

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.788.1:58.032.1:581.132

DOI 10.36305/2712-7788-2021-1-158-99-109

ВЛИЯНИЕ ДЕФИЦИТА ВЛАГИ НА ПРОЦЕССЫ ФОТОСИНТЕЗА
ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ КУСТАРНИКОВ РОДА *COTONEASTER* (MEDIC.) VAUHIN

Губанова Татьяна Борисовна, Пилькевич Руслана Адольфовна

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН

298648, Россия, г. Ялта, пгт Никита, ул. Никитский спуск, 52

E-mail: gubanova-65@list.ru

Представлены данные об особенностях водного режима (водный дефицит, водоудерживающие силы и общая оводненность тканей листа) у четырех вечнозеленых видов рода *Cotoneaster*, а также влиянии нарастающего водного стресса на течение первичных процессов фотосинтеза. Установлено, что в периоды максимального воздействия засушливых факторов летнего сезона на Южном Берегу Крыма виды *C. salicifolius* и *C. graucophyllus* var. *serotinus* демонстрируют признаки повышенной засухоустойчивости, что проявляется в способности экономно расходовать влагу тканями листьев при завядании, и впоследствии восстанавливать нормальную тургесцентность тканей листа. Эти виды поддерживали минимальные показатели водного дефицита в листьях, а сублетальным уровнем являлась потеря 12% воды. Генотипы *C. × watereri* 'Cornubia' и *C. franchetii* показали относительно слабую водоудерживающую способность в сочетании с низкой репарационной возможностью листьев. Потеря воды свыше 8-10% уже становилась критической, после чего количество неповреждённых тканей листовых пластинок оказывалось неудовлетворительным (менее 60%). Установлено, что параметрами индукции флуоресценции хлорофилла (ИФХ) наиболее чувствительными к недостатку влаги, являются характеристики быстрой фазы. Водный дефицит в пределах 12-18% приводит к необратимым нарушениям в работе фотосинтетического аппарата у *C. franchetii* что выражалось в снижении соотношения вариабельной и базовой флуоресценции ниже нормы витальности и отсутствии выраженных пиков на кривой ИФХ. У видов *C. salicifolius* и *C. graucophyllus* var. *serotinus* возрастание уровня водного дефицита сопровождалось снижением эффективности световой фазы фотосинтеза и увеличением количества невосстановленных Q_a в реакционных центрах ФС2. Однако, эти изменения носили обратимый характер. Сделан вывод о том, что виды *C. salicifolius* и *C. graucophyllus* var. *serotinus* являются относительно устойчивыми к недостатку влаги и характеризуются высоким уровнем водоудерживающих сил и стабильной работой фотосинтетического аппарата. Контролируемое завядание в сочетании с методом ИФХ может быть использовано для проведения экспресс-диагностики засухоустойчивости видов рода *Cotoneaster*.

Ключевые слова: *Cotoneaster*; водный режим; засухоустойчивость; фотосинтез; индукция флуоресценции хлорофилла

Введение

Виды рода *Cotoneaster* (Medic.) Vauhin характеризуются большим разнообразием форм, обильным и продолжительным цветением и плодоношением. Все это определяет высокую популярность представителей данного рода в качестве декоративных растений. Для южных регионов наиболее ценными являются вечнозеленые кизильники, поскольку они могут быть использованы для создания круглогодичных экспозиций в парках и рекреационных зонах. В большей части научной литературы отмечается, что большинство видов рода *Cotoneaster* достаточно засухоустойчивы (Гревцова, 1989; Скупченко и др., 2016; Кунина, 2016). Тем не менее, в некоторых работах имеется информация о том, что в засушливые годы у представителей данного рода наблюдалась частичная дефолиация и снижение тургесцентности листьев и молодых побегов, что, в свою очередь, негативно сказывалось на их декоративности (Карпун и др., 2017). Кроме того, необходимо

отметить, что данные о степени устойчивости кизильников к засухе, имеющиеся в литературных источниках, получены в основном, в результате визуальной оценки состояния растений. Результаты исследований влияния недостаточного водообеспечения на физиологическое состояние видов рода *Cotoneaster* носят отрывочный характер. В условиях изменения климата в сторону его аридизации и дефицита водных ресурсов изучение реакции растений на недостаток влаги становится весьма актуальным, поскольку негативное влияние засухи может проявляться не только непосредственно в период ее воздействия, но и носить отсроченный характер (Плугатарь и др., 2017). Последствия продолжительного действия засухи не только существенно ухудшают декоративность зеленых насаждений, но и могут стать причиной нарушения процессов роста, подготовки к состоянию покоя, что в целом снижает жизнеспособность (Нестеренко и др., 2007). Один из важных вопросов практического садоводства заключается в подборе декоративных видов, способных сохранять нормальную жизнедеятельность в условиях недостатка влаги. Для расширения и оптимизации ассортимента таких растений необходимо выявление информативных физиологических показателей, пригодных для косвенной экспресс-диагностики степени засухоустойчивости и определения летальных границ водного стресса.

