В. Плугатарь, Р. Н. Казимилова, А. П. Евтушенко. – Симферополь: Ариал, 2018. – 255 с.
123. Опанасенко, Н. Е. Эталон плодородия и классификация скелетных почв Крыма для плодовых культур / Н. Е. Опанасенко // Сборник научных трудов ГНБС. – 2015. – Вып. 140. – С. 230–242.
124. Опанасенко, Н. Е. Скелетные почвы Крыма и плодовые культуры / Н. Е. Опанасенко. – Херсон, 2014. – 336 с.
125. Панкратова, И. В. Эколого-физиологическая характеристика растительного покрова песчаного побережья Аральского моря : дисс. ... канд. биол. наук / Панкратова Ирина Викторовна. – СПб., 2002. – 268 с.
126. Пашкевич, М. А. Изучение воздействия растительности наземных экосистем на снижение углеродного следа на территории Российской Федерации / М. А. Пашкевич, А. Э. Коротаева // Вестник РУДН. – Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. – 2021. – Т. 29, № 4. – С. 315–327. DOI:10.22363/2313-2310-2021-29-4-315-327
127. Паштецкий, А. В. Зависимость интенсивности фотосинтеза *Laurus nobilis* L. от факторов внешней среды (ТВ, I-ФАР, ДВОЗ.), температуры листьев, транспирации и их изменение в ходе вегетации в условиях ЮБК / А. В. Паштецкий, Ю. В. Плугатарь, О. А. Ильницкий, С. П. Корсакова, М. С. Ковалев, А. Т. Гиль // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2017. – Вып. 4(67). – С. 166–173. DOI:10.21515/1999-1703-67-166-173

128. Пенюгалов, А. В. Некоторые особенности микроклимата Южного берега Крыма / А. В. Пенюгалов // Известия Крымского педагогического института им. М.В.Фрунзе. – 1939. – Т. 7. – С.70–117.

129. Перспективы создания Единой природоохранной сети Крыма / В. П. Боков (и др.). – Симферополь : Крымучпедгиз, 2002. – 192 с.

130. Плугатарь, Ю. В. Биоэкологические особенности интродукции *Washingtonia filifera* (Lind. ex Andr.) H. Wendl. Ex A. Vary на южном берегу Крыма / Ю. В. Плугатарь, А. П. Максимов, М. С. Ковалев, В. Д. Работягов, Н. Н. Трикоз, А. Ф. Хромов // Юг России: экология, развитие. – 2018. – 13(1). – Р. 88–100. DOI: 10.18470/1992-1098-2018-1-88-100

131. Плугатарь, Ю. В. Динамическая модель водного режима некоторых видов кустарников нижнего яруса в условиях фитолимата парков ЮБК / Ю.В. Плугатарь, О.А. Ильницкий, М.С. Ковалев, С.П. Корсакова // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. – 2014. – № 139. – С. 15–31.

132. Плугатарь, Ю. В. Оптимизация транспортного ландшафта в Крыму / Ю. В. Плугатарь, В. В. Корженевский, И. И. Головнёв, Ю. В. Корженевская // Сборник научных трудов ГНБС. – 2017. – Т. 145. – С. 214–230.

133. Плугатарь, Ю. В. Параметры углекислотного и водного обмена древесных растений как инструмент оптимизации структуры зеленых насаждений урбоэкосистем / Ю. В. Плугатарь, С. П. Корсакова, М. С. Ковалев // Российская сельскохозяйственная наука. – 2021. – № 3. – С. 51–56. DOI:10.31857/S2500262721030108

134. Плугатарь, Ю. В. Состав и структура хвойных насаждений Приморского парка Никитского ботанического сада. / Ю. В. Плугатарь, В. П. Коба, В. В. Папельбу, В. Н. Герасимчук // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2017б. – № 125. – С. 9–13.

135. Плугатарь, Ю. В. Сравнительная оценка CO₂/H₂O-газообмена вечнозеленых древесно-кустарниковых растений в благоприятных и стрессовых условиях внешней среды / Ю. В. Плугатарь, С. П. Корсакова, М. С. Ковалев //

Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2020. – № 135. – С. 9–23. DOI: 10.36305/0513-1634-2020-135-9-23

136. Плугатарь, Ю. В. Экологический мониторинг Южного берега Крыма / Ю. В. Плугатарь, С. П. Корсакова, О. А. Ильницкий. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2015. – 164 с.

137. Плугатарь, Ю. В. Экофизиологические характеристики некоторых видов кустарников нижнего яруса в условиях микроклимата парков ЮБК / Ю. В. Плугатарь, О. А. Ильницкий, М. С. Ковалев, С. П. Корсакова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2015б. – Вып. 115. – С. 7–17.

138. Плугатарь, Ю. В. Эфиромасличные растения в условиях меняющегося климата / Ю. В. Плугатарь, С. П. Корсакова. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2019. – 180 с.

139. Плугатарь, Ю. В. Леса Крыма: Монография / Ю. В. Плугатарь. – Симферополь : ИТ «АРИАЛ», 2015а. – 385 с.

