

Copyright © 2015 by Academic Publishing House *Researcher*



Published in the Russian Federation
 Russian Journal of Biological Research
 Has been issued since 2014.
 ISSN: 2409-4536
 Vol. 3, Is. 1, pp. 17-34, 2015

DOI: 10.13187/ejbr.2015.3.17
www.ejournal23.com



UDC 631.630.58 (213.252; (574.14)

Physiological Features of Wood Plants in Introduction Experiment in Arid Conditions of the Desert of Mangistau

¹Akzhunis A. Imanbayeva
²Ivan F. Belozerov

¹RSE "Mangyshlak experimental botanical garden" SC MES RK, Kazakhstan
 10 micro district, Aktau city, Mangistau area, 130000
 PhD (Biology)
 E-mail: imangarden@mail.ru

²RSE "Mangyshlak experimental botanical garden" SC MES RK, Kazakhstan
 10 micro district, Aktau city, Mangistau area, 130000
 PhD (Agricultural)
 E-mail: bif17@mail.ru

Abstract

The article gives the results of researches of intensity of transpiration, water holding indicator, the maintenance of a chlorophyll and heat resistance of wood plants in arid terms of Mangistau in seasonal and daily dynamics and in communication by humidity of the soil and the main meteo factors. The article states the materials of the correlation and regression analysis with graphical representation in the form of schedules.

Keywords: intensity of transpiration; water holding indicator; maintenance of chlorophyll; heat resistance; adaptation; correlation; regression.

Введение

Мангистау расположен в пустынной зоне, климат региона отличается резкой континентальностью – короткой малоснежной, но довольно холодной зимой и жарким продолжительным летом. Высокие летние температуры воздуха (до 43–45°C), острый дефицит атмосферной влаги (количество осадков 107–180 мм в год), засоленность почв, сильные ветра и высокая солнечная активность – все это создает определенные трудности при фитоинтродукции. Природные условия Мангышлака обуславливают пустынный характер его растительности. В составе природной флоры преобладают однолетние травянистые растения – 268 видов или 43,1 %, 247 видов (40 %) принадлежат к многолетним травянистым растениям. Древесные растения представлены всего 100 видами (16,2 %) от общего количество. Деревья, как жизненная форма естественной растительности, в регионе отсутствуют [1].

Поэтому важная роль в комплексе мероприятия по освоению пустынных региона Мангистау отводится интродукции древесных растений. Как показали проведенные опыты, создание древесных насаждений пустынной зоне оказались весьма трудной задачей, часто наблюдались повреждение и гибель в наиболее жаркие и сухие годы [2–4]. Одной из

основных причин повреждаемости и гибели растений является недостаточная обоснованность ассортимента древесных пород.

В области теории интродукции растений существуют несколько методов, из которых наибольшую известность и распространение в XX веке получили метод климатических аналогов [5], метод родовых комплексов [6], эколого-исторический метод [7], метод с использованием, при подборе интродуцентов, генетического родства флор [8, 9], ботанико-географический метод [10], эколого-физиологический метод [11], методические рекомендации по подбору деревьев и кустарников для интродукции растений – 1981 г., рекомендации перспективного прогнозирования результатов интродукции на основе накопленного опыта – 1986 г. и об интродукционном районировании [6–9, 12–16], эколого-экстраполяционный метод подбора ассортимента [17].

Используя большой объем фактического материала по интродукции растений, в основном выделение перспективных видов древесных растений проводится на основе изучения фенологии, ритмов роста и развития интродуцентов в коллекциях ботанических садов. Такой подход преобладает и дает неплохие результаты, однако он не позволяет выявить механизмы приспособления растений к неблагоприятным условиям среды. Проводившиеся ранее опыты по изучению водного обмена и жаростойкости интродуцентов выявили некоторые особенности их адаптации, однако в целом заключения об устойчивости растений к тем или иным факторам среды основаны на литературных данных.

Целью настоящего исследования являлось – изучение физиологические показатели древесных интродуцентов суточной и сезонной динамики и проведение корреляционного анализа для выявления механизма их приспособления к основным стресс факторам пустыни Мангыстау.

Материалы и методы исследований

В качестве объектов исследований были выбраны 22 коллекционных вида деревьев и кустарников различного географического происхождения, степени биологической устойчивости, требовательности к влаге и формам роста, в том числе 5 – хвойных: *Platyclus orientalis* (L.) Franco, *Juniperus virginiana* L., *Pinus pallasi-ana* Lamb., *Pinus silvestris* L., *Juniperus sabina* L., 13 – лиственных: *Quercus robur* L., *Crataegus ambigua* C. A. Mey, *Fraxinus sogdiana* Bunge, *Berberis vernae* Schneid., *Betula verrucosa* Ehrh., *Populus diversifolia* Schrenk., *Populus bolleana* Lauche., *Robinia pseudoacacia* L., *Elaeagnus oxycarpa* Schlecht., *Gleditsia triacanthos* L., *Maclura aurantiaca* Nutt., *Ulmus pumila* L., *Syringa josikae* Jacq., и 3 – плодовых: *Amygdalus nana* L., *Malus sieversii* (Ldb.), *Armeniaca vulgaris* Lam.

При проведении физиологических исследований применялись следующие методы: оводненность – путем высушивания листьев до постоянного веса при температуре 100–105°C; интенсивность транспирации по уменьшению массы срезанных листьев весовым методом [18]; содержание хлорофилла в листьях на спектрофотометре PD -303 UV [19–21]; жаростойкость – по методике в термосных колбах [19]. При изучении интенсивность транспирации учитывались такие основные метеофакторы как освещенность, температура и влажность воздуха. Измерение освещенности выполнялось с помощью люксметра «ТКА – Люкс», параллельно определялась также влажность почвы термостатно-весовым способом.

Статистическую обработку полученных результатов проводили по методике Г.Ф. Лакина [22] с использованием также пакета статистических программ Statgraphics Centurion XVI.I (2011).

Результаты исследований и их обсуждение

Значительная роль в комплексе мероприятий при интродукции растений отводится изучению адаптационной способности интродуцентов в районе интродукции. В частности, в условиях пустыни Мангыстау важными индикаторами приспособительной реакции являются: интенсивность транспирации, как показатель оптимизации поглощения солнечной радиации и расходования воды; концентрация хлорофилла, как важнейшего компонента фотосинтетического аппарата листьев и жаростойкость, отражающая способность растений переносить действие высоких температур и перегрев. Поэтому в

наших исследованиях данные физиологические параметры рассматривались в качестве основных маркеров интродукционной ценности древесно-декоративных интродуцентов.

По средним 3-летним данным все интродуценты по величинам интенсивности транспирации (далее ИТ) были разделены на три группы (табл.1):

1) слабо-транспирирующие (менее 250 мг/г веса сырых листьев в час) – все хвойные деревья (биота восточная – *Platyclusus orientalis* (L.) Franco, можжевельник виргинский – *Juniperus virginiana* L. и сосна крымская – *Pinus pallasiana* Lamb.);

2) среднетранспирирующие (250–500 мг/г веса сырых листьев в час) - гледичия трехколочковая (*Gleditsia triacanthos* L.), маклюра оранжевая (*Maclura aurantiaca* Nutt.), лох остроплодный – (*Elaeagnus oxycarpa* Schlecht.), тополь Более (*Populus bolleana* Lauche), туранга разнолистная (*Populus diversifolia* Schrenk.), миндаль низкий (*Amygdalus nana* L.), береза бородавчатая (*Betula verrucosa* Ehrh.), барбарис весенний (*Berberis vernaе* Schneid.), ясень согдийский (*Fraxinus sogdiana* Bunge), абрикос обыкновенный (*Armeniaca vulgaris* Lam.);

3) высокотранспирирующие (более 500 мг/г веса сырых листьев в час) – боярышник сомнительный (*Crataegus ambigua* C. A. Mey), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), яблоня Сиверса (*Malus sieversii* (Ldb.) M.Roem.).

Абсолютный максимум ИТ (1578 мг/г в час) отмечен у влаголюбивого дерева *Populus bolleana* Lauche., а также других древесных растений мезофитного и мезогигрофитного ряда: *Betula verrucosa* Ehrh. (1115), *Crataegus ambigua* C. A. Mey (1546), *Berberis vernaе* Schneid. (1011), *Gleditsia triacanthos* L. (1428) и *Quercus robur* L. (1313 мг/г в час).

