
BIOGEOCENOLOGY, GEOBOTANY AND PHYTOCENOLOGY



I. O. Zaitseva 
M. M. Povorotnaya

Dr. Sci. (Biol.), Professor

UDK 581.57+58.087

*O. Honchar Dnipropetrovsk National University,
Gagarin ave, 72, Dnipropetrovsk, Ukraine, 49010*


QUANTITATIVE ASSESSMENT OF THE FUNCTIONAL CONNECTION BETWEEN WATER CONTENT AND HYDROTHERMAL FACTORS OF REPRESENTATIVES OF ACER L. GENERIC COMPLEXES INTRODUCED INTO STEPPE ZONE

Abstract. The paper deals with the opportunities of using the analytical approach in order to solve the task of quantitative assessment of the leaves' water content dependence on temperature and amount of precipitation by the example of ornamental tree and shrub plants – representatives of *Acer* L. generic complexes introduced into Steppe Pridneprovye.

In the drought conditions of steppe zone, the urgent problem in growing of valuable tree and shrub plants is the determination of the required amount of water for irrigation. This value depends on the degree of hydrophilicity of one or another species and on weather conditions throughout the period of vegetation, in particular, on the temperature conditions and amount of precipitation. As a criterion of functional state of plants in the conditions of hydrothermal stress, index of total water content in leaves is used in our work. At the same time, plants of various ecological groups feature the specific level of water content in leaves in optimal conditions of moistening; the higher level is observed for hydrophilic plants, and lower one for drought-resistant plants.

During the investigations long-term and deep droughts were observed in the vegetation period. Data of average air temperature (t_i) and amount of precipitation per ten-day periods (W_i) were used for our analysis. For the mathematical modeling of the effect of these factors on the value of water content in leaves Θ the equation in the form of quadratic function has been developed which described the existing relationship between the parameters studied $\Theta = LW/t$; it also included the ratios reflecting structural and functional peculiarities of plant species under study. Calculated numerical values of a , b and L ratios quantitatively characterize the specificity of species' response to drought and agree well with the data on field resistance of studied species in the steppe zone.

Further studying of extreme point of the function i.e. value of the least amount of water required for life-sustaining activity of various plants, was carried out through partial derivative of the function $\Theta = f(W;t)$ on the temperature, equating it to zero. From the obtained equation $\Theta = LW/t + at - b\sqrt{W}$ have found the expression for calculation of the amount of water required to maintain the minimal water content in leaves for ten-day period, sufficient for the normal life-sustaining activity of plants, at the definite values of precipitation and temperature during the vegetation period: $W_{extr.} = at^2 / L$.

 Tel.: +38097-437-02-76. E-mail: irinza_ldfr@mail.ru

DOI: 10.15421/031503

ISSN 1726-1112. *Ecology and noospherology*. 2015. Vol. 26, no. 1–2

25

Therefore, criterion $W_{extr.}$ determines the low limit of homeostasis of plant tissues of the definite plant species in various temperature conditions. High values of $W_{extr.}$ at optimal temperatures were obtained for species with low resistance to drought such as *A. trautvetteri* (49,1 mm), *A. ginnala* (47,2 mm). Low values of $W_{extr.}$ obtained for *A. pseudoplatanus* (11,4 mm), *A. monspessulanum* (17,4 mm) in the conditions of drought and excess temperatures, evidence resistance of these plants in the steppe zone. In extreme temperature conditions, index $W_{extr.}$ reaches 80–100 mm of moisture per ten-day period in the species with the lowest resistance.

The offered criterion $W_{extr.}$, as an index of functional dependence of water content in leaves on the temperature and amount of precipitation, can be used for predicting the resistance of plants and determination of the required irrigation regime in specific weather conditions of the vegetation period.

Key words: *moisture regime, drought resistance, hydrothermal factors, nonlinear regression, mathematical modeling, introduced plants.*

УДК 581.57+58.087

И. А. Зайцева

д-р биол. наук, проф.

М. Н. Поворотная

*Днепропетровский национальный университет им. О. Гончара,
пр. Гагарина, 72, г. Днепропетровск, Украина, 49010,
тел.: +38097-437-02-76, e-mail: irinza_ldfr@mail.ru*

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ГИДРОТЕРМИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ВОДНЫЙ ОБМЕН ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ РОДА ACER L. В УСЛОВИЯХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ

Аннотация. Рассмотрены возможности использования аналитического подхода в решении задачи количественной оценки зависимости оводненности листьев от температуры и количества осадков на примере интродуцированных в Степное Приднпровье древесных растений рода *Acer* L. Получены значения показателя $W_{экстр.}$ – количества осадков (мм), необходимого для нормального функционирования видов древесно-кустарниковых растений в условиях температурного режима вегетационного периода. Установлена связь рассчитанных критериев с засухоустойчивостью растений, что позволяет прогнозировать реакцию интродуцентов на стрессовые условия произрастания.