140. Плугатарь, Ю. В. Особенности светового режима в подкroновом пространстве древесных растений на примере арборетума Никитского ботанического сада / Ю. В. Плугатарь, М. С. Ковалев, О. А. Ильницкий, С. П. Корсакова, А. В. Паштецкий // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2015д. – Вып. 116. – С. 7–18.

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

142. Плугатарь, Ю. В. Экологический фитомониторинг – исторический ракурс, состояние и перспективы / Ю. В. Плугатарь, О. А. Ильницкий,

С. П. Корсакова, А. В. Паштецкий // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2015в. – Вып. 114. – С. 7–13.

143. Плугатарь, Ю. В. Экофизиологические характеристики некоторых видов кустарников нижнего яруса в условиях микроклимата парков ЮБК / Ю. В. Плугатарь, О. А. Ильницкий, М. С. Ковалев, С. П. Корсакова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2015г. – Вып. 115. – С. 7–17.

144. Плугатарь, Ю.В. Дендрологическая коллекция арборетума Никитского ботанического сада – состояние и перспективы развития / Ю.В. Плугатарь, В.П. Коба, В.Н. Герасимчук, В.В. Папельбу // Достижения науки и техники АПК. – 2015ж. – Т. 29, № 12. – С. 50–54.

145. Плугатарь, Ю.В. Особенности цветения некоторых субтропических видов растений в условиях Южного берега Крыма / Ю.В. Плугатарь, С.П. Корсакова, М.С. Ковалев // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2022. – № 145. – С. 56–66. DOI: 10.36305/0513-1634-2022-145-56-66

146. Погода и климат [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.pogodaiklimat.ru/> (Дата обращения: 23.03.2023)

147. Потапенко, И. Л. Декоративные деревья и кустарники поселка Рыбачье (Юго-восточный Крым) / И. Л. Потапенко // Экосистемы. – 2020. – № 23 (53). – С. 69–83. DOI: 10.37279/2414-4738-2020-23-69-83

148. Потапенко, И. Л. Декоративные древесные растения в зеленых насаждениях населенных пунктов Юго-Восточного Крыма (на примере поселков Малореченское и Рыбачье) / И. Л. Потапенко, Н. И. Клименко, В. Ю. Летухова // Экосистемы. – 2021. – № 27. – С. 58–73.

149. Потапенко, И. Л. Декоративные древесные растения в зеленых насаждениях Юго-восточного Крыма (на примере г. Судак) / И. Л. Потапенко, Н. И. Клименко, В. Ю. Летухова // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. – 2017а. – № 2 (42). – С. 113–119.

150. Потапенко, И. Л. Зеленые насаждения поселка Щебетовка (Юго-восточный Крым): история, современное состояние и перспективы их

оптимизации / И. Л. Потапенко, В. Ю. Летухова // Экосистемы. – 2019. – № 18 (48). – С. 61–77.

151. Потапенко, И. Л. Парки восточной части Большой Алушты как фактор улучшения рекреационной среды региона / И. Л. Потапенко, В. Ю. Летухова // Промышленная ботаника. – 2021. – Т. 21, № 3. – С. 73–80.

152. Потапенко, И. Л. Парки рекреационных комплексов г. Судак / И. Л. Потапенко, Н. И. Клименко, В. Ю. Летухова // Юг России: экология, развитие. – 2017б. – Т. 12, № 3. – С. 64–74. DOI: 10.18470/1992-1098-2017-3-64-74

153. Придача, В. Б. Параметры $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена древесных растений как инструмент мониторинга и оценки состояния природной среды / В. Б. Придача, А. В. Ольчев, Т. А. Сазонова, Г. П. Тихова // Успехи современного естествознания. – 2019. – № 11. – С. 25–30.

154. Прокопьев, Е. Н. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы) / Е. Н. Прокопьев. – Томск: Томский гос. ун-т, 2001. – 340 с.

155. Прокофьева, Е. А. Некоторые аспекты эколого-биологического состояния деревьев Алупкинского парка / Е. А. Прокофьева // Современные научные исследования в садоводстве. – 2000. – Ч. 1. – С. 109–111.

156. Пшибытко, Н. Л. Состояние фотосинтетического аппарата в процессе фузариозного увядания томата / Н. Л. Пшибытко, Л. А. Зеневич, Л. Ф. Кабашникова // Физиология растений. – 2006. – № 1. – С. 31–37.

157. Пьянков, В. И. Основные тенденции изменения растительности земли в связи с глобальным потеплением климата / В. И. Пьянков, А. Т. Мокроносов // Физиология растений. – 1993. – Т. 40. – № 4. – С. 515–531.

158. Пьянков, В. И. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий / В. И. Пьянков, Л. А. Иванов // Экология. – 2000. – № 1. – С. 3–10.

159. Рахманкулова, З. Ф. Альтернативные пути дыхания и вторичный метаболизм у растений с разными типами адаптивных «стратегий» при дефиците элементов минерального питания / З. Ф. Рахманкулова, З. Ф. Федяев, О. А. Подашевка // Физиология растений. – 2003. – Т. 50. – № 2. – С. 231–237.