Таблица 1

Интенсивность транспирации и оводненность листьев древесных растений, 2012–2014 гг.
в мг/г веса сырых листьев в час

Названия растений	Интенсивность транспирации			Содержание воды в листьях, %		
	min.	max.	средняя	min.	max.	среднее
Хвойные деревья						
<i>Platyclusus orientalis</i> (L.) Franco	62	559	215	38	80	57,0
<i>Juniperus virginiana</i> L.	54	591	204	35	85	59,5
<i>Pinus pallasiana</i> Lamb.	69	590	199	37	85	60,5
Среднее:	54	591	206	35	85	59,0
Лиственные деревья и кустарники						
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	151	1115	478	40	85	64,0
<i>Crataegus ambigua</i> C. A. Mey	78	1546	520	48	78	67,5
<i>Berberis vernaе</i> Schneid.	180	1011	480	46	93	67,0
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	72	1428	353	45	87	61,5
<i>Quercus robur</i> L.	34	1313	533	61	85	70,0
<i>Maclura aurantiaca</i> Nutt.	14	980	404	44	80	60,0
<i>Elaeagnus oxycarpa</i> Schlecht.	91	838	367	44	85	64,0
<i>Populus bolleana</i> Lauche.	20	1578	459	34	80	60,0
<i>Populus diversifolia</i> Schrenk.	165	1023	417	45	92	64,5
<i>Fraxinus sogdiana</i> Bunge.	122	822	441	40	84	64,5
Среднее:	14	1578	445	34	93	64,3
Плодовые деревья и кустарники						
<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	162	1292	465	43	96	69,5
<i>Amygdalus nana</i> L.	153	1134	401	43	94	71,5
<i>Malus sieversii</i> (Ldb.) M.Roem.	115	969	571	47	96	72,5
Среднее:	115	1292	479	43	96	71,2
Среднее для всех растений:	14	1578	407	34	96	64,6

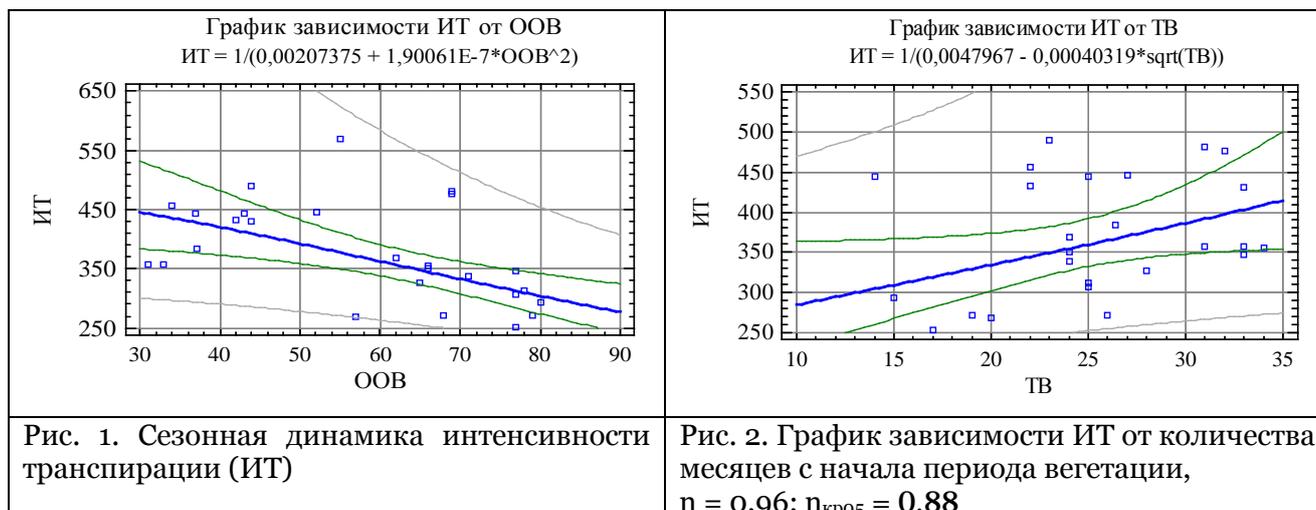
Транспирация имеет суточную и сезонную динамику. К интерпретации сезонной динамики транспирации существует несколько подходов. Большинство исследователей, связывая ход физиологической водоотдачи с совокупностью метеофакторов, указывают на тесную корреляцию только при достаточной влагообеспеченности древесных растений [18, 23-25]. По наблюдениям авторов интенсивность транспирации повышается от весны к середине лета и затем падает к осени. Другой подход основан на постепенном старении биокolloидов протоплазмы листьев, что обуславливает закономерное понижение транспирационного расхода в течение всего периода вегетации [26, 27]. Подобную динамику транспирации наблюдал И.И. Судницын [28], но объяснял его неуклонным истощением влагозапасов почвы. В наших опытах почвенная влажность в каждый месяц вегетации варьировала в строго определенном интервале – от пред-поливного уровня (70-75) до 100 % полной полевой влагоемкости, так как все коллекционные виды древесных растений выращиваются только в условиях регулярного орошения и отбор образцов проводился в середине межполивного периода. Изменились только метеофакторы и физиологическое состояние древесного растения.

Полученная в среднем за три года картина сезонной динамики ИТ у подавляющего большинства интродуцентов имеет вид одновершинной кривой с пиком в июне (табл. 2), что обусловлено депрессией физиологической водоотдачи в июле-августе от высокой температуры и солнечной инсоляции, в сентябре – от старения листового аппарата, ухудшения температурного режима и повышения влажности воздуха (рис. 1).

Таблица 2
Сезонная динамика интенсивности транспирации древесных растений, 2012–2014 гг.
в мг/г веса сырых листьев в час

Месяц периода вегетации	Номер месяца с начала периода вегетации	Метеофакторы			Среднедневная интенсивность транспирации				
		температура воздуха, С°	относительная влажность, %	освещенность, клк	<i>Platycladus orientalis</i> (L.) Franco	<i>Juniperus virginiana</i> L.	<i>Pinus pallasi-ana</i> Lamb.	<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	<i>Crataegus ambigua</i> C. A. Mey
Май	2	25	57	39	266	230	225	429	352
Июнь	3	27	53	56	251	288	209	484	517
Июль	4	28	68	65	288	277	254	511	365
Август	5	27	60	54	251	254	219	441	359
Сентябрь	6	26	34	36	152	96	123	369	308
Среднее:	4	27	54	50	242	229	206	447	380
Месяц периода вегетации	Среднедневная интенсивность транспирации								
	<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	<i>Quercus robur</i> L.	<i>Maclura aurantiaca</i> Nutt.	<i>Amygdalus nana</i> L.	<i>Elaeagnus oxycarpa</i> Schlecht.	<i>Populus bolleana</i> Lauche.	<i>Populus diversifolia</i> Schrenk.	<i>Fraxinus sogdiana</i> Bunge.	
Май	510	279	483	396	466	429	361	398	
Июнь	282	439	372	390	413	424	435	398	
Июль	266	374	420	311	334	629	386	329	
Август	253	318	299	313	273	474	353	344	

Сентябрь	239	340	306	310	355	374	321	304
Среднее:	310	350	376	344	368	466	371	355



Очень необычно выглядит сезонная динамика ИТ у одного из самых биологически устойчивых видов – лоха остроплодного (рис.1). Ее величина строго соответствует ходу температуры и поэтому максимум наблюдается в июле, минимум – в мае и сентябре. Это подтверждает и корреляционный анализ, по результатам которого данная порода имеет самую высокую отрицательную связь ($r = -0,64$) с температурой воздуха (табл. 3).

По средним данным теснота связи ИТ статистически достоверна только с номером месяца с начала вегетационного периода ($r = -0,91$), что дало возможность вывести уравнение регрессии (рис. 2) с температурой ($r = 0,13$) и влажностью ($r = 0,49$) воздуха, а также освещенностью ($r = -0,37$) корреляция несущественна по значимости – 5 %.

Таблица 3

Корреляция интенсивности транспирации с номером месяца периода вегетации и основными метеофакторами при изучении сезонной динамики

Растение	Номер месяца периода вегетации	Метеофакторы		
		температура воздуха, C°	относительная влажность, %	освещенность, клк
<i>Platyclus orientalis</i> (L.) Franco	-0,69	0,37	0,97	0,70
<i>Juniperus virginiana</i> L.	-0,62	0,51	0,87	0,80
<i>Pinus pallasi-ana</i> Lamb.	-0,62	0,41	0,99	0,72
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	-0,47	0,71	0,84	0,92
<i>Crataegus ambigua</i> C. A. Mey	-0,49	0,31	0,22	0,47
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	-0,80	-0,72	0,19	-0,41
<i>Quercus robur</i> L.	0,00	0,64	0,01	0,57
<i>Maclura aurantiaca</i> Nutt.	-0,87	-0,28	0,48	0,03
<i>Amygdalus nana</i> L.	-0,88	-0,50	0,06	-0,20
<i>Elaeagnus oxycarpa</i> Schlecht.	-0,77	-0,64	-0,14	-0,42
<i>Populus bolleana</i> Lauche.	-0,10	0,74	0,83	0,82
<i>Populus diversifolia</i> Schrenk.	-0,60	0,44	0,47	0,65
<i>Fraxinus sogdiana</i> Bunge.	-0,91	-0,32	0,32	0,03

Растение	Номер месяца периода вегетации	Метеофакторы		
		температура воздуха, С ⁰	относительная влажность, %	освещенность, клк
Среднее для всех растений:	-0,91	0,13	0,49	0,37
<i>Примечание</i> – Критическое значение коэффициента корреляции на 5-процентном уровне значимости – 0,88				

В сезонно-временном аспекте корреляция ИТ между выбранными таксонами оценивается высокой только между представителями одной морфолого-систематической группы или при сходстве устойчивости и приуроченности естественного ареала обитания. К примеру, виды хвойных - $r = 0,91-0,92$, *Elaeagnus oxycarpa* Schlecht. и *Populus diversifolia* Schrenk. - 0,70. В остальных случаях она недостоверна по значимости ($r < r_{крос}$).