Ключевые слова: *водный режим, засухоустойчивость, гидротермические факторы, нелинейная регрессия, древесные интродуценты, степная зона.*

УДК 581.57+58.087

І. О. Зайцева

д-р біол. наук, проф.

М. М. Повортня

*Дніпропетровський національний університет ім. О. Гончара,
пр. Гагаріна, 72, м. Дніпропетровськ, Україна, 49010,
тел.: +38097-437-02-76, e-mail: irinza_ldfr@mail.ru*

КІЛЬКІСНА ОЦІНКА ВПЛИВУ ГІДРОТЕРМІЧНИХ ФАКТОРІВ НА ВОДНИЙ ОБМІН ДЕРЕВНИХ РОСЛИН РОДУ ACER L. В УМОВАХ СТЕПОВОЇ ЗОНИ

Анотація. Розглянуто можливості використання аналітичного підходу у вирішенні задач кількісної оцінки залежності оводненості листя від температури і суми опадів на прикладі інтродукованих у Степове Придніпров'я деревних рослин роду *Acer* L. Розраховано значення показника $W_{екстр.}$ – кількості вологи (мм), необхідної для нормального функціонування окремих видів деревно-чагарникових рослин в умовах певного температурного режиму вегетаційного періоду. Встановлено зв'язок розрахованих критеріїв з посухостійкістю рослин, що дозволяє прогнозувати реакцію інтродуцентів на стресові умови зростання.

Ключові слова: *водний режим, посухостійкість, гідротермічні фактори, нелінійна регресія, деревні інтродуценти, степова зона.*

ВСТУП

Грунтово-кліматичні умови степової зони призводять до формування особливих за своєю структурою та біоекології рослинних угруповань, серед яких переважають ксерофільні трав'янисті рослини. Лісова рослинність знаходиться у певній географічній невідповідності до екологічних умов типових для степової зони плакорних місцезростань, крім окремих інтразональних едафотопів зі своїми мікрокліматичними і едафічними особливостями (Belgard, 1950). Створення штучних деревних насаджень у степовій зоні стикається з певними складностями, серед яких виділяється проблема найбільш оптимального видового і формового складу деревних і чагарникових порід, поглибленого вивчення біологічних та екологічних властивостей рослин, взаємовпливу абіотичних та фітоценотичних факторів на стійкість рослин (Visotski, 1983).

З метою створення довговічних і продуктивних штучних насаджень у степовій зоні, окрім аборигенних видів залучаються деякі інтродуковані породи з інших природних ареалів, які за своїми екологічними вимогами не завжди відповідають ґрунтово-кліматичним умовам району інтродукції (Lo Gullo et al., 2003; Rossi L. et al., 2013). У великих штучних лісових масивах поряд з місцевими породами використовуються й інтродуковані, такі як *Robinia pseudoacacia* L., *Caragana arborescens* Lam., *Fraxinus lanceolata* Borkh., *Gleditsia triacanthos* L., *Juniperus virginiana* L., *Pinus pallasiana* D. Don. Важливу роль в таких насадженнях відіграють види кленів, серед яких найбільш поширені *A. platanoides* L., *A. pseudoplatanus* L., *A. campestre* L., *A. tataricum* L. Рід *Acer* L. характеризується великим видовим і формовим різноманіттям та широкою екологічною амплітудою (Kohn, 1968, 1982), проте більшість кленів у районах природного зростання приурочені до умов помірного та досить вологого клімату, тобто мають мезофітні властивості, і в районі інтродукції характеризуються різним ступенем посухостійкості (Zaitseva, 2004). Тому необхідне визначення перспективності залучення в культуру в умовах степу деревних порід з відповідним екологічним потенціалом.

У зв'язку з цим важливого значення у степовій зоні набуває проблема вивчення посухостійкості рослин, що є видоспецифічною властивістю, а також можливостей прогнозування стану рослин за певних температурних умов і зволоження. Як зазначає О. Л. Бельгард, водний і термічний режим деревних і чагарникових порід у степу є провідним питанням серед фізіологічних проблем степового лісознавства (Belgard, 1971), у зв'язку з чим очевидна актуальність вивчення стійкості та адаптації деревних рослин до несприятливих гідротермічних умов степової зони.

