

УДК 634.93:581.006

МЕТОДЫ ВЫЯВЛЕНИЯ МЕХАНИЗМОВ АДАПТАЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ В СВЯЗИ С ИХ ИНТРОДУКЦИЕЙ В ЗАСУШЛИВЫЕ РЕГИОНЫ

Семенютина А.В., Костюков С.М., Кащенко Е.В.

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт агролесомелиорации»,
Волгоград, e-mail: vnialmi@yandex.ru

Вопрос оценки эколого-физиологических особенностей интродуцированных древесных видов имеет огромное значение в районах с засушливым климатом, где засухи, высокие температуры проявляют себя как стрессоры. С целью определения специфических механизмов адаптации в связи с лимитирующими факторами среды на основе изучения водного режима древесных растений родового комплекса *Crataegus* выполнены многолетние исследования по определению степени засухоустойчивости различных видов в зависимости от возраста и условий произрастания. Исследования осуществляли по следующим показателям: общее содержание воды в тканях листьев, водный дефицит листьев, интенсивность транспирации и состояние устьичного аппарата, водоудерживающая способность листьев и коллоидно-осмотические свойства протоплазмы. Определены закономерности изменения физиологических параметров в ответ на влияние неблагоприятных гидрологических условий. Показаны особенности динамики водного дефицита в период снижения влажности воздуха и почвы при повышенных температурах воздуха. На основе изучения коллоидно-осмотического состояния протоплазмы выявлен характер зависимости параметров водного режима от степени засухоустойчивости. Выделены группы растений по степени засухоустойчивости: I – с высокой, II – средней, III – низкой степенью засухоустойчивости. Получены данные, которые раскрывают физиологические основы адаптации древесных растений к абиотическим факторам среды. Определены и рекомендованы для защитного лесоразведения на светло-каштановых почвах Нижнего Поволжья засухоустойчивые виды растений, относящиеся к I группе: *Crataegus pinnatifida* Bunge, *Cr. monogyna* Jacq., *Cr. korolkowii* L. Henry, *Cr. submollis* Sarg., *Cr. champlainensis* Sarg., *Cr. arnoldiana* Sarg., *Cr. pringlei* Sarg., *Cr. holmesiana* Ashe., *Cr. douglasii* Lindl., *Cr. flabellata* (Bosc) C. Koch.

Ключевые слова: *Crataegus* L., интродукция, древесные виды, отбор адаптированного генофонда, лимитирующие факторы, устьичный аппарат, абиотические факторы, водный дефицит листьев

METHODS FOR IDENTIFYING MECHANISMS OF ADAPTATION OF TREE SPECIES

Semenyutina A.V., Kostyukov S.M., Kaschenko E.V.

FGBNU «All-Russian Scientific Research Institute of agroforestry»,
Volgograd, e-mail: vnialmi@yandex.ru

Question assessment of environmental and physiological characteristics of introduced tree species is of great importance in areas with dry climates, where drought, high temperatures behave as stressors. In order to determine the specific mechanisms of adaptation in connection with the limiting factors of the environment on the basis of studying the water regime of woody plants tribal complex *Crataegus* made long-term studies to determine the extent of different types of drought depending on age and growing conditions. Research was carried out on the following parameters: total water content in the tissues of the leaves, the water deficit of leaves, transpiration rate and stomatal apparatus of the state, water-holding capacity of leaves and colloid osmotic properties of protoplasm. The regularities of changes in physiological parameters in response to the impact of unfavorable hydrological conditions. The features of the dynamics of water shortages in a period of declining humidity and soil air at elevated temperatures. On the basis of colloid osmotic state of protoplasm revealed the dependence of the parameters of the water regime on the degree of drought. Allocated group of plants according to the degree of drought tolerance: I – with a high, II – medium, III – a low degree of drought. The data that reveal the physiological basis of woody plant adaptation to abiotic environmental factors. Identified and recommended for protective afforestation on light-brown soils of the Bottom Volga region drought-resistant species of plants belonging to the Group I: *Crataegus pinnatifida* Bunge, *Cr. monogyna* Jacq., *Cr. korolkowii* L. Henry, *Cr. submollis* Sarg., *Cr. champlainensis* Sarg., *Cr. arnoldiana* Sarg., *Cr. pringlei* Sarg., *Cr. holmesiana* Ashe., *Cr. douglasii* Lindl., *Cr. flabellata* (Bosc) C. Koch.

