

УДК 635.925:581.1:58.032.3

DOI: 10.25684/0513-1634-2023-149-166-174

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ К ЗАСУХЕ ВЕЧНОЗЕЛЁНЫХ ВИДОВ *COTONEASTER* MEDIK.

Татьяна Борисовна Губанова, Руслана Адольфовна Пилькевич, Екатерина
Анатольевна Мелкозерова, Анфиса Евгеньевна Палий

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита, спуск Никитский, 52
E-mail: gubanova-65@list.ru, pilkevich-r@mail.ru, melk-ekaterina@yandex.ru,
onlabor@yandex.ru

Представлены результаты исследований влияния условий, имитирующих действие суховеино-засушливой погоды на водоудерживающие силы, состояние мембран и функционирование фотосинтетического аппарата в листьях различных сроков генерации у 3-х вечнозелёных видов рода *Cotoneaster* Medik. Установлено, что устойчивость фотосинтетического аппарата к суховею убывала в ряду: *Cotoneaster glaucophyllus* var. *serotinus* (Hutch.) L.T. Lu & Brach - *Cotoneaster salicifolia* Franch — *Cotoneaster franchetii* Bois. У *Cotoneaster glaucophyllus* var. *serotinus* и *Cotoneaster salicifolia* водный дефицит был невысоким и относительно стабильным, а его сублетальным уровнем являлась потеря 12% влаги. Вид *Cotoneaster franchetii* характеризовался слабой водоудерживающей способностью листьев в сочетании с недостаточной репарационной способностью после критического обезвоживания. Установлено, что независимо от условий проведения эксперимента выход электролитов в листьях прошлого года был ниже, чем в листьях текущей генерации, что обусловлено низкой устойчивостью молодых листьев к водному дефициту. Целостность мембран молодых листьев также зависела и от стадии формирования листа. Наиболее высокую чувствительность к действию гидротермического стресса демонстрировали мембраны листьев *Cotoneaster glaucophyllus* var. *serotinus*.

Ключевые слова: виды рода *Cotoneaster*; засухоустойчивость; водоудерживающие силы; фотосинтез; мембраны

Введение

Для решения практических и теоретических задач интродукции необходимо проведение комплексных исследований физиологических и биохимических механизмов адаптации растительного организма на разных уровнях его интеграции. В условиях аридизации климата, особенно для южных регионов, проблема устойчивости вечнозелёных растений к гидротермическим стрессорам становится чрезвычайно актуальной, поскольку высокие температуры и низкая влажность воздуха зачастую негативно влияют на их декоративность и жизнеспособность в целом. [5, 12]. Поэтому исследования засухоустойчивости вечнозелёных лиственных видов, чрезвычайно перспективных для создания комфортной городской среды южных территорий, является необходимым этапом при оптимизации ассортимента декоративных растений в условиях дефицита водных ресурсов. Известно, что действие стрессоров сопровождается изменением проницаемости мембран, что затрагивает все грани жизнедеятельности растения. В частности, во многих научных работах отмечается высокая чувствительность флуоресценции хлорофилла к внешним воздействиям различной природы. Так, известно, что, характер кривой ИФХ позволяет получить объективную информацию об изменениях фотосинтетических процессов, связанных как с развитием адаптационного синдрома, так и с необратимыми нарушениями в работе фотосинтетического аппарата, что в свою очередь позволяет получить объективную характеристику устойчивости изучаемого вида растения [8].

В связи с этим цель наших исследований заключалась в выявлении особенностей реакции на действие суховея у трёх видов рода *Cotoneaster* Medik. с контрастной степенью засухоустойчивости.

Материалы и методы

В качестве объектов исследования были выбраны 3 вида рода *Cotoneaster*, различающиеся по уровню потенциальной засухоустойчивости: *C. glaucophyllus* var. *serotinus* (Hutch.) L.T.Lu & Brach, *C. salicifolia* Franch. – устойчивые виды; *C. franchetii* Bois. – слабостойкий [4]. Для оценки степени устойчивости листьев к суховею была проведена серия экспериментов по их завяданию при действии высокой и низкой влажности воздуха: 1 вариант – температура +25°C, относительная влажность воздуха 60%; 2 вариант – температура +27°C, относительная влажность воздуха 30%. Контролем служили листья в состоянии полного насыщения водой. Водоудерживающие силы оценивали с учётом методических рекомендаций А. И. Лищука [6].