По вариабельности ИТ в течение периода вегетации древесные растения распределились следующим образом (табл. 4): 1) низкая изменчивость ($C_v < 10\%$): *Betula verrucosa* Ehrh.; 2) средняя ($C_v > 10-20\%$): *Amygdalus nana* L., *Quercus robur* L., *Populus diversifolia* Schrenk., *Fraxinus sogdiana* Bunge. и 3) высокая ($C_v > 20\%$): *Platyclusus orientalis* (L.) Franco., *Juniperus virginiana* L., *Pinus pallasi-ana* Lamb., *Crataegus ambigua* C. A. Mey, *Gleditsia triacanthos* L., *Maclura aurantiaca* Nutt., *Elaeagnus oxycarpa* Schlecht., *Populus bolleana* Lauche. Наиболее распространенные в озеленении Мангистау таксоны попадают в группы с более высокой вариабельностью ИТ благодаря лучшей приспособленности к пустынным условиям произрастания.

В отличие от сезонного развития транспирации суточная динамика испытывает влияние меньшего числа эндо- и экзогенных факторов. Однако, ее характер очень неоднороден и зависит как от изменения метеоусловий, так и биологии видов (табл. 5).

Таблица 4
Основные статистики метеофакторов и интенсивности транспирации по материалам изучения сезонной динамики в мг/г веса сырых листьев в час

Название растений	X	S _x	C _v	Растение	X	S _x	C _v
<i>Platyclusus orientalis</i> (L.) Franco	242	23,4	21,7	<i>Maclura aurantiaca</i> Nutt.	376	34,8	20,7
<i>Juniperus virginiana</i> L.	229	34,7	33,9	<i>Amygdalus nana</i> L.	344	20,0	13,0
<i>Pinus pallasi-ana</i> Lamb.	206	22,1	23,9	<i>Elaeagnus oxycarpa</i> Schlecht.	368	33,2	20,1
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	447	12,1	9,8	<i>Populus bolleana</i> Lauche.	466	43,7	21,0
<i>Crataegus ambigua</i> C. A. Mey	380	35,6	21,0	<i>Populus diversifolia</i> Schrenk.	371	19,0	11,5
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	310	50,5	36,4	<i>Fraxinus sogdiana</i> Bunge.	355	18,8	11,9
<i>Quercus robur</i> L.	350	27,1	17,3	Среднее:	342	19,2	12,5
<i>Примечание</i> – X - среднее значение переменной; S _x - ошибка средней и C _v - коэффициент вариации, %							

Таблица 5
Дневная динамика интенсивности транспирации древесных растений (средние данные), 2012–2014 гг. в мг/г веса сырых листьев в час

Метеофакторы, название растений	Время				Среднее
	09 ³⁰	11 ³⁰	14 ³⁰	16 ³⁰	
<i>Platyclusus orientalis</i> (L.) Franco	254	300	251	249	264
<i>Juniperus virginiana</i> L.	270	289	261	260	270

Метеофакторы, название растений	Время				Среднее
	09 ³⁰	11 ³⁰	14 ³⁰	16 ³⁰	
<i>Pinus pallasi-ana</i> Lamb.	281	277	235	274	267
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	583	509	535	445	518
<i>Crataegus ambigua</i> C. A. Mey	344	392	413	448	399
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	347	332	277	346	325
<i>Quercus robur</i> L.	375	370	369	480	399
<i>Maclura aurantiaca</i> Nutt.	383	407	464	345	400
<i>Amygdalus nana</i> L.	312	359	396	355	355
<i>Elaeagnus oxycarpa</i> Schlecht.	330	365	514	442	413
<i>Populus bolleana</i> Lauche.	445	502	529	460	484
<i>Populus diversifolia</i> Schrenk.	337	422	422	549	432
<i>Fraxinus sogdiana</i> Bunge.	424	347	378	395	386
Среднее:	360	375	388	388	378

По усредненным данным выделены три типа дневного ритма транспирации: 1) «нарастающий» (от утренних часов к вечерним) – *Platycladus orientalis* (L.) Franco, *Juniperus virginiana* L., *Betula verrucosa* Ehrh.; 2) «падающий» (от утренних часов к вечерним) – *Gleditsia triacanthos* L. и 3) «переменный» (с максимумом в полдень) – *Pinus pallasi-ana* Lamb., *Crataegus ambigua* C. A. Mey, *Quercus robur* L., *Maclura aurantiaca* Nutt., *Amygdalus nana* L., *Elaeagnus oxycarpa* Schlecht., *Populus bolleana* Lauche., *Populus diversifolia* Schrenk., *Fraxinus sogdiana* Bunge.

Однако, в самом жарком и сухом месяце – июле большинство растений, по дневной динамике ИТ, следует отнести к «переменному» типу с минимумом в полдень. Транспирационные кривые как бы уплощаются. Изменение интенсивности транспирации перестает соответствовать дневному ходу метеофакторов. Отмечается асимметрия транспирационных кривых в сторону дополуночных или послеполуденных часов. На подобную особенность указывали Л.Н. Алексеенко [29] и И.М. Хашес [30]. Первый автор объясняет сдвиг максимальной интенсивности транспирации эндогенными причинами. Без регуляторной деятельности самих растений транспирационный расход должен постепенно нарастать к 14 часам и затем так же постепенно уменьшаться. Однако в какой-то период дня растение начинает не успевать обеспечивать листья необходимым для испарения количеством воды в соответствии с притоком энергии. В это время и наблюдается максимум транспирации, после чего она ослабевает и уже не соответствует ходу метеоусловий, а определяется физиологическим состоянием [29, 31]. Таким образом, даже в условиях высокой относительной водообеспеченности пустынный климат заставляет растения активно регулировать свой водообмен. В среднем для всех опытных растений для мая, июня, августа и сентября зафиксирован максимум интенсивности транспирации в 14³⁰ послеполуденного времени с уменьшением и увеличением в сторону утренних и вечерних часов. В жаркий июльский месяц ИТ постепенно падает в течение дня – на 5–12 %.

Раз транспирация – заключительный этап круговорота поливной воды в почве и растениях, то сопряженность ее с почвенной влажностью и тесно связанной с ней оводненностью листьев несомненна даже с логической точки зрения [18, 30-38]. С уменьшением влажности почвы уровень транспирации снижается. Чем меньше воды в почве, тем слабее водообеспечено растение. Уменьшение содержания воды автоматически снижает процесс транспирации в силу устьичной и внеустьичной регуляции.

В наших исследованиях даже при использовании сложной степенной связи (рис. 3) корреляция интенсивности транспирации и оводненности листьев статистически достоверна на 5-процентном уровне значимости ($\eta=0,79$).

Влажность почвы определяет всего 11,6 % изменений ИТ ($r=0,34$), что меньше ожидаемого и обусловлено, в первую очередь, ее зависимостью от других факторов, в особенности метеорологических (табл. 6). Причем для различных древесных растений коэффициент корреляции варьирует в очень широких пределах – от 0,17 до 0,56. В среднем для всех таксонов наиболее достоверное по значимости уравнение регрессии между ИТ и

влажностью почвы носит квадратно-степенной вид (рис. 4), а корреляционное отношение (η) составляет 0,66.

