

Zaitseva I. A.

Water balance in plants of family Saxifragaceae under conditions of Steppe Dnieper region

УДК 612.017

И. А. Зайцева

Днепропетровский национальный университет

ВОДНЫЙ БАЛАНС РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА *SAXIFRAGACEAE* В УСЛОВИЯХ СТЕПНОГО ПРИДНЕПРОВЬЯ

Досліджено фізіологічні аспекти посухостійкості та водообмінні процеси декоративних чагарників (садових жасминів, дейцій, гортензій), інтродукованих у Дніпропетровському ботанічному саду. Визначено закономірності динаміки показників водного режиму залежно від зовнішніх умов і біоекологічних властивостей рослин. За визначеними критеріями проведена оцінка стійкості видів до недостатнього водозабезпечення.

Physiological aspects of drought-resistance and water cycle in the ornamental bush (cultivated jasmine, deutzia and hydrangea) introduced in the Dnipropetrovsk Botanical Garden were studied. Dynamics regularities of the water regime subject to the ambient conditions and bioecological features of the plants were defined. The species resistance to the insufficient water availability in accordance with the marked out criteria was appraised.

Введение

Проблема оценки успешности интродукции и устойчивости растений дендрологических коллекций ботанических садов приобретает большое значение в связи с необходимостью расширения интродукционных работ: обогащения ассортимента насаждений, улучшения их фитосанитарных и эстетических качеств. В озеленении населенных пунктов юго-востока Украины [7] преобладают интродуценты (60–87 %). Неиспользованным остается значительный потенциал дендрологических ресурсов, накопленный в ботанических садах и представляющий арборифлору регионов наибольшего видового разнообразия древесно-кустарниковых растений умеренной зоны [13].

Одним из основных критериев успешного внедрения ценных декоративных видов в степную зону является устойчивость растений к неблагоприятным условиям вегетационного периода – высоким температурам, низкой влагообеспеченности. Степное Приднепровье характеризуется как умеренно засушливый район (на юге – засушливый) [8]. Способность интродуцированных растений переносить засушливые условия часто имеет решающее значение при подборе декоративных видов для озе-

© И. А. Зайцева, 2006

72

ления. Изучение вопросов адаптации растений к ксеротермическим условиям среды актуально для данного интродукционного района. Одним из приемов повышения продуктивности аридных экосистем является увеличение разнообразия кустарников многоцелевого назначения, в том числе и декоративных видов [1].

Семейство *Saxifragaceae* Juss. включает ценные красивоцветущие виды кустарников – чубушников (или садовых жасминов), дейций и гортензий, среди которых только некоторые применяются в широкой культуре данного региона (*Ph. coronarius*, *Ph. lemoinei*, *D. scabra*, *D. gracilis*). Чубушники характеризуются как относительно зимо- и засухоустойчивые, дейции – недостаточно устойчивые к низким температурам и засушливым условиям, гортензии – наименее приспособленные к континентальным условиям [9].

В ботаническом саду ДНУ собрана достаточно представительная коллекция видов этих родов, которые с разной степенью успешности прошли первичные интродукционные испытания. Значительная часть видов проявляет экологическую пластичность, обусловленную филогенетическими особенностями данных таксонов [3] и позволяющую адаптироваться растениям в новом местообитании. Полученные нами ранее первичные оценки перспективности интродукции чубушников, дейций и гортензий [4–6; 10] необходимо дополнить исследованиями биоэкологических особенностей и физиологических механизмов адаптации растений к засушливым условиям района интродукции. Цель наших исследований – выявление физиологических особенностей засухоустойчивости и водообмена представителей семейства *Saxifragaceae* Juss. в различных условиях влагообеспеченности.

Материал и методы исследований

Исследования проводились в течение одного вегетационного периода в различных по влагообеспеченности условиях:

– недостаточного увлажнения – со середины апреля до конца июня, когда количество осадков было примерно в два раза меньше по сравнению со среднемноголетними данными (в июне 33 мм осадков против 62 мм в норме), что привело к развитию засухи в период активного роста растений;

– чрезмерного увлажнения – с августа (71 мм осадков против 37 мм в норме) по октябрь (74 мм осадков против 32 мм в норме).

