

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТОВОГО АППАРАТА НЕКОТОРЫХ СОРТОВ КОСТОЧКОВЫХ КУЛЬТУР – ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PRUNUS* (СЕМЕЙСТВО ROSACEAE JUSS.)

© 2023

Кавеленова Л.М.¹, Петрова А.Б.¹, Янков Н.В.¹, Антипенко М.И.², Минин А.Н.²

¹Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королёва
(г. Самара, Российская Федерация)

²Научно-исследовательский институт садоводства и лекарственных растений «Жигулёвские сады»
(г. Самара, Российская Федерация)

Аннотация. Для семейства Розоцветные (Rosaceae Juss.), входящего в группу семейств с наибольшим видовым обилием, одним из крупнейших родов является род *Prunus*, который, по данным Catalog of Life, насчитывает 395 видов, 16 подвидов, 55 вариаций. В различных источниках для этого рода указывается от 250 до 400 видов деревьев и кустарников, широко распространенных в северной умеренной зоне, субтропических и тропических регионах, от лесов до пустынь, в высотных диапазонах от уровня моря до альпийских зон. В Самарской области среди 67 видов древесных розоцветных насчитывается 30 аборигенных и 36 видов-интродуцентов (адвентивных и дичающих). Род наиболее распространен в умеренной зоне Северного полушария, широко представлен в Северной Америке, Европе и Северной Азии, включает ряд культивируемых видов, имеющих глобальное экономическое значение. Активное вовлечение межвидовой гибридизации между представителями рода *Prunus* рассматривается специалистами в качестве определяющего фактора эволюционного развития его видового разнообразия, проявившегося в появлении ряда гибридных видов, которые оказались способными успешно преодолевать воздействия абиотических стрессоров в процессе расширения ареалов, формировании культивируемых видов косточковых культур и их сортового многообразия. В последние десятилетия характеристики листьев завоевали важное место в исследовательских программах экологии растений в качестве значимых индикаторов различных аспектов роста, размножения и функций растительного организма, использования воды, питательных веществ, адаптации к изменениям окружающей среды, включая прогнозируемые климатические изменения. Показатели листьев наиболее доступны для изучения на протяжении практически всего вегетационного периода, могут оцениваться достаточно быстро, без привлечения дорогостоящего оборудования; процедура скрининга показателей листового аппарата хорошо стандартизована. Объединение усилий исследователей привело к созданию больших и полных баз данных признаков листового аппарата по различным видам растений. Для листьев 15 сортов косточковых культур (черешня Олечка, Черноокая, Калинка, Ньюша, Первинка; абрикос Самарский, Янтарь Поволжья; слива русская Долгожданная, Консервная, Великанша, Нарядная, Компотная, Лунная; слива домашняя Дачная, Дочь Евразии) анализируются количественные показатели, определенные для образцов, отбирившихся в июле 2020, 2021 и 2022 гг. С целью визуализации возможных особенностей листового аппарата в группах сортов различных плодовых культур использовано построение точечных диаграмм с ограничением области нахождения для каждой группы точек. Данный прием позволил выявить как наличие обособленных групп точек, соответствующих одним показателям листьев отдельных косточковых, так и перекрывание соответствующих диапазонов других показателей значений. Вероятно, данная картина является отражением определенной эколого-физиологической неоднородности в группах сортов косточковых, представляющих собой культивируемые гибриды сложного происхождения.

Ключевые слова: семейство Rosaceae; род *Prunus*; Самарская область; культивируемые гибриды; сорта косточковых; слива русская; слива домашняя; абрикос; черешня; климат; абиотические стрессоры; Среднее Поволжье; лист; масса единицы площади листа; оводненность; зола; фотосинтетические пигменты.

CONCERNING STRUCTURE-FUNCTIONAL FEATURES OF THE LEAF APPARATUS OF SOME STONE CROPS VARIETIES BELONGING TO *PRUNUS* (ROSACEAE JUSS.) GENUS

© 2023

Kavelenova L.M.¹, Petrova A.B.¹, Yankov N.V.¹, Antipenko M.I.², Minin A.N.²

¹Samara National Research University (Samara, Russian Federation)

²Research Institute of Horticulture and Medicinal Plants «Zhigulevskie Sady» (Samara, Russian Federation)

Abstract. For the Rosaceae family (Rosaceae Juss.), which is part of the group of families with the highest species abundance, one of the largest genera is the *Prunus* genus, which, according to the Catalog of Life, includes 395 species, 16 subspecies, 55 variations. Various sources for this genus indicate from 250 to 400 species of trees and shrubs widely distributed in the northern temperate zone, subtropical and tropical regions, from forests to deserts, in altitude ranges from sea level to alpine zones. In the Samara Oblast, among 67 species of woody Rosaceae, there are 30 native and 36 introduced species (adventitious and wild). The genus is most widespread in the temperate zone of the

Northern Hemisphere, is widely represented in North America, Europe and Northern Asia, and includes a number of cultivated species of global economic importance. The active involvement of interspecific hybridization between representatives of the *Prunus* genus is considered by experts as a determining factor in the evolutionary development of its species diversity, which manifested itself in the appearance of a number of hybridogenic species that were able to overcome successfully the effects of abiotic stressors in the process of expanding ranges, the formation of cultigenic species of stone crops and their varietal diversity. In recent decades, the characteristics of leaves have gained special place in the research programs of plant ecologists as significant indicators of various aspects of growth, reproduction and functions of the plant organism, water use, nutrients, adaptation to environmental changes, including projected climatic changes. Leaf indicators are the most accessible for study throughout almost the entire growing season, they can be evaluated quickly enough, without involving expensive equipment, the screening procedure for leaf apparatus indicators is well standardized. The combined efforts of researchers led to the creation of large and complete databases of leaf apparatus features for various plant species. For the leaves of 15 varieties of stone crops (cherry Olechka, Chernookaya, Kalinka, Nyusha, Pervinka; apricot Samara, Yantar Povolzhya; Russian plum Dolgozhdanaya, Konservnaya, Velikansha, Naryadnaya, Kompotnaya, Lunnaya; domestic plum Dachnaya, Doch Eurasii) quantitative indicators determined for samples selected in July 2020, 2021 and 2022 are analyzed. In order to visualize the possible features of the leaf apparatus in groups of varieties of various fruit crops, the construction of dot diagrams with a limited area of location for each group of points was used. This technique made it possible to identify both the presence of separate groups of points corresponding to one indicator of the leaves of individual stone fruits, and the overlap of the corresponding ranges of other indicators of values. Probably, this picture is a reflection of a certain ecological and physiological heterogeneity in groups of stone fruit varieties, which are cultigenic hybrids of complex origin.