Keywords: *Crataegus* L., introduction, tree species selection adapted gene pool, limiting factors, stomatal apparatus, abiotic factors, water deficiency of leaves

Успешность формирования защитных лесных насаждений и озеленительных посадок в засушливых регионах определяется комплексом абиотических факторов, из которых климатические являются наиболее важными [3, 8]. Волгоградская область расположена в зоне сухих степей и полупустыни, ее климат соответствует аридному, так

как восточно-европейская равнина открыта для сухих ветров пустынь Средней Азии. Климат района исследований характеризуется малым количеством осадков, высокими максимальными летними и низкими зимними температурами. Регион отличается холодной зимой, короткой сухой ветреной весной, продолжительным жарким

сухим летом, теплой сухой осенью. Повторяемость засух средней и высокой интенсивности составляет 50% [2, 3, 8].

Важнейшим условием нормального существования, функционирования и продуктивности растений является их влагообеспеченность, которая влияет на ферментативную активность, интенсивность фотосинтеза и дыхания, рост и плодоношение [1, 4, 5, 11].

Для отбора адаптированного генофонда при интродукции растений в условиях почвенной и атмосферной засухи первоочередное значение имеет оценка отношения растений к неблагоприятным факторам среды [7, 9, 10].

Материалы и методы исследования

Объектами изучения были интродуцированные виды рода *Crataegus* L. (боярышник), которые произрастают в условиях светло-каштановых почв: *Crataegus pinnatifida* Bunge, *Cr. monogyna* Jacq., *Cr. korolkowii* L. Henry, *Cr. submollis* Sarg., *Cr. champlainensis* Sarg., *Cr. arnoldiana* Sarg., *Cr. pringlei* Sarg., *Cr. holmesiana* Ashe., *Cr. douglasii* Lindl., *Cr. flabellata* (Bosc) C. Koch, *Cr. dahurica* Koehne ex S.K. Schneid., *Cr. sanguinea* Pall., *Cr. maximowiczii* C.K. Schneid., *Cr. chlorosarca* Maxim., *Cr. chlorosarca* var. *atrocarpa* (E. Wolf.) Cin., *Cr. schroederi* Koehne. Опытные посадки боярышников посажены по садовому типу – 4×4 м. Растения содержались без полива.

Исследования водного режима и засухоустойчивости видов рода *Crataegus* L., результаты которых представлены в настоящей работе, осуществляли по следующим показателям: общее содержание воды в тканях листьев, водный дефицит листьев, интенсивность транспирации и состояние устьичного аппарата, водоудерживающая способность листьев и коллоидно-осмотические свойства протоплазмы [9].

Образцами для анализа являлись физиологически зрелые листья, которые отбирались со среднего яруса кроны с юго-восточной стороны с побегов вегетации текущего года. Параллельно определялись влажность почвы и воздуха, его температура и скорость ветра. В исследованиях использовали методы математического моделирования и статистики.

Результаты исследования и их обсуждение

В задачи проводимых экспериментов входило изучение эколого-физиологических особенностей интродуцированных видов рода *Crataegus* L. в Нижнее Поволжье и отбор наиболее адаптированных к засушливым условиям видов, а также выявление закономерностей влияния лимитирующих факторов на рост и развитие растений и разработка способов диагностики состояния растений на основе параметров водного режима.

Засухоустойчивые растения характеризуются способностью обеспечивать себя водой во время почвенной засухи, содержат

большой процент воды в условиях недостаточного увлажнения [5, 6, 7].

