ЭКОЛОГИЯ (МОНИТОРИНГ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ)

УДК 582.923.5:58.032

DOI 10.36305/2019-1-150-5-12

ВЗАИМОСВЯЗЬ ДИНАМИКИ ИНТЕНСИВНОСТИ ТРАНСПИРАЦИИ *PINUS NIGRA* SUBSP. *PALLASIANA* С ФОТОСИНТЕЗОМ, ТЕМПЕРАТУРОЙ ХВОИ И НЕКОТОРЫМИ ФАКТОРАМИ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ В ХОДЕ ВЕГЕТАЦИИ В УСЛОВИЯХ ЮБК**Олег Антонович Ильницкий, Юрий Владимирович Плугатарь**

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

Изучена взаимосвязь динамики интенсивности транспирации *P. nigra* subsp. *Pallasiana* с фотосинтезом, температурой хвои и некоторыми факторами внешней среды в процессе активного роста растения в условиях Южного берега Крыма. Отображение функции отклика транспирации на факторы внешней среды позволило определить оптимумы этих зависимостей и получить численные коэффициенты нелинейных регрессионных уравнений их взаимосвязей. В период активного роста растения (июнь и сентябрь) изменялась интенсивность транспирации и изучаемые факторы внешней среды: интенсивность транспирации – на 53,34%, температура воздуха – на 17,86%, дефицита влажности воздуха на 42,86% и освещенность – на 35,72%. Критическое значение оптимальной температуры фотосинтеза и транспирации. *P. nigra* subsp. *pallasiana* обладает высоким потенциалом для акклиматизации при повышенных температурах окружающей среды. Критическая температура хвои для данного вида составляет 38°C.

Относительная скорость ксилемного потока в побеге растения и изменения его диаметра объединяют показатели доступной для растения влаги в почве и параметры среды. Полученные данные позволяют интерпретировать интенсивность транспирации как потенциальную экологическую и физиологическую характеристику этого вида.

Появляется возможность сравнивать результаты наших исследований с известными из литературных источников для различных видов и подвидов сосны, произрастающих в сходных климатических условиях с использованием одинаковых методик.

Ключевые слова: *Pinus nigra* subsp. *Pallasiana*; интенсивность транспирации; температурно-световые оптимумы; эколого-физиологическая характеристика

Введение

Особенности климата Южного берега Крыма (ЮБК), являющегося регионом сухих субтропиков, позволяют сохранять естественную растительность, закладывать новые и реконструировать существующие зеленые насаждения, которые находятся в условиях микроклимата, формируемого окружающей средой (Анненков и др., 1984). Поэтому изучение различных процессов жизнедеятельности растений в условиях их произрастания необходимо для нахождения их взаимосвязей с условиями внешней среды в связи с прогнозируемым изменением климата (Плугатарь и др., 2015; Giorgi, Lionello, 2008). В парках, лесопарках, хвойных лесах ЮБК лесообразующим видом является сосна Палласа или Сосна крымская, которую некоторые авторы считают подвидом сосны черной, называемой *Pinus nigra* ssp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, который произрастает в Кавказском и Балканском регионах (Korshikov et al., 2004).

Обширная группа Средиземноморских и Балканских черных сосен являются реликтом третичного периода. Имеется небольшое количество работ по изучению реакции различных видов и подвидов *P. nigra* subsp. к сезонным изменениям климата и их толерантности к летней засухе в условиях сухого субтропического Средиземноморья.

Сосна чёрная *Pinus nigra* subsp. *laricio* занимает значительную часть площади лесов ($3,5 \times 10^6$ га) в средиземноморском регионе, от Марокко до Турции. Для исследования сезонного функционирования и толерантности к летней засухе (университет Корсики, Франция), провели полевые исследования на данном виде в естественном горном сосновом лесу (Gauthier Lapa *et al.*, 2017). В ответ на летнюю засуху наблюдается снижение газообмена и ксилемного потока, которые регулируются устьичной проводимостью. В то же время увеличивается эффективность использования воды и снижается ограничение проводимости мезофилла. Такая реакция на летнюю засуху показывает возможности вида пройти физиологическую адаптацию к изменению климата. В бассейне Средиземного моря количество осадков, как ожидается, снизится на более чем на 25 – 30% к концу 21-го века, вероятно, сопровождаясь повышением среднегодовой температуры на 4 – 5°C (Giorgi, Lionello, 2008). Эти результаты служат важной основой для дальнейшего понимания экофизиологических ответов на изменяющиеся факторы окружающей среды.