Засушливая весна и влажная вторая половина лета и осень характеризовались умеренными температурами, не отличающимися от среднемноголетних значений. Таким образом, в период наблюдений основным фактором, определяющим физиологическое состояние изучаемых растений, являлось увлажнение. Пробы отбирались в июне, июле и августе.

Объектами исследований служили кустарники трех родов семейства *Saxifragaceae* – чубушники (род *Philadelphus* L.), дейции (род *Deutzia* Thunb.) и гортензии (род *Hydrangea* L.), коллекции которых в ботаническом саду ДНУ представлены, соответственно, 37, 15 и 3 таксонами. Для изучения выбраны виды, представляющие все основные районы природного произрастания рода, которые показали разную степень устойчивости во время интродукционных испытаний в ботаническом саду [4–6; 11]. Изучали физиологические параметры водного режима: общую оводненность тканей листа, дневной и остаточный водный дефицит по общепринятым методам [14; 15], с отбором проб в середине дня и в утренние часы.

Результаты и их обсуждение

Содержание воды в тканях листа (табл. 1) позволяет судить о его водонасыщенности и функциональном состоянии в разные периоды вегетации. Изучаемые виды характеризуются довольно стабильным уровнем содержания воды в течение вегетации, причем отличия этого показателя незначительны как в динамике по месяцам, так и между родовыми комплексами. Более высокий уровень оводненности имеют виды рода *Deutzia* (71,1–74,0 %), несколько ниже – *Philadelphus* (66,5–69,3 %) и *Hydrangea* (65,7–66,4 %). Максимальное содержание воды отмечено в июле у видов *D. sieboldiana* (77,7 %) и *D. discolor* (76,5 %), минимальное – в июле у *Ph. mexicanus* (60,1 %), *Ph. californicus*, *Ph. latifolius* (62,5 %).

Анализ динамики оводненности листьев показал, что низкое содержание воды связано с большей стабильностью этого показателя в изменяющихся гидротермических условиях (гортензии). Два вида дейций с повышенным содержанием воды (*D. sieboldiana* и *D. discolor*) характеризуются одновершинной кривой оводненности листьев с максимумом в июле, когда наблюдалась оптимизация гидротермического режима. Это свидетельствует о выраженной реакции дейций на улучшение условий водоснабжения. *D. scabra* и *D. staminea* сохраняют довольно высокий уровень оводненности на протяжении всего летнего периода, что говорит о высокой степени приспособленности и адаптивном потенциале этих видов.

Таблица 1

Общая оводненность листьев чубушников (*Philadelphus*), дейций (*Deutzia*) и гортензий (*Hydrangea*)

Вид	Природный ареал	Содержание воды М±m, %		
		июнь	июль	август
<i>Ph. coronarius</i> L.	Южная Европа	73,4 ± 1,57	65,2 ± 0,98	73,6 ± 0,26
<i>Ph. schrenkii</i> Rupr.	Дальний Восток	73,7 ± 1,35	74,1 ± 0,16	73,6 ± 2,71
<i>Ph. magdalenae</i> Koehne	Центральный Китай	69,9 ± 2,01	66,4 ± 2,50	69,2 ± 1,12
<i>Ph. satsumanus</i> Miq.	Япония	70,3 ± 1,55	68,2 ± 2,74	70,0 ± 1,24
<i>Ph. latifolius</i> Schrad.	Атлантический регион Северной Америки	65,5 ± 2,58	62,5 ± 0,99	65,4 ± 1,43
<i>Ph. grandiflorus</i> Willd.	Северной Америки	73,1 ± 1,16	73,8 ± 2,02	72,1 ± 1,79
<i>Ph. californicus</i> Benth.	Тихоокеанский регион Северной Америки	66,4 ± 0,25	62,4 ± 0,74	66,1 ± 0,35
<i>Ph. mexicanus</i> Schlecht.	Северной Америки	61,7 ± 0,48	60,1 ± 0,94	61,4 ± 0,64
<i>D. scabra</i> Thunb.	Китай, Япония	71,3 ± 2,88	70,3 ± 2,32	71,1 ± 2,46
<i>D. discolor</i> Hemsl.	Центральный Китай	72,1 ± 1,84	76,5 ± 1,24	71,2 ± 1,07
<i>D. sieboldiana</i> Maxim.	Япония	70,1 ± 0,58	77,7 ± 0,98	69,9 ± 0,31
<i>D. staminea</i> R. Br.	Гималаи	72,2 ± 2,73	72,1 ± 2,33	72,2 ± 2,46
<i>H. cinerea</i> Small.	Северная Америка	65,6 ± 0,92	67,5 ± 0,45	65,1 ± 0,32
<i>H. bretschneideri</i> Dipp.	Северо-вост. Китай	66,4 ± 1,45	65,3 ± 0,74	66,3 ± 1,18

