

ДИНАМИКА ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА *Juniperus excelsa* M. Bieb И ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ В ХОДЕ ВЕГЕТАЦИИ ВИДА В УСЛОВИЯХ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

О.А. Ильницкий, доктор биологических наук, Ю.В. Плугатарь, член-корреспондент РАН,
А.В. Паштецкий, кандидат экономических наук

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН,
298648, Республика Крым, Ялта
E-mail: ilnitsky.oleg@mail.ru

Целью работы было изучение зависимостей интенсивности фотосинтеза, транспирации и температуры хвои *Juniperus excelsa* M. Bieb от основных факторов внешней среды и определение оптимальных и ограничивающих условий произрастания данного вида на Южном берегу Крыма. Подобные исследования в этих условиях еще не проводили, что позволит применять полученные результаты для интродукции вида и в другие регионы. Изучена динамика таких зависимостей в ходе вегетации культуры в мае-сентябре. Отображение функции отклика фотосинтеза на факторы внешней среды позволило для *Juniperus excelsa* M. Bieb получить численные коэффициенты нелинейных регрессионных уравнений взаимосвязей этих параметров. Вид обладает высоким потенциалом фотосинтеза для акклиматизации к повышенной температуре. Показано, что повышение температуры листа (хвои) выше оптимальной (критическая температура – 38 °С) приводит к резкому снижению интенсивности фотосинтеза. За период вегетации растения изменялись факторы внешней среды и эколого-физиологические характеристики вида: интенсивность нетто-фотосинтеза снизилась на 28,58%, транспирация – на 50%, температура хвои – на 6,67%. Температурно-световые оптимумы изучаемых параметров также уменьшились: температура и дефицит влажности воздуха – соответственно на 10,72 и 60%, освещенность – на 15,4%. Результаты исследования позволяют сравнить полученные эколого-физиологические характеристики с климатическими условиями конкретной зоны и оценить возможности выращивания *Juniperus excelsa* M. Bieb в других регионах.

DYNAMICS OF THE INTENSITY OF PHOTOSYNTHESIS *Juniperus excelsa* M. Bieb AND OF ENVIRONMENTAL FACTORS DURING THE GROWTH SEASON OF THIS SPECIES IN THE CONDITIONS OF THE SOUTHERN COAST OF CRIMEA

Ilnitsky O.A., Plugatar Yu.V., Pashtetsky A.V.

Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center RAS,
298648, the Republic of Crimea, Yalta
E-mail: ilnitsky.oleg@mail.ru

The aim of the work was to study the dependencies of the intensity of photosynthesis, transpiration and temperature of *Juniperus excelsa* M. Bieb from the main factors of the external environment and to determine the optimal and limiting conditions of the growth of this species in the conditions of the southern coast of Crimea. Similar studies have not yet been carried out in the region, which will allow the results to be applied to the introduction of the species to other regions. The dynamics of these dependencies during the growing of the species in the conditions of the southern coast of Crimea (May-September months) have been studied. The display of photosynthesis response function to environmental factors allowed *Juniperus excelsa* M. Bieb to obtain numerical coefficients of nonlinear regression equations of these parameters. *Juniperus excelsa* M. Bieb has a high potential of photosynthesis to acclimatize to elevated temperatures. Increase leaf temperature (needles) above optimal resulted in a dramatic reduction in the intensity of photosynthesis-critical temperature is 38 °C. During the studied period of vegetation plants occurred factors change Wednesday and ecological and physiological characteristics of the species: the intensity of net photosynthesis declined by 28.58%, transpiration-50%, temperature needles-6.67%. Temperature Optima also studied light diminished: temperature and humidity deficit at 10.72%, 60%, respectively, illumination-15.4%. When introductions of this species in different regions, studies to compare the ecological and physiological characteristics of climatic conditions in a given region and assess the capabilities of its cultivation.

