

УДК 674.031.632.264:581.1:58.032.3

К ВОПРОСУ О ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ ВИДОВ РОДА *QUERCUS* L. В УСЛОВИЯХ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

Юрий Владимирович Плугатарь, Иван Николаевич Палий,
Татьяна Борисовна Губанова

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита, спуск Никитский, 52

E-mail: gubanova-65@list.ru

Изучена динамика накопления хлорофиллов а и b в листьях *Quercus robur* L., *Quercus pubescens* Willd., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. и *Quercus ilex* L. в течение летних сезонов 2022-2023 гг. Установлено, что низкие температуры воздуха в мае 2022 г., а также атмосферная засуха и высокие температуры в августе 2023 г. приводили к снижению соотношения фотосинтетических пигментов до минимальных значений. Показано, что соотношение хлорофиллов a/b в листьях дуба могут использоваться в качестве маркеров стрессового состояния у видов рода *Quercus* L. Дана характеристика состояния фотосинтетического аппарата у четырех видов рода *Quercus* в условиях влияния различных сочетаний температуры и влажности воздуха. Установлено, что при имитации суховея (температура 35°C, относительная влажность воздуха 25%). У листопадных видов *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L. и *Quercus pubescens* Willd. происходит снижение эффективности световой фазы фотосинтеза и возрастание количества невосстановленных пластохинонов. Интенсивность этих изменений связана с устойчивостью к недостатку воды. Показано, что листья *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. и *Quercus pubescens* Willd. обладают высокой чувствительностью к засухе. В условиях повышенных температур и низкой влажности воздуха у *Quercus ilex* L. сохраняется стабильное функционирование фотосинтетического аппарата.

Ключевые слова: фотосинтез; хлорофилл; гидротермический стресс; *Quercus*

Введение

Проблема засухоустойчивости древесных растений приобретает особую актуальность в наши дни, что связано с климатическими изменениями. Меняющийся гидротермический режим, возросшая вероятность наступления засухи, особенно в южных регионах, стали причиной смещения фенологических фаз у многих видов растений, что оказало влияние на их устойчивость к абиотическим стрессорам [3]. Неблагоприятные условия, сложившиеся в период вегетации, зачастую нарушают нормальное течение фотосинтетических процессов, что в дальнейшем негативно сказывается на жизнедеятельности растительного организма [8, 9].

Виды древесных растений различного происхождения играют большую роль в формировании комфортной среды для человека, поскольку являются доминирующим элементом рекреационных и парковых зон. К таким растениям на ЮБК относятся местные и интродуцированные виды рода *Quercus*. В научной литературе имеется информация об ухудшающемся состоянии природных и искусственных популяций видов *Quercus* в связи с аридизацией климата, что создает ряд трудностей для лесоразведения и сохранения существующих насаждений [7, 10].

Отрицательное воздействие абиотических факторов, таких как засуха, нехватка влаги в почве, низкие или очень высокие температуры воздуха, наравне с биотическим действием приводит к сокращению площади дубовых древостоев. В то же время ответной реакцией растений является выработка защитных механизмов, и, как следствие, способности адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды. Физиолого-биохимические механизмы ответной реакции на стресс в настоящее время изучаются на всех уровнях развития растений, начиная с популяционного и заканчивая молекулярным. Отдельное внимание уделяется состоянию фотосинтетической системы

и комплекса фотосинтетических пигментов. Поэтому цель наших исследований заключалась в выявлении особенностей накопления хлорофиллов условиях летних сезонов на ЮБК и функционирования фотосинтетического аппарата у четырех видов рода *Quercus* при различных сочетаниях температуры и влажности воздуха.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования служили 3 аборигенных листопадных вида рода *Quercus* L.: *Q. robur* L., *Q. pubescens* Willd., *Q. petraea* (Matt.) Liebl., а также 1 интродуцированный – вечнозеленый *Q. ilex* L.

Для исследования динамики накопления хлорофиллов растительные образцы отбирали ежемесячно с мая по сентябрь 2022-2023 гг. Содержание хлорофиллов а и b определяли на спектрофотометре КФК 3 КМ по методике В.Ф. Гавриленко с соавт [1].