Состояние фотосинтетического аппарата анализировали при помощи портативного хронофлуориметра «Floratest» [2, 9]. Измеряли следующие характеристики флуоресценции хлорофилла: F_0 – базовый уровень флуоресценции; F_m – максимальное значение флуоресценции; F_{st} – стационарный уровень флуоресценции. А также использовали расчётные параметры флуоресценции: $F_v = F_m - F_0$ – переменная флуоресценция; F_v/F_m – эффективность световой фазы фотосинтеза; F_v/F_0 – соотношение констант скоростей первичной фотохимической реакции и общей скорости нефотохимических потерь энергии возбуждения в ФС II; $(F_{pl}-F_0)/F_v$ – количество невозстановленных Q_a в реакционных центрах ФС II.

Проницаемость клеточных мембран определяли по выходу электролитов из высечек листьев в дистиллированную воду с использованием портативного кондуктометра Ohaus Starter 300. Для этого брали навеску высечек листьев растений каждого варианта, тщательно промывали дистиллированной водой для удаления клеточного сока со срезов, обсушивали фильтровальной бумагой, затем делили на несколько частей и заливали дистиллированной водой. После экстракции в течение 6 ч определяли электропроводность раствора. Затем стаканчики с растительным материалом доводили до кипения, остужали до комнатной температуры, после чего доводили объём до исходной величины и определяли полный выход электролитов по электропроводности той же вытяжки после разрушения мембраны кипячением. Результирующий выход электролитов рассчитывали в процентах от полного выхода [3].

Для статистической обработки полученных данных использовали программное приложение MS Excel 2007. В таблицах представлены средние значения определений и их стандартные ошибки.

Результаты и их обсуждение

В начале летнего сезона 2021 г. содержание общей воды в листьях текущей генерации находилось на уровне 66-69% (95-96% от полной влагоёмкости), в тканях прошлогодних листьев – на 10-15% меньше (табл. 1).

Уровень дефицита влаги варьировал в широком диапазоне, крайние показатели отмечены у вида *C. franchetii*: минимальный (4,5%) – в молодых листьях, максимальный (23,5%) – в листьях прошлого года. Среди листьев текущей генерации сравнительно высокими значениями водного дефицита выделялись листья *C. salicifolius* – вдвое большими, чем у *C. glaucophyllus* var. *serotinus*, и в четыре раза превышающими показатели *C. franchetii*. Листья *C. glaucophyllus* var. *serotinus* различных сроков генерации обладали относительно низким, к тому же практически одинаковым водным

дефицитом (9%).

В относительно мягких условиях завядания (температура воздуха 25°C и относительная влажность 60%) через 3 часа потеря влаги молодыми листьями составляла 18-22%, листья прошлогодней генерации утратили на 5-6% больше (23,5-27%). Последующая регидратация завершилась полным восстановлением тургора тканей, за исключением старых листьев *C. franchetii*.

В июне оводнённость листьев текущей генерации *C. salicifolius* и *C. franchetii* уменьшилась на 4-5%, у *C. glaucophyllus* var. *serotinus* – на 9-10% (табл. 1). Уровень водного дефицита в тканях листьев *C. salicifolius* снизился, более значительно – у прошлогодних (на 9,5%). В молодых листьях *C. glaucophyllus* var. *serotinus* и *C. franchetii* дефицит влаги увеличился на 6% и 11% соответственно.

В условиях, близких к действию суховея (t 27°C и Rh 30%) у видов *C. glaucophyllus* var. *serotinus* и *C. salicifolius* водоудерживающие силы листьев возрастали, и потеря влаги при увядании сокращалась. Минимальная водоотдача, а также полная репарация тканей наблюдалась у вида *C. glaucophyllus* var. *serotinus*. У *C. franchetii* наоборот, способность листьев удерживать влагу снижалась, в связи с чем листья теряли максимальное количество влаги. Листья текущей генерации после насыщения могли восстанавливать до 95% площади листовой поверхности; а прошлогодние, как и в варианте с высокой влажностью воздуха, только 50% (табл. 1).