Изучение таких параметров водного режима как общая оводненность, динамика реального водного дефицита в течение вегетации, восстановительная способность тканей листа после снятия стрессового воздействия позволяют получить объективную информацию об адаптивных возможностях растительного организма. Однако, исследования последних лет показали, что анализ водного статуса растения не является достаточным для полноценной картины реакции растений на действие засухи (Bassett, 2013). Известно, что нарушения в работе фотосинтетического аппарата начинаются задолго до появления визуальных признаков увядания и при этом могут носить необратимый характер (Губанова и др., 2019; Губанова и др., 2020). Недостаток воды приводит к сокращению ассимиляции CO₂ в связи с закрытием устьиц и, соответственно, вызывает дисбаланс между фотохимической активностью ФС2 потребностью в НАДФН. Это может стать причиной образования активных форм кислорода и, как следствие, возрастания фотодеструкции (Kalaji et al., 2012; Pavlovic et al., 2018). В естественных условиях засуха сопровождается высокой температурой и инсоляцией, что часто приводит к хроническому фотоингибированию, и значительно снижает эффективность работы фотосинтетического аппарата (Oukarroum et al., 2007).

В связи с этим, цель наших исследований заключалась в выявлении особенностей водного режима у четырех вечнозеленых видов рода *Cotoneaster*, определяющих их засухоустойчивость, а также установить критический для протекания процессов фотосинтеза уровень водного дефицита.

Объекты и методы

Объектами исследований служили четыре вечнозеленых вида рода *Cotoneaster* (Medic.) Bauhin: *Cotoneaster* × *watereri* 'Cormubia' C.K. Schneid., *Cotoneaster salicifolius* Franch., *C. Cotoneaster graucophyllus* var. *serotinus* Hutch., *Cotoneaster franchetii* Bois., произрастающих на территории Никитского ботанического сада. В качестве параметров водного режима были проанализированы общая оводненность листа, реальный водный дефицит, а также, в контролируемых условиях лабораторного эксперимента, водоудерживающие силы и репарационная способность тканей листа, после восстановления водоснабжения (Лишук, 1991).

Для оценки реакции фотосинтетического аппарата на развитие водного стресса измеряли параметры фотосинтетической активности при помощи портативного

хронофлуориметра «Floratest» (Украина) (Romanov et al., 2010; Stirbet et al., 2011; Гольцев и др., 2016) в четырех вариантах опыта: состояние полного насыщения (контроль), трехчасовое увядание (вариант 1), пятичасовое увядание (вариант 2), восстановление водообеспеченности (вариант 3). Состояние ФС2 оценивали по следующим параметрам фотоиндукционной кривой: F_0 – базовый уровень флуоресценции; F_m – максимальное значение флуоресценции; F_{st} – стационарный уровень флуоресценции. А также использовали расчетные параметры флуоресценции: $F_v = F_m - F_0$ – переменная флуоресценция; F_v/F_{st} – коэффициент спада флуоресценции (индекс жизнеспособности); 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 2; $(F_{pl}-F_0)/F_v$ – количество невосстановленных Q_a в реакционных центрах ФС 2. Эксперименты проводили в 3-кратной биологической и аналитической повторностях. Для статистической обработки, полученных данных использовали программное приложение MS Excel 2007. В таблицах представлены средние значения определений и их стандартные ошибки.

Результаты и обсуждение

В июне-августе 2020 г. проведено изучение параметров водного режима 4 видов кизильника. Содержание воды в тканях листьев в июне находилось в пределах 48-54,5%, что составляло 82-98,6% полного насыщения, показатели водного дефицита варьировали в широком диапазоне – от 11% у *C. salicifolius* до 28,5% в листьях *C. franchetii*.

С июня по август оводненность листьев изучаемых объектов уменьшилась на 3,5-6,5%. При этом водный дефицит значительно снизился в тканях *C. × watereri 'Cormubia'* и *C. graucophyllus var. serotinus* (на 9-12%).

В процессе контролируемого завядания самой низкой способностью удерживать влагу характеризовались листья *C. × watereri 'Cormubia'* и *C. franchetii* – через 5 часов увядания потеря воды составляла 22% и 32% соответственно. Последующее восстановление водного статуса выявило практически полную гибель тканей.

В листьях *C. franchetii* на протяжении периода исследования наблюдался максимальный дефицит влаги, ткани листьев отличались самой высокой потерей воды при завядании, и наиболее низким уровнем репарации.

Листья *C. graucophyllus var. serotinus* проявили сравнительно высокую водоудерживающую способность, теряя при увядании наименьшее количество влаги. Сублетальным водным дефицитом являлась потеря 12% воды, превышение этого уровня приводило к необратимым повреждениям и невозможности удовлетворительной репарационной способности тканей (нормальный тургор восстанавливался менее чем у 65% площади листовой поверхности).