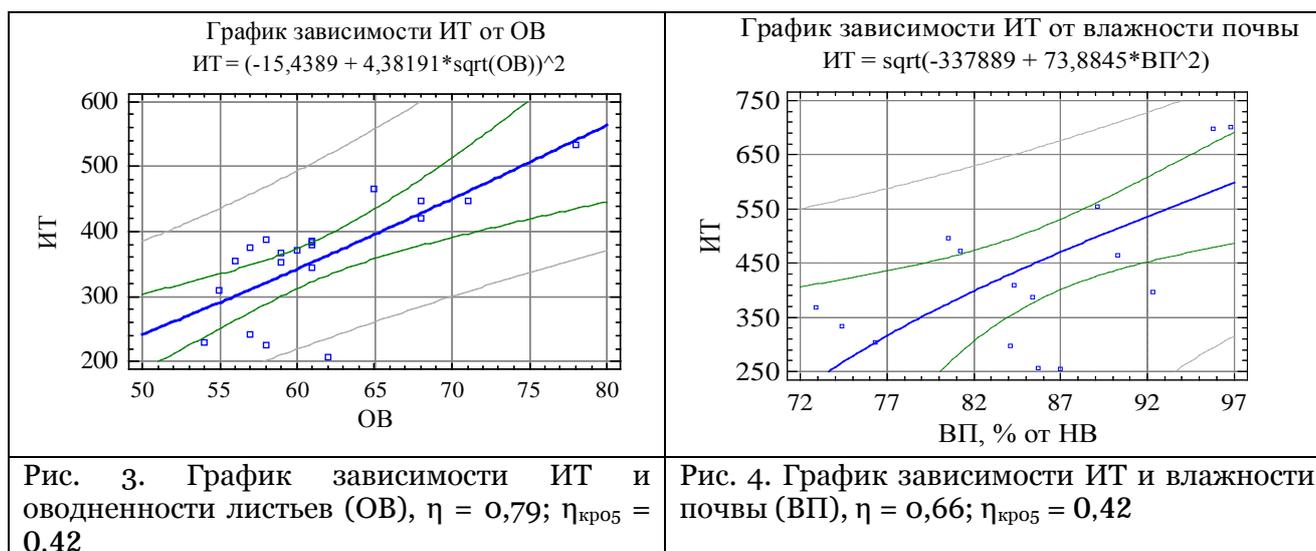


Таблица 6. Зависимость интенсивности транспирации от влажности почвы (в среднем за три летних месяца) в мг/г веса сырых листьев в час

Влажность почвы, название растений	Количество дней после полива				Сред- нее	Кoeffи- циент корреляции
	1	3	5	8		
Содержание влаги в слое 1 м:						
- всей, м ³ /га	1433	1356	1227	1116	1283	-
- в % от НВ	95,8	90,6	81,9	74,5	85,7	-
Древесные растения						
<i>Platyclus orientalis</i> (L.) Franco	185	224	155	161	181	0,23
<i>Juniperus virginiana</i> L.	180	157	160	170	167	0,21
<i>Pinus pallasi-ana</i> Lamb.	162	214	184	208	192	0,31
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	484	545	476	484	497	0,56
<i>Crataegus ambigua</i> C. A. Mey	659	799	601	577	659	0,46
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	392	308	371	347	354	0,29
<i>Quercus robur</i> L.	838	784	876	705	801	0,32
<i>Maclura aurantiaca</i> Nutt.	607	650	582	502	585	0,17
<i>Amygdalus nana</i> L.	598	553	518	457	531	0,35
<i>Elaeagnus oxycarpa</i> Schlecht.	461	276	442	410	397	0,31
<i>Populus bolleana</i> Lauche.	405	600	528	514	512	0,25
<i>Populus diversifolia</i> Schrenk.	446	392	367	356	390	0,31
<i>Fraxinus sogdiana</i> Bunge.	712	700	536	473	605	0,50
Среднее:	471	510	474	437	483	0,34

Примечание – Критическое значение коэффициента корреляции на 5-процентном уровне значимости – 0,47

Кроме почвенных влагозапасов, к основным факторам внешней среды, влияющих на транспирацию, относятся: интенсивность света, относительная влажность и температура воздуха, скорость ветра. Внутренними факторами являются: площадь, расположение и структура листьев, поведение устьиц и эффективность действия поглощающей поверхности корней. Существуют также сложные взаимодействия между различными факторами.

Чем больше дефицит влажности воздуха, тем ниже (более отрицателен) его водный потенциал и тем быстрее идет испарение. Это в целом справедливо и для транспирации.

Однако надо учесть, что при недостатке воды в листе вступает в силу устьичная и внеустьичная регуляция, благодаря чему влияние внешних условий сказывается в смягченном виде и транспирация начинает возрастать медленнее, чем следовало бы. Несмотря на это, общая закономерность зависимости транспирации от насыщенности водой атмосферы остается справедливой: чем меньше относительная влажность воздуха, тем выше ИТ.

Анализ собранных материалов исследований показал наличие существенной тесноты связи ИТ с относительной влажностью воздуха ($\eta > \eta_{кр05}$) практически для всех выбранных для опытов древесных растений (табл.7). На графике мультипликативной связи ИТ и ООВ можно проследить явно выраженную тенденцию уменьшения транспирационного расхода с увеличением содержания воды в воздухе (рис.5).

Таблица 7.
Корреляция интенсивности транспирации со временем суток и основными метеофакторами при изучении суточной динамики

Растение	Время суток	Метеофакторы		
		температура воздуха, С ⁰	относительная влажность, %	освещенность, клк
<i>Platycladus orientalis</i> (L.) Franco	-0,07	0,21	-0,51	0,44
<i>Juniperus virginiana</i> L.	-0,06	0,08	-0,42	0,62
<i>Pinus pallasi-ana</i> Lamb.	-0,06	0,11	-0,51	0,62
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	-0,26	0,05	-0,37	0,59
<i>Crataegus ambigua</i> C. A. Mey	0,23	0,18	-0,57	0,19
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	-0,06	0,61	-0,21	-0,23
<i>Quercus robur</i> L.	0,18	0,20	-0,69	0,14
<i>Maclura aurantiaca</i> Nutt.	-0,02	0,43	0,05	-0,31
<i>Amygdalus nana</i> L.	0,21	0,30	-0,50	0,05
<i>Elaeagnus oxycarpa</i> Schlecht.	0,32	0,36	0,09	-0,29
<i>Populus bolleana</i> Lauche.	0,06	0,31	-0,06	-0,02
<i>Populus diversifolia</i> Schrenk.	0,30	0,32	-0,70	0,02
<i>Fraxinus sogdiana</i> Bunge.	-0,05	0,52	-0,33	0,07
Среднее для всех растений:	0,12	0,46	-0,59	0,19

Примечание – Критическое значение коэффициента корреляции на 5-процентном уровне значимости – 0,39

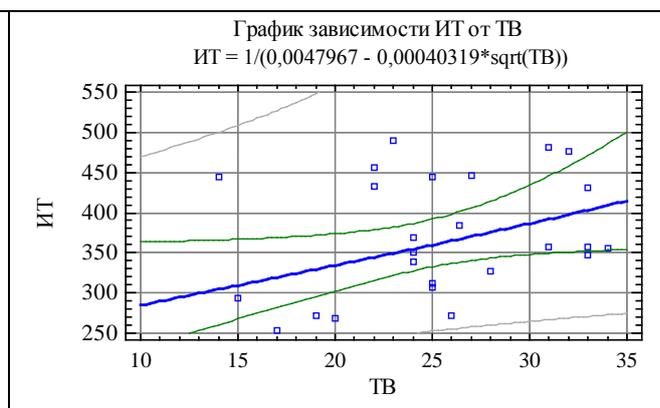
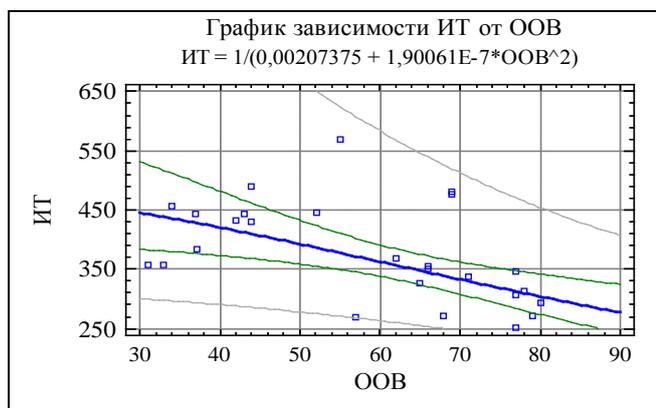


Рис. 5. График зависимости ИТ и относительной влажности воздуха (ООВ), $\eta = 0,59$; $\eta_{кр05} = 0,39$

Рис. 6. График зависимости ИТ и температуры воздуха (ТВ), $\eta = 0,40$; $\eta_{кр05} = 0,39$

Следующим, исследованным нами фактором среды, оказывающим влияние на процесс транспирации, является температура воздуха. Как известно, с повышением температуры значительно увеличивается количество паров воды, которое насыщает данное пространство. Возрастание упругости паров воды приводит к повышению дефицита влажности, что в свою очередь увеличивает количество транспирируемой влаги. Как осредненно по величинам коэффициента корреляции - $r = 0,46$ (табл. 7), так и по корреляционному отношению (0,40) сложной мультипликативно-степенной формулы (рис. 6) между ИТ и температурой воздуха существует статистически достоверная связь.