Таблица 1

Водоудерживающая и репарационная способность листьев кизильника
(t 27°C и Rh 30%)

Генотип	Содержание воды в листьях, % от сырой массы		Содержание воды в листьях, полное обводнение, % на сырую массу		Водный дефицит в листьях, %		Утрачено воды в процессе увядания, 3 часа, %		Листья, восст. тургор, %	
	листья текущей генерации	листья прошлого года	листья текущей генерации	листья прошлого года	листья текущей генерации	листья прошлого года	листья текущей генерации	листья прошлого года	листья текущей генерации	листья прошлого года
<i>Cotoneaster salicifolia</i> Franch.	61,05	51,85	65,31	52,82	14,38	5,83	15,93	16,11	98	96
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i> var. <i>serotinus</i>	59,26	49,43	63,24	50,54	15,12	7,63	13,52	8,92	100	100
<i>Cotoneaster franchetii</i> Bois.	62,96	53,55	65,12	60,65	15,48	24,47	20,15	32,65	95	50

Исследования фотосинтетической активности листьев различных сроков генерации у 3-х видов рода *Cotoneaster* показали, что в начале летнего периода у видов *C. salicifolia* и *C. franchetii* большая часть значений параметров быстрой фазы ИФХ в листьях прошлогодней генерации превышает таковые по сравнению с листьями текущей генерации. У вида *C. glaucophyllus* var. *serotinus* значительные отличия выявлены в уровнях максимальной и вариабельной флуоресценции: у более возрастных листьев эти характеристики были выше на 68% и 29%, соответственно (табл. 2).

Таблица 2

Изменения параметров ИФХ у листьев видов рода *Cotoneaster* Medik. при их увядании в различных гидротермических условиях