160. Рахманкулова, З. Ф. Морфофизиологические параметры проростков пшеницы устойчивых и высокопродуктивных сортов в норме и при стрессе / З. Ф. Рахманкулова, И. Ю. Усманов // Физиология растений. – 2000. – Т. 47. – С. 608–613.

161. Рахманкулова, З. Ф. Рост и дыхание растений разных адаптивных групп при дефиците элементов минерального питания / З. Ф. Рахманкулова, Г. А. Рамазанова, И. Ю. Усманов // Физиология растений. – 2001. – Т. 48. – С. 75–80.

162. Репецкая, А. И. Сквер 70-летия Великой отечественной войны (Севастополь): современное состояние и проектные предложения / А. И. Репецкая, И. А. Парфенова // Экосистемы. – 2015. – № 1 (31). – С. 41–52.

163. Росс, Ю. К. Математическая модель радиационного режима растительного покрова / Ю. К. Росс, Т. А. Нильсон // Актинометрия и оптика атмосферы. – Таллин: Ваглус, 1968. – С. 263–281.

164. Росс, Ю. К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова / Ю. К. Росс. – Л.: Гидрометеиздат, 1975. – 342 с.

165. Рындин, А. В. Использование физиолого-биохимических методов для выявления механизмов адаптации субтропических, южных плодовых и декоративных культур в условиях субтропиков России / А. В. Рындин, О. Г. Белоус, В. И. Маляровская, З. В. Притула, Ю. С. Абиляфазова, А. М. Кожевникова // Сельскохозяйственная биология. – 2014. – № 3. – С. 40–48.

166. Сазонова, Т. А. Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной / Т. А. Сазонова, В. К. Болондинский, В. Б. Придача. – Петрозаводск: Verso, 2011. – 207 с. ISBN 978-5-91997-045-3

167. Семихатова, О. А. Роль исследований дыхания в развитии теории фотосинтетической продуктивности растений / О. А. Семихатова // Ботанический журнал. – 1982. – Т. 67. – № 8. – С. 1025–1035.

168. Семихатова, О. А. Физиология дыхания растений / О. А. Семихатова, Т. В. Чиркова. – СПб.: ун-т. СПб, 2001. – 224 с.

169. Сенов, С.Н. Лесоведение: Учебное пособие / С. Н. Сенов, А. В. Грязькин. – СПб.: СПбГЛТА, 2006. – 70 с.
170. Слизик-Маслова, Л. Н. Растения крымских парков. Четыре времени года / Л. Н. Слизик-Маслова. – Севастополь: Библекс, 2013. – 256 с.
171. Современные ландшафты Крыма и сопредельных акваторий : монография / под ред. Е. А. Позаченюк. – Симферополь : Бизнес-Информ, 2009. – 672 с.
172. Солтани, Г. А. Натурализация интродуцентов в черноморском округе колхидской провинции [Электронный ресурс] // Электронный журнал «Исследовано в России». – 2002. – 1823. – Режим доступа : <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2002/163.pdf> (Дата обращения: 13.07.2019)
173. Спотарь, Е. Н. Особенности омолаживающей обрезки сортов олеандра на Южном берегу Крыма / Е. Н. Спотарь // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2015. – Вып. 116. – С. 58–66.
174. Спотарь, Е.Н. Биологические особенности роста и развития побегов *Nerium oleander* L. в условиях Южного берега Крыма / Е.Н. Спотарь // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. – 2014. – Т. 136. – С. 133–142.
175. Таран, Г. С. Разнообразие водных и прибрежно-водных сообществ поймы Оби в подзоне средней тайги / Г. С. Таран // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тез. докл. – 2006. – С. 221.
176. Улейская, Л. И. Дендрофлора Массандровского парка и оценка ее состояния в начале XXI века / Л. И. Улейская // Бюллетень государственного Никитского Ботанического сада. – 2007. – Вып. 95. – С. 31–37.
177. Улейская, Л.И. Особенности роста оси побегов и листьев пестролистных форм вечнозеленых древесных растений / Л.И. Улейская // Мат. V Межд. конф. «Проблемы дендрологии, цветоводства, плодоводства». Часть I, Дендрология, декоративное садоводство. – Ялта, 1997. – С. 165–168.
178. Усманов, И. Ю. Экологическая физиология растений / И. Ю. Усманов, З. Ф. Раманкулова, А. Ю. Кулагин. – М.: Логос, 2001. – 224 с.