У чубушников, которые занимают промежуточное положение по уровню оводненности, кривая содержания воды имеет минимум в июле и максимум в августе. Реакция на улучшение условий водообеспечения у чубушников пролонгирована, так как проявляется длительное последствие засушливых условий. В роде *Philadelphus* можно выделить виды, сохраняющие практически неизменным содержание воды на протяжении вегетации на высоком (*Ph. schrenkii*, *Ph. grandiflorus*) и на низком уровне (*Ph. mexicanus*).

В условиях водного стресса в растениях преобладают процессы расходования воды, при этом возникает водный дефицит. Наличие незначительного дневного водного дефицита (ДВД), который всегда присутствует в активно функционирующих

растительных тканях, является нормальным физиологическим состоянием [11] и устраняется в ночное время. Более высокие значения дневного водного дефицита приводят к заметной потере тургора, вызывают изменения метаболизма.

Некоторые авторы [2; 14] считают, что водный дефицит лучше других показателей характеризует степень приспособленности растений к условиям произрастания. Особое значение при анализе адаптивных реакций на водный стресс имеет величина остаточного водного дефицита (ОВД), показывающая способность растения восполнять в ночное время накопленный за день дефицит внутриклеточной воды.

Анализ результатов исследований показал наличие обратной зависимости между оводненностью тканей и водным дефицитом, которая прослеживается для всех изучаемых родовых комплексов (табл. 2). Листья гортензий при минимальной оводненности испытывают наибольший водный дефицит в дневное время. В наиболее оводненных листьях дейций отмечены невысокие значения водного дефицита, особенно в начале лета.

Листья чубушников характеризуются средними величинами оводненности и водного дефицита на протяжении всего периода исследований. Данная закономерность проявляется и у большинства изучаемых видов: высокое содержание воды обуславливает незначительные величины водного дефицита у таких видов, как *Ph. coronarius*, *Ph. satsumanus*, *Ph. grandiflorus*, *D. scabra*, *D. discolor*, *D. staminea*, и наоборот, у видов с низкой оводненностью повышается величина ДВД (*Ph. latifolius*, *Ph. californicus*, *Ph. mexicanus*, *H. cinerea*, *H. bretschnideri*).

Таблица 2

Водный дефицит листьев чубушников (*Philadelphus*), дейций (*Deutzia*) и гортензий (*Hydrangea*), %