t 25°C и Rh 60%							
	F ₀	F _{pl}	F _m	F _v	F _v /F _m	F _v /F ₀	(F _{pl} -F ₀)/F _v
<i>Cotoneaster salicifolia</i> Franch, текущая генерация							
контроль	272±12	488±9,9	1008±28	736	0,73	2,71	0,29
завядание	304±10	464±10	840±27	536	0,64	1,76	0,30
восстановление	208±8,9	368±11	832±18	624	0,75	3,0	0,26
<i>Cotoneaster salicifolia</i> Franch, листья прошлого года							
контроль	400±13	656±10	1728±28	1328	0,77	3,32	0,19
завядание	256±8,8	472±7,5	1312±34	1056	0,80	4,12	0,20
восстановление	260±7,9	474±8,5	1128±26	868	0,77	3,33	0,25
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i> var. <i>serotinus</i> , текущая генерация							
контроль	336±12	768±14	1360±32	1024	0,75	3,04	0,42
завядание	272±10	480±15	992±24	720	0,73	2,63	0,29
восстановление	312±11	560±13	1048±29	736	0,70	2,36	0,34
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i> var. <i>serotinus</i> , листья прошлого года							
контроль	400±14	672±8,1	1728±45	1328	0,77	3,32	0,20
завядание	336±7,9	544±9,6	1464±48	1128	0,77	3,35	0,18
восстановление	280±8,9	496±11	1384±32	1104	0,80	3,94	0,20
<i>Cotoneaster franchetii</i> Bois., текущая генерация							
контроль	338±14	640±10	1088±28	750	0,69	2,22	0,40
завядание	368±13	664±17	1216±31	848	0,70	2,30	0,35
восстановление	176±8,3	336±15	640±12	464	0,72	2,64	0,34
<i>Cotoneaster franchetii</i> Bois., листья прошлого года							
контроль	200±7,3	480±9,8	1168±46	968	0,83	4,84	0,29
завядание	196±6,9	484±11	920±32	724	0,79	3,69	0,40
восстановление	112±6,2	224±7,4	416±12	304	0,73	2,21	0,37
t 27°C и Rh 30%							
<i>Cotoneaster salicifolia</i> Franch, текущая генерация							
контроль	352±9,3	544±9,6	1440±38	1088	0,76	3,09	0,18
завядание	304±8,5	480±5,7	1232±29	928	0,75	3,05	0,19
восстановление	208±8,2	416±7,4	1152±26	944	0,82	4,54	0,22
<i>Cotoneaster salicifolia</i> Franch, листья прошлого года							
контроль	216±5,3	464±8,5	1232±31	1016	0,82	4,70	0,24
завядание	208±6,7	544±6,9	864±34	652	0,76	3,13	0,51
восстановление	416±6,3	656±8,2	1552±37	1136	0,73	2,23	0,21
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i> var. <i>serotinus</i> , текущая генерация							
контроль	352±6,3	528±11	1200±41	848	0,71	2,41	0,21
завядание	304±5,8	480±9,4	1264±34	960	0,76	3,16	0,18
восстановление	240±8,7	432±8,1	1008±25	768	0,76	3,2	0,25
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i> var. <i>serotinus</i> , листья прошлого года							
контроль	240±9,0	568±12	1392±28	1152	0,82	4,8	0,28
завядание	244±6,6	560±11	1456±24	1212	0,83	4,97	0,26
восстановление	238±7,8	566±12	1440±31	1202	0,83	5,05	0,27
<i>Cotoneaster franchetii</i> Bois., текущая генерация							
контроль	384±4,1	672±8,5	1504±33	1120	0,74	2,92	0,23
завядание	160±6,3	320±5,9	560±24	240	0,43	1,5	0,66
восстановление	*	-	-	-	-	-	-
<i>Cotoneaster franchetii</i> Bois., листья прошлого года							
контроль	208±3,6	432±5,6	928±18	720	0,77	3,46	0,31
завядание	160±4,3	368±3,8	704±21	544 \	0,77	3,4	0,38
восстановление	-	-	-	-	-	-	-

* - исследования не проводились в связи с разрушением ФС II

Ещё одно отличие заключалось в количестве невосстановленных Qa в реакционных центрах ФС II: у прошлогодних листьев вида *C. glaucophyllus* var. *serotinus* их оказалось больше на 53%. По мере завершения ростовых процессов и возрастания вероятности наступления жаркой и засушливой погоды (вторая половина июня) была получена несколько иная картина. У всех изучаемых видов выявлена тенденция к снижению параметров ИФХ у возрастных листьев по сравнению с листьями текущей генерации. У листьев прошлогодней генерации снизилось количество хлорофиллов, функционально связанных с реакционными центрами ФС II, в среднем на 35-45%. Также наблюдалось снижение уровня варибельной флуоресценции, что может быть связано с нарушением структур тилакоидов. Однако, соотношение констант скоростей реакций фотохимической и нефотохимической дезактивации возбуждения в ФС II было значительно выше в более старых листьях. Так, у видов *C. glaucophyllus* var. *serotinus* и *C. salicifolia* это значение превышало таковое в молодых листьях на 99% и 52% соответственно. Полученные данные свидетельствуют о более высокой чувствительности кислородвыделяющего комплекса в листьях текущей генерации к нарастающему стрессовому воздействию. При этом только у *C. glaucophyllus* var. *serotinus* отсутствует разница в количестве невосстановленных Qa в реакционных центрах между листьями различных сроков генерации. В фотосинтетическом аппарате *C. salicifolia* и *C. franchetii* уровень невосстановленного Qa, в среднем на 33-35% выше в более возрастных листьях.