179. Фалькова, Т. В. Устойчивость видов клематиса различного эколого-географического происхождения к атмосферной засухе / Т. В. Фалькова, Е. А. Донюшкина, Д. И. Фурса, Т. А. Смирнова // Экология. – 1987. – №6. – С. 64–67.
180. Фалькова, Т. В. Физиологические механизмы устойчивости высших растений к субаридным условиям Южного берега Крыма / Т. В. Фалькова, О. А. Ильницкий, Т. А. Старовойтенко // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1971. – Т. 44. – С. 54–67.
181. Федоров, Б. Г. Поглощающая способность лесов России и выбросы углекислого газа энергетическими объектами / Б. Г. Федоров, Б. Н. Моисеев, Ю.В. Синяк // Проблемы прогнозирования. – 2011. – Т. 126, № 3. – С. 127–142.
182. Федяев, В. В. Соотношение дыхательных путей у растений с разной устойчивостью к дефициту элементов минерального питания : дисс. ... канд. биол. наук / Федяев Вадим Валентинович. – Уфа, 2002. – 144 с.
183. Фурса, Д. И. Агроклиматические ресурсы Южного берега Крыма в районе большой Ялты и их оценка применительно к винограду / Д. И. Фурса, С. П. Корсакова, В. П. Фурса, В. И. Иванченко. – Ялта : ВНИИВиВ «Магарач», 2006б. – 60 с.
184. Харченко, А.Л. Фенология лавра благородного (*Laurus nobilis* L.) на Южном берегу Крыма / А.Л. Харченко, Г.С. Захаренко // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. – 2012. – Т. 134. – С. 374–393.
185. Хохрин, А. В. Методические рекомендации по подбору декоративных древесных растений для озеленения Южного берега Крыма / А. В. Хохрин и др. – Ялта, 1984. – 42 с.
186. Экология Крыма. Справочное пособие / Под ред. Н. В. Багрова и В. А. Бокова. – Симферополь : Крымское учебно-педагогическое государственное издательство, 2003. – 360 с.
187. Юзбеков, А. К. Углекислотный газообмен древесных растений в урбанизированных экосистемах / А. К. Юзбеков, У. Цзусюнь // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. – 2019. – Т. 74(4). – С. 321–327.

188. Ackerly, D. D. The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions / D. D. Ackerly, S. A. Dudley, S. E. Sultan, J. Schmitt, J. S. Coleman, C. R. Linder, D. R. Sandquist, M. A. Geber, A. S. Evans, T. E. Dawson, M. J. Lechowich // *BioScience*. – 2000. – Vol. 50, № 11. – P. 979–995.
189. Akita, N. Sustainable forest management evaluation using carbon credits: from production to environmental forests [Электронный ресурс] / N. Akita, Y. Ohe // *Forests*. – 2021. – 12(8). – № 1016. Режим доступа: <http://doi.org/10.3390/f12081016> (Дата обращения: 28.03.2023)
190. Ali, M. S. Distribution of *Aucuba japonica* in two contrasting geobotanical regions of Japan: An analysis of adaptation mode / M. S. Ali, K. Kikuzawa // *Journal of Ecology and Environment*. – 2013. – Vol. 36, №. 3. – P. 173–181. doi:10.5141/ecoenv.2013.173.
191. Almeida-Rodriguez, A. M. Functional characterization of drought-responsive aquaporins in *Populus balsamifera* and *Populus simonii*×*balsamifera* clones with different drought resistance strategies / A. M. Almeida-Rodriguez, J. E. K. Cooke, F. Yeh, J. J. Zwiazek // *Physiologia Plantarum*. – 2010. – Vol. 140, Issue 4. – P. 321–333. DOI:10.1111/j.1399-3054.2010.01405.x
192. Andersen, P. C. Light Intensity Influences Growth and Leaf Physiology of *Aucuba japonica* ‘Variegata’ / P. C. Andersen, G. W. Knox, J. G. Norcini // *HortScience*. – 1991. – Vol. 26, N 12. – P. 1485–1488.
193. Aram, F. Urban green space cooling effect in cities / F. Aram, E. H. García, E. Solgi, S. Mansournia // *Heliyon*. – 2019. – Vol. 5(4). – 1339. DOI: 10.1016/j.heliyon.2019.e01339
194. Bassett, C. L. Water Use and Drought Response in Cultivated and Wild Apples / C. L. Bassett // *Abiotic Stress – Plant Responses and Applications in Agriculture*: Edited by K. Vahdati and C. Leslie. – 2013. – P. 249–275.
195. Braubach, M. Effects of Urban Green Space on Environmental Health, Equity and Resilience / M. Braubach, A. Egorov, P. Mudu, T. Wolf, C.W. Thompson, M. Martuzzi // *Nature-Based Solutions to Climate Change Adaptation in Urban Areas*

Theory and Practice of Urban Sustainability. – 2017. – P. 187–205. DOI: 10.1007/978-3-319-56091-5_11

196. Chaves, M. M. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanism from whole plant to cell / M. M. Chaves, J. Flexas, C. Pinheiro // *Ann. Bot.* – 2009. – V. 103. – P. 551–560

197. Clements, F. E. The phytometer method in ecology; the plant and community as instruments / F. E. Clements, G. W. Goldsmith. – Washington: DC, 1924. – 365 p.

198. Collins, N. C. Quantitative Trait Loci and Crop Performance under Abiotic Stress: Where Do We Stand? / N. C. Collins, F. Tardieu, R. Tuberosa // *Plant Physiology*. – 2008. – Vol. 147. – P. 469–486. DOI:10.1104/pp.108.118117

199. Demmig-Adams, B. Linking the xanthophyll cycle with thermal energy dissipation / B. Demmig-Adams // *Photosynthesis Research*. – 2003. – Vol. 76. – P. 73–80.