Ключевые слова: *Juniperus excelsa* M. Bieb, интенсивность видимого фотосинтеза, температурно-световые оптимумы, эколого-физиологическая характеристика

Key words: *Juniperus excelsa* M. Bieb, the intensity of the visible light, temperature-photosynthesis Optima, ecological and physiological characteristics

В условиях усиления аридизации территории Южного берега Крыма и в связи с глобальным изменением климата [1-5] исследование эколого-физиологических особенностей редких и охраняемых видов – необходимая основа для их сохранения, разработки экологически обоснованной системы охраны и поддержания биоэкологического потенциала. К таким ценным видам относится Можжевельник высокий (*Juniperus excelsa* M. Bieb.). Известны исследования особенностей его произрастания в условиях региона [6, 3]. Так, в работе [3] дан анализ структуры фитоценозов формации этого вида в Горном Крыму, в [6] представлены основные закономерности формирования насаждений можжевельника в заповеднике «Мыс Мартьян» и прогноз их дальнейшего развития.

Можжевельник *Juniperus excelsa* M. Bieb. в последнее время стал одним из распространенных видов в лесах и горах Турции. Его выращиванию посвящено много исследований [7-11]. Определены оптимальные

варианты водного режима и питательных веществ при выращивании рассады в средиземноморских условиях, а также экологические признаки для моделирования динамики леса. Представители рода *Juniperus excelsa* L были интродуцированы в Ботаническом саду Адыгейского государственного университета [4]. Изучены физиологические особенности интродуцированных культуров рода *Juniperus*, связанные с сезонными изменениями показателей водного обмена.

Целью настоящей работы было исследование зависимостей интенсивности фотосинтеза, транспирации и температуры хвои *Juniperus excelsa* M. Bieb от основных факторов внешней среды в процессе активного роста растения (июнь-октябрь), что позволяет определить оптимальные и ограничивающие условия произрастания данного вида в условиях Южного берега Крыма [12, 13].

Методика. Можжевельник высокий (*Juniperus excelsa* M. Bieb.) из рода Можжевельник (*Juniperus*) семейства Кипарисовые (*Cupressaceae*) – гемиксеро-