Для оценки влияния различных сочетаний температуры и влажности воздуха были проведены эксперименты по контролируемому увяданию листьев 4 видов рода *Quercus*: вариант 1- температура 27°C, относительная влажность воздуха (Rh) 40%; вариант – 2 (имитация суховея) - температура 35°C, относительная влажность воздуха (Rh) 25%. Контролем служили листья в состоянии полного оводнения. Состояние фотосинтетического аппарата оценивали по изменению основных параметров индукции флуоресценции хлорофилла, с использованием хронофлуориметра «Floratest». Анализировали следующие характеристики ИФХ: $F_v = F_m - F_0$ – вариабельная флуоресценция; $(F_m - F_{st})/F_m$ – эффективность световой фазы фотосинтеза; $(F_{pl} - F_0)/F_v$ – количество невосстановленных Q_a в реакционных центрах ФСII [2, 12].

Показатели погодных условий за 2022-2023 гг. приведены по данным Агрометеостанции «Никитский сад». Эксперименты проводили в 3-кратной повторности. Для статистической обработки использовали программу MS Excel 2007. Достоверность различий между вариантами рассчитывали по *t*-критерию Стьюдента при 5% уровне значимости. На рисунках представлены средние значения и их стандартные ошибки.

Результаты и обсуждение

Поскольку известно, что соотношение между хлорофиллами может характеризовать потенциальную фотохимическую активность и определять степень устойчивости растительного организма к неблагоприятным факторам внешней среды, в течение двух летних сезонов были проведены исследования изменения этого параметра у 4 видов рода *Quercus*. У большинства видов растений, в благоприятных условиях выращивания и при отсутствии стресса отношение хлорофилла а к b составляет 3,0 [5]. В результате проведенных исследований установлено, что в 2022 г. концентрация хлорофилла а колебалась в пределах 0,61-3,30 мкг/г в пересчете на сухой вес; хлорофилла b – 0,18-1,33 мкг/г. Максимальным содержанием хлорофиллов а и b отличались листья *Q. robur*. В 2023 г. концентрации фотосинтетических пигментов были ниже чем в предыдущем году и составляли 0,46-2,78 мкг/г – для хлорофилла а, и 0,11-1,01 мкг/г – для хлорофилла b. Максимальное содержание хлорофиллов а и b наблюдалось в листьях *Q. robur* и *Q. pubescens*.

Выявленные различия, вероятно, связаны с погодными условиями. Согласно данным Агрометеостанции «Никитский сад», летний сезон 2022 г. характеризовался пониженным температурным режимом в мае, что замедлило скорость распускания листвы у многих видов растений. В июле и августе преобладала жаркая, засушливая погода. Однако, температура воздуха была близка к климатической норме. Умеренно-теплая, дождливая погода наблюдалась в мае-июне 2023 г. Погодные условия июля были неустойчивыми, с небольшим количеством осадков. В августе 2023 г. установилась жаркая и засушливая погода. Среднемесячная температура превысила климатическую

норму на 3,6°C, а запасы продуктивной влаги в почве под многими культурами снизились до мертвого уровня.