Keywords: Rosaceae family; *Prunus* genus; Samara Oblast; cultigenic hybrids; stone fruit varieties; Russian plum; domestic plum; apricot; sweet cherries; climate; stress; Middle Volga region; leaves; leaf mass per area unit; water content; ash; photosynthetic pigments.

Введение

Семейство Розоцветные (Rosaceae), включающее, по итогам современных исследований, в том числе основанных на методе секвенирования генома, от 91 до 133 родов, от 1966 до 6028 видов [1; 2, p. 1–18; 3, p. 129–146; 4; 5, p. 617–628], входит в группу семейств с наибольшим видовым обилием (по некоторым источникам, ему принадлежит в этом условном рейтинге 19-е место). По данным Catalog of Life [1], в семействе Rosaceae выделяют 3 подсемейства: Amygdaloideae (66 родов, 1842 вида, 80 подвидов, 270 вариаций), Dryadoideae (4 рода, 31 вид, 11 подвидов, 9 вариаций), Rosoideae (36 рода, 4155 вида, 143 подвида, 314 вариаций, 1 форма) [1]. Филогенетические отношения внутри семейства Rosaceae активно изучаются и наиболее полно представлены в исследованиях Поттера [2, p. 129–146]. Помимо таксономического разнообразия, семейство отличается различием жизненных форм своих представителей, от травянистых одно- и многолетников до кустарничков, кустарников, деревьев; ареалы этих растений, главным образом, приурочены к условиям умеренного климата [2, p. 1–18]. Что касается древесных представителей семейства, по данным Т.И. Плаксиной (2001) [6, с. 147–154], в Самарской области семейство Rosaceae представлено древесными растениями 13 родов, 19 видов (аборигенных 16 видов, интродуцентов 3 вида). По данным А.А. Устиновой с соавт. (2007) [7, с. 106–120], в Самарской области семейство Rosaceae насчитывает порядка 90 видов и 23 рода. Из них древесных 12 родов, 41 вид (аборигенных 25 видов, интродуцентов 16 видов). По данным С.В. Саксонова (2012) [8], семейство Rosaceae в Самарской области насчитывает порядка 106 видов и 32 рода, или 5,6% видового и 5% родового состава флоры Самарской области. Среди розоцветных большую часть насчитывают древесные растения – 67 вида и 22 рода. Из 67 видов древесных розоцветных в Самарской области насчитывается

30 видов аборигенных и 36 видов интродуцентов (адвентивных и дичающих) [9, с. 174–180].

Одним из крупнейших родов, относящихся к семейству Розоцветные, является род *Prunus* (подсемейство Amygdaloideae, семейство Rosaceae), который, по данным Catalog of Life, насчитывает 395 видов, 16 подвидов, 55 вариаций [1]. В различных источниках для этого рода указывается от 250 до 400 видов деревьев и кустарников, широко распространенных в северной умеренной зоне, субтропических и тропических регионах [10, p. 397–408], произрастающих в различных биомах, от лесов до пустынь, а также в высотных диапазонах от уровня моря до альпийских зон. Род наиболее распространен в умеренной зоне Северного полушария, широко представлен в Северной Америке, Европе и Северной Азии. Это, в сочетании с тем фактом, что все культивируемые виды, имеющие глобальное экономическое значение, возникли и в основном выращиваются в регионах с умеренным климатом, привело к тому, что даже среди многих ботаников сложилось мнение о роде *Prunus* как таксоне исключительно северного умеренного климата. Тем не менее около 75 видов имеют тропическое и субтропическое распространение, в том числе около 45–50 видов в Южной и Юго-Восточной Азии, около 25 в Центральной и Южной Америке и один или два в Африке к югу от Сахары. Представители рода – листопадные или вечнозеленые деревья или кустарники с очередными простыми листьями с зубчатыми или цельными краями и листопадными прилистниками. Почти все виды имеют на листьях железы, но детали их морфологии значительно различаются у разных видов. Обычно они присутствуют в количестве от одной до нескольких пар, но иногда поодиночке или отсутствуют. Их можно обнаружить на черешке, нижней поверхности или краю пластинки, обычно возле основания, они варьируются от довольно заметных до относительно

незаметных и могут быть плоскими, полыми или подушковидными [11, p. 1–115].

Род *Prunus* L. включает большое количество видов древесных плодов, известных как «косточковые», поскольку семена заключены в твердый одревесневший эндокарпий, похожий на камень. Съедобной частью плода является сочный мезокарпий, хотя в род входят и орехоплодные (миндаль *P. dulcis* Miller). Ведущими возделываемыми видами косточковых являются персик и нектарин (*P. persica* L.), слива европейская (*P. domestica* L.), слива японская (*P. salicina* Lindl.), вишня (*P. cerasus* L.), черешня (*P. avium* L.), абрикос (*P. armeniaca* L.) и упомянутый выше миндаль. Большинство видов *Prunus*, используемых в коммерческом производстве, представляют собой лишь небольшую часть генетического разнообразия, сосредоточенного внутри вида. Современные сорта косточковых культур с ограниченной базой зародышевой плазмы, но с высоким качеством плодов, продуктивностью и превосходными эксплуатационными характеристиками обычно вытесняют сорта местных рас, которые, однако, отличаются большей устойчивостью к местным биотическим и абиотическим стрессовым факторам [12, p. 337–340; 2, p. 1–18; 13, p. 307–348].