Исследования по изучению потоков углерода от листовой поверхности до ландшафтного уровня в условиях засухи (Sperlich *et al.*, 2015) проводились в парке Коллсерола, (Барселона, Испания) на различных видах, в том числе и на сосне аллепской (*P. halepensis* Mill.). Авторы изучали зависимость сезонной акклиматизации фотосинтеза и морфологии в освещенных солнцем и затененных листьях (хвое) в естественных условиях. Сильная засуха индуцировала раннее старение листьев и при этом значительно увеличилась масса листа на единицу площади. Затененные листья имели более низкую фотосинтетическую активность и не смогли смягчить негативные последствия в периоды стресса. Проведенные исследования объясняют реакцию растительности на абиотические стрессы и обладают большим потенциалом для снижения неопределенности в наземных биосферных моделях, особенно в условиях засухи.

Крымский подвид сосны черной (*P. nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe) широко используется для программ лесоразведения в южных степных регионах Украины и России (Korshikov *et al.*, 2011). Для разработки научной основы выращивания *P. nigra* ssp. *pallasiana* необходимо изучение изменений процессов жизнедеятельности растений в течение вегетации и в зависимости от изменений условий окружающей среды. Известны работы по изучению реакции крымской сосны на сезонное изменение условий окружающей среды, но в них не изучались взаимосвязи между интенсивностью транспирации и факторами внешней среды (Korshikov *et al.*, 2004; Korshikov *et al.*, 2011). Известно, что скорость фотосинтеза быстро изменяется при изменении внешних условий и отражает состояние растения на всех стадиях онтогенеза. Считается, что максимально возможная величина скорости генетически детерминирована (Дроздов *и др.*, 1995, Кайбейнен, Пелконен, 2007). Интенсивность факторов, способствующих достижению оптимальных значений интактных растений, можно рассматривать как экологический оптимум для изучаемого генотипа (Дроздов, Курец, 2003).

Целью работы было изучение взаимосвязи динамики интенсивности транспирации *P. nigra* subsp. *Pallasiana* с фотосинтезом, температурой хвои и некоторыми факторами внешней среды в процессе активного роста растения, что позволяет определить оптимальные и ограничивающие условия произрастания данного вида в условиях ЮБК.

Объекты и методы исследований

Сосна крымская (*P. nigra* subsp. *Pallasiana*) – средиземноморский горный доминирующий вид. Ареал растения включает Крым, главным образом южный склон Яйлы, юг Украины и Кавказ (Кайбейнен, Пелконен, 2007; Плугатарь *и др.*, 2015). Дерево высотой 20 – 30 (до 45) м. «Пылит» сосна крымская в начале мая. Шишки

крупные, с коричневыми лоснящимися щитками. Шишки созревают на третьем году вегетации в августе – сентябре. В ареале, в основном, произрастает на каменистых почвах, содержащих известь. Хорошо растет на суглинистых и глинисто-известняковых почвах. Сосна крымская очень светолюбива и относительно влаголюбива. Хорошо развивается как в нижнем, так и среднегорном и верхнем лесном поясе на высотах 500 – 900 м над уровнем моря. На высотах выше 700 м, в условиях с повышенной влажностью и более частыми осадками в виде дождя и снега, крымская сосна имеет наиболее интенсивный прирост, и формирует сомкнутые древостои (Плугатарь *и др.*, 2015).

Для непрерывной автоматической регистрации газообмена интактных листьев (хвои) и водного баланса использовали монитор фотосинтеза RTM-48A и фитомонитор PM-11z (Ильницкий *и др.*, 2017). Измерение суммарной скорости фотосинтеза в верхней части побега на хвое первого года вегетации проводили каждые 15 – 20 минут. Время проведения опытов – июнь и сентябрь 2017 – 2018 гг. В июне и сентябре была проведена серия опытов для решения поставленной задачи – результаты их представлены в статье. Для характеристики газообмена хвои использовали значения чистого фотосинтеза (P_n , $\mu\text{моль CO}_2/(\text{м}^2\text{с})$) и транспирации (E , $\text{мг}/(\text{м}^2\text{с})$) в диапазоне фотосинтетического активного излучения (PAR) от 0 до 2000 $\mu\text{моль CO}_2/(\text{м}^2\text{с})$. Фотосинтетически активную радиацию и другие параметры окружающей среды: температуру и влажность воздуха измеряли датчиками метео-модуля RTH-48, подключенными к цифровому входу системы RTM-48A. Температуру хвои – датчиком LT-1P, влажность почвы – датчиком SMS-5P, относительную скорость в побеге (*sap flow*, от. ед.) – датчиком ксилемного потока SF-5P, изменение диаметра побега – датчиком SD-10z (дп, мм.) подключенным к аналоговым входам RTM-48A.