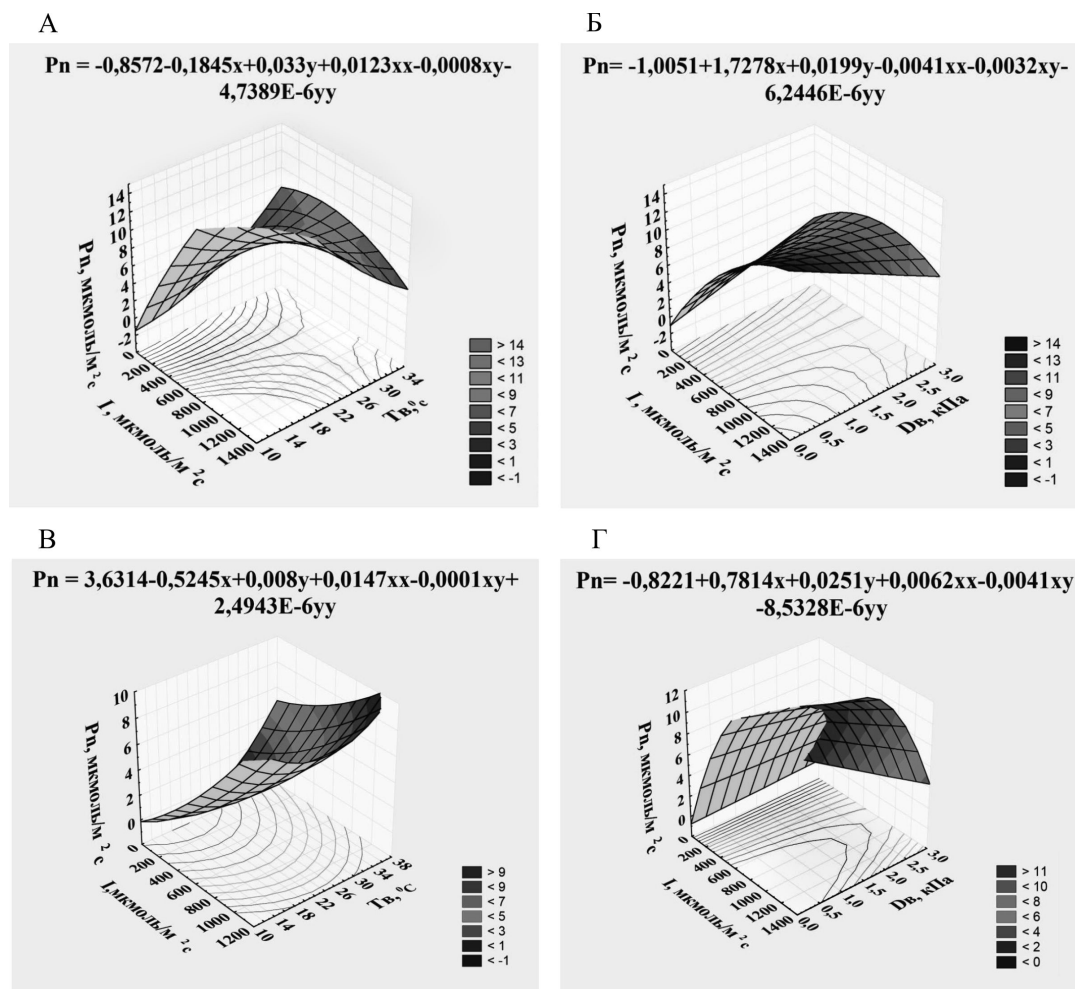


Рис. 1. Поверхность квадратичной функции $P_n=f(I, T_v)$ – А (май-июнь), В – (сентябрь-октябрь) и $P_n=f(I, D_v)$ – Б (май-июнь), Г (сентябрь-октябрь) и контуры срезов на плоскости $T_v - I$, $D_v - I$; сверху графика показаны численные коэффициенты нелинейных регрессионных уравнений этих зависимостей.

фильный реликтовый вид. В восточном Средиземноморье растет в северо-восточной части Греции и южной Болгарии, Турции, Сирии, Ливане и дальше в горах Кавказа, в Крыму – от мыса Айя до Карадага, а также в Байдарской долине. Подвид *J. excelsa* subsp. *Polycarpus* встречается в горах восточной части Пакистана (некоторые ученые рассматривают его как отдельный вид). Он произрастает в нижних горных поясах до высоты 4000 м над уровнем моря на солнечных сухих склонах, особенно на кальцитных почвах и представляет собой вечнозеленое хвойное дерево или кустарник высотой 10-15 м. Крона густая, конусообразная, округлой или пирамидальной формы, корневая система поверхностная. На концах побегов хвоя игольчатая, раскидистая, длинная. Растение однодомное, размножается семенами [2]; шишкоягоды шаровидной формы диаметром 0,8-1,2 см, расположены на коротких ножках темно-сирого-фиолетового цвета с сизовато-белым густым налетом, зреют на второй год после опыления. Количество чешуек – 4-6, по 6 семян в каждой. Репродуктивный цикл (от заложения шишек до созревания семян) в Крыму составляет 27 мес. Пыление проходит с середины января до апреля. Исследования проводили в условиях теплицы на территории центрального отделения Никитского ботанического сада. Растения – саженцы 3-4 лет, выращенные из черенков. Время проведения