В период исследований впервые для условий Мангистау была выведено уравнение регрессии и построен график связи ИТ с освещенностью (рис. 7), по которому видно, что в изученном интервале от 29,1 до 75,6 клк увеличение интенсивности света не приводит к депрессии транспирационного процесса из-за закрытия устьиц от сильной солнечной радиации и перегрева.

Интенсивность транспирации зависит и от фазы развития. С увеличением возраста растений транспирация, как правило, падает. Высокое испарение у молодых листьев может происходить за счет усиления кутикулярной транспирации, которая в этот период еще слабо развита. Так, по данным П.Л. Генкеля [39], у молодых листьев березы кутикулярная транспирация составляет около 50 %, а у старых только 20 % от общего испарения. Нельзя также не учитывать, что молодые листья более оводнены. При этом интересно, что на интенсивности испарения сказывается не только собственный возраст листа, но и общий возраст всего растительного организма.

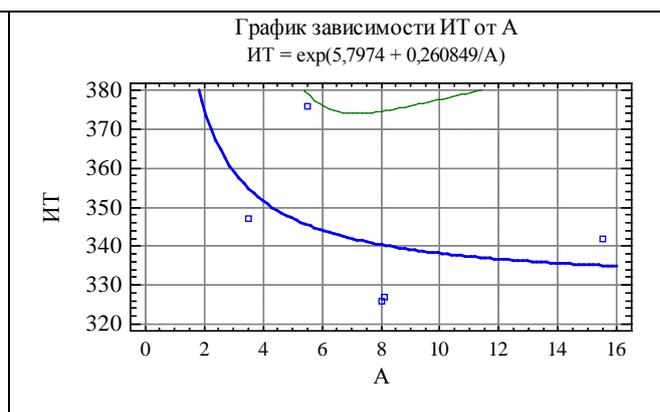
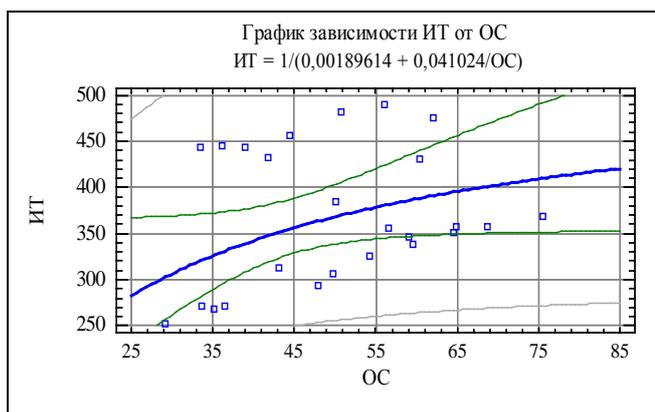


Рис. 7. График зависимости ИТ и освещенности (ОС), $\eta = 0,38$; $\eta_{кр05} = 0,39$

Рис. 8. График зависимости регрессии ИТ и возраста растений (А), $\eta = 0,48$; $\eta_{кр05} = 0,88$

П.Л. Генкель [39] считают, что постепенное снижение интенсивности транспирации в процессе онтогенеза как органа, так и растения в целом может служить подтверждением биогенетического закона (онтогенез повторяет филогенез). Действительно, имеется соответствие между тем, как шло приспособление растений к наземному образу жизни в филогенезе и к лучшему сохранению влаги в онтогенезе.

В условиях Мангистау, даже в интервале – 2–20 лет для большинства таксонов наблюдается закономерность снижения ИТ с возрастом (табл. 8), но пока в слабовыраженной форме. В среднем для всех интродуцентов даже при использовании S-кривой зависимости (рис. 8) корреляционное отношение составляет 0,38 при критическом значении 0,47.

Таблица 8

 Зависимость интенсивности транспирации от возраста древесных растений
 в мг/г веса сырых листьев в час

Возраст, лет	<i>Platycladus orientalis</i> (L.) Franco	<i>Juniperus virginiana</i> L.	<i>Pinus pallasi-ana</i> Lamb.	<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	<i>Crataegus ambigua</i> C. A. Mey	<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	<i>Quercus robur</i> L.	<i>Maclura aurantiaca</i> Nutt.	<i>Amygdalus nana</i> L.	<i>Elaeagnus oxycarpa</i> Schlecht.	<i>Populus bolleana</i> Lauche.	<i>Populus diversifolia</i> Schrenk.	<i>Fraxinus sogdiana</i> Bunge.	Среднее
2-5	264	229	-	-	367	301	354	386	357	-	-	-	355	347
3-8	-	-	219	454	-	-	-	-	-	361	484	362	-	376
6-10	226	225	-	-	337	320	344	369	356	-	-	-	352	316
11-20	218	222	188	418	376	330	328	401	409	352	463	380	355	332
Среднее:	236	225	204	436	360	317	342	385	374	357	473	371	354	311

Вариабельность и многофакторность транспирационного процесса пока не позволяют отнести его интенсивность к числу маркеров биологической устойчивости растений. Однако выявлена определенная сопряженность их резистентности к засушливым условиям среды произрастания с коэффициентом вариации ИТ. Чем он больше, тем устойчивее интродуцент за счет авторегуляции водного режима. К примеру, в состав растений с наибольшим варьированием физиологического испарения (38,2 – 47,2 %) вошли такие устойчивые в местных условиях виды как *Platycladus orientalis* (L.) Franco, *Elaeagnus oxycarpa* Schlecht., *Populus bolleana* Lauche., *Populus diversifolia* Schrenk. (табл. 9). И наоборот, менее резистентные - *Betula verrucosa* Ehrh., *Crataegus ambigua* C. A. Mey, *Gleditsia triacanthos* L. и *Fraxinus sogdiana* Bunge. имеют коэффициент вариации на 5 – 15 % меньше.

Таблица 9

 Основные статистики интенсивности транспирации по материалам изучения суточной
 динамики, 2012–2014 гг. в мг/г веса сырых листьев в час

Растение	X	S _x	C _v	Растение	X	S _x	C _v
<i>Platycladus orientalis</i> (L.) Franco	264	20,4	39,4	<i>Maclura aurantiaca</i> Nutt.	400	33,8	43,0
<i>Juniperus virginiana</i> L.	270	21,0	39,6	<i>Amygdalus nana</i> L.	356	16,1	23,1
<i>Pinus pallasi-ana</i> Lamb.	267	22,1	42,2	<i>Elaeagnus oxycarpa</i> Schlecht.	413	30,9	38,2
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	518	28,0	27,5	<i>Populus bolleana</i> Lauche.	485	25,3	26,6
<i>Crataegus ambigua</i> C. A. Mey	399	28,2	36,0	<i>Populus diversifolia</i> Schrenk.	433	40,1	47,2
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	326	22,6	35,3	<i>Fraxinus sogdiana</i> Bunge.	386	19,0	25,0
<i>Quercus robur</i> L.	399	32,6	41,6	Среднее:	378	16,1	21,8

Примечание – X - среднее значение переменной; S_x - ошибка средней и C_v - коэффициент вариации, %

Содержание хлорофилла в листьях зависит не только от условий жизнедеятельности организма, но и его генетической природы. Поэтому она может быть использована в качестве физиологического показателя, характеризующего онтогенетические, возрастные и генетические особенности растений. Количество пигментов отражает и реакцию растительного организма на факторы среды обитания. Связь между фотосинтезом и водным режимом обусловлена, в основном, влиянием, которое вода оказывает на весь комплекс процессов жизнедеятельности растительного организма, но в первую очередь – синтез зеленых пигментов. Растения с высокой устойчивостью к засухе теряют меньше воды и у них более стабилен хлорофилл [40-42].

По нашим данным сезонный ход содержания хлорофилла у большинства таксонов имеет вид двухвершинной кривой с максимумами в июне и сентябре (табл. 10). Причем, по средним данным разница в насыщенности листа хлорофиллом между июнем и июлем в основном минимальна (0,02–0,09 %). У наиболее биологически устойчивых древесных растений (вяз приземистый, лох остропландный) содержание хлорофилла в меньшей степени подвержено сезонным колебаниям. Кроме того, у кустарников в период вегетации хлорофилл содержится в листьях на более постоянном уровне, чем у деревьев.

Хвойные деревья в меньшей степени насыщены хлорофиллом (0,52 %) по сравнению с лиственными (0,75 %). Судя по материалам исследований, содержание хлорофилла пока нельзя признать достоверным показателем устойчивости растений, так как оно сильно зависит от биоэкологических свойств интродуцентов, особенно в неблагоприятных условиях пустыни Мангистау.