Интенсивность газообмена и транспирации является функцией отклика на воздействие изучаемых нами факторами окружающей среды. Функция отклика зависимой переменной, построенная в координатах XYZ, и проекции десяти срезов на плоскость поверхности $x - y$, позволяют получить величину, которая соответствует этому сочетанию. В эту «зону оптимума» попадают точки, со значением интенсивности фотосинтеза более 90% от максимального значения зависимой переменной. Это позволяет определить оптимальные и ограничивающие условия максимумов и границы областей оптимумов этих параметров.

Статистическую обработку данных выполняли с использованием прикладных компьютерных программ Statistica 10 (“Statsoft Inc.”, США) и Microsoft Excel 2010. Для моделирования и сглаживания данных использованы методы наименьших квадратов и робастной локально-взвешенной регрессии (Statistica 10). Все расчеты осуществляли при заданном уровне значимости $P \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

Исследования проводились в условиях теплицы на территории центрального отделения Никитского ботанического сада. Для этого использовались растения – саженцы 3 – 4 лет, выращенные из черенков в вегетационных сосудах в условиях открытого грунта. Результаты исследований позволяют получить ряд экологических и физиологических характеристик жизнедеятельности данного вида (Дроздов, Курец, 2003).

На рис. 1 показаны поверхность квадратичной функции зависимости интенсивности транспирации от интенсивности солнечной радиации, температуры и дефицита влажности воздуха – $E=f(I, T_v, D_v)$, а также контуры проекций срезов на плоскости. В июне (рис. 1А) для $E=f(I, T_v)$ оптимум находится при $T_v=25 - 28^\circ\text{C}$, $I=500 - 1400 \mu\text{моль}/(\text{м}^2\text{с})$, $E=40 - 60 \text{мг}/(\text{м}^2\text{с})$. В сентябре (рис. 1В) – при $T_v=16 - 23^\circ\text{C}$, $I=350 - 900 \mu\text{моль}/(\text{м}^2\text{с})$, $E=25 - 28 \text{мг}/(\text{м}^2\text{с})$.

Оптимум $E=f(I, D_v)$ в июне (рис. 1.Б) находится при $D_v=0,5 - 1,4$ кПа, $I=450 - 1300$ мкмоль/(м²с) и $E=45 - 55$ мг/(м²с), в сентябре (рис. 1Г) $D_v=0,3 - 0,8$ кПа, $I=400 - 900$ мкмоль/(м²с), $E=24-29$ мг/(м²с,).

Оптимальная температура фотосинтеза для большинства растений в том числе и для изучаемого нами вида, у которых фотосинтез идет по С₃-пути, составляет примерно 22 – 28°C, а для С₄-пути – более высокая (35 – 45°C и выше).

Исследования показали, что для *P. nigra* subsp. *pallasiana* (рис. 1А) критическое значение температуры хвои равно 38°C.

На рис. 2А показаны естественные изменения параметров E и P_n во время почвенной засухи, на рис. 2Б – E и g_s – соответственно. Проведен дисперсионный анализ взаимосвязей между измеряемыми параметрами.

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

Fig. 1 Surface of a quadratic function $E=f(I, T_v)$ – А (June), В (September) и $E=f(I, D_v)$ – Б (June), Г (September) and slice contours on $x - y$ plane; numerical coefficients of nonlinear regression equations of these dependencies are shown at the top of the graph

Регрессионная статистика для параметров E и P_n : $R = 0,7049$; $R^2 = 0,4969$

Дисперсионный анализ

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	Значимость <i>F</i>
Регрессия	1	31046,95	31046,95	376,3482	8,36E-59
Остаток	381	31430,71	82,49529		
Итого	382	62477,66			

Регрессионная статистика для параметров E и g_s : $R = 0,9165$; $R^2 = 0,8401$

Дисперсионный анализ

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	Значимость <i>F</i>
Регрессия	1	52610,9	52610,9	2023,221	2,4E-155
Остаток	385	10011,36	26,00354		
Итого	386	62622,26			

Регрессионный анализ показывает более тесную корреляционную связь между параметрами E и g_s чем между E и P_n . Растения способны активизировать или замедлять диффузию молекул CO_2 и испарение воды, обеспечивая защиту растений от перегрева и необходимые условия для фотосинтеза, а в конечном итоге определенный гомеостаз продукционного процесса.

Учитывая, что измерения относительной скорости водного потока и изменения диаметра стебля (Larcher, 2003) объединяют показатели доступной для растения влаги в почве и параметры внешней среды, они могут быть использованы как ирригационный индикатор отклика (реакции) вида на водоснабжение. Найдены численные коэффициенты нелинейных регрессионных уравнений их взаимосвязей с интенсивностью транспирации.