Классические представления ученых [14, с. 268–326; 15, с. 824–844] о возможности появления видов рода *Prunus* в составе третичной флоры и роли Восточноазиатского центра происхождения древесных видов тургайской флоры как первичного, при последующей миграции видов рода *Prunus* из Восточной Азии в другие районы Северной Евразии и Северной Америки, впоследствии были подтверждены в процессе активного изучения филогенетических взаимоотношений, гибридизации и эволюции рода *Prunus* [16, с. 100–125; 17, p. 797–807; 18, p. 322–332; 19, с. 44–58; 20; 10, p. 397–408]. Было подтверждено мнение о том, что межвидовая гибридизация между представителями рода *Prunus* в значительной мере явилась определяющим фактором эволюционного развития его видового разнообразия. При необходимости адаптации к динамичным и масштабным процессам в окружающей среде, включая длительные глобальные изменения климатических условий, отдаленная гибридизация способствовала более активному проявлению изменчивости, в значительно большем объеме поставляя материал для естественного отбора. Результатом стало появление целого ряда новых гибридогенных видов, которые оказались способны успешно преодолевать воздействия абиотических стрессоров в процессе расширения ареалов. Говоря в качестве примера о видах, распространенных в Самарской области, мы можем обратиться к мнению Г.В. Еремина, который утверждает, что в области соприкосновения Среднеазиатского и Переднеазиатского генцентров «...также возникли первичные виды, получившие в дальнейшем распространение в более северных степных регионах: терн – *P. spinosa* (*P. cerasifera* × *P. microcarpa* × *P. incana*), миндаль низкий (бобовник) – *P. nana* (*P. scoparia* × *P. incana*), вишня степная – *P. fruticosa* (*P. canescens* × *P. mahaleb*)» [19, с. 44–58].

Отдаленная гибридизация, включая интрогрессивную, сыграла ведущую роль в происхождении культивируемых видов косточковых культур и формировании их сортового многообразия [16, с. 100–125; 21, с. 250–272]. «...Общеизвестно, что культивируемыми являются такие виды косточковых культур, как слива домашняя *P. domestica*, вишня обыкновенная – *P. cerasus*, абрикос черный – *P. dasycarpa*, слива русская – *P. rossica*» [19, с. 44–58]. «Фактически слива русская *P. rossica* Erem. – вид гибридогенный и является сборным видом, полиморфизм сортов которого связан с участием в его происхождении нескольких видов рода *Prunus* L. – сливы китайской, уссурийской, американской, алычи, абрикоса черного и обыкновенного, микровишни низкой» [22, с. 98–102].

В Самарской области, по данным Т.И. Плаксиной (2001) род *Prunus* насчитывает 1 вид (*Prunus spinosa* L.). По данным А.А. Устиновой с соавт. (2007), род *Prunus* насчитывает 3 вида (*Prunus domestica* L., *Prunus spinosa* L., *Prunus stepposa* Kotov.); по данным С.В. Саксонова (2012), он представлен 4 видами (*Prunus cerasifera* Ehrh., *Prunus domestica* L., *Prunus insititia* L., *Prunus spinosa* L.) [9, с. 174–180; 10, p. 397–408; 20; 5].

Ряд распространенных в культуре сортов розоцветных был выведен в результате многовекового тщательного отбора и селекции, при этом, как указано выше, некоторые из наиболее востребованных плодовых культур имеют гибридогенное происхождение. Косточковые, как правило, представлены достаточно крупными многолетними древесными растениями с протяженной ювенильной фазой, что несколько замедляет работу по классической селекции и генетическому анализу. Тем не менее многочисленные современные сорта розоцветных характеризуются устойчивым ростом, значительной урожайностью и устойчивостью к распространенным биотическим и абиотическим стрессам. Специалисты отмечают, что методы селекции, которые позволили получить сегодня лучшие сорта, сравнительно мало продвинулись вперед, однако сам мир существенно изменился, поставив новые задачи для устойчивого и прибыльного, но экологически совместимого производства, в связи с чем прослеживается тенденция ограничения использования воды, электроэнергии, рабочей силы. Эффективные фумиганты и фунгициды вышли из употребления, и теперь их традиционное использование ограничено. Ландшафт вредителей и патогенов постоянно меняется, меняясь под воздействием изменений климата и распространения человеческой популяции. Несмотря на все это, ежегодно увеличивается потребительский спрос на плодовую продукцию идеального вида, с превосходными вкусовыми и полезными свойствами [2, p. 1–18]. Согласно данным выполненного в 2009 г. анализа направлений работы селекционеров различных стран, участвующих в исследовательских программах, был выявлен своеобразный рейтинг показателей, которым придавалось особое значение. Для всех исследованных культур розоцветных, за исключением морошки, наиболее важной категорией, которая отбиралась или использовалась при скрининге родителей и потомства, оказалась устойчивость к болезням (20 се-

лекционных программ), за ней следовали качество плодов (19), продуктивность плодовых культур (10), архитектура/развитие растений и другие признаки (9). Устойчивость к абиотическим стрессам была отмечена только в 7 селекционных программах и была представлена как зимостойкость и жароустойчивость. Для каждого типа сельскохозяйственных культур были перечислены важные болезни. Размер был наиболее важным показателем качества плодов, другие качественные характеристики фруктов включали их цвет, вкус, твердость, срок хранения, растворимые твердые вещества, уровень антоцианов, а также внешний вид или форму. В дополнение к архитектуре растений, специфических для конкретных культур, учитывался также сезон плодоношения, в основном плодов, собранных для потребления в свежем виде. Другие признаки включали возможность машинного сбора плодов или простоту сбора (клубника, ежевика, красная и черная малина), контроль размера деревьев и индукция желаемых признаков привоя у подвоев груши. Пригодность для рынка фруктов немедленной быстрой заморозки (IQF) была указана в качестве критерия отбора красной малины [23, р. 55–70].

Среди плодовых культур, выращиваемых в садах Самарской области, косточковые культуры являются непременным участником насаждений. Наибольшее распространение среди них имеют вишня, слива и тернослива. Черешня и абрикос ограничивают свое присутствие любительскими садами населения [24, с. 84–95]. Несмотря на то, что данные культуры не имеют, подобно семечковому, строгой регулярности плодоношения, урожай косточковых по годам в нашей области сильно варьирует. Неблагоприятные погодные условия как начала, так и завершения периода зимовки, а также весенние заморозки могут приводить к серьезным повреждениям цветочных почек и практически полному отсутствию урожая косточковых в местных садах, что наблюдалось, в частности, летом 2023 г. Заметно возросшие в последние годы изменчивость погодных условий, непредсказуемость наступления и продолжительность «волн» жаркой засушливой погоды негативно сказываются на жизненном состоянии и, следовательно, долговечности плодовых растений. Все это повышает значимость совершенствования регионального сортамента, сочетающего устойчивость к абиотическим стрессам и фитопатогенам с высокими урожайностью и потребительскими свойствами продукции.

Важным моментом в исследовании биоэкологических особенностей сортов является изучение свойств листового аппарата – структурно-функциональной составляющей, с которой связаны как продуктивность, так и ростовые особенности и устойчивость растений. Как известно, в последние десятилетия характеристики листьев завоевали важное место в исследовательских программах экологов растений в качестве значимых индикаторов различных аспектов роста, размножения и функций растительного организма, использования воды, питательных веществ, адаптации к изменениям окружающей среды (например, [25, р. 453–469; 26, р. 485–496; 27, р. 1510–1525; 28, р. 602–615]).