Вид *C. graucophyllus var. serotinus* демонстрировал минимальные показатели водного дефицита, повышенные водоудерживающие силы и лучшие репарационные возможности. Уровень сублетальной потери влаги был наиболее высоким, и находился в пределах 14-18%.

В итоге, анализ первичных экспериментальных данных показал, что *C. salicifolius* и *C. graucophyllus var. serotinus* проявили признаки повышенной засухоустойчивости, а *C. × watereri 'Cormubia'* и *C. franchetii* предварительно можно рассматривать как виды с относительно невысокой устойчивостью к недостаточному водообеспечению. Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что изучаемые виды обладают высокой скоростью утраты воды и в течение 3-х часов достигают уровня сублетального водного дефицита.

Таблица 1

Водоудерживающая и репарационная способность листьев кизильника

Table 1

Water-retaining and reparative ability of cotoneaster leaves

Вид Species	Содерж ание воды в листья х, % от сырой массы Water content in leaves, % of raw weight	Содерж ание воды в листьях, полное оводнение, % на сырую массу Water content in the leaves, complete watering, % per raw weight	Водный дефицит в листьях, % Water deficiency in leaves, %	Утрачено воды в процессе увядания, % Lost water in the process of wilting, %					Листья, восст. тургор, % Leaves, turgor restoration, %
				1 час 1 hour	2 час а 2 hours	3 час а 3 hours	4 час а 4 hours	5 часов 5 hours	
июнь 2020 г. / June 2020									
<i>C. × watereri 'Cornubia'</i>	48,6	49,3	16,0	13,5	15,5	18,0	19,6	22,0	23
<i>C. salicifolius</i>	54,5	57,9	11,4	12,2	13,7	14,9	16,2	18,2	98,8
<i>C. graucophyllus</i> var. <i>serotinus</i>	49,0	54,1	19,6	9,6	11,3	13,3	14,9	17,0	63,5
<i>C. franchetii</i>	47,7	58,3	28,6	22,1	25,0	27,9	29,3	32,1	10
август 2020 г. / August 2020									
<i>C. × watereri 'Cornubia'</i>	45,1	53,2	6,8	11,9	14,5	17,4	*		86
<i>C. salicifolius</i>	49,3	54,0	6,7	9,1	12,1	13,6	*		96-98
<i>C. graucophyllus</i> var. <i>serotinus</i>	51,0	55,1	7,7	7,8	9,9	11,6	*		95
<i>C. franchetii</i>	41,3	51,1	25,0	15,4	17,8	19,7	*		60

* - завядание прекращено

* - wilting stopped

Исследование работы процессов фотосинтеза с помощью индукции флуоресценции хлорофилла (ИФХ) позволяет получить данные как о видовых особенностях функционирования ФС 2 в конкретных условиях выращивания, так и о реакции фотосинтетического аппарата растений на действие стрессоров различной природы и интенсивности. С целью определения критического уровня водного дефицита, для листового аппарата некоторых вечнозеленых видов рода *Cotoneaster*, была проведена серия экспериментов по влиянию обезвоживания различной интенсивности на течение первичных фотосинтетических процессов, по изменению параметров быстрой флуоресценции. При контролируемом завядании было установлено, что в течение 3-х часов листья изучаемых видов, в среднем, теряют 15-20 % воды, что свидетельствует о достаточно низком уровне водоудерживающих сил. Такой уровень водного дефицита вызывает ряд изменений параметров быстрой фазы флуоресценции. Так, у всех видов, вне зависимости от уровня водного дефицита, развившегося в течение 3-х часов, отмечено снижение величины базовой флуоресценции (в среднем на 30-40%). Такая картина может свидетельствовать об увеличении количества молекул хлорофилла, связанных с работой реакционных

центров ФС2 и снижении энергетических трат при миграции энергии по пигментной матрице. С одной стороны, указанные изменения базовой флуоресценции свидетельствуют о развитии адаптационного синдрома, а с другой – могут стать причиной истощения пула свободных хлорофиллов

Наиболее значительные различия выявлены в величинах максимальной и вариабельной флуоресценции на 43% и 50%, соответственно. Установлено, что потеря 18 % воды сопровождалась снижением величин Fv и Fm у *Cotoneaster* × *watereri* 'Cormubia'. Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что даже кратковременное завядание приводит к нарушению процессов восстановления акцепторов электронов в ФС2 и снижению квантового выхода фотосинтеза (табл.2).