200. Domrös, M. The climate of China / M. Domrös, G. Peng. – Heidelberg: Springer Berlin, 2012. – 361 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-73333-8>

201. Dyson, B. C. FUM2, a Cytosolic Fumarase, Is Essential for Acclimation to Low Temperature in *Arabidopsis thaliana* / B. C. Dyson, M. A. E. Miller, R. Feil, N. Rattray, C. G. Bowsher, R. Goadacre, J. E. Lunn, G. N. Johnson // *Plant Physiology*. – 2016. – Vol. 172(1). – P. 118–127. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.16.00852>

202. Efimov, V. V. Modeling of the Black Sea region climate changes in the XXI century / V. V. Efimov, E. M. Volodin, A. E. Anisimov // *Physical Oceanography*. – 2015. – Vol. 2. – P. 3–13. DOI: 10.22449/1573-160X-2015-2-3-13

203. Endreny, T. Implementing and managing urban forests: A much needed conservation strategy to increase ecosystem services and urban wellbeing / T. Endreny, R. Santagata, A. Perna, C. De Stefano, R. F. Rallo, S. Ulgiati // *Ecological Modelling*. – 2017. – Vol. 360. – P. 328–335. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2017.07.016

204. Fadón, E. 2020 Conceptual Framework for Winter Dormancy in Deciduous Trees [Электронный ресурс] / E. Fadón, E. Fernandez, H. Behn, E. A. Luedeling //

Agronomy. – 2020. – Vol. 10. – 241. – Режим доступа : doi.org/10.3390/agronomy10020241 (Дата обращения: 25.04.2023)

205. Faust, J.E. The effect of daily light integral on bedding plant growth and flowering / J.E. Faust, V. Holcombe, N.C. Rajapakse, D.R. Layne // American Society for Agriculture Research. – 2005. – Vol. 40. – Iss. 3. – P. 645–649. DOI: <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.40.3.645>

206. Fitchett, J. M. Plant phenology and climate change: Progress in methodological approaches and application / J. M. Fitchett, S. W. Grab, D. I. Thompson // Progress in Physical Geography. – 2015. – Vol. 39. – №. 4. – P. 460–482.

207. Gratani, L. Carbon sequestration and noise attenuation provided by hedges in Rome: the contribution of hedge traits in decreasing pollution levels / L. Gratani, L. Varone // Atmospheric Pollution Research. – 2013. – Vol. 4(3). – P. 315–322. DOI:10.5094/APR.2013.035

208. Gratani, L. Plant crown traits and carbon sequestration capability by *Platanus hybrida* Brot. in Rome / L. Gratani, L. Varone // Landscape and Urban Planning. – 2007. – Vol. 81(4). – P. 282–286. DOI: 10.1016/j.landurbplan.2007.01.006

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

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

211. Hurry, V. Respiration in Photosynthetic Cells: Gas Exchange Components, Interactions with Photorespiration and the Operation of Mitochondria in the Light / V. Hurry, A. U. Igamberdiev, O. Keerberg, T. Pärnik, O. K. Atkin, J. Zaragoza-Castells, P. Gardeström // Plant Respiration : From Cell to Ecosystem ; eds. H. Lambers and M. Ribas-Carbo. – Dordrecht : Springer, 2005. – P. 43–61.

212. Kaiser, W. M. Effects of Water Deficit on Photosynthetic Capacity / W. M. Kaiser // Physiol. Plant. – 1987. – V. 71. – P. 142–149.

213. Khela, S. *Laurus nobilis*. IUCN Red List of Threatened Species 2018 / S. Khela, B. Wilson. – 2018. – e.T203351A119996864. DOI:10.2305/IUCN.UK.2018-1.RLTS.T203351A119996864.en

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

215. Korsakova, S. P. Experimental Test of Light Curve Models in Estimating Photosynthetic Activity by the Example of Ornamental Plants / S. P. Korsakova, Yu. V. Plugatar, O. A. Ilnitsky // *Russian Agricultural Sciences*. – 2019b. – Vol. 45, No. 1. – P. 48–56. DOI: 10.3103/S1068367419010087

216. Korsakova, S. Quantification of some ornamental plant species carbon dioxide absorption for various moisture conditions *Trees* [Электронный ресурс] / S. Korsakova, Yu. Plugatar, M. Kovalev // *E3S Web Conf*. – 2021. – № 254. – 06013. – Режим доступа : doi.org/10.1051/e3sconf/202125406013 (Дата обращения: 25.04.2023)

217. Krüssmann, G. *Cultivated broad-leaved trees & shrubs, Vol. II, E-PRO* / G. Krüssmann. – Portland, Oregon: Timber Press, 1977. – 321 p.