Показатели листьев наиболее доступны для изучения на протяжении практически всего вегетацион-

ного периода, могут оцениваться достаточно быстро, без привлечения дорогостоящего оборудования; процедура скрининга показателей листового аппарата хорошо стандартизована (например, [29, р. 335–380; 30, р. 167]).

Это позволяет получать обширный объем данных для видов, произрастающих в различных географических пространствах, в градиенте экологических условий (например, [31, р. 497–510; 32, р. 477–485; 33, р. 73–79]).

Объединение усилий исследователей привело к созданию больших и полных баз данных признаков (например, TRY [34, р. 2905–2935]).

Взаимосвязь между признаками листьев обычно существует в широком диапазоне популяций, сообществ и биомов растений, отражая конвергентную адаптацию растений к данному климату или другим ограничениям окружающей среды [26, р. 485–496]. Обобщение картины важных физиологических, структурных и химических характеристик листьев известно как «экономический спектр листьев» [35, с. 436–454]. Группировка обширного круга данных, относящихся к показателям листового аппарата различных видов, позволила сформировать распределение от полюса долгоживущих, «структурно дорогих» листьев с высоким содержанием сухого вещества и у ресурсосберегающих медленно растущих видов; до недолговечных, «структурно недорогих» листьев ресурсоемких быстрорастущих видов. Противоположные концы экономического спектра листьев отражают различные экологические стратегии, которые балансируют между приобретением ресурсов и их сохранением [35, с. 436–454].

Среди ключевых характеристик листьев, в совокупности отражающих специфику так называемого экономического спектра листа (*leaf economics spectrum*), рассматриваются:

– Масса листа единицы площади листа (LMA), которая позволяет оценить вложение сухой массы листа на единицу развернутой светоперехватывающей площади листа. Виды с высоким LMA имеют более толстую листовую пластинку или более плотную ткань, или и то, и другое.

– Скорость фотосинтетической ассимиляции, измеренная при ярком освещении, достаточной влажности почвы и окружающем CO₂ (фотосинтетическая способность (A_{mass})).

– Содержание азота в листьях.

– Содержание фосфора в листьях.

– Скорость темного дыхания (R_{mass}).

– Продолжительность жизни листа (LL) описывает среднюю продолжительность потока ассимилятов от каждого построенного листа. При высоких значениях LL требуется прочная конструкция (высокие значения LMA) [36, р. 821–827].

Количественная оценка взаимосвязи между шестью массовыми признаками листа показала, что эти характеристики тесно связаны между всеми видами. Взаимосвязь признаков аналогична для видов, объединенных по форме роста, функциональной группе растений или биому, что указывает на существование единого глобального спектра экономической изменчивости листьев. Влияние климата на взаимоотноше-

ния признаков листьев оценивалось как умеренное, хотя отдельные черты и взаимоотношения признаков показали существенную зависимость от климата.

Проводимое нами изучение параметров листового аппарата сортов плодовых культур позволяет перейти к некоторым обобщениям, которые будут представлены в данной статье.

При подготовке материалов статьи использованы показатели листовых пластинок сортов косточковых культур, для которых проводится сортоизучение в НИИ «Жигулевские сады». Все они являются листопадными древесными растениями умеренных широт с относительно близкими ростовыми (размерными) характеристиками. Их биологическим потребностям в целом соответствует продолжительность вегетационного периода Среднего Поволжья, частью которого является Самарская область. Сорта сливы, абрикоса, черешни различаются по срокам созревания плодов и проявляют свои предпочтения к увлажнению и уровню почвенного плодородия. Поскольку предметом нашего изучения в течение определенного времени являются особенности их листового аппарата, можно отметить, что его «базовые» показатели в целом вписываются в региональные рамки, установленные нами ранее для дикорастущих и культивируемых розоцветных.

Методика

Количественные показатели, относящиеся к листовому аппарату, были определены для листьев 15 сортов косточковых культур: черешня Олечка, Черноокая, Калинка, Ньюша, Первинка; абрикос Самарский, Янтарь Поволжья; слива русская Долгожданная, Консервная, Великанша, Нарядная, Компотная, Лунная; слива домашняя Дачная, Дочь Евразии. Отбор проб листьев в селекционных насаждениях выполнял личный куратор по соответствующим культурам к.с/х.н. А.Н. Минин. Для принятого на изучение фитоматериала незамедлительно в лабораторных условиях выполнялось распределение в целевые аналитические группы (для оценки показателей водного режима и последующего биохимического анализа, для оценки структурных особенностей), в соответствии с авторской методологией выполнялся ряд последовательных взвешиваний проб и после их доведения до воздушно-сухого состояния – закладка на хранение для последующего анализа. В дальнейшем в лабораторных условиях последовательно проводились взвешивание листовых проб в сухом состоянии, определение площади листьев с помощью программного обеспечения ArcGIS 2.1, выполнение сухого озоления образцов в муфельной печи, механического измельчения группы целевых проб в лабораторной электромельнице, а также СФ-метрическое количественное определение фотосинтетических пигментов [37, с. 101–108].

Статистическая обработка результатов, построение диаграмм и графиков выполнялись с использованием пакета Excel.

Результаты и их обсуждение

В статье анализируются показатели, определенные для образцов, отбирившихся в июле 2020–2022 гг. (чтобы сопоставить параметры, относящиеся к физиологически зрелым листьям, еще не вступившим в

процесс сезонного старения). Это ограничение мы использовали с учетом хорошо известного факта, что показатели массы, содержания ведущих компонентов, фотосинтетическая активность листьев у многолетних растений умеренных широт подвержены сезонной динамике [38, р. 653–665; 39, р. 1715–1725]. Проведившееся нами в течение вегетационных периодов 2020–2022 гг. изучение сортов косточковых культур проходило в условиях заметных различий гидротермических режимов: так, в мае 2020 г., при среднемесячной температуре +15°C, суммарное количество осадков составило 19,2 мм; май 2021 г. характеризовался среднемесячной температурой +20,7°C, суммой осадков 29,9 мм, соответствующие показатели мая 2022 г. имели значения +11°C и 23 мм. В целом 2021 г. характеризовался наиболее быстрым развитием растений в начале вегетационного периода, тогда как в 2022 г. сезонное развитие растений на начальном этапе оказалось существенно замедленным. Это делает некорректным сопоставление показателей листового аппарата древесных растений, соответствовавших маю и даже июню. Показатели листового аппарата июля мы сочли сопоставимыми, однако с учетом того, что середина лета 2022 г. среди 3 лет наблюдений отличалась наибольшим уровнем дефицита влаги (при отсутствии осадков в августе).