Таблица 2

Параметры быстрой фазы флуоресценции хлорофилла у видов рода при различных условиях водообеспеченности

Table 2

Parameters of the fast phase of chlorophyll fluorescence in species of the genus under different conditions of water availability

Вариант эксперимента Experience variant	F ₀	F _{pl}	F _m	F _v	F _v /F _m	F _v /F ₀	(F _{pl} -F ₀)/F _v
<i>Cotoneaster</i> × <i>watereri</i> 'Cormubia'							
Контроль / Control	448±11	768±12	1456±21	1008	0,69	2,25	0,32
Вариант 1 / Variant 1	320±8	440±11	832±12	512	0,61	1,6	0,23
Вариант 2 / Variant 2	304±10	568±13	944±14	640	0,67	2,1	0,41
Восстановление тургесцентности Turgidity restoration	368±9	512±12	760±16	392	0,52	1,01	0,37
<i>Cotoneaster salicifolius</i>							
Контроль / Control	432±13	744±16	1616±23	1184	0,73	2,74	0,26
Вариант 1 / Variant 1	304±8	536±13	1032±25	728	0,7	2,40	0,22
Вариант 2 / Variant 2	312±12	536±17	1192±28	880	0,74	2,82	0,25
Восстановление тургесцентности Turgidity restoration	312±10	480±17	1244±31	932	0,75	2,99	0,18
<i>Cotoneaster graucophyllus</i> var. <i>serotinus</i>							
Контроль / Control	472±11	744±12	1528±27	1056	0,69	2,24	0,25
Вариант 1 / Variant 1	320±6	624±15	1200±23	880	0,73	2,75	0,34
Вариант 2 / Variant 2	328±7	608±11	1280±28	952	0,74	2,9	0,29
Восстановление тургесцентности Turgidity restoration	*	*	*	*	*	*	*
<i>Cotoneaster franchetii</i>							
Контроль / Control	452±13	676±19	1572±25	1120	0,71	2,48	0,2
Вариант 1 / Variant 1	256±15	536±21	1176±28	920	0,78	3,59	0,3
Вариант 2 / Variant 2	320±12	584±18	1224±25	904	0,74	2,82	0,29
Восстановление тургесцентности Turgidity restoration	*	*	*	*	*	*	*

Достоверные различия между контрольным и опытным вариантом в соотношении максимальной и вариабельной флуоресценции выявлены только у вида *C. × watereri* 'Cormubia'. Эти изменения отражают нарушения в течении световой фазы фотосинтеза.

Подтверждением появления глубокого стрессового состояния у данного вида служит также снижение соотношения F_v/F₀ до 1,6.

В процессе более длительного увядания и достижения водного дефицита 25-30 % были выявлены некоторые различия в работе фотосинтетического аппарата, вероятно, связанные с видовыми особенностями. В частности, при более длительном увядании листьев *C. × watereri 'Cornubia'* отмечено замедление изменений параметров ИФХ связанных с состоянием акцепторов электронов и эффективностью световой фазы фотосинтеза. С нашей точки зрения, полученные данные свидетельствуют о наличии защитных механизмов у данного вида, обеспечивающих стабильную работу ФС 2 при прогрессирующем обезвоживании.

Подтверждением может служить величина соотношения констант скоростей фотохимической и нефотохимической дезактивации энергии возбуждения в ФС 2, которая при достижении водного дефицита 22%, практически не отличалась от контроля. Аналогичная картина наблюдалась при исследовании быстрой фазы флуоресценции у вида *C. salicifolius*. Наиболее значительные нарушения в первичных процессах фотосинтеза были отмечены у *C. franchetii*. У этого вида при достижении водного дефицита 32% отмечено значительное снижение варибельной и максимальной флуоресценции, а также возрастание доли невосстановленных Q_a в реакционных центрах ФС2.

При восстановлении водообеспечения листьев изучаемых видов рода *Cotoneaster* было установлено, что именно этот этап является критическим для фотосинтетического аппарата. У видов, обладающих относительно низким уровнем водоудерживающих сил, наблюдалось дальнейшее нарастание стрессового состояния, проявившееся в падении уровня варибельной флуоресценции и снижении эффективности световой фазы фотосинтеза. Частичное восстановление нормальной работы ФС2 отмечено у *C. graucophyllus* var. *serotinus* и *C. salicifolius*. У видов *C. franchetii* и *C. graucophyllus* var. *serotinus* в процессе восстановления тургесцентности выявлены необратимые нарушения фотосинтетического аппарата, которые проявились в отсутствии выраженных пиков на кривой ИФХ (рис. 1).