Согласно многолетним метеорологическим наблюдениям агрометеостанции «Никитский сад», вероятность наступления жаркой и засушливой погоды в первой половине мая невысока, но значительно возрастает во второй половине июня. Максимальная температура воздуха, характерная для начала летнего периода, +23 °C ...+25°C, а относительная влажность воздуха 45-60%. Для второй декады июня типичны более жёсткие гидротермические условия: максимальные температуры воздуха в пределах +28 °C ...+33 °C, относительная влажность воздуха 35-40% [1]. В связи с этим была проведена серия экспериментов по контролируемому увяданию листьев различных сроков генерации изучаемых видов рода *Cotoneaster* при температуре +27°C и относительной влажности воздуха 60%, и в условиях, близких к суховейным – температура воздуха +27°C и относительная влажность 30%. Установлено, что наиболее высокая чувствительность к недостатку воды, вне зависимости от условий увядания и сроков генерации, характерна для листьев *C. franchetii* – потери влаги через 3 ч. завядания составляют 20-22% у молодых листьев, и до 27-35% у прошлогодних. Такой высокий уровень водного дефицита у *C. franchetii* послужил причиной значительных отклонений в работе ФС II, как у листьев прошлого года, так и текущей генерации, даже в относительно мягких условиях завядания (табл. 2). При имитации суховея изменения параметров ИФХ у *C. franchetii* носили необратимый характер, что при восстановлении водообеспеченности привело к разрушению структур ФС II. Наиболее чувствительными к нарушению водоснабжения параметрами быстрой фазы ИФХ оказались величины базовой, максимальной и варибельной флуоресценции. У развивающихся листьев *C. salicifolia* при достижении уровня водного дефицита 18% при действии температуры воздуха +27°C и относительной влажности воздуха 60% наблюдалось снижение максимальной, варибельной флуоресценции на 17% и 28%, и, как следствие – эффективности световой фазы фотосинтеза – на 13%. Кроме того, значительно (на 36%) уменьшилось соотношение констант скоростей реакции фотохимической и нефотохимической дезактивации возбуждения в ФС II, что, вероятно, связано с е формированием гасящих флуоресценцию состояний пигмента P680⁺.

После восстановления водообеспеченности в развивающихся листьях этого вида замедлилось падение уровня варибельной и максимальной флуоресценции. Также наблюдалось снижение потерь энергии возбуждения при её передаче к реакционным

центрам, и восстановление эффективности световой фазы. В листьях прошлогодней генерации при завядании в аналогичных условиях и дефиците влаги 24% отмечено снижение энергетических потерь при миграции по пигментной матрице на 35%, и увеличение соотношения базовой и варибельной флуоресценции, что может расцениваться как реализация защитных сил организма, направленная на нивелирование негативного действия обезвоживания. Эффективность световой фазы при этом не отличалась от контрольных значений. Однако, восстановление водоснабжения сопровождалось дальнейшим снижением величин как максимальной, так и варибельной флуоресценции, а также значительным (на 31%) возрастанием количества невосстановленных Q_a в реакционных центрах ФС II, что является показателями развития стрессового состояния. В условиях, близких к суховейным, при достижении водного дефицита 16% листьями текущей генерации у вида *C. salicifolia* величины базовой, максимальной и варибельной флуоресценции слабо изменились. Но, при восстановлении тургесцентности наблюдалось дальнейшее снижение этих характеристик, особенно F_0 – на 45%. В результате анализа реакции фотосинтетического аппарата прошлогодних листьев *C. salicifolia* на действие низкой влажности воздуха установлено, что завядание сопровождалось более значительным падением максимальной и варибельной флуоресценции (на 30-36%), снижением эффективности использования энергии возбуждения на 34%, и увеличением количества невосстановленных Q_a почти в два раза в отличие от более молодых листьев. При этом в процессе восстановления тургесцентности отмечен частичный возврат параметров ИФХ к контрольным значениям, за исключением F_0 и F_v/F_0 , что свидетельствует о сохранении стрессового состояния в ФС II. В целом, можно заключить, что в начале летнего сезона, несмотря на более мягкие условия завядания, листья различных сроков генерации у *C. salicifolia* более чувствительны к нарушению водоснабжения, чем в середине лета. Полученная картина может быть связана с возросшей нагрузкой на фотосинтетический аппарат прошлогодних листьев на фоне интенсивного роста новых. Повышение устойчивости к засухе в середине июня объясняется завершением ростовых процессов у листьев текущей генерации, при сохранении высокой фотосинтетической активности прошлогодних листьев.