218. Lenzi, A. Response to water stress of some oleander cultivars suitable for pot plant production / A. Lenzi, L. Pittas, T. Martinelli, P. Lombardi, R. Tesi // *Scientia Horticulturae*. – 2009. – Vol. 122. – P. 426–431. DOI: 10.1016/j.scienta.2009.05.022

219. Leskinen, P. Russian forests and climate change: What Science Can Tell Us 11 / P. Leskinen, M. Lindner, P. J. Verkerk, G. J. Nabuurs, J. V. Brusselen, E. Kulikova, M. Hasegawa, B. Lerink. – Joensuu: European Forest Institute, 2020. – 142 p. <https://doi.org/10.36333/wsctu11>

220. Mamkin, V. Energy and CO₂ exchange in an undisturbed spruce forest and clear-cut in the Southern Taiga / V. Mamkin, J. Kurbatova, V. Avilov, D. Ivanov, O. Kuricheva, A. Varlagin, I. Yaseneva, A. Olchev // *Agr. Forest Meteorol.* – 2019. – 265. – P. 252–268. DOI: 10.1016/j.agrformet.2018.11.018

221. Meletiou-Christou, MS. Leaf functional traits of four evergreen species growing in Mediterranean environmental conditions / MS. Meletiou-Christou, S. Rhizopoulou // *Acta Physiol. Plant.* 2017. – Vol. 39, N1. – P. 34–46. DOI:10.1007/s11738-016-2330-4

222. Molisch, H. The longevity of plants (Die Lebensdauer der Pflanze). / H. Molisch ; etd. E. H. Fulling. – Pennsylvania, USA : The Science Press Printing Company. Lancaster, 1938. – 226 p.

223. Moura, M. A taxonomic reassessment of *Viburnum* (Adoxaceae) in the Azores / M. Moura, M. A. Carine, V. Malécot, P. Lourenço, H. Schaefer, L. Silva // *Phytotaxa.* – 2015. – 210 (1). – P. 4–23. DOI:10.11646/phytotaxa.210.1.3

224. Muller, O. Optimal use of leaf nitrogen explains seasonal changes in leaf nitrogen content of an understorey evergreen shrub / O. Muller, T. Hirose, M. J. A. Werger, K. Hikosaka // *Ann Bot.* – 2011. – Vol. 108(3). – P. 529–536.

225. Muller, O. Seasonal changes in light and temperature affect the balance between light harvesting and light utilisation components of photosynthesis in an evergreen understory shrub / O. Muller, K. Hikosaka, T. Hirose // *Oecologia.* – 2005. – Vol. 143. – P. 501–508.

226. Nelson, D. E. Plant nuclear factor Y (NF-Y) B subunits confer drought tolerance and lead to improved corn yields on water-limited acres / D. E. Nelson, P. P. Repetti, T. R. Adams, R. A. Creelman, J. Wu, D. C. Warner, D. C. Anstrom, R. J. Bensen, P. P. Castiglioni, M. G. Donnarummo, B. S. Hinchey, R. W. Kumimoto, D. R. Maszle, R. D. Canales, K. A. Krolkowski, S. B. Dotson, N. Gutterson, O. J. Ratcliffe, J. E. Heard // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* – 2007. – Vol. 104. – P. 16450–16455. DOI:10.1111/j.1399-3054.2010.01405.x

227. Nowak, D. J. Residential building energy conservation and avoided power plant emissions by urban and community trees in the United States / D. J. Nowak, N. Appleton, A. Ellis, E. Greenfield // *Urban Forestry & Urban Greening.* – 2017. – Vol. 21. – P. 158–165.

228. Pashtetsky, A. Using of phytomonitoring data for eco-physiological evaluation of the environmental factors limiting development of ornamental plants / A. Pashtetsky, Y. V. Plugatar, O. Ilnitsky, S. Korsakova // *Acta Horticulture*. – 2019. – Vol. 1263. – P. 199–206 DOI: 10.17660/ActaHortic.2019.1263.25
229. Peneva, E. Mediterranean Influence on the Climatic Regime over the Balkan Peninsula from 1901–2021 [Электронный ресурс] / E. Peneva, M. Matov, M. Tsekov // *Climate*. – 2023. – 11(3). – 68. – Режим доступа: <https://doi.org/10.3390/cli11030068> (Дата обращения: 17.04.2023)
230. Plants of the World Online [Электронный ресурс]. Режим доступа : <https://powo.science.kew.org/> (Дата обращения: 17.04.2023)
231. Plugatar, Y. V. Prospects for the use of the Crimean flora resources in the floriculture / Y. V. Plugatar, Z. K. Klymenko, I. V. Ulanovskaya, V. K. Zyкова, S. A. Plugatar // *Acta Hortic.* – 2019. – 1240. – P. 65–68. DOI:10.17660/ActaHortic.2019.1240.10
232. Plugatar, Yu. V. The Nikitsky botanical gardens is the center of crop breeding development and biodiversity conservation / Yu. V. Plugatar // *Acta Horticulturae*. – 2020. – Vol. 1298. – P. 19–22.
233. Plugatar, Yu.V. Carbon Dioxide and Water Exchange Parameters of Woody Plants as an Optimization Tool for Green Space Structure in Urban Ecosystems / Yu.V. Plugatar, S.P. Korsakova, M.S. Kovalev // *Russian Agricultural Sciences*. – 2021a. – Vol. 47, No. 4. – P. 404–410. DOI:10.3103/S1068367421040145
234. Plugatar, Yu.V. Seasonal development of aboveground phytomass of evergreen introduced plants on the Southern Coast of the Crimea [Электронный ресурс] / Yu.V. Plugatar, M.S. Kovalev, S.P. Korsakova // *ASAGRIC 2020* (Nemchinovka, November 19–20, 2020). – IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, 2021. – Vol. 843. – № 012047. – Режим доступа : <https://doi.org/10.1088/1755-1315/843/1/012047> (Дата обращения: 17.04.2023)
235. Rupp, L. A. Native and adapted plant introduction for low-water landscaping / L. A. Rupp, R. M. Anderson, J. Klett, S. L. Love, J. Goodspeed, J. D.