опытов – май-июнь и сентябрь-октябрь 2017–2018 гг. Для регистрации газообмена интактных листьев, водного режима и роста растений использовали монитор фотосинтеза РТМ-48А и фитомонитор РМ-11z [14]. Монитор РТМ-48А оснащен четырьмя листовыми камерами. Для измерения устьичной проводимости листа дополнительно установлен в листовой камере датчик температуры. Скорость фотосинтеза определяли на молодых неповрежденных листьях (хвое) в верхней части побега каждые 15-20 мин. Концентрация CO_2 в воздухе достигала около 0,04%. Интенсивность нетто-фотосинтеза (P_n , $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$) и транспирацию (E , $\text{мг}/\text{м}^2\text{с}$) измеряли при фотосинтетическом активном излучении 0-2000 $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$, параметры окружающей среды: температуру и влажность воздуха – датчиками метео-модуля РТН-48, подключенными к цифровому входу системы РТМ-48А, температуру хвои – датчиком LT-1P, подключенным к аналоговому входу РТМ-48А. Статистическая обработка данных выполнена с использованием прикладных компьютерных программ Statistica 10 (“Statsoft Inc.”, США) и Microsoft Excel 2010. Для моделирования и сглаживания двумерных данных использованы методы наименьших квадратов и робастной локально-взвешенной регрессии (Statistica 10). Все расчеты осуществляли при заданном уровне значимости $P \leq 0,05$.