При анализе реакции фотосинтетического аппарата листьев *C. glaucophyllus* var. *serotinus* на имитацию условий, близких к суховейным, установлено, что развитие водного дефицита в пределах 14% в листьях текущей генерации сопровождалось снижением потерь энергии при её передаче по пигментной матрице и, соответственно, возрастанием эффективности использования энергии возбуждения в ФС II. Такая картина, вероятно, связана с тем, что водный дефицит у этого вида способствует активации фотосинтетических процессов. Косвенным подтверждением могут служить результаты оценки основных параметров ИФХ после восстановления водоснабжения тканей листа. У прошлогодних листьев *C. glaucophyllus* var. *serotinus* во всех вариантах опытов с потерей влаги от 9% до 23,5% изменений в состоянии фотосинтетического аппарата не выявлено, что свидетельствует о его высокой засухоустойчивости.

Измерение выхода электролитов из тканей растений является классическим методом оценки целостности мембран в ответ на воздействие окружающей среды. В живых клетках электролиты содержатся в мембраносвязанных отсеках. При действии гидротермического стресса белки и липиды этих мембран разрушаются, окисляются и т.д., и это может привести к структурным изменениям (например, фазовым переходам), которые вызывают потерю целостности и повышенную проницаемость мембран для электролитов [3, 7, 10].

В результате определения влияния условий летней засухи на выход электролитов в тканях листьев различной генерации установлено, что у всех

исследуемых видов кизильника клеточные мембраны листьев прошлого года проявляли более высокую устойчивость к недостатку влаги по сравнению с развивающимися листьями. Вне зависимости от условий увядания максимальный выход электролитов выявлен для листьев прошлого года *C. franchetii*, однако на стадии восстановления водообеспеченности его значения снижались до уровня контроля (табл. 3).

Таблица 3

Изменение проницаемости клеточных мембран листьев видов рода *Cotoneaster* Medik. при имитации условий суховея

Вид	Вариант опыта	Контроль	Завядание	Восстановление
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i> var. <i>serotinus</i> , листья прошлого года	t 25°C и Rh 60%	14,41	19,88	17,57
	t 27°C и Rh 30%	11,75	16,64	16,72
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i> var. <i>serotinus</i> , листья текущей генерации	t 25°C и Rh 60%	7,84	10,27	9,27
	t 27°C и Rh 30%	8,11	13,94	11,53
<i>Cotoneaster salicifolia</i> Franch, листья прошлого года	t 25°C и Rh 60%	14,43	12,29	14,15
	t 27°C и Rh 30%	7,9	10,65	7,83
<i>Cotoneaster salicifolia</i> Franch, листья текущей генерации	t 25°C и Rh 60%	6,82	13,23	9,00
	t 27°C и Rh 30%	7,5	9,62	9,02
<i>Cotoneaster franchetii</i> Bois., листья прошлого года	t 25°C и Rh 60%	12,64	17,89	14,18
	t 27°C и Rh 30%	11,36	18,39	10,01
<i>Cotoneaster franchetii</i> Bois., листья текущей генерации	t 25°C и Rh 60%	9,33	13,83	10,01
	t 27°C и Rh 30%	10,27	11,74	8,34

Подобная картина наблюдалась и для листьев *C. salicifolius*. Таким образом, ткани прошлогодних листьев *C. franchetii* и *C. salicifolius* проявляют лабильность, активно реагируя на действие стресса. Экзосмос у *C. glaucophyllus* var. *serotinus* в тех же условиях эксперимента был ниже, чем у *C. franchetii*, но на этапе восстановления выход электролитов значительно превышал контрольные значения. Такая высокая текучесть мембран обусловлена особенностью формирования устойчивости к действию водного дефицита у данного вида.