Вид	Июнь		Июль		Август	
	ДВД	ОВД	ДВД	ОВД	ДВД	ОВД
<i>Ph. coronarius</i>	12,1 ± 0,69	10,3 ± 0,41	15,4 ± 1,66	19,3 ± 1,38	13,3 ± 1,84	20,5 ± 1,27
<i>Ph. schrenkii</i>	12,6 ± 1,38	8,7 ± 0,56	17,6 ± 1,37	21,8 ± 2,04	24,5 ± 1,46	18,6 ± 1,22
<i>Ph. magdalenae</i>	9,5 ± 0,22	7,6 ± 0,24	18,3 ± 2,04	20,1 ± 1,94	16,1 ± 1,22	20,7 ± 2,09
<i>Ph. satsumanus</i>	11,2 ± 0,12	8,5 ± 0,04	8,1 ± 0,05	24,6 ± 2,44	21,0 ± 2,32	12,7 ± 1,00
<i>Ph. latifolius</i>	13,4 ± 1,23	15,5 ± 1,38	23,4 ± 2,50	25,1 ± 1,09	20,9 ± 2,00	21,4 ± 1,32
<i>Ph. grandiflorus</i>	11,8 ± 0,01	9,6 ± 0,99	17,7 ± 1,87	16,6 ± 0,27	13,8 ± 1,99	14,5 ± 1,03
<i>Ph. californicus</i>	13,4 ± 1,88	10,1 ± 0,11	27,8 ± 2,48	22,0 ± 1,33	24,2 ± 2,40	15,3 ± 0,74
<i>Ph. mexicanus</i>	12,0 ± 1,57	11,7 ± 0,58	22,7 ± 2,26	21,1 ± 1,21	16,7 ± 1,66	52,6 ± 3,67
<i>D. scabra</i>	8,6 ± 0,82	6,4 ± 0,01	10,9 ± 0,39	13,2 ± 0,29	11,4 ± 1,56	13,4 ± 0,32
<i>D. discolor</i>	9,2 ± 0,41	6,8 ± 0,04	20,6 ± 1,84	15,2 ± 0,36	9,6 ± 0,34	13,8 ± 0,38
<i>D. sieboldiana</i>	9,3 ± 0,72	8,2 ± 0,03	25,5 ± 2,56	12,2 ± 0,86	26,2 ± 2,77	32,0 ± 2,91
<i>D. staminea</i>	21,9 ± 2,75	5,6 ± 0,26	14,0 ± 1,04	12,8 ± 1,46	8,3 ± 0,03	14,2 ± 0,05
<i>H. cinerea</i>	14,5 ± 1,44	5,0 ± 0,36	29,6 ± 2,94	28,3 ± 2,47	30,5 ± 3,75	35,4 ± 3,41
<i>H. bretschnideri</i>	14,9 ± 1,95	11,6 ± 0,47	20,0 ± 1,58	20,1 ± 2,98	31,4 ± 2,56	29,1 ± 1,91

Примечание: ДВД – дневной водный дефицит, %; ОВД – остаточный водный дефицит, %.

Динамика изменения показателя ДВД не всегда коррелирует с внешними гидротермическими условиями и часто определяется состоянием оводненности тканей. Условно можно выделить три типа кривых, отражающих изменения величины водного дефицита в период исследований. Прежде всего это виды, у которых водный дефицит углубляется на протяжении всего периода наблюдений (*Ph. schrenkii*, *D. sieboldiana*, *H. cinerea*, *H. bretschnideri*), несмотря на оптимизацию условий увлажнения. Это свидетельствует о малой устойчивости растений, которые преимуще-

ственно произрастают в Восточной Азии – в районах с высоким количеством осадков. Подобная тенденция, не подтвержденная статистически, отмечена и для *D. scabra*. У названных видов углубление водного дефицита происходит на фоне относительно стабильного содержания воды в клетках, что говорит о недостаточной экологической пластичности и отсутствии адекватной реакции на внешние факторы. Возрастание водного дефицита может быть связано с возрастными изменениями в тканях листа, которые сопровождаются снижением вязкости цитоплазмы и ее вододерживающей способности. Все эти факторы в комплексе приводят к повышению дефицита внутриклеточной воды.

Ко второй группе можно отнести виды, у которых развитие водного дефицита в середине лета приостанавливается; в августе величина этого показателя возвращается к исходной, соответствующей нормальному физиологическому состоянию тканей (*Ph. coronarius*, *Ph. grandiflorus*, *D. discolor*) или снижается до определенного значения, превышающего исходную величину (*Ph. magdalenae*, *Ph. latifolius*, *Ph. californicus*, *Ph. mexicanus*). Такой характер динамики водного дефицита листьев свидетельствует о наличии ответной реакции растений на улучшение условий водоснабжения и возможности оптимизации водообменных процессов после довольно выраженного периода последствий засухи в июле, когда значения водного дефицита максимальны. К этой группе растений относятся преимущественно чубушники североамериканского происхождения, один вид из Южной Европы, а также по одному виду чубушника и дейции из Китая. У всех чубушников данной группы происходит снижение содержания воды в июле и повышение – в августе, что коррелирует с показаниями водного дефицита. Таким образом, на примере чубушников хорошо прослеживается взаимосвязь двух важнейших показателей водного режима растений – общей оводненности тканей и водного дефицита.

В отношении *D. discolor*, так же как и *D. sieboldiana*, можно отметить нарушение физиологически обусловленной связи двух показателей, когда увеличение содержания воды в июле сопровождается значительным развитием ДВД. Это говорит о необходимости поддержания функционального состояния значительно большего количества воды в тканях листьев дейции двуцветной и дейции Зибольда.