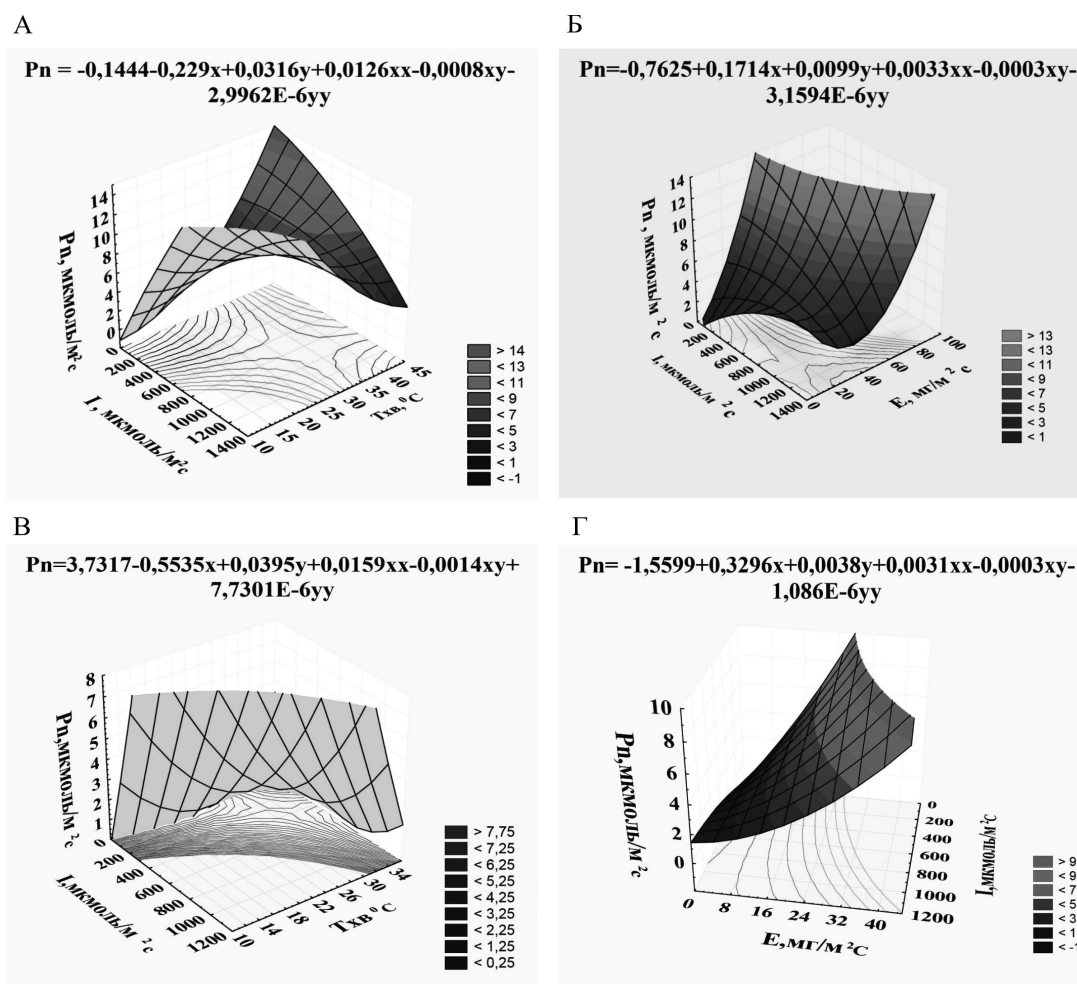


Рис. 2. Поверхность квадратичной функции $P_n=f(I, T_{хв})$ – А (май–июнь) и В – (сентябрь–октябрь), а также $P_n=f(I, E)$ – Б (май–июнь), Г – (сентябрь–октябрь) и контуры срезов на плоскости $T_{хв} - I, E - I$; вверху графика показаны численные коэффициенты нелинейных регрессионных уравнений этих зависимостей.

Результаты и обсуждение. Серия опытов в тепличных условиях позволила определить оптимальные и ограничивающие условия произрастания изучаемого вида в регионе. Известно, что соотношение между нетто-фотосинтезом и ростом листа разных видов растений зависит от жизненной формы растения. Максимум фотосинтеза у вечнозеленых лиственных и хвойных видов наступает чаще всего после полного формирования листа по площади и биомассе [15]. Интенсивность газообмена является функцией отклика на воздействие изучаемых факторов окружающей среды, что позволяет получить величину фотосинтеза, которая соответствует сочетанию определенных факторов условий среды. В «зону оптимума» попадают точки со значением интенсивности фотосинтеза более 90% от $P_n \text{ max}$. Это дает возможность определить оптимальные и ограничивающие условия максимумов и границы областей оптимумов нетто-фотосинтеза, а также численные коэффициенты нелинейных регрессионных уравнений таких зависимостей.

На рис. 1 представлены поверхность квадратичной функции зависимости нетто-фотосинтеза (P_n) от интенсивности солнечной радиации (I), температуры хвои ($T_{хв}$) и дефицита влажности воздуха ($Dв$) – $P_n=f(I, T_{хв}, Dв)$, а также контуры проекций срезов на плоскости. В мае-июне (рис. 1А) для $P_n=f(I, T_{хв})$ оптимум P_n составлял

12-14 мкмоль/(m^2c) при $T_{хв}=22-28 \text{ }^\circ C$, $I=600-1300$ мкмоль/(m^2c), в сентябре-октябре (рис. 1 В) – 8-10 мкмоль/(m^2c) соответственно при 17-25 $^\circ C$, 500-1100 мкмоль/(m^2c). Оптимум $P_n=f(I, Dв)$ в мае-июне (рис. 1.Б) составлял 12-14 мкмоль/(m^2c) при $Dв=0,5-2$ кПа, $I=600-1300$ мкмоль/(m^2c), в сентябре-октябре (рис. 1 Г) – 8-10 мкмоль/(m^2c) соответственно при 0,3-1,2 кПа, 500-1100 мкмоль/(m^2c).