Gunnell // HortTechnology. – 2018. – Vol. 28(4) – P. 431–435
DOI:10.21273/HORTTECH04044-18

236. Sade, N. Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait / N. Sade, A. Gebremedhin, M. Moshelion // Plant Signaling & Behavior. – 2012. – Vol.7, Issue 7. – P. 767–770. DOI:10.4161/psb.20505.

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

238. Salmond, J. A. Health and climate related ecosystem services provided by street trees in the urban environment [Электронный ресурс] / J. A. Salmond, M. Tadaki, S. Vardoulakis, K. Arbutnott, A. Coutts, M. Demuzere, K. N. Dirks, C. Heaviside, Sh. Lim, H. Macintyre, R. N. McInnes, B. W. Wheeler // Environ Health. – 2016. – Vol. 15. – S36. – Режим доступа : <https://doi.org/10.1186/s12940-016-0103-6> (Дата обращения: 17.04.2023)

239. Schultz, H. R. Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought / H. R. Schultz // Plant Cell and Environment. – 2003. – Vol. 26. – P. 1393–1405. DOI:10.1046/j.1365-3040.2003.01064.x

240. Strasser, R. J. Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis* / R. J. Strasser, M. Tsimilli-Michael, S. Qiang, V. Goltsev // Biochim. Biophys. Acta. – 2010. – Vol. 1797. – P. 1313–1326.

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

242. Tang, J. Emerging opportunities and challenges in phenology: a review [Электронный ресурс] / J. Tang, C. Körner, H. Muraoka, S. Piao, M. Shen, S. J. Thackeray, X. Yang // Ecosphere. – 2016. – 7(8). – Режим доступа : DOI:10.1002/ecs2.1436 (Дата обращения: 17.04.2023)

243. Terrer, C. A trade-off between plant and soil carbon storage under elevated CO₂ / C. Terrer, R. P. Phillips, B. A. Hungate, J. Rosende, J. Pett-Ridge, M. E. Craig, K. J. van Groenigen, T. F. Keenan, B. N. Sulman, B. D. Stocker, P. B. Reich, A. F. A. Pellegrini, E. Pendall, H. Zhang, R. D. Evans, Y. Carrillo, J. B. Fisher, K. Van Sundert, Sara Vicca & R. B. Jackson // *Nature*. – 2021. – 591. – P. 599–603. DOI:10.1038/s41586-021-03306-8

244. Terry, N. Salinity Responses of Crop Plants in Terms of Leaf Expansion and Photosynthesis / N. Terry, L. J. Waldron // *Soil and Plant Interactions with Salinity* / Ed. Leley J. Kearney Foundation Five-Year Report (1980-1985): Agr. Exp. St. Univ. California, Spec. Publ. – 1986. – № 3315. – P. 11–17.

245. Tor-ngern, P. Investigating carbon dioxide absorption by urban trees in a new park of Bangkok, Thailand [Электронный ресурс] / P. Tor-ngern, N. Leksungnoen // *BMC Ecol.* – 2020. – 20. – Режим доступа : <http://doi.org/10.1186/s12898-020-00289-4> (Дата обращения: 17.04.2023)

246. von Caemmerer, S. Steady-state models of photosynthesis / S. von Caemmerer // *Plant Cell & Environment*. – 2013. – Vol. 36(9). – P. 1617–1630. DOI: 10.1111/pce.12098

247. Wang, H. Towards a universal model for carbon dioxide uptake by plants / H. Wang, I. C. Prentice, T. F. Keenan, T. W. Davis, I. J. Wright, W. K. Cornwell, B. J. Evans, C. Peng // *Nat. Plants*. – 2017. – Vol. 3. – P. 734–741. <https://doi.org/10.1038/s41477-017-0006-8>

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

249. Yiğit, N. The Change in Some Leaf Micromorphological Characters of *Prunus laurocerasus* L. Species by Their Habitat / N. Yiğit, M. Çetin, H. Şevik // *Turkish Journal of Agriculture – Food Science and Technology*. – 2018. – 6(11). – P. 1517–1521. DOI:10.24925/turjaf.v6i11.1517-1521.1704

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Гидротермические показатели на Южном берегу Крыма за годы исследований

Таблица А.1 – Гидротермические показатели на Южном берегу Крыма за годы исследований (2015–2021 гг., по данным А Никитский сад)