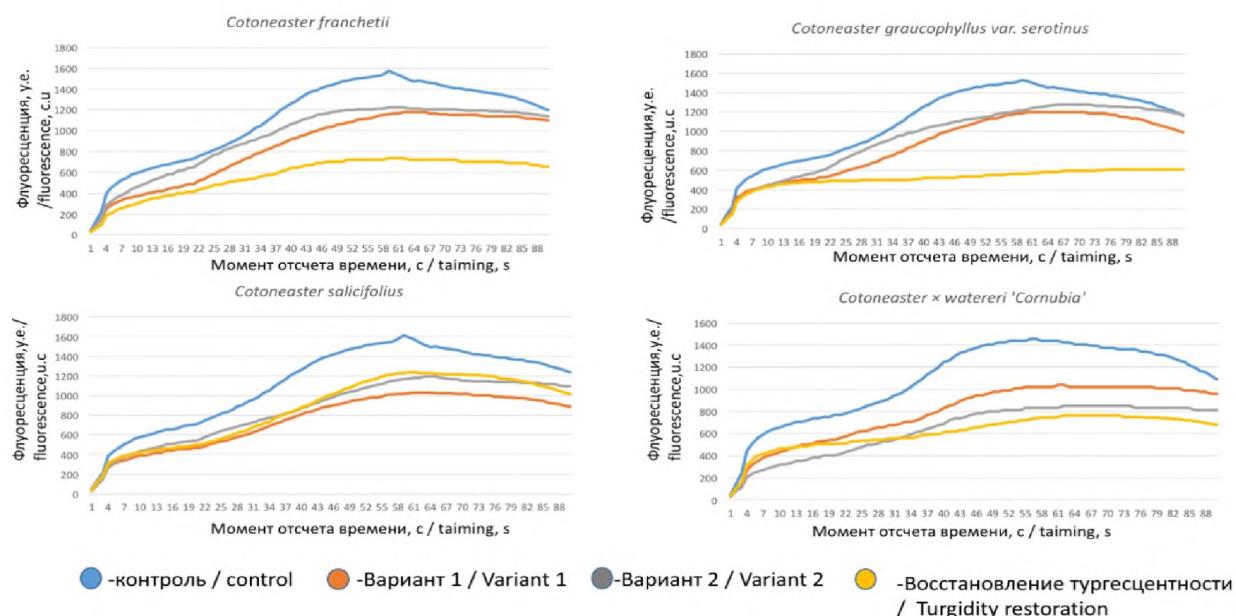


Рис. 1 Кривые быстрой фазы флуоресценции хлорофилла у листьев видов рода *Cotoneaster* (Medic.) Bauhin при различном уровне водного дефицита

Fig. 1 Curves of the fast phase of chlorophyll fluorescence in the leaves of *Cotoneaster* (Medic.) Bauhin species at different levels of water deficiency

Для получения более детальной информации об изменениях в работе фотосинтетического аппарата изучаемых видов рода *Cotoneaster*, в первой декаде августа была проведена серия экспериментов по оценке параметров ИФХ, которые включали в себя, характеристики замедленной фазы, а именно, величину стационарной флуоресценции, определяющей наступление равновесного состояния между образованием молекул АТФ и НАДФН и их расходом в темновых реакциях фотосинтеза, а также соотношение варибельной и базовой флуоресценции, характеризующей квантовый выход фотосинтеза (индекс витальности). В результате проведенных экспериментов было установлено, что к середине летнего сезона у всех видов возрастает уровень водоудерживающих сил, в следствие чего, потеря листьями влаги, в течение трехчасового завядания сокращается. Однако, несмотря на это, были выявлены более существенные нарушения в работе фотосинтетического аппарата у представителей рода *Cotoneaster*. В частности, такие параметры быстрой фазы флуоресценции, как максимальная, базовая и варибельная флуоресценция снизились в среднем на 45-50%, что является следствием длительного водного стресса, развившегося в результате действия суховеино-засушливой погоды летнего сезона 2020 г. (табл. 3).

Таблица 3

Параметры индукции флуоресценции хлорофилла у видов рода при различных условиях водообеспеченности

Table 3

Parameters of chlorophyll fluorescence induction in species of the genus under different water availability conditions

Вариант эксперимента experience variant	F ₀	F _{pl}	F _m	F _{st}	F _v	F _v /F _{st}	F _v /F _m	F _v /F ₀	(F _{pl} -F ₀)/F _v
<i>Cotoneaster × watereri 'Cornubia'</i>									
Контроль / Control	336±9	592±14	1312±28	384±8	976	2,54	0,74	2,91	0,26
Вариант 1 / Variant 1	192±13	512±12	994±19	288±7	802	2,78	0,81	4,18	0,4
Восстановление тургесцентности Turgidity restoration	184±11	376±8	688±14	240±9	504	2,1	0,73	2,74	0,38
<i>Cotoneaster salicifolius</i>									
Контроль / Control	352±6	768±11	1744±36	416±11	1392	3,35	0,79	3,95	0,3
Вариант 1 / Variant 1	192±4	416±8	672±14	200±6	480	3,36	0,71	2,5	0,47
Восстановление тургесцентности Turgidity restoration	224±9	640±12	1112±21	320±9	888	2,77	0,8	3,96	0,47
<i>Cotoneaster graucophyllus</i> var. <i>serotinus</i>									
Контроль / Control	480±13	752±16	1792±32	544±10	1312	2,41	0,73	2,73	0,21
Вариант 1 / Variant 1	360±10	536±13	1416±29	464±14	1056	2,27	0,74	2,93	0,17
Восстановление тургесцентности Turgidity restoration	296±7	544±11	1376±31	464±12	1080	2,33	0,78	3,65	0,23
<i>Cotoneaster franchetii</i>									
Контроль / Control	640±17	1240±26	1795±33	616±13	1155	1,87	0,64	1,82	0,51
Вариант 1 / Variant 1	240±7	552±15	912±16	456±14	672	1,47	0,73	2,8	0,46
Восстановление тургесцентности Turgidity restoration	*	*	*	*	*	*	*	*	*