Актуальною проблемою стійкості рослин культурфітоценозів у степовій зоні України є необхідність достатнього для життєдіяльності рослин водопостачання. Ця величина визначається ступенем вологолюбності рослин та погодними умовами під час вегетації. Тому прогностичні оцінки необхідної кількості вологи в залежності від температури і умов зволоження вегетаційного періоду є важливою складовою підтримання життєздатності рослин у посушливих умовах. Як критерій функціонального стану рослин за умов гідротермічного стресу може бути використаний показник оводненості тканин листя. Багатьма дослідниками загальна оводненість тканин використовується як важливий показник водообміну, з яким пов'язані інші фізіологічні процеси та біохімічні реакції рослинних клітин (Díaz-Barradas et al., 2010; Gieger T. et al, 2002). Відомо (Genkel, 1982; Shmatko et al, 1989), що цей показник досить лабільний і варіює у широких межах в залежності від умов вологозабезпеченості, освітлення, температури того середовища, яке формується у місці зростання рослини. В той же час, за оптимального вологозабезпечення для різних за екологічними властивостями рослин притаманний свій певний рівень оводненості, що забезпечує гомеостаз організму.

Метою роботи було визначення найбільш перспективних інтродуцентів роду *Acer* L., оцінка впливу гідротермічних факторів на стан оводненості тканин та розробка

методики кількісного прогнозу потреби у воді видів кленів, які різняться за стійкістю до водного стресу. Особливої актуальності набувають такі дослідження у районах степової зони України з посушливими, часто стресовими умовами під час вегетації.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Об'єктами досліджень були дев'ять видів роду *Acer L.*, інтродукованих у ботанічному саду Дніпропетровського національного університету ім. Олеся Гончара. Досліджувані види належать до секцій *Platanoides* Pax (*A. platanoides L.*, *A. campestre L.*), *Gemmata* Pojark. (*A. pseudoplatanus L.*), *Trilobata* Pojark. (*A. ginnala Maxim.*, *A. semenovii Rgl. et Herd.*, *A. tataricum L.*), *Goniocarpa* Pojark. (*A. monspessulanum L.*), *Rubra* Pax. (*A. saccharinum L.*), *Negundo* (Boehm.) Pax (*A. negundo L.*), походять із різних ботаніко-географічних областей і характеризуються різним ступенем стійкості до посушливих умов Степового Придніпров'я.

Вміст води у тканинах листя визначали за загальноприйнятим методом в динаміці протягом вегетаційного періоду. Проби відбирали подекадно, з травня по вересень. Дослідні рослини на секторах ботанічного саду знаходилися в умовах природного водопостачання і не поливалися. Польову оцінку ступеня посухостійкості проводили методом візуальних спостережень за 5-бальною шкалою, використовуючи оригінальні розробки автора для даних об'єктів (Zaitseva, 2007). Обстеження проводили тричі, з липня по вересень, по мірі розвитку глибокої тривалої посухи. Враховували такі показники, як ступінь тургесцентності листя, наявність опіків та некрозів, пожовтіння і висихання листя, зменшення листкової поверхні (літній листопад).

Погодні умови вегетаційного періоду характеризувалися підвищеною напруженістю гідротермічних факторів – середньомісячні температури перевищували багаторічні дані у травні і серпні на 2,2 °С, вересні – на 2,5 °С, а сума опадів протягом всієї вегетації, за винятком червня, була значно нижчою за норму і становила у квітні, травні, липні та серпні 53, 33, 97 і 87 відсотків до норми. У вересні опади були практично відсутні (0,7 мм за місяць). Впродовж вегетаційного періоду, у травні та серпні, спостерігалися два періоди глибокої тривалої посухи, які представлені на кліматограмі (рис. 1).