Состояние клеточных мембран листьев текущей генерации зависело как от видовой принадлежности, так и от условий проведения эксперимента. Наиболее активно на действие недостатка влаги (температура +25°C и относительная влажность воздуха 60%) реагировали листья *C. salicifolia* текущей генерации – выход электролитов на 48% превышал контроль, но по окончании действия стрессового фактора он существенно снижался. Однако, в условиях, близких к действию суховея (t 27°C и Rh 30%), у данного вида экзосмос возрастал только на 24%, и на стадии восстановления был выше контроля на 10%.

Аналогично, выход электролитов в молодых листьях *C. franchetii* в мягких условиях завядания (t 25°C и Rh 60%) превышал контрольные значения на 32%, а в более жёстких условиях засухи был выше контроля лишь на 12%. По-видимому, такие изменения связаны с ростовыми процессами, происходящими в развивающихся листьях. При действии температуры +27°C и относительной влажности воздуха 30% самый высокий экзосмос наблюдался в молодых листьях *C. glaucophyllus* var. *serotinus* (возрастал 41%), и на стадии восстановления превышал контроль на 30%.

Заключение

Листья видов *C. salicifolius* и *C. glaucophyllus* var. *serotinus* различных сроков генерации демонстрируют признаки повышенной засухоустойчивости, проявляющиеся в способности экономно расходовать влагу при завядании, и впоследствии на высоком уровне восстанавливать нормальный тургор тканей. При имитации суховея погоды

листья заметно сокращают водоотдачу, что способствует предотвращению глубокого обезвоживания и связанных с ним необратимых повреждений. Очевидно, растения этих видов будут сохранять декоративные качества в период максимального воздействия неблагоприятных летних факторов в климате Южного берега Крыма. Листья *C. franchetii* в условиях повышения температуры и низкой влажности воздуха интенсивнее расходуют влагу, что приводит к существенному увеличению водного дефицита в тканях, и свидетельствует о невысокой устойчивости данного вида к водному стрессу. Наиболее низкие водоудерживающие силы и неудовлетворительные репарационные возможности отмечены у листьев прошлогодней генерации, потеря ими свыше 8-10% влаги является критической. Для молодых листьев предел сублетального дефицита влаги в засушливых условиях составляет 20%.

Выявлены различия в работе фотосинтетического аппарата у листьев видов рода *Cotoneaster* различных сроков генерации в начале летнего сезона и в период высокой вероятности наступления суховеjno- засушливой погоды (вторая-третья декада июня). Установлено, что у всех изучаемых видов основные параметры ИФХ прошлогодних листьев снижаются по сравнению с листьями текущей генерации, по мере завершения ростовых процессов. Однако, у более молодых листьев сохранялась высокая чувствительность кислородывделяющего комплекса к стрессовому воздействию. Максимальная устойчивость к условиям, имитирующим действие суховея, была у вида *C. glaucophyllus* var. *serotinus*. Несмотря на высокую степень потенциальной засухоустойчивости *C. salicifolia*, завядание в условиях низкой влажности воздуха сопровождалось значительным снижением эффективности использования энергии возбуждения и возрастанием количества невосстановленных пластохинонов. У этого вида после восстановления водообеспеченности F_0 и F_v/F_0 , оставались на низком уровне, что соответствует сохранению стрессового состояния. Вид *C. franchetii* характеризовался самым низким уровнем водоудерживающих сил и устойчивости фотосинтетического аппарата к условиям суховея, вне зависимости от возраста листа.

Дана характеристика состояния клеточных мембран листьев видов рода *Cotoneaster* в условиях контролируемого обезвоживания. Установлено, что при действии высоких температур и недостатка влаги выход электролитов у прошлогодних листьев превышал контроль на 25-32%, а у молодых листьев на 12-48%. Таким образом, мембраны листьев прошлого года проявляли большую устойчивость к действию стрессового фактора, чем листья текущей генерации. Текучесть мембран развивающихся листьев зависела также и от стадии формирования листа. Наиболее чувствительными к действию недостатка влаги оказались мембраны как молодых, так и прошлогодних листьев *C. glaucophyllus* var. *serotinus*.