На рис. 2 показаны поверхность квадратичной функции зависимости P_n от освещенности (I), температуры хвои ($T_{хв}$) и транспирации (E): ($P_n=f(I, T_{хв}, E)$) и контуры срезов на плоскости. В мае-июне (рис. 2 А) для $P_n=f(I, T_{хв})$ оптимум P_n составлял 12-14 мкмоль/(m^2c) при $T_{хв}=25-30 \text{ }^\circ C$, $I=600-1300$ мкмоль/(m^2c), в сентябре-октябре (рис. 2 В) – 8-10 мкмоль/(m^2c) соответственно при 22-28 $^\circ C$, 500-1100 мкмоль/(m^2c). На рис. 2 Б показана поверхность квадратичной функции зависимости P_n от освещенности и транспирации $P_n=f(I, E)$. В мае-июне при $E=50-90$ мг/(m^2c), $I=600-1300$ мкмоль/(m^2c) P_n составляла 12-14 мкмоль/(m^2c), в сентябре-октябре (рис. 2 Г) – 10-12 мкмоль/(m^2c) соответственно при 25-45 мг/(m^2c), 500-1100 мг/(m^2c).

По данным наших исследований (рис. 1, 2), при изменении фаз вегетации изучаемого вида с мая-июня по сентябрь-октябрь изменяются погодные условия, интенсивность фотосинтеза и температурно-световые оп-

Динамика изменения оптимумов нетто-фотосинтеза, транспирации, температуры листа и факторов внешней среды в течение вегетации

Показатель	Время измерения	
	май-июнь	сентябрь-октябрь
Тв, °С	22-28	17-25
Дв, кПа	0,5-2	0,3-1,2
I, мкмоль/(м ² с)	600-1300	500-1100
Тхв, °С	25-30	22-28
Ехв, мг/(м ² с)	50-90	25-45
Pn, мкмоль/(м ² с)	12-14	8-10

тимумы, наблюдается старение хвои, что подтверждается литературными источниками [16-18].

Проведен регрессионный анализ взаимосвязей между измеряемыми параметрами $Pn=f(T_{хв})$ и $E=f(T_{хв})$. Выявлена примерно одинаковая корреляционная связь между Pn и Tхв: $R=0,8741$, $R^2=0,7642$; E и Tхв: $R=0,82007$, $R^2=0,6562$.

В таблице приведена динамика изменения оптимумов Pn, температуры листа, транспирации и факторов внешней среды в течение вегетации (с мая-июня по сентябрь-октябрь).

Растения способны активизировать или замедлять диффузию молекул CO₂ и испарение воды, обеспечивая защиту от перегрева и необходимые условия для фотосинтеза, а в результате – определенный гомеостаз продукционного процесса [19].

За период вегетации растений оптимальное значение Pn уменьшилось на 28,58%, интенсивность транспирации – на 50%, температура хвои (Тхв) – на 6,67%, температура воздуха (Тв) – на 10,72%, дефицит влажности воздуха (Дв) – на 60%, освещенность – на 15,4%.

Реакция интенсивности фотосинтеза на факторы внешней среды позволила для *Juniperus excelsa* M. Vieb получить численные коэффициенты нелинейных регрессионных уравнений взаимосвязей этих параметров. Полученные данные позволяют интерпретировать скорость фотосинтеза как потенциальную экологическую и физиологическую характеристику этого вида можжевельника.

Для *Juniperus excelsa* M. Vieb (рис. 2 А) перегрев хвои выше 38 °С приводит к ингибированию ферментативной активности и снижению интенсивности фотосинтеза – это значение является критическим для данного вида [4, 20].

Результаты исследований позволяют сопоставлять полученные эколого-физиологические характеристики с климатическими условиями конкретного региона и оценить возможности выращивания там *Juniperus excelsa* M. Vieb.