Проведенные исследования общего содержания воды в тканях растений в течение четырех вегетационных периодов показали единую для всех видов закономерность – снижение оводненности листьев вслед за падением влажности почвы.

Более сильные колебания оводненности листьев в зависимости от влажности почвы за сезон отмечены у видов, обладающих низкими водоудерживающими силами протоплазмы клеток. Стабильнее в этом отношении оказались *Crataegus pinnatifida*, *Cr. monogyna*, *Cr. korolkowii*. У них в благоприятные в гидрологическом отношении годы влажность листьев изменялась на 1,3–5,7%; в засушливые – на 5,7–11,0%. Заметно реагировали на понижение влажности воздуха и почвы *Cr. dahurica*, *Cr. maximowiczii*, *Cr. sanguinea*, *Cr. chlorosarca*, *Cr. chlorosarca* var. *atrocarpa*. Оводненность листьев у них в наиболее влажный год в течение сезона изменялась на 8,8–12,7%, в засушливый – на 13,5–19,7%. Промежуточное положение занимают североамериканские виды. В засушливый период года (июль – август) влажность листьев у всех видов, как правило, была ниже, чем в более влажные годы. В июне большей оводненностью обладали во все годы наблюдений дальневосточные виды, меньшей – североамериканские.

При снижении содержания воды в листьях до 52,3–54,8 (июль) у некоторых видов (*Cr. chlorosarca*, *Cr. maximowiczii*, *Cr. chlorosarca* var. *atrocarpa*) наблюдались ожоги листьев: на листовой пластинке появлялись буроватые пятна или бурели края, иногда наблюдалось побурение всей листовой пластинки, затем листья засыхали. Отмечены случаи засыхания листьев и без потери зеленой окраски. У других видов (*Cr. submollis*, *Cr. pinnatifida*, *Cr. pringlei*, *Cr. holmesiana*, *Cr. faxonii*) при таком снижении влажности во второй половине июля в нижней части кроны появлялись желтые листья. В первой половине августа до 15% листьев опадало, что следует рассматривать как приспособительную реакцию этих видов к засухе. У *Cr. dahurica* и *Cr. sanguinea* наблюдалось побурение краев листа и пожелтение листовых пластинок. У *Cr. chlorosarca* и *Cr. chlorosarca* var. *atrocarpa* отмечалось подсыхание кончиков некоторых побегов. Снижение влажности тканей листа и побегов привело к подсыханию и опаданию генеративных почек, что отразилось на энергии цветения.

Более сильно обезвоживаются листья у относительно требовательных к увлажнению видов и меньше у видов, способных регулировать водный баланс в засушливый период года, что обуславливает их лучшую выносливость и устойчивость в сухих местообитаниях.

Данные о значении водного дефицита в жизни растений противоречивы. При некотором недонасыщении клеток водой процессы жизнедеятельности идут наиболее интенсивно, а при значительном водном дефиците наблюдается резкое снижение интенсивности фотосинтеза, ростовые процессы приостанавливаются. Вне этих крайних пределов водный дефицит в листьях хорошо коррелирует со степенью водообеспеченности. Установлено, что критический (сублетальный) водный дефицит ассимилирующих органов древовидно-кустарниковых растений песчаной пустыни находится в пределах 43–50%, а реальный составля-

ет не более 20–25% [1]. Недостаток влаги в листьях *Crataegus* L. изменялся по годам в зависимости от видовой принадлежности и погодных условий (табл. 1).