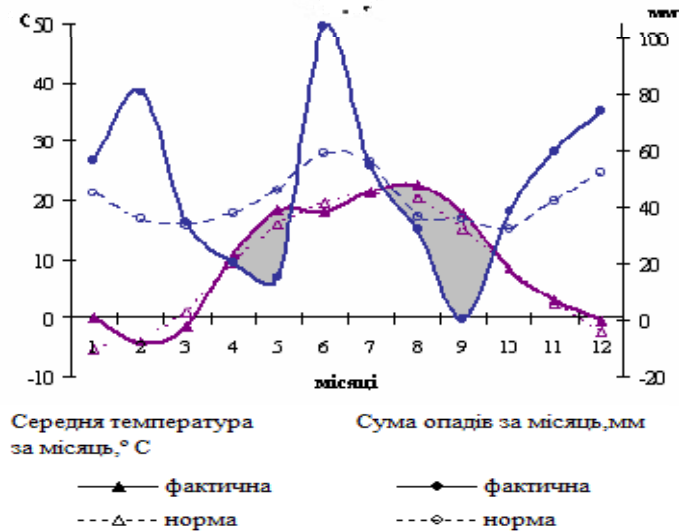


Рис. 1. Кліматограма погодних умов у період досліджень

Для математичного аналізу використовували дані по декадам, які передували кожному відбору проб – середню температуру повітря (t_i) та кількість опадів за декаду (W_i) (табл. 1).

Кліматичні показники за період досліджень

Місяць	Температура, °С				Сума опадів, мм			
	декада			за місяць	декада			за місяць
	1	2	3		1	2	3	
квітень	<u>8,1</u> 7,7	<u>13,0</u> 9,0	<u>11,6</u> 11,6	<u>10,9</u> 9,4	<u>0,0</u> 10	<u>19,2</u> 15	<u>1,2</u> 13	<u>20,4</u> 38
травень	<u>13,5</u> 14,2	<u>17,0</u> 16,6	<u>24,1</u> 17,3	<u>18,2</u> 16,0	<u>14,8</u> 13	<u>0,5</u> 17	<u>0,1</u> 16	<u>15,4</u> 46
червень	<u>18,6</u> 19,1	<u>17,9</u> 19,1	<u>17,5</u> 20,6	<u>18,0</u> 19,6	<u>29,0</u> 14	<u>66,1</u> 27	<u>8,8</u> 18	<u>103,9</u> 5
липень	<u>19,3</u> 20,8	<u>21,4</u> 21,7	<u>23,6</u> 21,3	<u>21,4</u> 21,3	<u>36,9</u> 21	<u>6,4</u> 17	<u>11,4</u> 18	<u>54,7</u> 56
серпень	<u>24,8</u> 21,6	<u>22,1</u> 20,9	<u>21,5</u> 19,3	<u>22,8</u> 20,6	<u>0,1</u> 9,0	<u>27,6</u> 13,0	<u>4,6</u> 15,0	<u>32,3</u> 37
вересень	<u>17,9</u> 17,6	<u>19,1</u> 15,2	<u>16,6</u> 13,0	<u>17,8</u> 15,3	<u>0,0</u> 15	<u>0,7</u> 10	<u>0,0</u> 12	<u>0,7</u> 37

Примітка: у чисельнику – фактичні значення середньодекадної температури та суми опадів за декаду; у знаменнику – середньобогаторічні дані (норма).

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Аналіз процесу інтродукції кленів у ботанічному саду ДНУ показав (Zaitseva, Dolgova, 2010), що на початку формування дендрологічної колекції, у середині минулого сторіччя, в колекції нараховувалося 15 видів і 5 форм кленів. Відбувалося поступове зменшення кількості екземплярів і таксонів. Найменш стійкими виявилися види *A. betulifolium* Max., *A. mono* L., *A. palmatum* Thunb., *A. rubrum* L., *A. saccharum* March., які були висаджені в 3–5 екз. (*A. rubrum* – 11 екз.) і випали з колекції впродовж 20–25-ти років після посадки. Низьку стійкість в районі інтродукції показали також *A. ginnala* Max. і *A. trautvetteri* Medw., кількість екземплярів яких зменшилася в 5 разів у першій період культивування і становила відповідно 5 і 1 екз. Кількість екземплярів *A. ginnala* надалі знижується, і на теперішній час із старих посадок зберіглося тільки по одному дереву *A. ginnala* і *A. trautvetteri*, що свідчить про недостатню їх стійкість в районі інтродукції.

Природні ареали усіх цих видів знаходяться в регіонах з підвищеною вологістю клімату – коефіцієнт зволоженості в Японії становить 5,8–6,3, на Далекому Сході – 3,8–4,1, на Кавказі – 3,5–4,8, в Атлантичному регіоні Північної Америки – 1,0–1,5, що помітно перевищує цей показник для Степового Придніпров'я (0,8). Мінімальні температури в окремих районах природного зростання найменш стійких видів дорівнюють або перевищують цей показник для Степового Придніпров'я. Незважаючи на те, що клени з цих районів пристосовані до низьких зимових температур, вони показали незадовільний результат при інтродукції. Малостійкими виявилися і всі декоративні форми кленів з Атлантичного регіону Північної Америки.