Для визуализации возможных особенностей листового аппарата в группах сортов различных плодовых культур мы выполнили построение точечных диаграмм, ограничив области нахождения для каждой группы точек (рис. 1–3). Поскольку группы сортов у разных культур включали от 2 (абрикос, слива домашняя) до 5 (черешня) и 6 (слива русская), количество точек в соответствующих им областях варьировало от 6 до 18 в результате объединения аналогичных данных по 3 сезонам.

Построение точечной диаграммы для показателей площади листа (X) и значениям его общей оводненности (Y) у сортов различных косточковых культур (рис. 1) показало наличие обособленной группы точек, соответствующей показателям листьев для сортов черешни.

Эта группа выделялась сравнительно невысокой оводненностью при наибольших размерах листовых пластинок. Группа точек, соответствующих сортам сливы русской, отличалась значительным разбросом по уровню оводненности (от 53 до 71%) и меньшими по сравнению с другими культурами размерами листьев. Промежуточное положение между данными группами заняли точки, соответствующие сортам сливы дачной, показатели сортов абрикоса при близкой к сливе дачной площади листьев продемонстрировали, для части значений, наибольший уровень оводненности листьев среди всех объектов.

Использование в качестве сопоставляемых значений показателей оводненности (X) и зольности (Y) листовых пластинок (рис. 2) у сортов различных косточковых продемонстрировало обособление группы точек, соответствующих значениям листьев у сортов абрикоса. Это условно можно считать выражением повышенной потребности данного растения в нормальном влагообеспечении и требовательности к наличию доступных элементов минерального питания.

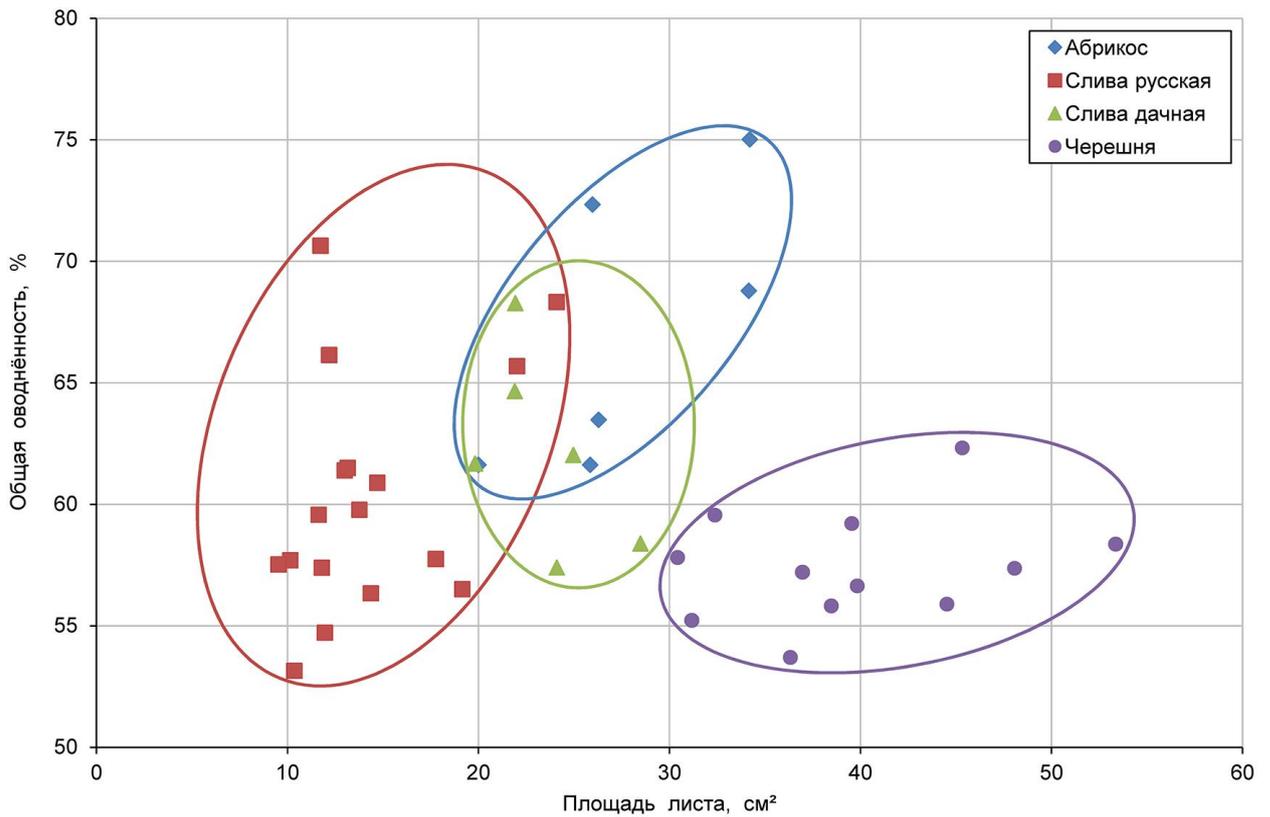


Рисунок 1 – Особенности распределения показателей листового аппарата в группах сортов различных плодовых Розоцветных: площадь листа и общая оводненность листовой пластинки