Определения проводились в 13 ч в самые жаркие дни месяца. Недостаток влаги в листьях *Crataegus* L. с июня по август был небольшим и не превышал 20,9% от общего содержания воды в листе в состоянии полного насыщения. Разная водообеспеченность влагой листьев, способность удерживать и расходовать воду, разный уровень морфологической изменчивости приводят к колебаниям дефицита влаги у различных видов *Crataegus*. В июне часто выпадали дожди, и дефицит влаги у видов колебался от 6,7 до 15%. У дальневосточных видов (*Cr. maximowiczii*, *Cr. chlorosarca*, *Cr. chl. v. atrocarpa*) он был выше, чем у евразийских. К августу водный дефицит незначительно увеличивался вслед за снижением влажности почвы, что приводило

Таблица 1

Водный дефицит в листьях *Crataegus*
(% от общего содержания воды в состоянии полного насыщения)

Виды <i>Crataegus</i>	Возраст растений, лет	Водонасыщение листьев в разных условиях					
		благоприятные			неблагоприятные		
		июнь	июль	август	июнь	июль	август
<i>pinnatifida</i>	30	8,5	8,8	11,3	11,5	18,5	24,1
<i>monogyna</i>	30	7,5	15,2	16,6	15,6	23,0	25,6
<i>korolkowii</i>	30	6,7	10,1	11,9	12,0	18,6	25,4
<i>korolkowii</i>	40	–	–	–	8,9	17,5	20,2
<i>dahurica</i>	30	9,3	12,6	19,6	15,5	32,6	36,0
<i>sanguinea</i>	40	11,3	13,8	18,0	17,3	28,9	37,3
<i>maximowiczii</i>	40	11,2	11,3	18,5	15,3	38,0	–
<i>almaatensis</i>	40	–	–	–	12,2	18,9	24,7
<i>chlorosarca</i>	30	14,8	15,8	20,6	22,9	40,9	44,3
<i>chlorosarca</i>	40	–	–	–	19,0	29,2	32,0
<i>chloros. v. atroc.</i>	30	14,7	15,9	20,6	18,1	28,6	36,6
<i>douglasii</i>	40	9,0	11,3	12,9	16,2	28,5	32,3
<i>douglasii</i>	40	–	–	–	15,9	21,2	27,2
<i>faxonii</i>	40	7,2	11,8	19,2	14,3	23,5	25,5
<i>submollis</i>	40	9,4	11,3	13,5	15,8	24,0	25,7
<i>submollis</i>	40	–	–	–	14,2	21,9	26,5
<i>champlainensis</i>	30	9,3	13,5	19,2	11,2	19,6	23,0
<i>arnoldiana</i>	30	8,1	11,8	15,3	12,3	22,8	25,6
<i>arnoldiana</i>	40	–	–	–	12,4	19,3	21,9
<i>pringlei</i>	30	9,4	10,9	16,2	12,7	20,9	25,2
<i>holmesiana</i>	30	7,8	9,7	11,8	12,9	21,2	25,5
<i>flabellata</i>	40	–	–	–	14,4	22,0	24,7
Экологические условия:							
Температура воздуха (°C) в 13 ч	25,0	29,0	29,9	29,0	36,2	37,0	
Относительная влажность воздуха, %	58,0	44,0	41,0	34,0	21,0	16,0	
Общий запас влаги в 2-метровом слое почвы	237,5	208,9	162,0	180,0	144,0	139,0	

к снижению влажности листьев и транспирации. Водный баланс при указанных величинах водного дефицита у боярышников поддерживался на нормальном уровне. Ни у одного из видов не наблюдалось явных признаков негативного его влияния на состояние листьев, поэтому можно считать, что наблюдающийся дефицит влаги невелик.

При низкой относительной влажности воздуха (16% в полуденные часы) при температуре 35°C повысились показатели водного дефицита у всех видов. У видов, показатели водного дефицита которых в этот период не превышали 26%, сохранялся нормальный ритм развития и не проявлялись видимые признаки угнетения. У видов, водный дефицит которых в этот период составлял 26–33%, наблюдалось снижение тургора.

Явные признаки повреждения от подсыхания отмечались у видов, показатели водного дефицита которых были выше 33% (*Cr. dahurica*, *Cr. sanguinea*, *Cr. chlorosarca*, *Cr. chlorosarca*, *v. atrocarpa*, *Cr. maximowiczii*). При увеличении водного дефицита в июле – августе до 40% у *Cr. chlorosarca* происходила гибель 75% листовой массы. У одних и тех же видов с увеличением возраста показатели водного дефицита снижались на 3–10%, что обусловлено лучшей регулировкой водного баланса и повышением устойчивости и адаптации растительных организмов к новым условиям обитания.