В отдельную группу выделены виды, у которых в июле, при улучшении условий водоснабжения после засухи, сокращается водный дефицит, хотя на общей оводненности листа данное обстоятельство не отражается (это может быть следствием адаптивных реакций на уровне коллоидно-осмотического состояния клеток). К данной группе относятся по одному виду из Японии (*Ph. satsumanus*) и Гималаев (*D. staminea*), причем у последнего вида снижение ДВД продолжается и дальше без изменения степени оводненности тканей. Таким образом, динамика водообменных процессов у *D. staminea* свидетельствует об адаптивном характере физиологических процессов в условиях различной водообеспеченности. По-видимому, эти процессы проявляются как преадаптивные реакции, сформированные в континентальных условиях горных систем Центральной Азии, где естественно произрастает *D. staminea*.

Дополнительную информацию относительно водного баланса изучаемых растений дает показатель остаточного водного дефицита (ОВД), который отражает способность растения ликвидировать дневной дефицит влаги за ночное время, в условиях ограниченного расхода воды и более интенсивного ее поступления через корневую систему. В результате исследования отмечено снижение способности растений восстанавливать водный дефицит в течение вегетации. Учитывая одновременное

улучшение условий водоснабжения, можно сделать вывод о возрастных изменениях коллоидных и физиологических свойств клеток зрелых листьев, которые приводят к снижению репарационных процессов, индуцирующихся ослаблением стрессового фактора. Так, в июне у всех изучаемых видов дневной водный дефицит частично восстанавливался: величина ОВД была ниже на 12–20 % по отношению к величине ДВД (у *D. staminea* и *H. cinerea* – на 65–75 %). В июле часть видов сохраняет (но в меньшей степени) способность восстанавливать оводненность клеток: виды гортензий, дейций, североамериканские виды чубушников. У остальных чубушников и *D. scabra* водный дефицит углубляется в ночное время на 10–25 %, а у *Ph. satsumanus* – более чем в два раза. В августе у большинства изучаемых видов водный дефицит листьев углубляется в ночной период на 20–50 %, а у *Ph. mexicanus* – более чем в два раза. Об этом свидетельствуют величины ОВД, иногда довольно значительные: *Ph. mexicanus* – 52,6 %, *D. sieboldiana*, *H. cinerea*, *H. bretschnideri* – 30–35 %.

Выводы

По результатам изучения водного режима видов семейства *Saxifragaceae* можно сделать вывод о ведущем значении динамических характеристик водного баланса в оценке засухоустойчивости растений. Родовые комплексы различаются по уровню общей оводненности ассимилирующих тканей: от более высокого у дейций до низкого у гортензий; чубушники занимают промежуточное положение.

Наиболее устойчивыми к неблагоприятным условиям увлажнения являются *D. staminea*, *D. scabra*, *D. discolor*, *Ph. grandiflorus*, у которых соотношение процессов водообмена находится на оптимальном уровне, что обеспечивается сочетанием высокой оводненности клеток, невысокими значениями и тенденцией к снижению величины дневного водного дефицита в течение вегетации, а также способностью в той или иной степени к восстановлению оводненности тканей при ослаблении действия стрессового фактора.

Среднеустойчивыми следует считать *Ph. coronarius*, *Ph. magdalenae*, а также *Ph. latifolius*, *Ph. californicus*, *Ph. mexicanus*, из которых первые два вида в большей степени адаптированы к изменяющимся условиям увлажнения. К наименее устойчивым относятся *H. cinerea*, *H. bretschnideri*, *D. sieboldiana*, *Ph. satsumanus*, *Ph. schrenkii*, у которых при низкой (гортензии) или высокой оводненности тканей и различном характере динамики этого показателя наблюдается повышенный дефицит воды, углубляющийся с течением времени и достигающий максимальных значений в конце вегетации.

По результатам исследований родовой комплекс *Deutzia* характеризуется как наиболее устойчивый к засушливым условиям, *Philadelphus* – среднеустойчивый, и *Hydrangea* – наименее засухоустойчивый при интродукции в степное Приднепровье.