*- измерения не проводились в связи с гибелью листа

Необходимо отметить, что у всех видов наблюдалось существенное снижение уровня стационарной флуоресценции, связанного с возрастанием энергетических затрат в темновой фазе фотосинтеза. Однако, индекс витальности достиг критических значений только у вида *C. franchetii*. В данных условиях эксперимента, наблюдались значительные изменения в характеристиках индукции флуоресценции в момент ее временного замедления. Такая картина говорит о нарушениях в процессах миграции электронов по пигментной матрице в антенных комплексах ФС2. Наиболее ярко эти изменения отмечены у *C. salicifolius* и *C. franchetii* (рис. 2).

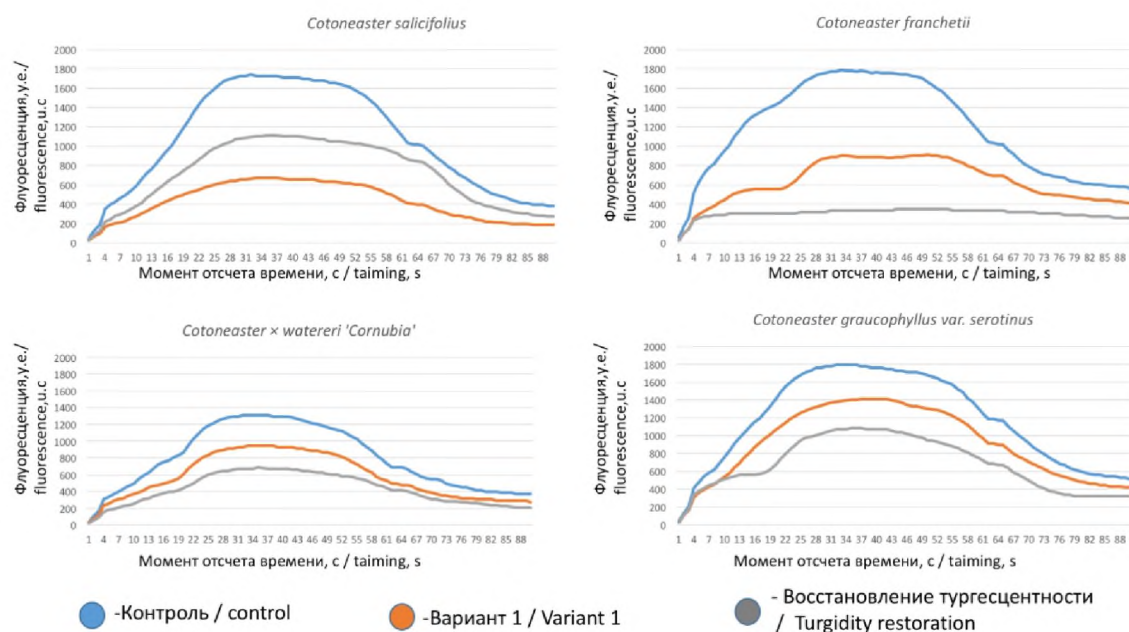


Рис. 2 Кривые индукции флуоресценции хлорофилла у листьев видов рода *Cotoneaster* (Medic.) Bauhin в условиях контролируемого увядания

Fig 2. Curves of chlorophyll fluorescence induction in the leaves of *Cotoneaster* (Medic.) Bauhin species under controlled wilting conditions

В процессе восстановления водоснабжения у видов *C. graucophyllus* var. *serotinus* и *C. × watereri* 'Cornubia' основные параметры ИФХ продолжали снижаться, в связи с дальнейшим развитием стрессового состояния. При этом, у вида *C. graucophyllus* var. *serotinus* отмечалась нормализация процессов восстановления Q_a в реакционных центрах ФС2, а также увеличение квантового выхода фотосинтеза. Такая картина свидетельствует об активации защитных механизмов и постепенном снижении уровня стресса. У вида *C. franchetii* индекс витальности оказался ниже границы нормы, что связано с разрушением мембранных структур тилакоидов и развитием необратимых нарушений в ФС 2.

Заключение

Анализ параметров водного режима у четырех вечнозеленых видов рода *Cotoneaster* в течение летнего сезона 2020 г. показал, что виды *C. salicifolius* и *C. franchetii* характеризуются относительно высокой амплитудой общей оводненности и реального водного дефицита листьев.

В условиях лабораторного эксперимента установлено, что водоудерживающие силы у всех изучаемых представителей рода *Cotoneaster* возрастают в периоды максимальной вероятности наступления суховеино-засушливой погоды на Южном

берегу Крыма. Утрата 12 – 18% воды соответствует сублетальному водному дефициту. Самый низкий уровень сублетального водного дефицита выявлен у видов *C. franchetii* и *C. × watereri 'Cormubia'*, максимальный – у *C. graucophyllus* var. *serotinus*. Высокой восстановительной способностью тканей листа, после восстановления водоснабжения, отличались виды *C. salicifolius* и *C. graucophyllus* var. *serotinus*.