Таблица 10

Сезонная динамика содержания хлорофилла в листьях древесных растений
в процентах от сырого веса

Название	Месяц					
	май	июнь	июль	август	сентябрь	среднее
Хвойные деревья и кустарники						
<i>Platyclusus orientalis</i> (L.) Franco	0,58	0,58	0,48	0,41	0,58	0,53
<i>Juniperus virginiana</i> L.	0,82	0,23	0,15	0,12	0,23	0,31
<i>Juniperus sabina</i> L.	0,67	0,99	0,92	0,85	0,98	0,88
<i>Pinus silvestris</i> L.	0,84	0,27	0,19	0,16	0,29	0,35
Среднее:	0,73	0,52	0,44	0,39	0,52	0,52
Лиственные деревья и кустарники						
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	0,63	0,92	0,93	0,85	0,98	0,86
<i>Berberis vernaе</i> Schneid.	0,31	0,55	1,11	1,03	1,17	0,83
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	0,31	1,01	0,92	0,84	1,01	0,82
<i>Crataegus ambigua</i> C. A. Mey	0,62	0,78	0,73	0,67	0,78	0,72
<i>Ulmus pumila</i> L.	0,47	0,77	0,75	0,66	0,78	0,69
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	0,42	0,63	0,58	0,49	0,61	0,55
<i>Quercus robur</i> L.	0,48	0,86	0,84	0,80	0,86	0,77
<i>Elaeagnus oxycarpa</i> Schlecht.	0,51	0,77	0,74	0,69	0,79	0,70
<i>Maclura aurantiaca</i> Nutt.	0,63	0,60	0,53	0,49	0,59	0,57
<i>Syringa josikae</i> Jacq.	0,58	0,74	0,69	0,63	0,74	0,68
<i>Populus bolleana</i> Lauche.	0,41	0,71	0,73	0,66	0,79	0,66
<i>Populus diversifolia</i> Schrenk.	0,41	0,71	0,73	0,66	0,79	0,66
<i>Fraxinus sogdiana</i> Bunge.	0,40	1,49	1,40	1,37	1,46	1,22
Среднее:	0,48	0,81	0,82	0,76	0,87	0,75
Плодовые деревья и кустарники						
<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	0,33	0,44	0,39	0,33	0,47	0,39
<i>Amygdalus nana</i> L.	0,97	0,23	0,13	0,24	0,24	0,36
<i>Malus sieversii</i> (Ldb.) M.Roem.	0,42	1,26	1,14	1,18	1,27	1,05
Среднее:	0,57	0,64	0,55	0,58	0,66	0,60

Название	Месяц					
	май	июнь	июль	август	сентябрь	среднее
Среднее для всех интродуцентов:	0,54	0,73	0,70	0,66	0,77	0,68

По степени жаростойкости (жароустойчивости, жаровыносливости) между видами древесно-кустарниковых интродуцентов отмечаются существенные различия [19, 40, 41]. Большинство растений начинают страдать уже при температуре 35-40°C. Лучше переносят повышенную температуру обезвоженные органы: семена до 120°C, пыльца до 70°C [19].

Высокая температура оказывает губительное влияние на организмы, вызывая повреждения мембран и белков. Даже частичная денатурация некоторых наиболее термолабильных ферментов приводит к нарушению согласованности процессов обмена. Накапливаются растворимые азотистые соединения и другие ядовитые промежуточные продукты обмена, приводя к гибели клеток. Особенно чувствителен к повышенным температурам (уже при 35-40°C.) фотосинтез. Уменьшается также активность фитогормонов и гиббереллинов, что является одной из причин торможения ростовых процессов [40-43].

Растения выработали систему морфологических и физиологических приспособлений, защищающих их от тепловых повреждений: светлую окраску, складывание и скручивание листьев; опушение или чешуйки; тонкие слои пробковой ткани, большую толщину кутикулярного слоя; высокое содержание углеводов и малое — воды в цитоплазме и др. [20, 40, 41].

В наших опытах (табл. 11) у многих интродуцентов слабое повреждение листьев в виде побурения наблюдается при температуре воды 50°C. При данной температурной нагрузке у *Betula verrucosa* Ehrh., *Syringa josikae* Jacg. и *Malus sieversii* (Ldb.) M.Roem. зафиксировано побурение более 50 % площади листа. Сплошное побурение отмечается в основном при достижении температуры 70 – 80°C. Если в качестве критерия принять 50-процентное повреждение листьев, то по степени жаростойкости древесные растения можно разделить на три группы: 1) «низкая» (50°C) - *Betula verrucosa* Ehrh., *Syringa josikae* Jacg. и *Malus sieversii* (Ldb.) M.Roem.; 2) «средняя» (60°C) - *Berberis vernaе* Schneid., *Betula verrucosa* Ehrh., *Crataegus ambigua* C. A. Mey, *Gleditsia triacanthos* L., *Ulmus pumila* L., *Quercus robur* L., *Elaeagnus oxycarpa* Schlecht., *Maclura aurantiaca* Nutt. и 3) «высокая» (70°C) - *Platyclusus orientalis* (L.) Franco, *Juniperus virginiana* L., *Pinus pallasi-ana* Lamb. В течение периода вегетации способность растений переносить действие высоких температур практически не меняется, несмотря на старение листового аппарата и изменение погодных условий, что связано с ее наследственной закрепленностью для каждого конкретного вида.

Таблица 11

Определение жаростойкости растений, 2013–2014 гг.

Название	Степень повреждения листьев при температуре				
	40°C	50°C	60°C	70°C	80°C
Хвойные деревья					
<i>Platyclusus orientalis</i> (L.) Franco	-	-	+	++	+++
<i>Juniperus virginiana</i> L.	-	-	+	++	+++
<i>Pinus pallasi-ana</i> Lamb.	-	-	+	++	+++
Лиственные деревья и кустарники					
<i>Berberis vernaе</i> Schneid.	-	+	++	+++	+++
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	+	++	++	+++	+++
<i>Crataegus ambigua</i> C. A. Mey	-	+	++	+++	+++
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	+	+	++	+++	+++
<i>Ulmus pumila</i> L.	-	+	++	+++	+++
<i>Quercus robur</i> L.	-	+	++	+++	+++
<i>Elaeagnus oxycarpa</i> Schlecht.	-	+	++	+++	+++
<i>Maclura aurantiaca</i> Nutt.	-	+	++	+++	+++
<i>Syringa josikae</i> Jacg.	+	++	+++	+++	+++

Название	Степень повреждения листьев при температуре				
	40°C	50°C	60°C	70°C	80°C
<i>Populus bolleana</i> Lauche.	-	+	++	+++	+++
<i>Populus diversifolia</i> Schrenk.	-	+	++	+++	+++
<i>Fraxinus sogdiana</i> Bunge.	-	+	++	+++	+++
Плодовые деревья и кустарники					
<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	+	+	++	+++	+++
<i>Amygdalus nana</i> L.	+	+	++	+++	+++
<i>Malus sieversii</i> (Ldb.) M.Roem.	+	++	++	+++	+++

Выводы

Таким образом, по результатам 3-летних исследований по величинам транспирационного расхода влаги выделено три группы интродуцентов: слаботранспирирующие (3 вида деревьев), - среднетранспирирующие (7 видов деревьев и кустарников) и высокотранспирирующие (3 вида деревьев). По данным корреляционного анализа установлена тесная связь ИТ с оводненностью листьев древесных растений ($r = 0,79$). Влажность почвы предопределяет от 11,6 до 43,6 % изменений транспирационного расхода ($r = 0,34$; $\eta = 0,66$). Достоверной на уровне значимости 5 % является теснота связи ИТ с относительной влажностью ($r = -0,59$) и температурой воздуха ($r = 0,46$). С величиной освещенности она сопряжена статистически недостоверно ($r = 0,19$). Сезонная динамика ИТ у большинства интродуцентов выглядит в виде одновершинной кривой с максимумом в июне. Для дневного ритма транспирации выделены три типа: «нарастающий» (от утренних часов к вечерним – три вида деревьев), «падающий» (от утренних часов к вечерним – один вид деревьев и «переменный» (с максимумом в полдень – девять видов деревьев и кустарников). Судя по исследовательскому материалу, интенсивность транспирационного процесса из-за значительной вариабельности и многофакторности, нельзя причислить к числу критериев резистентности древесных растений. Однако, при этом выявлена заметная связь биологической устойчивости интродуцентов с коэффициентом вариации ИТ. С повышением его значений обычно возрастает толерантность растений к засушливым условиям среды обитания благодаря их повышенной способности к саморегулированию водного обмена.