Малоустойчивыми оказались виды из районов с более мягким увлажненным климатом (Северо-Восточной Азии, Дальнего Востока, Японии, юго-западных и восточных районов Северной Америки). Наибольшую устойчивость показали виды с широким природным ареалом и виды из районов с более континентальными условиями (из Центрального Китая, Гималаев, северо-восточной части Северной Америки), что говорит о перспективности интродукционного использования дендрологических ресурсов этих районов в условиях степного Приднепровья.

Бібліографічні посилання

1. **Актуальні питання озеленення та створення рекреаційних зон у Північному Причорномор'ї** / С. І. Кузнецов, С. М. Левон, В. М. Дерев'яноко та ін. // Роль ботанічних садів у зеленому будівництві міст, курортних і рекреаційних зон. Матер. Міжнар. конф. – Одеса, 2002. – Ч. 1. – С. 239–243.
2. **Антоненко В. С.** Водный дефицит как характеристика степени влагообеспеченности растений / В. С. Антоненко, Н. И. Гойса, Б. А. Митрофанов // Регуляция водного обмена растений. – К.: Наукова думка, 1984. – С. 48–50.
3. **Базилевская Н. А.** Интродукция растений: история и методы отбора исходного материала / Н. А. Базилевская, А. М. Мауринь. – Рига: Изд-во Латв. ун-та, 1982. – 103 с.
4. **Долгова Л. Г.** Адаптивні властивості інтродукованих видів чубушників, дейцій, гортезій / Л. Г. Долгова, І. О. Зайцева // Проблеми екології та екологічної освіти. Матер. III Міжнар. конф. – Кривий Ріг, 2004. – С. 5–6.
5. **Зайцева И. А.** Интродукция видов рода *Philadelphus* L. в Днепропетровском ботаническом саду / И. А. Зайцева, В. Ф. Опанасенко, О. Н. Якушина // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 1999. – Вып. 79. – С. 81–86.
6. **Зайцева И. А.** Формирование коллекции дейций в Днепропетровском ботаническом саду / И. А. Зайцева, В. Ф. Опанасенко // Бюллетень Нікітського ботанічного саду. – 2003. – Вып. 88. – С. 61–65.
7. **Каплуненко Н. Ф.** Видовой состав культурной дендрофлоры юго-восточной Степи Украины / Н. Ф. Каплуненко, А. М. Курдюк, Л. И. Пархоменко // Интродукция и акклиматизация растений. – 1985. – Вып. 4. – С. 13–16.
8. **Кохно Н. А.** Теоретические основы и опыт интродукции древесных растений в Украине / Н. А. Кохно, А. М. Курдюк. – К.: Наукова думка, 1994. – 185 с.
9. **Лыпа А. Л.** Интродукция и акклиматизация древесных растений на Украине. – К.: Вища школа, 1978. – 112 с.
10. **Опанасенко В. Ф.** Фенологичний розвиток видів роду *Hydrangea* L. в Дніпропетровському ботанічному саду / В. Ф. Опанасенко, І. О. Зайцева // Проблеми збереження, відновлення та збагачення біорізноманітності в умовах антропогенно зміненого середовища. Матер. Міжнар. наук. конф. – Кривий Ріг, 2005. – С. 268–270.
11. **Пахомов Г. И.** Водный режим растений / Г. И. Пахомов, В. К. Безуглов. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1980. – 252 с.
12. **Русанов Н. Ф.** О диагностике засухоустойчивости интродуцированных деревьев и кустарников / Н. Ф. Русанов, М. Г. Левкович, Н. Д. Абдуллаев // Проблеми дендрології на рубежі ХХІ століття. Матер. Міжнарод. наук. конф. – М., 1999. – С. 305–306.
13. **Сикура И. И.** Теоретические и методические основы интродукции растений природных флор // Интродукция и акклиматизация растений. – 1994. – Вып. 19. – С. 22–27.
14. **Фізіологія рослин: практикум** / О. В. Брайон, В. Г. Чикаленко, П. С. Славний та ін. – К.: Вища школа, 1995. – 191 с.
15. **Шматько И. Г.** Определение физиологической реакции зерновых культур на ухудшение водообеспеченности и повышение температуры / И. Г. Шматько, И. А. Григорюк, О. Е. Шведова. – К.: Изд-во ин-та физиологии растений АН УССР, 1985. – 21 с.

Надійшла до редколегії 06.02.06.