Зниження кількості екземплярів середземноморського виду *A. monspessulanum*, середньоазійського виду *A. semenovii* та далекосхідного виду *A. ginnala* може бути наслідком несприятливого розташування в щільних насадженнях у затінку на секторах дендрарію ботанічного саду, так як ці види на відміну від інших видів роду являються світлолюбними.

За останні роки повторно інтродуковані *A. mono* і *A. palmatum*. Колекція поповнилася новими видами кленів: *A. laetum* С.А.Мей., *A. velutinum* Bois. і *A. ibericum* Vieb. (Кавказ) *A. mandshuricum* Maxim. (Далекий Схід), *A. cissifolium* K. Koch. (Японія), *A. hersii* Rehd. (Центр. Китай), які можуть бути недостатньо стійкими у Степовому Придніпров'ї, зважаючи на результати аналізу динаміки складу колекції роду *Acer* L. в ботанічному саду ДНУ.

Таким чином, попередні оцінки екологічного потенціалу видів, що залучаються в колекцію, за критеріями ботаніко-географічного походження та еокліматичної відповідності, дають важливу інформацію щодо прогнозування успішності

інтродукційних випробувань видів роду *Acer L.* в посушливих умовах степової зони, проте являються недостатніми для точного кількісного прогнозу стану рослин при дії певних гідротермічних факторів вегетаційного періоду в даному районі інтродукції. З цією метою нами запропоновано математичну модель, яка описує взаємозв'язок оводненості тканин листя та погодних факторів температури і зволоженості, і базується на експериментальних даних динаміки вмісту води у листках досліджуваних видів впродовж вегетаційного періоду.

Поставлене завдання ускладнюється тим, що значення температури повітря (t , °C) і кількості опадів (W , мм) під час спостережень в умовах польового досліджування змінювалися випадково. Ці обставини обмежують застосування звичайних емпірико-статистичних методів для оцінки впливу t і W внаслідок таких причин, як різна спрямованість впливу одного з факторів на коефіцієнт кореляції з іншим фактором; неможливість проведення двохфакторного експерименту у контрольованих модельних дослідках з деревно-чагарниковими рослинами; неоднозначність рішень при регресійному аналізі, для чого виникає необхідність графічної інтерпретації функції двох змінних у трьохмірному просторі.

У зв'язку з цим найбільш доцільним виявляється інший шлях вирішення задачі, який використовується в математичному аналізі біосистем (Kutlakhmedov, 1985) – евристично розробити рівняння, яке буде відображати існуючий взаємозв'язок вивчаємих параметрів. Пошук такого рішення, його реалізація і зіставлення отриманих результатів з показниками стійкості рослин представлені в даній роботі.

Оводненість листя визначається головними факторами: екзогенними – температурою повітря t і кількістю опадів W та ендогенними – структурно-функціональними особливостями листка в онтогенезі. Функціональний зв'язок між оводненістю тканин Θ та цими факторами може бути представлений за аналогією до рівняння стану для газів $P = RT/V$, як функція двох змінних:

$$\Theta = f(t; W) \quad (1)$$

$$\Theta = LW/t, \quad (2)$$

де Θ – оводненість листя, %, яка пропорційна W і обернено пропорційна t ; W – кількість опадів, мм; t – температура повітря, °C; L – коефіцієнт пропорційності.

Для більш точного описання реального стану оводненості тканин, необхідно ввести коефіцієнти, які відображають біологічні (структурно-функціональні) особливості досліджуваних видів рослин, використовуючи для цього аналогію поправок і доповнень у рівнянні Ван-дер-Ваальса по відношенню до вихідного рівняння стану газів. В результаті з рівняння (2) отримуємо:

$$\Theta = LW/t + at - b\sqrt{W}. \quad (3)$$

Коефіцієнт a відбиває специфічні для кожного виду структурно-фізіологічні особливості, які лежать в основі механізмів адаптації до водно-температурного стресу, і проявляються у ознаках ксероморфності листя, інтенсивності транспірації, ступеню жаростійкості листя, інтенсивності ланок метаболізму, компартаменталізації води у клітинах, осмотичних властивостей протопласту клітин. Коефіцієнт a перш за все пов'язаний з температурним фактором і здійснює найбільш помітний вплив на величину оводненості тканин, що відображається у вигляді добутку at у рівнянні (3).