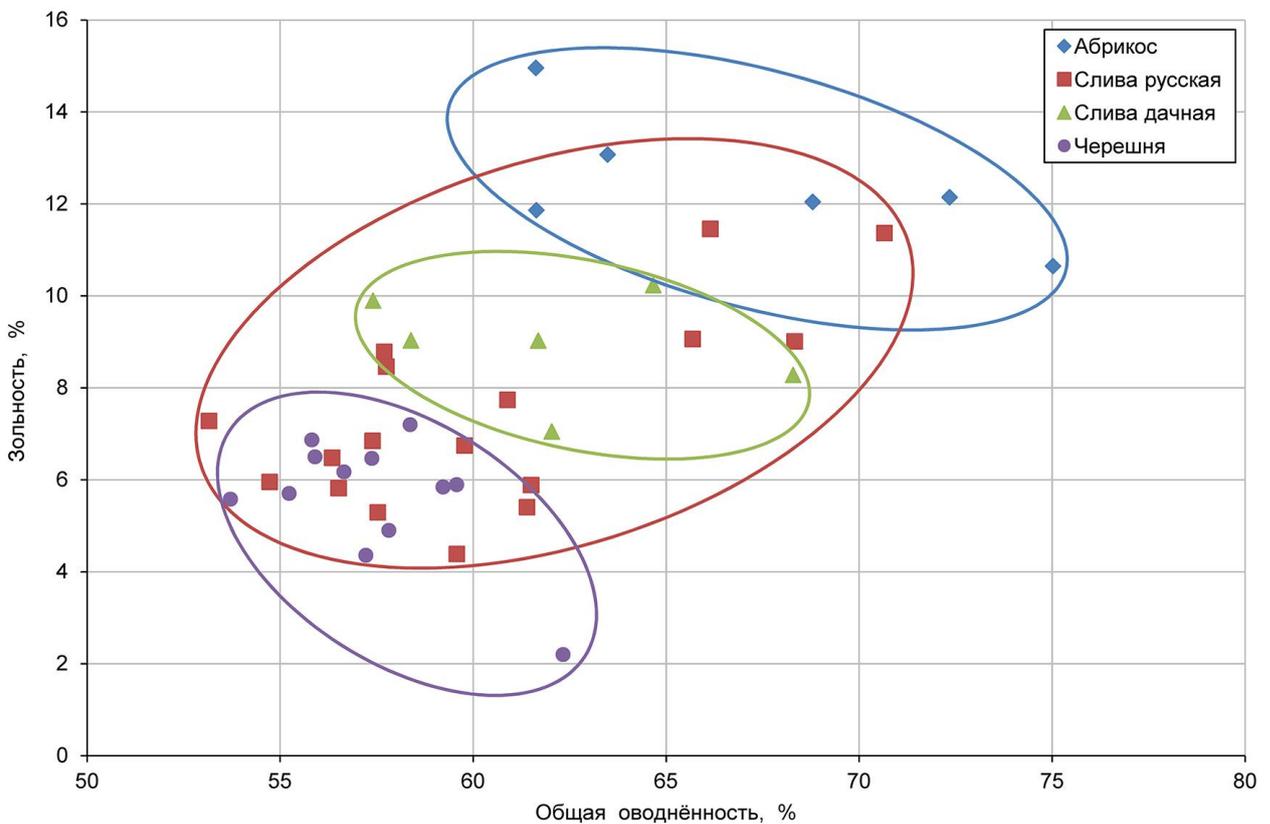


Рисунок 2 – Особенности распределения показателей листового аппарата в группах сортов различных плодовых Розоцветных: общая оводненность и зольность листовых пластинок

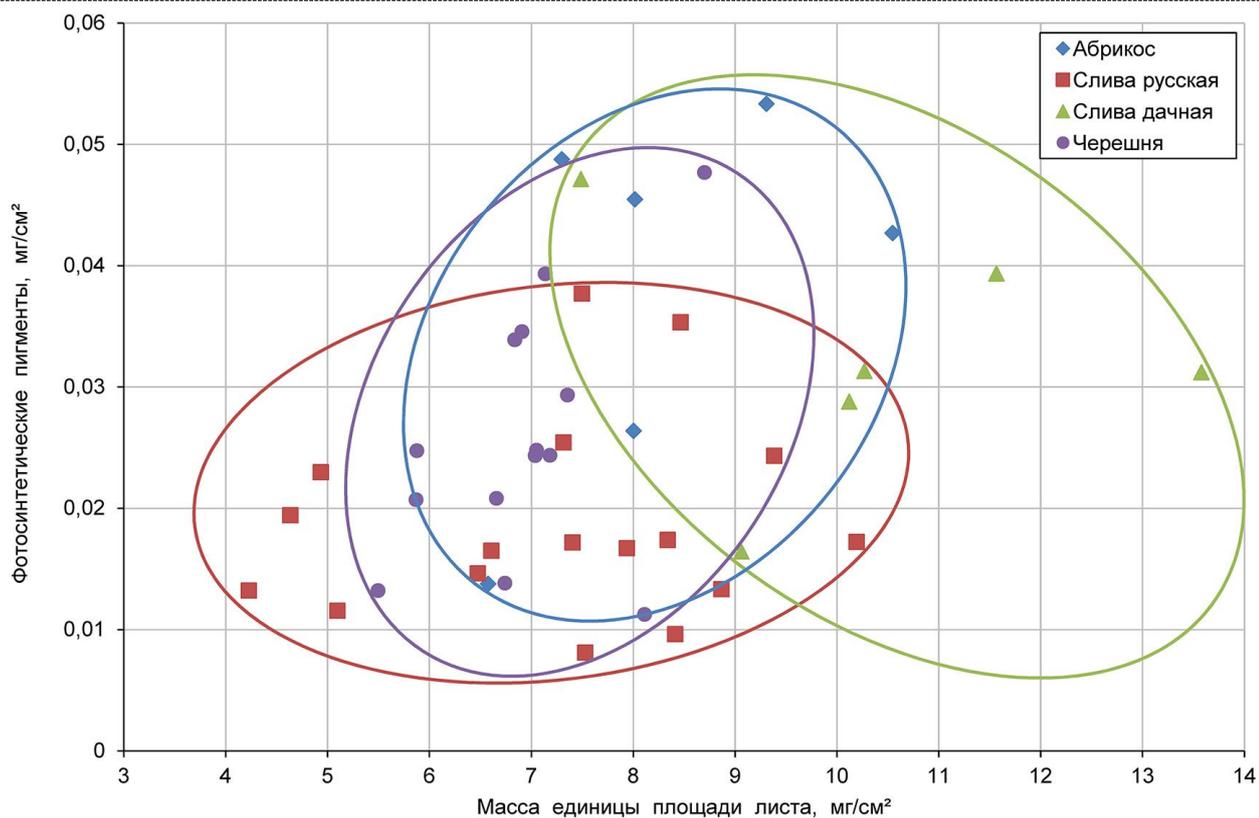


Рисунок 3 – Особенности распределения показателей листового аппарата в группах сортов различных плодовых Розоцветных: показатели массы единицы площади (LMA) и содержания фотосинтетических пигментов на единицу площади листа

Наиболее широкое поле рассеяния образовали точки, отражающие показатели сортов сливы русской. Данная ситуация может быть связана с физиологической разнородностью ее сортов, которая является следствием ее происхождения в результате гибридизации 7 видов рода *Prunus* L. [22, с. 98–102]. Группы точек, соответствующих показателям листьев черешни и сливы дачной, оказались компактно расположенными на сравнительно малом (черешня) либо более обширном (слива дачная) пространстве координатного поля внутри области точек, соответствующих сливе русской. Вероятно, это может означать, что отдельные сорта сливы русской по своим эколого-физиологическим особенностям могут обнаружить сходство с сортами данных плодовых культур.