Сезонный ход содержание хлорофилла характеризуется двухвершинной кривой с максимумами в июне и сентябре. У наиболее биологически устойчивых видов (вяз приземистый, лох остроплодный) содержание хлорофилла в меньшей степени подвержено сезонным колебаниям. У кустарников в течение периода вегетации хлорофилл содержится в листьях на более постоянном уровне, чем у деревьев. Хвойные в меньшей степени насыщены хлорофиллом (0,52 %) по сравнению с лиственными (0,75%).

По жаростойкости растения ранжированы на три группы: «низкая» (50°C) – 3 вида; «средняя» (60°C) – 8 и «высокая» (70°C) – 3 таксона.

Как генетически закрепленный биоэкологический показатель, слабо подверженный внутривидовым изменениям, он вполне может быть использован в качестве диагностического признака интродукционной ценности растений в аридных условиях.

Полученные данные будут использованы для разработки и внедрения научно-обоснованного ассортимента древесных интродуцентов для садово-паркового строительства и фитомелиорации в аридных условиях пустыни Мангистау.

Благодарности

Исследования выполнены в рамках грантового проекта МОН РК «Интродукция растений как научная основа обогащения и сохранения генофонда растений Казахстана *ex-situ* и *in-situ*, оптимизация инновационных технологий по размножению, выращиванию и садово-парковому строительству Западного, Центрального и Восточного регионов республики Казахстан» (2012–2014 гг.).

Примечания:

1. Сафронова И.Н. Пустыни Мангышлака (Очерк растительности) // Труды Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Вып. 18. Санкт-Петербург, 1996. 212 с.
2. Ахматов К.А. Адаптация древесных растений к засухе. Фрунзе.: Изд. «Илим», 1976. 200 с.
3. Любимов В.Б. Экологические основы теории и практики интродукции деревьев и кустарников в аридные регионы: Дис. на соискание ученой степени док. биолог. наук. Воронеж. 2002. 496 с.
4. Иманбаева А.А., Косарева О.Н. Древесные растения Мангышлакского экспериментального ботанического сада. 40 лет интродукции. Актау, 2012. 243 с.
5. Mayer H. *Waldbau auf naturgeschichtlicher Grundlage*. Berlin, 1909. 319 s.
6. Русанов, Ф. Н. Метод родовых комплексов в интродукции растений и его дальнейшее развитие / Ф. Н. Русанов // Бюл. ГБС АН СССР. М., 1971. Вып. 81. С. 15-20.
7. Культиасов М.В. Эколого-исторический метод в интродукции растений // Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 53, 1953.
8. Кормилицын А.М. Генетические родства флор как основа подбора древесных растений для их интродукции и селекции // Селекция косточковых и субтропических плодовых, декоративных древесных, цветочных и эфирно-масличных культур // Тр. Гос. ордена тр. Красного знамени Никитского ботан. сада. Семфинополь, 1969. Т. XI. С. 145-164.
9. Кормилицын А.М. Методические рекомендации по подбору деревьев и кустарников для интродукции на юге СССР // Гос. Никитинский ботанический сад. Ялта, 1977. 29 с.
10. Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции // Избр. произведения. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1967. Т. 1. С. 343-404.
11. Петухова И.П. Эколого-физиологические основы интродукции древесных растений. М., 1981, 124 с.
12. Лапин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений. В сб.: Опыт интродукции древесных растений. ГБС АН СССР, Наука. 1973, с. 7-80.
13. Лапин П.И. Интродукция древесных растений в средней полосе европейской части СССР (научные основы, методы и результаты). Л., 1974, 137 с.
14. Петухова И.П. Эколого-физиологические основы интродукции древесных растений. М.: Наука, 1986. 124 с.
15. Проскуряков М.А., Рубаник В.Г. Опыт и перспективы прогнозирования результатов интродукции древесных растений в Казахстане // Бюлл. Гл. ботан. сада. М.: Наука, 1986. Вып. 139. С. 55-58.
16. Головкин Б.Н. К вопросу об интродукционном районировании // Бюлл. Гл. ботан. сада. М.: Наука, 1986. Вып. 139. С. 3-6.
17. Байтулин И.О., Проскуряков М.А., Чекалин С.В. Системно-экологический подход к интродукции растений в Казахстане. Ч.2. Алма-Ата, 1992. 198 с.
18. Иванов Л.А, Силина А.А, Цельникер Ю.Л. О транспирации полезайных пород в условиях Деркульской степи // Ботанический журнал, 1952. Т.37, №2, С. 113-138.
19. Викторов Д.П. Малый практикум по физиологии растений. М.: Высшая школа, 1983. 135 с.
20. Третьяков Н.Н. Практикум по физиологии растений. М.: Агропромиздат, 1990. 271 с.
21. Плотникова В.И., Живухина Е.А. Практикум по физиологии растений. М.: Издательский центр "Академия", 2001. 144 с.
22. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
23. Бихеле З.Н., Молдау Х.А., Росс Ю.К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза при недостатке почвенной влаги. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 224 с.
24. Цельникер Ю.Л. О водном режиме лесных насаждений в степи в первые годы жизни // Труды института леса, Т. 41, М., 1958, С. 87-95.
25. Силина А.А. О транспирации древесных пород Телермановского лесничества // Физиология растений, 1955, т. 2, вып. 4, С. 38-44.
26. Смирнов И.А. Озеленение и лесомелиорация в засушливой зоне. Алма-Ата: Кайнар, 1977. 152 с.

27. Краевой С.Я. Эколого-физиологические основы защитного лесоразведения в полупустыне. М.: Наука, 1970. 240 с.
28. Судницын И.И. Движение почвенной влаги и водопотребление растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1979. 255 с.
29. Алексеенко Л.Н. Особенности древнего и сезонного хода интенсивности транспирации луговых растений // Ботанический журнал, 1975, Т. 60, №12, С. 1740-1749.
30. Хашес Ц.М. К физиологии древнего ритма транспирации древесных растений // Экология, 1971, № 6. С. 82-90.
31. Parent B., Ture O., Gibon Y., Stitt M., Taedieu F. Modeling temperature-compensated physiological rates, based on the coordination of responses to temperature of developmental processes // J. Exp. Bot. 2010. V. 61. P. 2057–2069
32. Ганн Л.П., Колов О.В. К особенностям водообмена скороплодных и обыкновенных форм ореха грецкого // Водный обмен в основных типах растительности СССР. Новосибирск, 1975, С. 116-121.
33. Гордеева Т.К. Интенсивность транспирации растений в комплексной полупустыне междуречья Волга-Урал // Ботанический журнал, 1952, т 37, №4, С. 526-531.
34. Гулидова И.В. О транспирации древесных и кустарниковых пород в подзоне южных черноземов // Труды института леса, Т. 27. М., 1955, С. 11-128.
35. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М.: Лесная промышленность, 1983. 464 с.
36. Хлебникова Н.А., Маркова М.И. Транспирация молодых древесных растений в условиях Прикаспийской низменности // Труды института леса, Т. 27, М., 1955, С. 73-91.
37. Цельникер Ю.Л. О показателях водного режима листьев древесных пород степной зоны // Труды института леса, Т. 41, М., 1958, С. 36-54.
38. Ghannoum O. C₄ photosynthesis and water stress // Ann. Bot. 2009. V. 103. P. 635–644.
39. Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982. С. 10-219.
40. Максимов Н.А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимоустойчивости растений. Т. 1. М.: Сельхозгиз. 1952. 576 с.
41. Крамер Пол Д., Физиология древесных растений / Пол Д. Крамер, Т. Козловский. М.: Лесная промышленность, 1983. 532 с.
42. Kalituhov L.N., Pshybytko N.L., Kabashnikova L.F., Jahns P. Photosynthetic Apparatus and High Temperature: Role of Light // Bulg. J. Plant Physiol. 2003. Spec. Iss. P. 281–289.
43. Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell // Ann. Bot. 2009. V. 103. P. 551–560.