Коефіцієнт b відбиває ті механізми структурно-функціональної організації тканин, які забезпечують певний, найбільш оптимальний для кожного виду рівень оводненості за умов достатнього або навіть надлишкового водопостачання. В якості таких механізмів можна, наприклад, розглядати обмеження швидкого апопластного радіального транспорту води поясками Каспарі на рівні ендодерми кореня, або регулювання енергозалежних процесів формування осмотичного градієнту у тканинах і органах рослин. Коефіцієнт b пов'язаний переважно з опадами і меншою мірою впливає на величину оводненості, порівняно з коефіцієнтом a , що відображається у вигляді добутку $b\sqrt{W}$ з від'ємним знаком.

Після перетворень отримуємо квадратичну функцію

$$\frac{\Theta t}{W} = L + \frac{at^2}{W} - \frac{bt}{W^{1/2}}, \quad (4)$$

що аналогічна рівнянню

$$y_i = ax_i^2 - bx_i + L. \quad (5)$$

Таким чином, залежність змінних t , W і Θ можна виразити у вигляді квадратичної функції узагальнених змінних y_i , до якої включені t , W , Θ , та змінної x_i , до якої включені t , W :

$$x_i = \frac{t_i}{W_i^{1/2}} \text{ и } y_i = \frac{\Theta_i t_i}{W_i}. \quad (6)$$

Використовуючи експериментальні дані з оводненості листа Θ_i по кожному відбору проб, розраховували узагальнені змінні y_i і x_i . Отримали парні значення y_i і x_i для кожного виду, відповідно до кількості відборів проб. Розташували їх у порядку зростання значень x_i , отримали криві, які добре описуються квадратичною залежністю. Криві апроксимували квадратичною функцією ($R^2=0,92-1,00$). В результаті апроксимації отримали числові значення коефіцієнтів a , b та L (табл. 2). Особливо слід відмітити, що для всіх досліджуваних видів були отримані від'ємні значення коефіцієнта b , що підтверджує наше припущення про механізми обмеження надходження води при надлишковому зволоженні.

Таблиця 2

Значення $W_{екстр.}$ при різних температурах та ступінь посухостійкості рослин кленів

Вид	Коефіцієнти квадратичної регресії узагальнених змінних y_i і x_i			$W_{екстр.}$ мм за декаду		Посухо-стійкість, бали
	L	a	b	$t = 19,6^\circ\text{C}$	$t = 24,8^\circ\text{C}$	
<i>A. platanoides</i>	0,3661	0,0354	-0,124	37,1	59,4	4
<i>A. pseudoplatanus</i>	1,8482	0,0548	-0,511	11,3	18,2	5
<i>A. campestre</i>	0,6686	0,0382	-0,184	21,9	35,1	5
<i>A. tataricum</i>	0,4128	0,0330	-0,128	30,7	49,1	5
<i>A. semenovii</i>	0,6230	0,0393	-0,195	24,2	38,8	5
<i>A. ginnala</i>	0,2937	0,0361	-0,0981	47,2	75,6	3
<i>A. monspessulanum</i>	0,9900	0,0449	-0,279	17,4	27,9	5
<i>A. trautvetteri</i>	0,3379	0,0432	-0,125	49,1	78,6	3
<i>A. saccharinum</i>	0,4662	0,0340	-0,117	28,0	44,8	4
<i>A. negundo</i>	1,3887	0,0517	-0,3689	14,3	22,9	5

Коефіцієнти a , b та L кількісно характеризують видову специфічність реакції рослин на посуху, що дає можливість провести порівняльний аналіз адаптивних властивостей рослин, різних за стійкістю до водно-термічного стресу. В цілому коефіцієнти добре узгоджуються з результатами проведених нами раніше досліджень з оцінки водообмінних процесів та стійкості рослин (Zaitseva, 2004, 2006, 2006a). Було проведене подальше вивчення отриманої функціональної залежності, а саме вивчалися точки екстремуму функції, тобто величини найменшої оводненості, достатньої для нормального функціонування того чи іншого виду рослини. При фіксованій величині W оводненість тканин досягає свого мінімуму у точці $t_{екстр.}$