Исследования первичных процессов фотосинтеза в условиях водного стресса различной интенсивности показали, что параметры быстрой фазы флуоресценции обладают высокой чувствительностью к водному дефициту тканей листа у вечнозеленых видов рода *Cotoneaster*. Водный дефицит в пределах сублетального становится причиной значительного снижения фотосинтетической активности и соотношения констант скоростей фотохимической и нефотохимической дезактивации возбуждения в ФС2, а также увеличения рассеивания энергии возбуждения в виде тепла. Кроме того, развитие водного стресса сопровождается смещением равновесия между восстановленными и невосстановленными Q_a в реакционных центрах, в сторону последних. Анализ основных параметров ИФХ показал, что в процессе увядания происходит ряд изменений в фазе замедленной флуоресценции. В частности, выявлено, что у видов *C. franchetii* и *C. × watereri 'Cormubia'* значительно возрастают энергетические траты в темновых процессах фотосинтеза.

Критическим этапом, во время которого наиболее существенно проявляются нарушения в работе фотосинтетического аппарата, является этап восстановления водоснабжения. Установлено, что при восстановлении тургесцентности у видов *C. salicifolius* и *C. × watereri 'Cormubia'* сохраняются достоверные различия с контрольным вариантом по основным параметрам ИФХ, что позволяет сделать вывод о сохранении стрессового состояния. У *C. graucophyllus* наблюдалось снижение индекса витальности ниже нормы только лишь в начале летнего периода, что вероятно связано, с незавершившимися процессами формирования листа. У вида *C. franchetii* выявлены необратимые нарушения в ФС 2, как в начале летнего периода, так и в период максимальной вероятности наступления засухи.

Таким образом, в условиях ЮБК виды *C. salicifolius* и *C. graucophyllus* проявляют достаточно высокую засухоустойчивость. Вид *C. franchetii* обладает минимальной устойчивостью к недостатку влаги. Метод оценки состояния фотосинтетического аппарата по изменению параметров ИФХ может быть использован для экспресс-диагностики степени засухоустойчивости вечнозеленых видов рода *Cotoneaster*.

Литература / References

- 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. 881–907. DOI:10.7868/S0015330316050055 [Goltsev V.N., Kaladzhi Kh.M., Paunov M., Baba V., Khorachek T., Moisky Ya., Kotsel Kh., Allakhverdiev S.I. The use of variable chlorophyll fluorescence for assessing the physiological state of the photosynthetic apparatus of plants. 2016. Vol. 63, no. 6. P. 881–907. DOI:10.7868/S0015330316050055]
- Гревцова А.Т. Интродукция кизильников на Украине // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. 1989. Вып. 16. С.84–87. [Grevtsova A.T. Introduction of cotoneaster in Ukraine // Protection, study and enrichment of the plant world. 1989. Vol. 16. P. 84-87]

Губанова Т.Б., Палий А.Е. Физиолого-биохимические аспекты морозостойкости *Olea europaea* L. // Физиология растений. 2020. Т. 67, № 4. С. 428–437. DOI: 10.31857/S0015330320030100

[Gubanova T.B., Paliy A.E. Physiological and biochemical aspects of frost resistance of *Olea europaea* L. // Plant Physiology. 2020. Vol. 67, no. 4. P. 428–437]

Губанова Т.Б., Пилькевич Р.А., Харченко А.А., Бернацкий И.В. Влияние засухи на состояние фотосинтетического аппарата некоторых сортов *Ficus carica* // Биология растений и садоводство: теория, инновации. 2019. № 151. С. 109–119. DOI: 10.36305/2019-2-151-109-119.

[Gubanova T.B., Pilkevich R.A., Kharchenko A.A., Bernatsky I.V. Influence of drought on the state of photosynthetic apparatus of some *Ficus carica* cultivars // Plant biology and horticulture: theory, innovations. 2019. No. 151. P. 109–119. DOI: 10.36305/2019-2-151-109-119]

Карпун Ю.Н., Кувайцев М.В., Кунина В.А. К вопросу о засухоустойчивости декоративных древесных растений Черноморского побережья Кавказа (район Сочи) // Hortus bot. 2017. Т. 2. С. 668–693.

[Karpun Yu.N., Kuvaytsev M.V., Kunina V.A. On the issue of drought resistance of ornamental woody plants of the Black Sea coast of the Caucasus (Sochi region) // Hortus bot. 2017. Vol. 2. P. 668–693]

Кунина В.А. Современное состояние городского озеленения г. Сочи // Субтропическое и декоративное садоводство. 2016. № 55. С. 182–188.