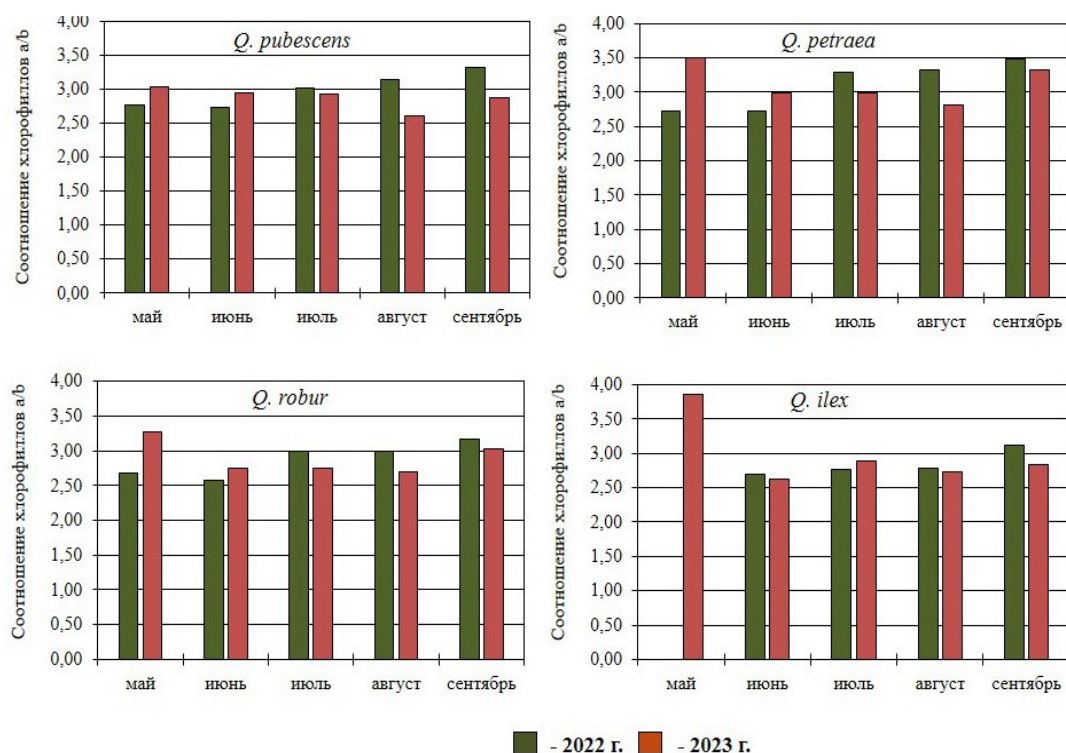


Рис. 1 Динамика соотношения хлорофиллов а/б в листьях видов *Quercus* течение летних сезонов 2022-2023 гг.

В течение летнего сезона 2022 г. соотношения хлорофиллов а/б в листьях *Q. pubescens* происходило следующим образом: в мае-июне данный показатель не изменялся и составлял 2,7 (рис. 1), начиная с июля соотношение начинало возрастать и достигало нормальных значений (3,0), далее, в сентябре, оно увеличивалось до максимальных значений. Аналогичные изменения наблюдались и в листьях *Q. petraea*. Для *Q. robur* в начале вегетации соотношение хлорофиллов а/б составляло 2,6, в июне оно немного снижалось (до 2,5), в июле-августе восстанавливалось до нормы (3,0) и в сентябре также достигало максимальных величин. В листьях *Q. ilex* в июне-августе соотношение составляло 2,6-2,7 и лишь в сентябре происходил его рост до нормальных значений. Низкие показатели соотношения фотосинтетических пигментов в начале вегетации 2022 г., по-видимому связаны температурным фоном в мае, который временами был ниже нормы на 4°C, последующее увеличение температуры воздуха привело к росту соотношения хлорофиллов до 3,0 и выше, что может свидетельствовать об отсутствии стресса у изучаемых видов.

Изменения, происходящие с пигментным комплексом в летний период 2023 г., кардинально отличались от предыдущего года. В мае-июле в листьях *Q. pubescens* соотношение хлорофиллов а/б было в норме, а в августе происходило его снижение до 2,5. В сентябре соотношение восстанавливалось до значений, соответствующих началу вегетации. У *Q. petraea* максимальное соотношение хлорофиллов а/б наблюдалось в мае (3,5), в июне-июле соотношение составляло 3,0, в августе снижалось до 2,7, а в сентябре вновь возрастало до 3,3. В листьях *Q. robur* наблюдались такие же изменения. Изменения соотношения пигментов у *Q. ilex* происходили волнообразно: в мае оно было самым высоким 3,8, затем снижалось на треть до 2,6, в июле возрастало до 2,9, а в августе опять

снижалось до 2,6 и в сентябре незначительно увеличивалось (до 2,8), но так и не достигало нормальных значений.

Снижение соотношения пигментов до минимальных значений в августе 2023 г. у всех исследуемых видов *Quercus* происходило в период экстремальной атмосферно-почвенной засухи и являлось следствием стрессового состояния растений. В наибольшей степени этот процесс был выражен в листьях *Q. pubescens*, в наименьшей – *Q. Ilex* (рис. 1).