Дослідження точки екстемуму проводили з використанням рівняння (4) через частну похідну функції $\Theta = f(W; t)$ по температурі. Похідну прирівнювали нулю, оскільки похідну беремо у точці мінімуму:

$$\frac{\partial \Theta}{\partial t} = -\frac{LW}{t^2} + a = 0. \quad (7)$$

За рівнянням (7) можна розрахувати значення кількості опадів, необхідне для підтримання мінімуму оводненості для нормальної життєдіяльності рослини, при певному значенні температури повітря під час вегетації:

$$W_{\text{екстр}} = \frac{at^2}{L}. \quad (8)$$

Рівняння (8) пов'язує між собою незалежні змінні W і t через коефіцієнти a і L . Цей зв'язок також можна виразити через комбінацію коефіцієнтів, включаючи коефіцієнт b і використовуючи квадратичну залежність (5). Але в даному аналізі ми обмежуємося рівнянням (8), яке можна трактувати як мінімальну кількість опадів, потрібну рослині для нормального функціонування (без необхідності включення активного енергозалежного транспорту води) за умов певного температурного режиму в період вегетації.

Таким чином, критерій $W_{\text{екстр}}$ визначає нижню межу гомеостазу функціонування рослинних тканин у тих чи інших температурних умовах. Нижчі значення $W_{\text{екстр}}$ свідчать про більшу стійкість рослини до посухи, особливо за умов високих температур. Результати розрахунку показника $W_{\text{екстр}}$ наведені у таблиці 2.

Як заданий параметр було використано два середньодекадних значення температури – за першу декаду липня з помірними, дещо нижчими за норму температурами, та за першу декаду серпня з найбільш високими температурами за сезон. У першому випадку, при $t = 19,6$ °С, складаються сприятливі для рослин температурні умови, у другому випадку, при $t = 24,8$ °С, яка перевищує норму на 3,2 °С, температурний фактор має стресовий для рослин характер. Таким же чином оцінювали стресовий характер температурного режиму у польовому досліді І. Г. Шматко та ін. (Shmatko, 1989), коли температура під час досліджень у травні і червні перевищувала середньобагаторічну норму на 2–3 °С, що суттєво відбивалося на розвитку зернових культур.

Представлені у табл. 2 дані показують, що у всіх видів, незалежно від ступеню стійкості, більшою чи меншою мірою підвищується потреба у водопостачанні для забезпечення нижньої межі нормального функціонування за умов високої температури. Показник $W_{\text{екстр}}$, розрахований у точці екстремума функції, найбільш повно розкриває адаптивні можливості досліджуваних видів. Такі отримані аналітичним шляхом оцінки збігаються з комплексними оцінками посухостійкості рослин, які були отримані нами з використанням фізіолого-біохімічних методів (Zaitseva, 2006a) і шляхом візуальних спостережень (Zaitseva, 2007).

За оптимальної температури найбільша кількість опадів необхідна таким малостійким видам, як *A. trautvetteri* (49,1 мм), *A. ginnala* (47,2 мм). Невелика кількість вологи достатня для більш посухостійких видів *A. pseudoplatanus* (11,3 мм), *A. monspessulanum* (17,4 мм). За екстремальних температурних умов найбільш суттєво збільшується потреба у водозабезпеченні мало посухостійких видів – наприклад, у *A. trautvetteri* показник $W_{\text{екстр}}$ досягає 78,6 мм, *A. ginnala* – 75,6 мм. У посухостійких видів значення $W_{\text{екстр}}$ підвищуються не більше ніж на 8–10 мм.

ВИСНОВКИ

Розроблений новий підхід до оцінки посухостійкості рослин, з використанням рівняння стану оводненості тканин, дає можливість спростити і поглибити регресійний аналіз залежності водонасиченості тканин від неконтрольованих зовнішніх факторів – температури і опадів під час вегетації.

Отримані нові інтегральні характеристики показника $W_{\text{екстр}}$ добре узгоджуються з комплексними оцінками посухостійкості на прикладі інтродукованих видів кленів і можуть бути використані як кількісний критерій витривалості рослин у посушливих умовах степової зони.

Використання критерію $W_{\text{екстр}}$ як показника функціональної залежності оводненості тканин від температури і кількості опадів, дозволяє прогнозувати