Благодарности

Исследования выполнены на базе ЦКП «Физиолого-биохимические исследования растительных объектов» (ФБИ РО) ФГБУН "НБС-ННЦ" (Ялта, Россия)

Список литературы

1. Агрокліматичний довідник по території України. Кам'янець-Подільський, 2011. – 108 с.
2. Гольцев В.Н., Каладжи М.Х., Кузманова М.А., Аллахвердиев С.И. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла *a* – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений. М. – Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2014. – 220 с.

3. Грищенко Н.Н., Лукаткин А.С. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода // Поволжский экологический журнал. – 2005. – № 3. – С. 3-11.
4. Губанова Т.Б., Пилькевич Р.А. Влияние дефицита влаги на процессы фотосинтеза вечнозеленых кустарников рода *Cotoneaster* (Medic.) Bauhin. // Биология растений и садоводство: теория, инновации. – 2021. – №158. – С. 99-109.
5. Карпун Ю. Н., Кувайцев М. В., Кунина В. А. К вопросу о засухоустойчивости декоративных древесных растений Черноморского побережья Кавказа (район Сочи) // Hortus Botanicus. – 2017. – № 2. – С. 668-692 DOI: 10.15393/j4.art.2017.4284
6. Методические указания, по физиологической оценке, устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Ялта. 1980 – 28 с.
7. Физиологические и биофизические методы в селекции плодовых культур / под ред. А.И. Лищука. – М. – 1991. – С. 29-31.
8. Bajji M., Kinet J.M., Lutts, S. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat // Plant Growth Regulation – 2002. – № 36. – P. 61-70.
9. Oukarroum A., Madidi S.E., Schansker G., Strasser R.J. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and rewatering // Environmental and Experimental Botany. – 2007. – Vol. 60. – P. 438-446.
10. Romanov V.A., Galelyuka I.B., Sarakhan Ie.V. Portable fluorometer Floratest and specifics of its application // Sensor Electronics and Microsystem Technol. – 2010. – Vol. 1 (7). – P. 39-44.
11. Rolny N., Costa L., Carrión C., Guimet J.J. Is the electrolyte leakage assay an unequivocal test of membrane deterioration during leaf senescence// Plant Physiology and Biochemistry. – 2011 – Vol. 49. – P. 1220-1227.
12. Takele A. Differential responses of electrolyte leakage and pigment compositions in maize and sorghum after exposure to and recovery from pre-and post-flowering dehydration // Agric. Sci. China – 2010. – No. 9. – P. 813-824.
13. Yordanov I., Stefanov D., Krasteva V., Gourmanova M., Goltsev V. Drought stress responses in plants – molecular biology, physiology and agronomical aspects // Agr. Sci. – 2012. – Vol. IV. – P.7-20.

Статья поступила в редакцию 24.05.2023 г.

Gubanova T.B., Pilkevich R.A., Melkozerova E.A., Paliy A.E. Comparative analysis of the drought tolerance in the evergreen *Cotoneaster* species // Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens. – 2023. – № 149. – P. 166-174

The results of the studies of the effect of conditions simulating the pressure of dry hot-windy weather on water-retaining forces, the state of cell membranes and the functioning of the photosynthetic apparatus in leaves of different generations in 3 evergreen *Cotoneaster* species are presented. It was found that the photosynthetic apparatus resistance to hot winds decreased in the following order: *C. glaucophyllus* var. *serotinus* - *C. salicifolia* - *C. franchetii*. In *C. glaucophyllus* var. *serotinus* and *C. salicifolia*, the water deficit was low and relatively stable, and its sublethal level was the moisture loss of 12%. The species *C. franchetii* was characterized by a low water-retaining capacity of leaves combined with an insufficient reparation capacity after critical dehydration. It was found that, regardless of the experiment conditions, the electrolyte yield in the one year leaves was less than in the leaves of the current generation, which is due to the low resistance of young leaves to water deficiency. The integrity of cell membranes in young leaf depended on the leaf formation stage. The highest sensitivity to the hydrothermal stresspressure was demonstrated by the leaf cell membranes in *C. glaucophyllus* var. *serotinus*.

Key words: *Cotoneaster* species; drought tolerance; water-retaining forces; photosynthesis; cell membranes