[Kunina V.A. Modern state of urban gardening in Sochi. *Subtropical and decorative gardening*. 2016. No. 55. P. 182–188]

Скупченко Л.А., Пунегов А.Н., Зайнуллина К.С. Виды рода кизильник (*Cotoneaster* Medik.) при выращивании в среднетаежной подзоне республики Коми // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2016. № 1(25). С. 30–36.

[Skupchenko L.A., Punegov A.N., Zaimullina K.S. Species of the genus *Cotoneaster* (*Cotoneaster* Medik.) when growing in the middle taiga subzone of the Komi Republic // Izvestiya Komi of scientific center of the UrO RAS. 2016. No. 1(25). P. 30–36]

Лищук А.И. Физиологические и биофизические методы в селекции плодовых культур: методические рекомендации. М., 1991. 58 с.

[Lischuk A.I. Physiological and biophysical methods in the selection of fruit crops: methodological recommendations. M., 1991. 58 p.]

Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ильницкий О.А. Экологический мониторинг Южного берега Крыма. Симферополь, 2015. 164 с.

[Plugatar Yu.V., Korsakova S.P., Ilnitsky O.A. Ecological monitoring of the Southern Coast of the Crimea. Simferopol, 2015. 164 p.]

Нестеренко Т.В., Тихомиров А.А., Шихов В.Н. Индукция флуоресценции хлорофилла как оценка устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 6. С. 444–458.

[Nesterenko T.V., Tikhomirov A.A., Shikhov V.N. Induction of chlorophyll fluorescence as an assessment of plant resistance to adverse effects // Journal of General Biology. 2007. Vol. 68, No. 6. P. 444–458]

Bassett C.L. Water Use and Drought Response in Cultivated and Wild Apples // Abiotic Stress – Plant Responses and Applications in Agriculture: Edited by K. Vahdati and C. Leslie, 2013. P. 249–275.

Kalaji H., Govindjee, Goltsev V., Bosa K., Allakhverdiev S.I., Strasser R. Experimental in vivo measurements of light emission in plants: A perspective dedicated to David Walker // Photosynth. Res. 2012. Vol. 114. P. 69–96.

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. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2007.01.002

Pavlovic I., Petrík I., Tarkowská D., Lepeduš H., Vujčić Bok V., Radic S., Novák O., Salopek-Sondi B. Correlations between Phytohormones and Drought Tolerance in Selected *Brassica* Crops: Chinese Cabbage, White Cabbage and Kale // International Journal of Molecular Sciences. 2018. Vol. 19 (2286). P. 2–23. DOI:10.3390/ijms19102866

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). No 3. P. 39–44.

Stirbet A., Govindjee J. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient // Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology. 2011. Vol. 104. P. 236 – 248.

Статья поступила в редакцию 01.03.2021 г.

Gubanova T.B., Pilkevich R.A. The effect of moisture deficiency on the photosynthesis of evergreen shrubs of the genus *Cotoneaster* L. // Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. 2021. № 1 (158). P. 99-109

The paper presents data on the features of the water regime (water deficit, water-retaining forces, and total hydration of leaf tissues) in four evergreen species of the genus *Cotoneaster*, as well as the effect of the growing water stress on the course of primary photosynthesis processes. It was found that during the periods of maximum impact of dry factors of the summer season on the Southern Coast of the Crimea, the species *Cotoneaster salicifolius* and *Cotoneaster graucophyllus* var. *serotinus* show signs of increased drought resistance, which is manifested in the ability to economically consume moisture by leaf tissues during wilting, and subsequently restore the normal turgescence of leaf tissues. These species maintained minimal levels of water deficit in the leaves, and the sublethal level was 12% water loss. The genotypes *Cotoneaster* × *watereri* 'Cornubia' and *Cotoneaster franchetii* showed relatively weak water retention capacity combined with low leaf repair capability. Water loss of more than 8-10% was already critical, after which the number of intact leaf blade tissues was unsatisfactory (less than 60%). It was found that the parameters of chlorophyll fluorescence induction (CPI) are most sensitive to lack of moisture and they are features of fast phase. Water deficiency within 10% leads to irreversible disturbances in the photosynthetic apparatus in *Cotoneaster franchetii*, which was expressed in a decrease in the ratio of variable and base fluorescence below the norm of vitality and the absence of pronounced peaks on the CPI curve. In the species *Cotoneaster salicifolius* and *Cotoneaster graucophyllus* var. *serotinus*, an increase in the level of water deficiency was accompanied by a decrease in the efficiency of the light phase of photosynthesis and an increase in the number of unrecoverable Q_a in the reaction centers of PS2. However, these changes were reversible. It is concluded that the species *Cotoneaster salicifolius* and *Cotoneaster graucophyllus* var. *serotinus* are relatively resistant to lack of moisture and are characterized by a high level of water-retaining forces and stable operation of the photosynthetic apparatus. Controlled wilting in combination with the CPI method can be used for quick diagnostics of the drought resistance of *Cotoneaster* species.

Keywords: *Cotoneaster*, water regime; drought resistance; photosynthesis; chlorophyll fluorescence induction