Показатель	Климатическая норма, годы	Месяц											
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Температура воздуха, °С	1961–1990	+3,1	+3,3	+5,3	+10,5	+15,4	+19,9	+22,8	+22,6	+18,4	+13	+8,9	+5,5
	2015	+5	+4,6	+6,6	+9,3	+16	+21,3	+24	+25,5	+22,4	+13,1	+10,9	+6
	2016	+3	+6,4	+7,6	+12,4	+15,8	+22,6	+24,8	+25,8	+19,9	+12	+8,2	+2,6
	2017	+2,2	+3,6	+8,6	+9,8	+15,6	+20,8	+23,9	+26,3	+21	+13,5	+9	+8,5
	2018	+4,6	+4,9	+6,9	+14,5	+18,8	+22,8	+24,6	+26,6	+20,4	+16,1	+8,3	+5,6
	2019	+4,9	+5,4	+6,9	+11,2	+17,2	+24,8	+23,2	+24,9	+19,9	+15	+11,4	+7,9
	2020	+5	+5,3	+9,3	+10,1	+14,9	+21,7	+25,5	+24,8	+22,4	+18,2	+9,6	+7,4
	2021	+6	+4,7	+5,1	+9,6	+16,4	+19,9	+26,3	+25,1	+17,9	+12,6	+10,4	+7,4
Осадки, мм	1961–1990	73	64	50	38	33	42	31	31	51	37	62	83
	2015	50	51	96	20	44	63	16	19	46	113	79	5
	2016	81	50	37	19	38	95	58	81	5	51	52	100
	2017	114	13	46	24	45	46	40	27	58	41	81	77
	2018	93	69	78	0	45	7	53	2	83	40	93	129
	2019	90	43	24	44	1	73	21	22	15	7	67	62
	2020	26	85	3	8	31	55	8	9	24	35	36	42
	2021	100	28	75	41	20	175	60	98	50	13	54	121

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

**Средние климатические показатели Южного берега Крыма и районов естественного произрастания
вечнозеленых интродуцентов**

Таблица Б.1 – Средние климатические показатели Южного берега Крыма и районов естественного произрастания вечнозеленых видов: *Nerium oleander*, *Aucuba japonica*, *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus* и *Viburnum tinus*

Географический район	Вид	Количество осадков за период со средней суточной температурой > 0°C, мм	Продолжительность периода с температурой воздуха выше +5°C, сутки	Сумма средних месячных температур воздуха >0°C, °C	Абсолютный минимум температуры воздуха, °C
Южный берег Крыма	<i>Nerium oleander</i> , <i>Aucuba japonica</i> , <i>Laurus nobilis</i> , <i>Prunus laurocerasus</i> , <i>Viburnum tinus</i>	586	306	149	-14,6
Средиземноморье					
Испания (Валенсия)	<i>Nerium oleander</i> , <i>Viburnum tinus</i>	537	365	223	-9,2
Испания (Барселона)	<i>Nerium oleander</i> , <i>Viburnum tinus</i>	572	365	218	-10,0
Италия (Неаполь)	<i>Nerium oleander</i> , <i>Laurus nobilis</i> , <i>Viburnum tinus</i>	1110	365	198	-4,5
Греция (Афины)	<i>Nerium oleander</i> , <i>Laurus nobilis</i> , <i>Viburnum tinus</i>	365	365	229	-4,3
Ливия (Триполи)	<i>Nerium oleander</i> , <i>Laurus nobilis</i> , <i>Viburnum tinus</i>	242	365	244	-1,7
Марокко (Рабат)	<i>Nerium oleander</i> , <i>Laurus nobilis</i> , <i>Viburnum tinus</i>	560	365	207	-3,2
Алжир (Алжир)	<i>Nerium oleander</i> , <i>Laurus nobilis</i> , <i>Viburnum tinus</i>	615	365	218	-3,3
Сирия (Алеппо)	<i>Laurus nobilis</i> , <i>Viburnum tinus</i>	329	365	208	-12,0
Турция (Анталья)	<i>Nerium oleander</i> , <i>Laurus nobilis</i> , <i>Prunus laurocerasus</i> , <i>Viburnum tinus</i>	1120	365	218	-4,4
Черноморский регион Турции (Зонгулдак)	<i>Laurus nobilis</i> , <i>Prunus laurocerasus</i> , <i>Viburnum tinus</i>	1239	365	168	-8,0

Географический район	Вид	Количество осадков за период со средней суточной температурой > 0°C, мм	Продолжительность периода с температурой воздуха выше +5°C, сутки	Сумма средних месячных температур воздуха >0°C, °C	Абсолютный минимум температуры воздуха, °C
Персидский залив Иран (Тегеран)	<i>Nerium oleander, Prunus laurocerasus</i>	206	334	216	-13,0
Балканский полуостров Болгария (Пловдив)	<i>Prunus laurocerasus</i>	502	264	151	-31,5
Албания (Тирана)	<i>Prunus laurocerasus, Viburnum tinus</i>	1003	365	174	-6,0
Северный Кавказ Российская Федерация (Сочи)	<i>Prunus laurocerasus</i>	1651	365	175	-13,4
Закавказье Грузия (Батуми)	<i>Prunus laurocerasus</i>	2435	365	174	-8,2
Грузия (Тбилиси)		745	264	160	-24,4
Юго-Восточный Китай (Гуанчжоу)	<i>Aucuba japonica</i>	1736	365	271	0,0
Япония (Токио)		1537	365	195	-6,3
Япония (Хакодате)		959	244	117	-21,7
Корейский полуостров (Мокпхо)		1001	275	168	-14,2