Литература

1. Анненков А.А., Иванов В.Ф., Хохрин А.В. Акимов Ю.А. Методические рекомендации по изыскательским работам для проектирования объектов озеленения в Крыму. – Ялта, 1984. – 26 с.
2. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли,

- грибы /Отв. ред. Ена А.В., Фатерыга А.В. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2015. – 480 с.
3. Ларина Т.Г. О структуре фитоценозов формации *Junipereta excelsae* в Горном Крыму // Экология. – 1980. – № 4. – С. 38–44.
4. Чернявская И.В., Толстикова Т.Н., Еднич Е.М. Представители рода *Juniperus Excelsa* L в Ботаническом саду Адыгейского государственного университета. – Научный журнал «Вестник АГУ», – 2015. – Вып. 4 (171). – С.79–86.
5. Giorgi F., Lionello P. Climate change projections for the Mediterranean region // *Glob Planet Change*. – 2008. – 63. – P.90–104. doi:10.1016/j.gloplacha.2007.09.005.
6. Григоров А.Н. Естественное возобновление и возрастная структура насаждений можжевельника высокого в заповеднике «Мыс Мартыан» // Труды Никитского ботанического сада. – 1980. – Т. 81. – С. 35–44.
7. Gülcü, S., Gültekin H.C., Çelik S., Eser Y., Gürlevik N. The effects of different pot length and growing media on seedling quality of Crimean juniper (*Juniperus excelsa* Bieb.) // *African Journal of Biotechnology*. – 2010. – Vol. 9 (14). – P. 2101–2107.
8. Gürlevik N., Deligöz A., Yıldız D. Effects of irrigation and fertilization on the growth of juniper seedlings Der Einfluss von Bewässerung und Düngung auf das Wachstum von Wacholdersämlingen // *Austrian Journal of Forest Science Centralblatt für das gesamte Forstwesen*. – 2014. – Heft 3. – S. 171–190 /
9. Kint V., Aertsen W., Fyllas N.M., Trabucco A., Janssen E., Özkan K., Muys B. Ecological traits of Mediterranean tree species as a basis for modelling forest dynamics in the Taurus mountains // *Ecological Modelling*. – 2014. – V. 286. – P. 53–65.
10. Meletiöu-Christou M.S., Rhizopoulou S. Leaf functional traits of four evergreen species growing in Mediterranean environmental conditions // *Acta Physiol. Plant*. – 2017. – V. 39. – N1. – P. 34–46. DOI: 10.1007/s11738-016-2330-4.
11. Özkan K., Gulsoy S., Aerts R., Muys B. Site properties for Crimean juniper (*Juniperus excelsa*) in semi-natural forests of south western Anatolia // *J. Environ. Biol*. – 2010. – V. 31. – P. 97–100.
12. Дроздов С.Н., Курец В.К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений – Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. – 172 с.
13. Кайбейнен Э.Л., Пелконен П. Оптимизация фотосинтеза и транспирации у неотделенных листьев ивы на плантациях быстрого возобновления // Физиология растений. – 2007. – Т. 54. – С. 350–355.
14. Ильницкий О.А., Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П. Методология, приборная база и практика проведения фитомониторинга. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – 233 с.
15. Кайбейнен Э.Л. Параметры световой кривой фотосинтеза у *Salix dasyclados* и их изменение в ходе вегетации // Физиология растений. – 2009. – 56(4). – С. 490–499.
16. Larcher W. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. – Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. – 506 p.
17. Дроздов С.Н., Попов Э.Г., Курец В.К. Влияние света и температуры на нетто-фотосинтез и дыхание *Betula pendula* var. *pendula* и *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) // Ботанический журнал. – 1995. – Т. 80. – № 3. – С. 60–64.
18. Jones H.G., Archer N., Rotenberg E., Casa R. Radiation measurement for plant ecophysiology // *Journal of Experimental Botany*. – 2003. – 54(384). – P. 879–889. doi: 10.1093/jxb/erg116
19. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. – М.: Наука, 1982. – 280 с.
20. Medrano H., J.M. Escalona J.M., Bota J., Gulias J., Flexas J. Regulation of Photosynthesis of C3 Plants in Response to Progressive Drought: Stomatal Conductance as a Reference Parameter. // *Annals of Botany*. – 2002. – V. 89. –P. 895-905.

Поступила в редакцию 05.11.19
После доработки 10.12.19
Принята к публикации 17.12.19