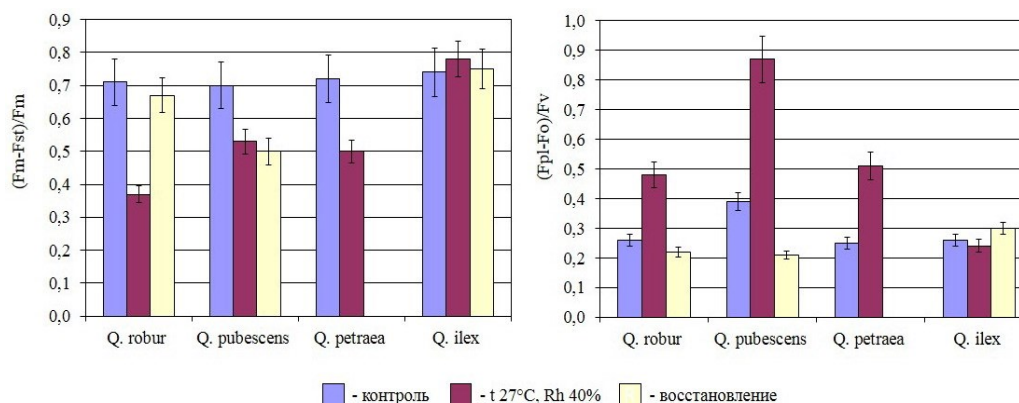


Рис. 2 Изменения относительной фотосинтетической активности и количества невосстановленных Q_a в реакционных центрах ФС II в листьях видов рода *Quercus* при их контролируемом увядании

Известно, что засухоустойчивость листового аппарата растений зависит от комплекса эндогенных и экзогенных факторов, таких как, водоудерживающие силы тканей, возраст, гидротермический режим в конкретный период вегетации. Поскольку для климата ЮБК засухи в летнее время – частое явление, были проведены эксперименты по контролируемому увяданию листьев изучаемых видов рода *Quercus* при различных сочетаниях температуры и относительной влажности воздуха.

Установлено, что в мягких условиях (вариант 1) изменения в работе фотосинтетического аппарата у листопадных видов *Quercus* носили видоспецифичный характер. У *Q. petraea*, после достижения листьями водного дефицита 28%, на этапе восстановления водообеспеченности зафиксирована снижение эффективности световой фазы фотосинтеза и индекса витальности ниже 1, что связано с разрушением структур ФС II. В этих же условиях, при близких значениях водного дефицита в листьях *Q. robur* наблюдалось снижение относительной фотосинтетической активности в среднем на 42%, которая при восстановлении водообеспеченности достигла контрольных значений. У *Q. pubescens* при более низком уровне водного дефицита (20%) водный стресс проявился в снижении эффективности световой фазы фотосинтеза и существенным возрастанием количества невосстановленных пластохинонов в реакционных центрах (рис. 2). У вечнозеленого вида *Q. Ilex* отмечено снижение максимальной флуоресценции на 15% сразу после окончания, восстановился стрессового воздействия. В дальнейшем, после восстановления водообеспеченности, величина максимальной флуоресценции не отличалась от контрольных значений. Снижение максимальной флуоресценции связано с тем, что не все акцепторы электронов в реакционных центрах могут быть восстановлены, и свидетельствует о развитии стрессового состояния [6, 11]. Однако, эффективность световой фазы фотосинтеза у данного вида практически не изменилась. Полученные данные позволили заключить, что фотосинтетический аппарат *Q. Ilex* обладает высокой устойчивостью к засухе, вероятно, обусловленной высоким уровнем водоудерживающих сил. У этого вида за 6 часов завядания водный дефицит был в пределах 11-13%.