Самое низкое содержание воды и самый высокий водный дефицит за время изучения наблюдался у *Crataegus* при низких показателях относительной влажности воздуха (16%), общего запаса влаги в двухметровом слое почвы (139 мм) и высокой температуре воздуха (37°C). Нарушение внутренней регуляции водного баланса при высоких температурах и низкой относительной влажности воздуха привело к тому, что они имели явные внешние признаки повреждения от засухи.

Исследования помогли выявить виды, у которых приспособительные особенности, т.е. признаки ксероморфности, выражены сильнее, чем у других видов. От перегрева спасает испарение воды растениями – транспирация. Основным органом транспирации является лист. Транспирация – физиологический процесс, наиболее чувствительный к нарушению условий водоснабжения. Чрезмерная интенсивность транспирации и неспособность регулировать этот процесс в условиях ограниченно-го снабжения водой пагубны для растений.

Многие авторы [1, 4, 5, 10] указывают на то, что интенсивность транспирации значительно изменяется в зависимости от влажности почвы и метеорологических факторов. Большое значение, наряду с влиянием внешней среды на интенсивность транспирации, имеет динамика ее изменений в зависимости от биологических особенностей вида с позиций воздействия на энергию роста. Учет этих особенностей позволяет выделить перспективные виды с более экономным расходом влаги на транспирацию.

Интенсивность транспирации и состояние устьичного аппарата у 15 видов и одной формы *Crataegus* в годы исследований были различны, что дало возможность лучше оценить поведение видов *Crataegus* как во влажный, так и в засушливый год. Определения проводились у однолетних растений на фоне естественной (без полива) почвенной влажности.

Определения интенсивности транспирации в динамике показали, что общей закономерностью для всех видов *Crataegus* является ее снижение вслед за падением влажности почвы: при одном и том же запасе влаги с повышением температуры увеличивалась и интенсивность транспирации.

Сравнивая различные виды боярышников, можно отметить, что интенсивной транспирацией и большей энергией роста обладали *Cr. monogyna*, *Cr. douglasii*. Относительно умеренная сезонная транспирация отмечена у североамериканских видов. Хорошим ростом и более экономным расходом воды на транспирацию обладают *Cr. pinnatifida*, *Cr. korolkowii*, *Cr. rusanovii*, *Cr. arnoldiana*, *Cr. pringlei*, *Cr. faxonii*. Наибольший расход воды на транспирацию и наименьший прирост во влажные годы наблюдался у *Cr. sanguinea*, *Cr. champlainensis*.

При максимальных запасах влаги в почве, температуре воздуха не выше 25°C и высокой влажности воздуха почти у всех видов наблюдалась одновершинная кривая дневного хода интенсивности транспирации с максимальным подъемом в 12–14 ч и падением к 18 ч. При падении влажности почвы и воздуха наблюдалась следующая закономерность в изменении интенсивности транспирации в разные часы дня: примерно к 10 ч она достигала максимума, а к 12–14 ч значительно снижалась, затем к 16–18 ч опять возрастала. Изучая интенсивность транспирации, определяли состояние устьиц на листьях по методике инфильтрации

спирта, бензола и ксилола. Проникновение в межклетники спирта (широкооткрытые устьица) оценивали баллом 3; проникновение бензола (среднеоткрытые устьица) – баллом 2; проникновение ксилола (слабооткрытые устьица) – баллом 1; закрытые устьица – баллом 0. Устьичная регуляция транспирации при больших запасах влаги и невысоких температурах (июнь) была небольшой, в этот период не наблюдалось особых затруднений в поступлении воды в растения, и все виды в основном транспирировали беспрепятственно и характеризовались сравнительно широко открытыми устьицами, которые в дневные часы оставались среднезакрытыми. При снижении водного баланса почвы расход воды на транспирацию *Crataegus* сокращается, устьица открыты менее широко и на менее продолжительное время. Сначала устьица остаются средне- и слабооткрытыми только в самые жаркие часы, открываются только утром, а в течение дня находятся в полузакрытом состоянии.