Для точек, координаты которых соответствовали значениям массы единицы площади (X) и содержанию фотосинтетических пигментов (Y) у сортов различных плодовых культур (рис. 3), было обнаружено наибольшее перекрытие полей, отражавших расположение показателей каждой группы.

Эта ситуация является следствием достаточно широкого варьирования данных показателей внутри каждой из групп и перекрытием соответствующих диапазонов значений. Вероятно, данная картина является отражением определенной физиологической «разнородности» в группах сортов косточковых, которые, как нам известно, представляют собой культурные гибриды сложного происхождения [16, с. 100–125; 22, с. 98–102; 19, с. 44–58].

Заключение

Таким образом, при попарном сопоставлении некоторых структурно-функциональных показателей листового аппарата различных сортовых групп рода *Prunus* L., визуализированных в форме точечных диаграмм, обнаруживаются как наличие обособленных групп точек, соответствующих некоторым показателям листьев отдельных косточковых, так и перекрытие диапазонов для различных сортовых групп по другим показателям. Вероятно, данная картина является отражением существенной эколого-физиологической неоднородности в группах сортов косточковых, генетически являющихся гибридами сложного происхождения – абрикоса, сливы русской, сливы домашней, черешни.

Список литературы:

1. *Prunus* L. [Internet] // Catalogue of life. <https://www.catalogueoflife.org/data/taxon/6y6h>.
2. Foltá K.M., Gardiner S.E. Genetics and genomics of Rosaceae. New York: Springer, 2009. 636 p. DOI: 10.1007/978-0-387-77491-6.
3. Potter D., Kole C. *Prunus*. Wild crop relatives: genomic and breeding resources. Temperate fruits. Heidelberg: Springer-Berlin, 2011. 247 p. DOI: 10.1007/978-3-642-16057-8.
4. *Prunus* [Internet] // The plant list. <http://www.theplantlist.org/1.1/browse/A/Rosaceae/Prunus>.
5. Xu Zh., Deng M. Identification and control of common weeds. Vol. 2. Springer Dordrecht, 2017. 848 p. DOI: 10.1007/978-94-024-1157-7.

6. Плаксина Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара: Самарский университет, 2001. 388 с.
7. Сосудистые растения Самарской области: учеб. пособие / под ред. А.А. Устиновой, Н.С. Ильиной. Самара: ООО «ИПК "Содружество"», 2007. 400 с.
8. Саксонов С.В., Сенатор С.А. Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011). Флора Волжского бассейна. Т. 1. Тольятти: Кассандра, 2012. 511 с.
9. Янков Н.В. К участию древесных Rosaceae во флоре Самарской области – таксономические и биоэкологические аспекты // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27, № 4–1. С. 174–180. DOI: 10.24411/2073-1035-2018-10108.
10. Su N., Hodel R.G.J., Wang X., Wang J.-R., Xie S.-Y., Gui C.-X., Zhang L., Chang Zh.-Ya., Zhao L., Potter D., Wen J. Molecular phylogeny and inflorescence evolution of *Prunus* (Rosaceae) based on RAD-seq and genome skimming analyses // Plant Diversity. 2023. Vol. 45, iss. 4. P. 397–408. DOI: 10.1016/j.pld.2023.03.013.
11. Kalkman C. The old world species of *Prunus* subg. *Laurocerasus* including those formerly referred to *Pygeum* // Blumea. 1965. Vol. 13. P. 1–115.
12. Scorza R., Ravelonandro M. Control of *Plum pox virus* through the use of genetically modified plants // Bulletin OEPP. 2006. Vol. 36, iss. 2. P. 337–340. DOI: 10.1111/j.1365-2338.2006.01011.x.
13. Hanke M.-V., Flachowsky H. Fruit crops // Genetic Modification of Plants. Biotechnology in Agriculture and Forestry. Vol. 64. Heidelberg: Springer, 2010. P. 307–348. DOI: 10.1007/978-3-642-02391-0.
14. Вульф Е.В. Историческая география растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с.
15. Криштофович А.Н. Развитие ботанико-географических областей Северного полушария с начала третичного периода // Вопросы геологии Азии. 1955. Т. 2. С. 824–844.
16. Еремин Г.В. Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений. М.: Агропромиздат, 1985. 280 с.
17. Bortiri E., Oh S.-H., Jiang J., Baggett S., Granger A., Weeks C., Buckingham M., Potter D., Parfitt D. Phylogeny and systematics of *Prunus* (Rosaceae) as determined by sequence analysis of ITS and the chloroplast *trnL-trnF* spacer DNA // Systematic Botany. 2001. Vol. 26, № 4. P. 797–807.
18. Wen J., Berggren S.T., Lee C.-H., Ickert-Bond S., Yi T.-S., Yoo K.-O., Xie L., Shaw J., Potter D. Phylogenetic inferences in *Prunus* (Rosaceae) using chloroplast *ndhF* and nuclear ribosomal ITS sequences // Journal of Systematics and Evolution. 2008. Vol. 46, iss. 3. P. 322–332.
19. Еремин Г.В., Еремин В.Г. Отдаленная гибридизация в эволюции и селекции косточковых растений рода *Prunus* L. // Научные труды Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия. 2019. Т. 25. С. 44–58. DOI: 10.30679/2587-9847-2019-25-44-58.
20. Su N., Liu B.-B., Wang J.-R., Tong R.-C., Ren C., Chang Zh.-Ya., Zhao L., Potter D., Wen J. On the species delimitation of the *Maddenia* group of *Prunus* (Rosaceae): evidence from plastome and nuclear sequences and morphology // Frontiers in Plant Science. 2021. Vol. 12. DOI: 10.3389/fpls.2021.743643.
21. Ткаченко В.И. Деревья и кустарники дикорастущей флоры Киргизии и их интродукция. Фрунзе: Илим, 1972. 346 с.
22. Еремин Г.В. Совершенствование сортимента сливы русской // Плодоводство и ягодоводство России. 2017. Т. 48, № 1. С. 98–102.
23. Bassil N., Lewers K. Genomics opportunities, new crops and new products // Genetics and Genomics of Rosaceae. 2009. Vol. 6. P. 55–70. DOI: 10.1007/978-0-387-77491-6_3.
24. Садоводство в Среднем Поволжье: кол. монография / под общ. ред. А.Н. Минина. Самара: Слово, 2021. 635 с.
25. Niinemets U. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs // Ecology. 2001. Vol. 82, iss. 2. P. 453–469. DOI: 10.1890/0012-9658(2001)082[0453:gscoll]2.0.co;2.
26. Wright I.J., Reich P.B., Cornelissen J.H.C., et al. Assessing the generality of global leaf trait relationships // New Phytologist. 2005. Vol. 166, iss. 2. P. 485–496.
27. Ding J., Johnson E.A., Martin Y.E. Optimization of leaf morphology in relation to leaf water status: A theory // Ecology and Evolution. 2020. Vol. 10, iss. 3. P. 1510–1525. DOI: 10.1002/ece3.6004.
28. Shipley B., Vile D., Garnier E., Wright I.J., Poorter H. Functional linkages between leaf traits and net photosynthetic rate: reconciling empirical and mechanistic models // Functional Ecology. 2005. Vol. 19, iss. 4. P. 602–615. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2005.01008.x.
29. Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. 2003. Vol. 51. P. 335–380.
30. Pérez-Harguindeguy N., Diaz S., Garnier E. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. 2013. Vol. 61, iss. 3. P. 167–234. DOI: 10.1071/bt12225.
31. de la Riva E.G., Villar R., Perez-Ramos I.M., Quero J.L., Matías L., Poorter L., Maranon T. Relationships between leaf mass per area and nutrient concentrations in 98 Mediterranean woody species are determined by phylogeny, habitat and leaf habit // Trees. 2018. Vol. 32. P. 497–510. DOI: 10.1007/s00468-017-1646-z.
32. Liu J., Zeng D., Fan Zh., Pepper D., Chen G., Zhong L. Leaf traits indicate survival strategies among 42 dominant plant species in a dry, sandy habitat, China // Frontiers of Biology in China. 2009. Vol. 4. P. 477–485. DOI: 10.1007/s11515-009-0034-5.
33. E-Vojtko A., Balogh N., Deak B., et al. Leaf trait records of vascular plant species in the Pannonian flora with special focus on endemics and rarities // Folia Geobotanica. 2020. Vol. 55. P. 73–79. DOI: 10.1007/s12224-020-09363-7.
34. Kattge J., Díaz S., Lavorel S., et al. TRY – a global database of plant traits // Global Change Biology. 2011. Vol. 17, iss. 9. P. 2905–2935. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x.
35. Васфилов С.П. Анализ причин изменчивости отношения сухой массы листа к его площади у растений // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72, № 6. С. 436–454.
36. Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., et al. The worldwide leaf economics spectrum // Nature. 2004. Vol. 428. P. 821–827. DOI: 10.1038/nature02403.
37. Петрова А.Б., Трубников А.М., Янков Н.В. Влияние комплекса погодных условий различных лет вегетации на метаболические особенности зрелых листьев древесных растений // Научная жизнь. 2016. № 12. С. 101–108.
38. McKown A.D., Guy R.D., Shofiel Azam M., Drewes E.C., Quamme L.K. Seasonality and phenology alter functional leaf traits // Oecologia. 2013. Vol. 172. P. 653–665. DOI: 10.1007/s00442-012-2531-5.