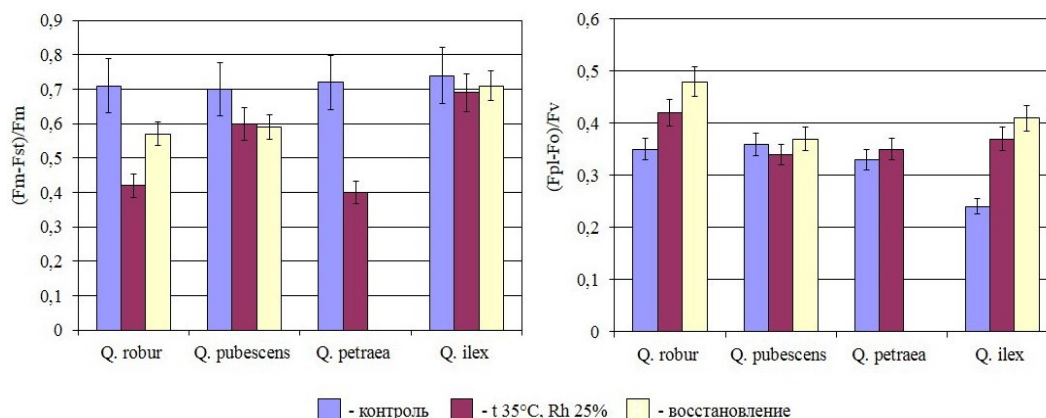


Рис. 3 Изменения относительной фотосинтетической активности и количества невосстановленных Q_a в реакционных центрах ФС II в листьях видов рода *Quercus* при имитации условий засухи

При имитации условий, близких к засухе (вариант 2) выявлено, что у *Q. ilex* скорость развития водного дефицита оставалась низкой (в течение 6 часов листья утратили 12% воды). При этом значительно возросло количество невосстановленных Q_a в реакционных центрах. Увеличение максимальной флуоресценции на 24% и сохранение эффективности световой фазы фотосинтеза на прежнем уровне, позволили сделать вывод о том, что фотосинтетический аппарат этого вида обладает высокой устойчивостью к засухе (рис. 3). Вероятно, повышенная температура в сочетании с низкой влажностью воздуха являются оптимальными условиями для функционирования ФС II у *Q. ilex*.

У листопадных видов *Quercus*, в этих условиях отмечено снижение варибельной и максимальной флуоресценции в среднем на 35-40%, что свидетельствует о развитии глубокого стресса.

На этапе восстановления водообеспеченности у *Q. petraea* произошла полная инактивация ФС II, что подтверждается отсутствием характерных пиков на фотоиндукционной кривой. Эффективность световой фазы фотосинтеза и количество невосстановленных Q_a в листьях *Q. robur*, после окончания действия стрессора, восстановилась до контрольных значений, в отличие от *Q. pubescens*. В последнем случае наблюдались нарушения процессов реокисления пластохинонов и дальнейшего снижения эффективности световой фазы, что связано с сохранением стрессового состояния.

Выводы

При изучении динамики соотношения хлорофиллов а и б в листьях представителей рода *Quercus* L. выявлено, что стрессовые условия, а именно, низкие температуры воздуха в мае 2022 г., а также атмосферная засуха и высокие температуры в августе 2023 г. приводили к снижению соотношения фотосинтетических пигментов до минимальных значений. Таким образом, соотношение хлорофиллов а/б в листьях дуба может служить характеристикой стрессового состояния у видов рода *Quercus* L.

Анализ результатов экспериментов по контролируемому увяданию листьев видов рода *Quercus* при различных сочетаниях температуры и влажности воздуха позволил сделать вывод о низкой засухоустойчивости фотосинтетического аппарата *Q. petraea* и *Q. pubescens*. Установлено, что при имитации условий, близких к засухе у листопадных видов происходит снижение фотосинтетической эффективности световой фазы фотосинтеза, а также нарушаются процессы реокисления первичного акцептора электронов. Интенсивность этих изменений связана со степенью устойчивости листьев к недостатку воды. У вечнозеленого *Q. ilex* под действием повышенных температур и

низкой влажности воздуха увеличение максимальной флуоресценции и сохранение стабильного функционирования фотосинтетического аппарата, что позволяет предположить, что засуховейная погода не является стрессовым фактором для этого вида. Засухоустойчивость листового аппарата у *Q. ilex* обеспечивается высоким уровнем водоудерживающих сил.