В самый жаркий и сухой период (июль, август) у *Cr. chlorosarca*, *Cr. chlorosarca v. atr*, *Cr. maximowiczii*, *Cr. dahurica*, *Cr. sanguinea* устьица оставались среднеоткрытыми, в то время как у других видов устьица в течение дня были слабооткрытыми, что привело к сильному обезвоживанию протоплазмы, а затем и к повреждению листового аппарата этих видов.

Таким образом, путем изменения ширины устьичных отверстий боярышники могут регулировать транспирацию в соответствии с потребностями водного обмена, за исключением *Cr. chlorosarca*, *Cr. chlorosarca v. atr*, *Cr. maximowiczii*, *Cr. dahurica*, *Cr. sanguinea*, которые не способны переживать засушливые периоды ввиду слабой устьичной регуляции транспирации.

Более высокая водоудерживающая способность тканей листьев является одним из показателей, характеризующих повышенную засухоустойчивость растений, т.е. способность растений переживать засушливые периоды. Такая устойчивость является комплексным свойством: чем на более длительное время может быть отсрочено опасное уменьшение гидратации протоплазмы (способность избегать высыхания) и сохранена способность обезвоживаться без повреждений (устойчивость к высыханию), тем больше шансов у растения пережить крайнюю засуху [9].

Водоудерживающая способность *Crataegus*, как и другие показатели водного

режима, изменялась по величине в зависимости от вида и срока определения. Повышенной водоудерживающей способностью, что выражается в меньшей потере влаги листьями, обладают виды, у которых более стабильна оводненность тканей листа, более экономное расходование воды на транспирацию, а водный дефицит в засушливый период колеблется в пределах 26%.

В опытах наиболее интенсивно теряли воду, а значит, и обладали наименьшими водоудерживающими силами *Cr. chlorosarca*, *Cr. chlorosarca v. atr*, *Cr. maximowiczii*, *Cr. dahurica*, *Cr. sanguinea*. Во все сроки взятия образцов в процессе завядания потеря за шесть часов выше у *Cr. maximowiczii*, ниже у более засухоустойчивых видов *Cr. pinnatifida*, *Cr. monogyna*, *Cr. russanovii*. У этих видов наблюдались большая оводненность и низкий водный дефицит в период снижения влажности воздуха и почвы при повышенных температурах воздуха, что говорит об их более высокой водоудерживающей способности. Недостаток воды при сильном обезвоживании приводит к прогрессирующему набуханию протоплазмы и повышению концентрации растворенных веществ. Эти факторы приводят сначала к нарушению функций, а затем повреждению протоплазматических структур.

При обезвоживании происходит изменение коллоидно-осмотических свойств протоплазмы клеток растений, снижается способность коллоидов к набуханию. При нарушении нормального состояния коллоидов, вызываемого обезвоживанием, увеличивается проницаемость протоплазмы для электролитов. Различные виды имеют разную устойчивость к обезвоживанию, и вследствие этого проницаемость протоплазмы у них изменяется неодинаково [4, 7, 9].

Отношение выхода электролитов у подсушенных и насыщенных водой проб дает величину относительного выхода электролитов. Чем выше эта величина, тем больше повреждение протоплазмы при подсушивании листьев и менее засухоустойчив вид. В опытах пропорционально количеству потерянной воды при подсушивании увеличивается относительный выход электролитов, отражающий изменения и нарушения коллоидно-осмотических свойств протоплазмы. При одинаковом времени завядания в листьях *Crataegus* с высокой водоудерживающей способностью выход электролитов по сравнению с контролем увеличивается в меньшей степени, чем видов с низкой водоудерживающей способностью. Полученные