На рис. 2В показана поверхность квадратичной функции зависимости интенсивности транспирации от освещенности и скорости ксилемного потока $E=f(I, \text{sap flow})$ и контуры срезов на плоскости $x - y$. При $\text{sap flow}=2,5 - 3,0$ от. ед., $I=600 - 900$ мкмоль/(m^2c), $E=25-30$ мг/(m^2c).

На рис. 2Г показана зависимость $E=f(\text{sap flow}, dp)$ от скорости ксилемного потока и изменения диаметра побега. При $\text{sap flow}=2,5 - 3,0$ от. ед., $dp=0,4 - 0,6$ мм, $E=25 - 30$ мг/(m^2c).

А

Б

В

Г

Рис. 2 Естественное изменение параметров E и P_n во время почвенной засухи – рис. 2А и E и g_s – рис. 2Б –соответственно. Поверхность квадратичной функции $E=f(I, \text{sap flow})$ – рис. 2В и $E=f(\text{sap flow}, \text{dp})$ – рис. 2Г и контуры их срезов на плоскости $x-y$; вверху графика показаны численные коэффициенты нелинейных регрессионных уравнений этих зависимостей

Fig. 2 Natural change of parameters E and P_n in time of soil drought – fig. 2A and E and g_s parameters – fig. 2B – respectively. Surface of a quadratic function $E=f(I, \text{sap flow})$ – fig. 2B and $E=f(\text{sap flow}, \text{dp})$ – fig. 2Г and slice contours on $x-y$ plane; numerical coefficients of nonlinear regression equations of these dependencies are shown at the top of the graph

В таблице приведена динамика изменения оптимумов транспирации, температуры и дефицита влажности воздуха, освещенности в течение изучаемого периода (июнь и сентябрь).

Таблица

Динамика изменения оптимумов транспирации и параметров внешней среды в течение вегетации

Table

Dynamics of optimum transpiration and the parameters of the environment during the growing season

Измеряемый показатель, единица измерения / Measured value, unit	Время измерения / Time of measurement	
	июнь / June	сентябрь / September
Тв, °C	25 – 28	16 – 23
Дв, кПа	0,5 – 1,4	0,3 – 0,8
I, мкмоль/(м²с)	500 – 1400	350 – 900
Ехв, мг/(м²с)	40 – 60	25 – 28

За изучаемый период вегетации (июнь и сентябрь) оптимальное значение интенсивности транспирации уменьшилось на 53,34%, температуры воздуха (Тв) – на 17,86%, дефицита влажности воздуха (Дв) – на 42,86%, освещенности – на 35,72%.

Для изучения особенностей водного режима данного вида в другие периоды вегетации необходимо проведение дополнительных исследований.

Выводы

Для разных видов растений существует критическое значение оптимальной температуры фотосинтеза и транспирации. *P. nigra* subsp. *pallasiana* обладает высоким потенциалом для акклиматизации при повышенных температурах окружающей среды. Критическая температура хвои для данного вида составляет 38°C.

В период активного роста растения (июнь и сентябрь) изменялась интенсивность транспирации и изучаемые факторы внешней среды: интенсивность транспирации – на

53,34%, температура воздуха – на 17,86%, дефицита влажности воздуха на 42,86% и освещенность – на 35,72%.

Относительная скорость ксилемного потока в побеге растения и изменения его диаметра объединяют показатели доступной для растения влаги в почве и параметры среды.

Найдены численные коэффициенты нелинейных регрессионных уравнений, определяющих взаимосвязь этих параметров с интенсивностью транспирации. Регрессионная статистика для параметров E и P_n : $R = 0,7049$; $R^2 = 0,4969$, а для параметров E и g_s : $R = 0,9165$; $R^2 = 0,8401$.

Полученные данные позволяют интерпретировать интенсивность транспирации как потенциальную экологическую и физиологическую характеристику этого вида.

Результаты проведенных исследований позволяют сравнить их с климатическими условиями конкретного региона и оценить возможности его выращивания.

Литература / References

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.

[Annenkov A.A., Ivanov V.F., Khokhrin A.V., Akimov Yu.A. Methodological recommendations on prospecting for the design of the planting sites in the Crimea. Yalta, 1984. 26 p.]

Дроздов С.Н., Курец В.К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 172 с.

[Drozdov S.N., Kurets V.K. Some aspects of ecological physiology of plants. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University, 2003. 172 p.]