Благодарности

Исследования выполнены на оборудовании ЦКП «Физиолого-биохимические методы исследования растительных объектов» ФГБУН «НБС – ННЦ» (Ялта, Россия)

Список литературы

1. Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. Учебное пособие. – М., «Высш. школа», 1975. – 392 с.
2. Гольцев В.Н., Каладжи Х.М., Паунов М., Баба В., Хорачек Т., Мойски Я., Коцел Х., Аллахвердиев С.И. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений // Физиология растений, 2016. – Т. 63. – № 6. – С. 881-892
3. Корсакова С.П. Оценка будущих изменений климата на Южном берегу Крыма // Экосистемы. – 2018. – Вып. 15(45). – С. 151-165.
4. Корсакова С.П., Корсаков П.Б. Изменение климатических норм на Южном берегу Крыма за последние 90 лет // Биология растений и садоводство: теория, инновации. – 2023. – Вып. 2 (167). – С. 84-95. DOI: 10.25684/2712-7788-2023-2-167-84-95
5. Лебедева Т.С., Сытник К.М. Пигменты растительного мира. – Киев: Наук. Думка, 1986. – 83 с.
6. Лысенко В.С., Вардуни Т.В., Соьер В.Г., Краснов В.П. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода // Фундаментальные исследования – 2013. – №4 (1). – С. 112-120. DOI:10.31360/2225-3068-2018-67-142-152
7. Михеева М.А., Федорова А.И. Влияние высоких температур на устойчивость древесных растений в городской среде // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: География. Геоэкология. – 2011. – № 2. – С. 166-175.
8. Рахманкулова З.Ф. Взаимосвязь фотосинтеза и дыхания целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях // Журн. общей биологии. – 2002. – Т. 63. – № 3. – С. 44-52.
9. Ashraf M., Harris P.J.C. Photosynthesis under stressful environments: An overview // Photosynthetica. – 2013. – Vol. 51. – P. 163. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6>
10. Cuza P., Dascalu Al. Aproximația sistemică în utilizarea rațională a speciilor și genotipurilor de stejar la împădurirea și gospodărirea durabilă a pădurilor din Republica Moldova // Mediul Ambiant. – 2015. – No. 3 (81). – P. 7-15.
11. Pereira W.E., de Siqueira D.L., Martínez C.A., Puiatti M. Gas exchange and chlorophyll fluorescence in four citrus rootstocks under aluminium stress // J. Plant Physiol. – 2000. – Vol. 157. – №. 5. – P. 513-520.
12. 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). – № 3. – P. 39-44.

Статья поступила в редакцию 13. 05. 2024 г.

Plugatar Yu.V., Paliy I.N., Gubanova T.B. To the issue of drought resistance in some *Quercus* L. species under the conditions of the Southern Coast of the Crimea // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2024. – № 151. – P. 86-92

The dynamics of chlorophylls a and b accumulation in the leaves of *Quercus robur* L., *Q. pubescens* Willd., *Q. petraea* (Matt.) Liebl. and *Q. ilex* L. was studied during the summer seasons 2022-2023. It was found that low air temperatures in May 2022, as well as atmospheric drought and high temperatures in August 2023, resulted in a decrease in the ratio of photosynthetic pigments to minimum values. It has been shown that the chlorophyll a/b ratio in oak leaves can be used as a stress marker for *Quercus* L. species.

The characteristics of the photosynthetic apparatus state in four *Quercus* species under the pressure of various temperature and air humidity combinations have been presented. It has been found that when simulating a dry wind (temperature 35 °C, relative humidity 25%), there is a decrease in the efficiency of the light phase of photosynthesis and an increase in the amount of unreduced plastoquinones, in the deciduous species *Q. petraea*, *Q. robur* and *Q. pubescens*. The intensity of these changes is associated with the resistance to water deficiency. It has been shown that *Q. petraea* and *Q. pubescens* leaves are highly sensitive to drought. In conditions of high temperatures and low air humidity, *Q. ilex* maintains stable functioning of the photosynthetic apparatus.

Key words: photosynthesis; chlorophyll; hydrothermal stress; *Quercus*