References:

1. Safronova I.N. Pustyni Mangyshlaka (Ocherk rastitel'nosti) // Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova RAN. Vyp. 18. - Sankt-Peterburg, 1996. 212 s.
2. Akhmatov K.A. Adaptatsiya drevesnykh rastenii k zasukhe. Frunze.: Izd. «Ilim», 1976. 200s.
3. Lyubimov V.B. Ekologicheskie osnovy teorii i praktiki introduktsii derev'vev i kustarnikov v aridnye regiony: Dis. na soiskanie uchenoi stepeni dok. biolog. nauk. Voronezh. 2002. 496 s.
4. Imanbaeva A.A., Kosareva O.N. Drevesnye rasteniya Mangyshlakskego eksperimental'nogo botanicheskogo sada. 40 let introduktsii. Aktau, 2012. 243 s.
5. Mayer H. Waldbau auf naturgeschichtlicher Grundlage. Berlin, 1909. 319 s.
6. Rusanov, F. N. Metod rodovykh kompleksov v introduktsii rastenii i ego dal'neishee razvitie / F. N. Rusanov // Byul. GBS AN SSSR. M., 1971. Vyp. 81. S. 15-20.
7. Kul'tiasov M.V. Ekologo-istoricheskii metod v introduktsii rastenii // Byull. Gl. bot. sada, vyp. 53, 1953.
8. Kormilitsyn A.M. Geneticheskie rodstva flor kak osnova podbora drevesnykh rastenii dlya ikh introduktsii i selektsii // Selektsiya kostochkovykh i subtropicheskikh plodovykh, dekorativnykh drevesnykh, tsvetochnykh i efirno-maslichnykh kul'tur // Tr. Gos. ordena tr. Krasnogo znamenii Nikitskogo botan. sada. Semfiropol', 1969. T. XI. S. 145-164.
9. Kormilitsyn A.M. Metodicheskie rekomendatsii po podboru derev'ev i kustarnikov dlya introduktsii na yuge SSSR // Gos. Nikitinskii botanicheskii sad. Yalta, 1977. 29 s.

10. Vavilov N.I. Botaniko-geograficheskie osnovy selektsii // Izbr. proizvedeniya. L.: Nauka, Leningr. otd., 1967. T.1. S. 343-404.
11. Petukhova I.P. Ekologo-fiziologicheskie osnovy introduktsii drevesnykh rastenii. M., 1981, 124 s.
12. Lapin P.I., Sidneva S.V. Otsenka perspektivnosti introduktsii drevesnykh rastenii po dannym vizual'nykh nablyudenii. V sb.: Opyt introduktsii drevesnykh rastenii. GBS AN SSSR, Nauka. 1973, s. 7-80.
13. Lapin P.I. Introduktsiya drevesnykh rastenii v srednei polose evropeiskoi chasti SSSR (nauchnye osnovy, metody i rezul'taty). L., 1974, 137 s.
14. Petukhova I.P. Ekologo-fiziologicheskie osnovy introduktsii drevesnykh rastenii. M.: Nauka, 1986. 124 s.
15. Proskuryakov M.A., Rubanik V.G. Opyt i perspektivy prognozirovaniya rezul'tatov introduktsii drevesnykh rastenii v Kazakhstane // Byull. Gl. botan. sada. M.: Nauka, 1986. Vyp. 139. S. 55-58.
16. Golovkin B.N. K voprosu ob introduktsionnom raionirovanii // Byull. Gl. botan. sada. M.: Nauka, 1986. Vyp. 139. S. 3-6.
17. Baitulin I.O., Proskuryakov M.A., Chekalin S.V. Sistemno-ekologicheskii podkhod k introduktsii rastenii v Kazakhstane. Ch.2. Alma-Ata, 1992. 198 s.
18. Ivanov L.A., Silina A.A., Tsel'niker Yu.L. O transpiratsii polezashchitnykh porod v usloviyakh Derkul'skoi stepi // Botanicheskii zhurnal, 1952. T.37, №2, S. 113-138.
19. Viktorov D.P. Malyy praktikum po fiziologii rastenii. M.: Vysshaya shkola, 1983. 135 s.
20. Tret'yakov N.N. Praktikum po fiziologii rastenii. M.: Agropromizdat, 1990. 271 s.
21. Plotnikova V.I., Zhivukhina E.A. Praktikum po fiziologii rastenii. M.: Izdatel'skii tsentr "Akademiya", 2001. 144 s.
22. Lakin G.F. Biometriya. M.: Vysshaya shkola, 1990. 352 s.
23. Bikhele Z.N., Moldau Kh.A., Ross Yu.K. Matematicheskoe modelirovanie transpiratsii i fotosinteza pri nedostatke pochvennoi vlagi. L.: Gidrometeoizdat, 1980. 224 s.
24. Tsel'niker Yu.L. O vodnom rezhime lestnykh nasazhdenii v stepeni v pervye gody zhizni // Trudy instituta lesa, T. 41, M., 1958, S. 87-95.
25. Silina A.A. O transpiratsii drevesnykh porod Telermanovskogo lesnichestva // Fiziologiya rastenii, 1955, t. 2, vyp. 4, S. 38-44.
26. Smirnov I.A. Ozelenenie i lesomelioratsiya v zasushlivoi zone. Alma-Ata: Kainar, 1977. 152 s.
27. Kraevoi S.Ya. Ekologo-fiziologicheskie osnovy zashchitnogo lesorazvedeniya v polupustyne. M.: Nauka, 1970. 240 s.
28. Sudnitsyn I.I. Dvizhenie pochvennoi vlagi i vodopotreblenie rastenii. M.: Izd-vo Mosk. un-ta, 1979. 255 s.
29. Alekseenko L.N. Osobennosti drevnego i sezonnogo khoda intensivnosti transpiratsii lugovykh rastenii // Botanicheskii zhurnal, 1975, T. 60, №12, S. 1740-1749.
30. Khashes Ts.M. K fiziologii drevnego ritma transpiratsii drevesnykh rastenii // Ekologiya, 1971, № 6. S. 82-90.
31. Parent B., Ture O., Gibon Y., Stitt M., Taedieu F. Modeling temperature-compensated physiological rates, based on the coordination of responses to temperature of developmental processes // J. Exp. Bot. 2010. V. 61. P. 2057-2069
32. Gann L.P., Kolov O.V. K osobennosti vodoobmena skoroplodnykh i obyknovennykh form orekha gretskogo // Vodnyi obmen v osnovnykh tipakh rastitel'nosti SSSR. Novosibirsk, 1975, S. 116-121.
33. Gordeeva T.K. Intensivnost' transpiratsii rastenii v kompleksnoi polupustyne mezhdurech'ya Volga-Ural // Botanicheskii zhurnal, 1952, t. 37, №4, S. 526-531.
34. Gulidova I.V. O transpiratsii drevesnykh i kustarnikovykh porod v podzone yuzhnykh chernozemov // Trudy instituta lesa, T. 27. M., 1955, S. 11-128.
35. Kramer P.D., Kozlovskii T.T. Fiziologiya drevesnykh rastenii. M.: Lesnaya promyshlennost', 1983. 464 s.
36. Khlebnikova N.A., Markova M.I. Transpiratsiya molodykh drevesnykh rastenii v usloviyakh Prikaspiiskoi nizmennosti // Trudy instituta lesa, T. 27, M., 1955, S. 73-91.

37. Tsel'niker Yu.L. O pokazatelyakh vodnogo rezhima list'ev drevesnykh porod stepnoi zony // Trudy instituta lesa, T. 41, M., 1958, S. 36-54.
38. Ghannoum O. C4 photosynthesis and water stress // Ann. Bot. 2009. V. 103. P. 635–644.
39. Genkel' P.A. Fiziologiya zharno- i zasukhoustoichivosti rastenii. M.: Nauka, 1982. S. 10-219.
40. Maksimov N.A. Izbrannye raboty po zasukhoustoichivosti i zimoustoichivosti rastenii. T.1. M.: Sel'khozgiz. 1952. 576 s.
41. Kramer Pol D., Fiziologiya drevesnykh rastenii / Pol D. Kramer, T. Kozlovskii. M.: Lesnaya promyshlennost', 1983. 532 s.
42. Kalituh L.N., Pshybytko N.L., Kabashnikova L.F., Jahns P. Photosynthetic Apparatus and High Temperature: Role of Light // Bulg. J. Plant Physiol. 2003. Spec. Iss. P. 281–289.
43. Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms form whole plant to cell // Ann. Bot. 2009. V. 103. P. 551–560.

УДК 631. 630.58 (213.252; (574.14)

Физиологические особенности древесных растений при интродукции в аридных условиях пустыни Мангистау

¹ А.А. Иманбаева

² И.Ф. Белозеров

¹ РГП «Мангышлакский экспериментальный ботанический сад» КН МОН РК, Казахстан
Мангистауская область, 130000
г. Актау, 10 микрорайон
Кандидат биологических наук
E-mail: imangarden@mail.ru

² РГП «Мангышлакский экспериментальный ботанический сад» КН МОН РК, Казахстан
Мангистауская область, 130000
г. Актау, 10 микрорайон
Кандидат сельскохозяйственных наук
E-mail: bif17@mail.ru

Аннотация. Приводятся результаты исследований интенсивности транспирации, оводненности, содержания хлорофилла и жаростойкость древесных растений в аридных условиях Мангистау в сезонной и суточной динамике и в связи влажностью почвы и основными метеофакторами. Излагаются материалы корреляционного и регрессионного анализа с графическим представлением в виде графиков.

Ключевые слова: интенсивность транспирации; оводненность; содержание хлорофилла; жаростойкость; адаптация; корреляция; регрессия.