39. Qin J., Shangguan Z., Xi W. Seasonal variations of leaf traits and drought adaptation strategies of four common woody species in South Texas, USA // Journal of Forestry Research. 2019. Vol. 30, iss. 5. P. 1715–1725. DOI: 10.1007/s11676-018-0742-2.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
<p>Кавеленова Людмила Михайловна, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой экологии, ботаники и охраны природы; Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королёва (г. Самара, Российская Федерация). E-mail: lkavelenova@mail.ru.</p> <p>Петрова Анна Борисовна, учебный мастер кафедры экологии, ботаники и охраны природы; Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королёва (г. Самара, Российская Федерация). E-mail: viksian@yandex.ru.</p> <p>Янков Николай Викторович, агроном отдела тропических и субтропических растений Ботанического сада; Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королёва (г. Самара, Российская Федерация). E-mail: yankov-n@mail.ru.</p> <p>Антипенко Мария Ивановна, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник; Научно-исследовательский институт садоводства и лекарственных растений «Жигулёвские сады» (г. Самара, Российская Федерация). E-mail: antipenko28@rambler.ru.</p> <p>Минин Анатолий Николаевич, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник; Научно-исследовательский институт садоводства и лекарственных растений «Жигулёвские сады» (г. Самара, Российская Федерация). E-mail: iv-minina@yandex.ru.</p>	<p>Kavelenova Lyudmila Mikhailovna, doctor of biological sciences, professor, head of Ecology, Botany and Nature Protection Department; Samara National Research University (Samara, Russian Federation). E-mail: lkavelenova@mail.ru.</p> <p>Petrova Anna Borisovna, teaching master of Ecology, Botany and Nature Protection Department; Samara National Research University (Samara, Russian Federation). E-mail: viksian@yandex.ru.</p> <p>Yankov Nikolay Viktorovich, agronomist of Tropical and Subtropical Plants Department of Botanical Garden; Samara National Research University (Samara, Russian Federation). E-mail: yankov-n@mail.ru.</p> <p>Antipenko Maria Ivanovna, candidate of agricultural sciences, leading researcher; Research Institute of Horticulture and Medicinal Plants «Zhigulevskie Sady» (Samara, Russian Federation). E-mail: antipenko28@rambler.ru.</p> <p>Minin Anatoly Nikolaevich, candidate of agricultural sciences, senior researcher; Research Institute of Horticulture and Medicinal Plants «Zhigulevskie Sady» (Samara, Russian Federation). E-mail: iv-minina@yandex.ru.</p>

Для цитирования:

Кавеленова Л.М., Петрова А.Б., Янков Н.В., Антипенко М.И., Минин А.Н. Структурно-функциональные особенности листового аппарата некоторых сортов косточковых культур – представителей рода *Prunus* (семейство Rosaceae Juss.) // Самарский научный вестник. 2023. Т. 12, № 4. С. 42–50. DOI: 10.55355/snv2023124106.