фізіологічний стан рослин на основі даних гідротермічного режиму під час вегетації та визначити необхідний режим поливу для різних за посухостійкістю рослин.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Belgard, A. L., 1950.** Lesnaja rastitel'nost' jugo-vostoka USSR [Forest vegetation of the south-east of Ukrainian SSR]. Kiev University Press, Kiev (in Russian).
- Belgard, A. L., 1971.** Stepnoe lesovedenie [The Steppe Silvics]. Forest. Industry, Moscow (in Russian).
- Diaz-Barradas, M. C., Zunzunegui, M., Ain-Lhout, F. et al., 2010.** Seasonal physiological responses of *Argania spinosa* tree from Mediterranean to semi-arid climate. *Plant and Soil*. 337 (1-2), 217–321.
- Genkel, P. A., 1982.** Fiziologija zharo- i zasuhoustojchivosti rastenij [Physiology of Heat and Drought Resistance of Plants]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Gieger, T., Frank, M., 2002.** Effects of deformation and stress on biomass partitioning and water relations of *Quercus robur* and *Quercus petraea*. *Basic and Applied Ecology*. 3(2), 171–181.
- Heilmeier, H., Erhard, M., Wartinger, A., Brinckmann, E., Horn, R., Schulze, E.-D., 2001.** Biomass partitioning in response to soil drought: A pot experiment with *Prunus dulcis* trees during four years. *Basic and Applied Ecology*. 2(2), 165–175.
- Kohno, M. A., 1968.** Introdukcija kleniv na Ukraini [Maple's introduction in Ukraine]. Naukova Dumka, Kiev (in Ukrainian).
- Kohno, N. A., 1982.** Kleny Ukrainy [Maples of Ukraine]. Naukova Dumka, Kiev (in Russian).
- Kutlakhmedov, Yu. A., 1985.** Primenenie teorii nadezhnosti v radiobiologii mnogokletochnyh sistem [Application of the Theory of Reliability in Radiobiology of Multicellular Systems]. *Reliability of Biological Systems*, Naukova Dumka, Kiev, 3–17 (in Russian).
- Lo Gullo, M. A., Salleo, S., Rosso, R., Trifilò, P., 2003.** Drought resistance of 2-year-old saplings of Mediterranean forest trees in the field: relations between water relations, hydraulics and productivity. *Plant and Soil*. 250(2), 259–272.
- Mahouachi, J., Socorro, A. R., Talon, M., 2006.** Responses of Papaya Seedlings (*Carica Papaya* L.) to water stress and re-hydration: growth, photosynthesis and nutrient imbalance. *Plant and Soil*. 281(1-2), 137–146.
- Rossi, L., Sebastiani, L., Tognetti, R. et al., 2013.** Tree-ring wood anatomy and stable isotopes show structural and functional adjustments in olive trees under different water availability. *Plant and Soil*. 372(1-2), 567–579.
- Shmatko, I. G., Grigoryuk, I. A., Shvedova, O. E., 1989.** Ustojchivost' rastenij k vodnomu i temperaturnomu stressam [Plant Resistance to Water and Temperature Stresses]. Naukva Dumka, Kiev (in Russian).
- Vysotsky, G. N., 1983.** Zashhitnoe lesorazvedenie [Protective wood cultivation]. Naukva Dumka, Kiev (in Russian).
- Zaitseva, I. O., 2004.** Dynamika vodoobminnih procesiv rodu *Acer* L. u zv'jazku z ih posuhostojkistju [Dynamics of Water Exchange Processes of *Acer* L. Genus in Connection with their Drought Resistance]. DNU newsletter. "Biology. Ecology" Series. 12 (1), 54–61 (in Ukrainian).
- Zaitseva, I. A., 2006.** Vodnyj balans rastenij semejstva Saxifragaceae Juss. v uslovijah Stepnogo Pridneprov'ja [Water Balance of Plants of Saxifragaceae Juss. Family in the Conditions of Steppe Pridneprovye]. DNU newsletter. "Biology. Ecology" Series. 14(2), 72–78 (in Russian).
- Zaitseva, I. A., 2006(a).** Skorost' vodootdachi kak kriterij zasuhoustojchivosti rastenij-introducentov [Rate of Water Yield as a Criterion of Drought Resistance of Introduced Plants]. *Materials of International Scientific Conference "Allelopathy and Modern Biology"*, Kiev, 223–227 (in Russian).
- Zaitseva, I. A., 2007.** Ocenka polevoj zasuhoustojchivosti drevesnyh introducentov [Assessment of Field Drought Resistance of Introduced Tree Species]. *Collection of scientific papers "Faltz Fein Readings"*, Kherson, 128–131 (in Russian).
- Zaitseva, I. O., Dolgova, L. G., 2010.** Fiziologo-biohimichni osnovi introdukcii derevnyh roslin u Stepovomu Pridniprovi [Physiological and biochemical basis of introduction of woody plants in The steppe Prydniprovia: monograph]. Publisher Dniepropetrovsk. Nat. University Press (in Ukrainian).

Стаття надійшла в редакцію: 18.03.2015

Рекомендує до друку: д-р с.-г. наук, проф. А. В. Боговін