Таблица 2

Сравнительная оценка засухоустойчивости *Crataegus* электролитическим методом

Виды <i>Crataegus</i>	Относительный выход электролитов, $M \pm m$	Критерий достоверности Стьюдента между группами	Степень засухоустойчивости
<i>pinnatifida</i>	$1,63 \pm 0,04$	$t_{I-II} = 14,3$ $t_{I-III} = 24,8$	Высокая
<i>monogyna</i>	$2,09 \pm 0,05$		
<i>korolkowii</i>	$1,82 \pm 0,04$		
<i>faxonii</i>	$2,22 \pm 0,05$		
<i>submollis</i>	$1,89 \pm 0,05$		
<i>champlainensis</i>	$1,95 \pm 0,06$		
<i>arnoldiana</i>	$1,71 \pm 0,05$		
<i>pringlei</i>	$2,28 \pm 0,03$		
<i>holmesiana</i>	$1,74 \pm 0,04$		
Среднее	$1,92 \pm 0,05$		
<i>douglasii</i>	$3,63 \pm 0,11$	$t_{II-I} = 14,3$ $t_{II-III} = 9,4$	Средняя
Среднее	$3,63 \pm 0,11$		
<i>dahurica</i>	$5,00 \pm 0,15$	$t_{III-I} = 24,8$ $t_{III-II} = 9,4$	Слабая
<i>sanguinea</i>	$5,91 \pm 0,14$		
<i>maximowiczii</i>	$4,91 \pm 0,11$		
<i>chlorosarca</i>	$4,59 \pm 0,09$		
<i>chlorosarca v. atr.</i>	$5,31 \pm 0,09$		
Среднее	$5,14 \pm 0,12$		

данные позволили разделить виды по степени засухоустойчивости на три группы: I – высокая, II – средняя, III – слабая (табл. 2).

В условиях Волгограда лучшим ростом отличаются *Crataegus* I и II групп. Медленный рост отмечен у видов III группы, характеризующихся слабой степенью засухоустойчивости. Высокая засухоустойчивость растений и медленный рост отмечен у *Cr. champlainensis*.

Незначительные изменения и нарушения проницаемости протоплазмы в период завядания свидетельствуют о структурной устойчивости, которая в значительной мере определяет потенциально возможную устойчивость. С увеличением возраста уменьшается показатель относительного выхода электролитов, возрастает структурная устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды.

Для защитного лесоразведения и озеленения на светло-каштановых почвах Нижнего Поволжья представляют интерес наиболее засухоустойчивые виды растений, относящиеся к I группе: *Crataegus pinnatifida*, *Cr. monogyna*, *Cr. korolkowii*, *Cr. submollis*, *Cr. champlainensis*, *Cr. arnoldiana*, *Cr. pringlei*, *Cr. holmesiana*, *Cr. douglasii*, *Cr. flabellata*.

В сухой степи Нижнего Поволжья при часто повторяющихся засухах у растений с возрастом вырабатываются структурные приспособления, которые способствуют повышению устойчивости видов к неблагоприятным условиям среды. Разнообразные структурные приспособления защитного характера, направленные на сокращение расходов воды, в основном сводятся к следующим: общее сокращение транспирирующей поверхности, уменьшение листовой поверхности в наиболее жаркие и сухие периоды вегетационного сезона, защита листьев от больших потерь влаги на транспирацию, усиленное развитие механической ткани [6, 9].

Заключение

Адаптация растительных организмов к новым условиям обитания происходит на всех уровнях организации: клеточном, организменном, популяционном. Под действием неблагоприятных факторов проницаемость клеточных мембран изменяется, поэтому одним из показателей способности поддержания гомеостаза служит состояние коллоидно-осмотических свойств протоплазмы.

В ходе исследований установлено, что виды I группы более стабильны в отношении общей оводненности листа в течение

сезона, без повреждений переносили засушливые периоды. У них наблюдалась способность регулировать водный обмен путем изменения ширины устьичных отверстий, что приводило к снижению водного дефицита, который в засушливых условиях не превышал 26%. У видов III группы отмечены большие колебания в оводненности тканей листа (до 25%), показатель водного дефицита был выше 33%, а в засушливые годы наблюдались явные признаки повреждения листового аппарата от подсыхания. У видов II группы снижался тургор листьев. Лучшим ростом отличаются интродуценты I и II групп.