Дроздов С.Н., Попов Э.Г., Курец В.К., Таланов А.В., Обшатко Л.А., Ветчинникова Л.В. 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.

[Drozdov S.N., Popov E.G., Talanov V.K., Kurets, A.V., Obshadko L.A., Vetchinnikova L.V. Influence of light and temperature on net photosynthesis and respiration *Betula pendula* var. *pendula* and *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae, represented by). Botanical journal. 1995. Vol. 80, 3: 60-64.]

Ильницкий О.А., Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П. Методология, приборная база и практика проведения фитомониторинга. – Симферополь: АРИАЛ, 2018. 233 с.

[Ilitsky O.A., Plugatar Yu.V., Korsakov S.P. Methodology, instrument base and practice of phytomonitoring. Simferopol: ARIAL, 2018. 233 p.]

Кайбеяйнен Э.Л., Пелконен П. Оптимизация фотосинтеза и транспирации у неотделенных листьев ивы на плантациях быстрого возобновления // Физиология растений. 2007. Т. 54. С. 350–355.

[Kaibeyainen E.L., Pelkonen P. Optimization of the photosynthesis and of transpiration from attached leaves of willow plantations for rapid resumption. *Plant Physiology*. 2007. 54: 350-355.]

Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ильницкий О.А. Экологический мониторинг Южного берега Крыма. Симферополь: АРИАЛ, 2015. 162 с.

[Plugatar Yu.V., Korsakov S.P., Ilitsky A.O. Ecological monitoring the southern coast of Crimea. Simferopol: ARIAL, 2015. 162 p.]

Gauthier Lapa, Frederic Morandini, Lila Ferrat. Sap flow and photosynthetic response to climate and drought of *Pinus nigra* in a Mediterranean natural forest // *Trees*. 2017. Vol. 31, is. 5. P. 1711–1721. doi: 10.1007/s00468-017-1580-0.

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.

Korshikov E.A., Mudrik O.V., Krasnoshtan T.I., Velikorid'ko L.A., Kalafat D.Yu., Podgornii A.G. Dynamics of the Population Gene Pool of the Crimean Pine (*Pinus Pallasiana* D. Don) in Crimea // Cytology and Genetics. 2011. Vol. 45, no. 1. P. 33–37.

Korshikov Ivan I., Ducci Fulvio, Terliga Natalia S., Bychkov Serguey A., Gorlova Elizaveta M. Allozyme variation of *Pinus pallasiana* D. Don in Natural Crimean populations and in plantations in technogenously-polluted areas of the Ukraine steppes // Ann. For. Sci. – 2004. – № 61. – P. 389–396. – doi: 10.1051/forest:2004032.

Larcher W. Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. Heidelberg: Springer–Verlag, 2003. 506 p.

Sperlich D., Chang C.T., Peñuelas J., Gracia C., Sabaté S. Seasonal variability of foliar photosynthetic and morphological traits and drought impacts in a Mediterranean mixed forest // Tree Physiology. 2015. V. 35. P. 501–520. doi: 10.1093/treephys/tpv017.

Статья поступила в редакцию 25.07.2019

Ilitsky O.A., Plugatar Yu.V. Correlation dynamics of transpiration intensity of *pinus nigra* subsp. *Pallasiana* with photosynthesis, temperature of needles and some environmental factors during vegetation under the conditions of the southern coast of the Crimea // Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. 2019. № 1(150). P. 5–12.

The relationship dynamics of the intensity of transpiration of *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* with photosynthesis, pine needles temperature and some environmental factors in the process of active plant growth in the Southern Coast of the Crimea was examined. The display function response of transpiration to environmental factors allowed to determine the optima of these dependencies, and to obtain numerical coefficients of nonlinear regression equations for their correlations. During the period of active growth of the plant (June and September), the intensity of transpiration and the studied environmental factors changed: transpiration intensity - by 53.34%, air temperature - by 17.86%, air humidity level - by 42.86% and illumination - by 35.72%. Critical value of optimal temperature of photosynthesis and transpiration. *P. nigra* subsp. *pallasiana* has a high potential for acclimatization at elevated ambient temperatures. The critical temperature of pine needles for this species is 38°C.

The relative speed of xylary flow in the plant shoot and changes in its diameter combine the indicators of available moisture in the soil for the plant and the parameters of the environment. The data obtained allow us to interpret the intensity of transpiration as a potential ecological and physiological characteristic of this species.

There is an opportunity to compare the results of our research with known from literary sources for the various species and subspecies of pines growing in similar climatic conditions using identical techniques.

Key words: *Pinus nigra* subsp. *Pallasiana*; transpiration intensity; temperature and light optima; ecological and physiological characteristics