Изменения проницаемости протоплазмы по относительному выходу электролитов в период завядания показывают структурную устойчивость, которая в значительной мере определяет возможную устойчивость растений. С увеличением возраста уменьшается показатель относительного выхода электролитов, возрастает структурная устойчивость интродуцентов к неблагоприятным условиям среды.

В засушливые периоды у интродуцированных древесных видов появляется ксероморфность (уменьшаются листовая поверхность и отношение поверхности листа к объему). Для ксероморфного листа характерны более низкие индексы поверхности к объему и высокие показатели отношения палисадной ткани к губчатой. Повышение приспособляемости к засушливым условиям проявляется у древесных растений в изменении ритма роста и развития.

Выявленные физиологические основы адаптации древесных растений к абиотическим факторам среды позволяют определить и рекомендовать для защитного лесоразведения на светло-каштановых почвах Нижнего Поволжья засухоустойчивые виды растений, относящиеся к I группе: *Crataegus pinnatifida* Bunge, *Cr. monogyna* Jacq., *Cr. korolkowii* L. Henry,

Cr. submollis Sarg., *Cr. champlainensis* Sarg., *Cr. arnoldiana* Sarg., *Cr. pringlei* Sarg., *Cr. holmesiana* Ashe., *Cr. douglasii* Lindl., *Cr. flabellata* (Bosc) C. Koch.

Для существования в меняющихся в определенных пределах условиях виды должны быть адаптированы не к строго определенному значению экологических факторов, а к известной амплитуде их изменения. Адаптация достигается разными путями: или широкой экологической пластичностью, или дифференциацией внутри вида различных экологических групп, приуроченных к разным местообитаниям.

Список литературы

1. Бобровская Н.И. Водный режим деревьев и кустарников пустынь. – Л.: Наука, 1985. – 96 с.
2. Волгоградская область: природные условия, ресурсы, хозяйство, население, геоэкологическое состояние: коллективная монография. – Волгоград: Изд-во «Перемена», 2011. – 528 с.
3. Козина О.В. Климат // Волгоградская область: природные условия, ресурсы, хозяйство, население, геоэкологическое состояние (коллективная монография). – Волгоград: Изд-во ВГПУ «Перемена», 2011. – С. 101–116.
4. Кожушко Н.Н. Оценка засухоустойчивости полевых культур. Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям: метод. рук. – Л., 1988. – 10 с.
5. Косулина Л.Г., Луценко Э.К., Аксенова В.А. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. – Ростов-н/Д.: РГУ, 1993. – 240 с.
6. Кулик К.Н., Свинцов И.П., Семенютина А.В. Эколого-экспериментальная интродукция хозяйственно-ценных растений для агролесомелиорации // Доклады РАСХН. – 2004. – № 3. – С. 19–23.
7. Методические указания по семеноведению древесных интродуцентов в условиях засушливой зоны / А.В. Семенютина и др. – М.: Россельхозакадемия, 2010. – 56 с.
8. Сажин А.Н., Кулик К.Н., Васильев Ю.И. Погода и климат Волгоградской области. – Волгоград: ВНИАЛМИ, 2010. – 306 с.
9. Семенютина А.В. Лесомелиорация и обогащение дендрофлоры аридных регионов России: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.04. – Волгоград, 2005. – 46 с.
10. Семенютина А. В. Оценка адаптационной пластичности деревьев и кустарников, интродуцируемых в Поволжье // Флористические и геоботанические исследования в Европейской России: материалы Всерос. науч. конф. – Саратов, 2000. – С. 369–371.
11. Семенютина А.В. Эколого-биологические особенности интродуцированных видов рода *Crataegus* L. и перспективы их использования в Нижнем Новгороде.