

**ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ**

УДК 582.923.5:58.032

DOI: 10.36305/2712-7788-2021-3-160-7-16

**ВЛИЯНИЕ ЛЕТНЕЙ ЗАСУХИ В УСЛОВИЯХ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА НА ФОТОСИНТЕЗ И ВОДНЫЙ РЕЖИМ *QUERCUS PUBESCENS* WILLD.****Олег Антонович Ильницкий, Юрий Владимирович Плугатарь,  
Андрей Владимирович Паштецкий, Александр Тарасович Гиль**Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН,  
298648, Республика Крым, Ялта  
E-mail: ilnitsky.oleg@mail.ru

Определены зоны оптимума и пороговые значения влажности почвы, температуры, освещенности, лимитирующие фотосинтез и транспирацию для *Quercus pubescens* Willd. Показаны зависимости скорости нетто-фотосинтеза ( $P_n$ ) и интенсивности транспирации ( $E$ ) от устьичной проводимости ( $g_s$ ), температуры листа ( $T_l$ ) и влажности почвы ( $W_n$ ). Определена зависимость между скоростью ксилемного потока в побеге растения ( $Sf$ , от.ед.), изменением диаметра этого побега ( $d$ , мм) и влажностью почвы. Соотношения процессов фотосинтеза и дыхания, при воздействии почвенной, засухи позволили определить их оптимальные значения:  $W_n = 19\text{--}22\%$ ,  $P_n = 12\text{--}13$   $\mu\text{моль/м}^2\text{с}$ ,  $P_t = 1,2\text{--}1,3$   $\mu\text{моль/м}^2\text{с}$ . Изучены изменения соотношения между составляющими суммарного дыхания ( $R_t$ ,  $R_d$ ,  $R_{ph}$ ) при воздействии почвенной засухи. Зависимость между скоростью нетто-фотосинтеза, суммарным дыханием и температурой листа позволила определить температурный максимум нетто-фотосинтеза (тепловую точку компенсации):  $P_n = R_t = 2,0$   $\mu\text{моль/м}^2\text{с}$  при  $T_l = 37^\circ\text{C}$ . Установлено, что при отсутствии почвенной засухи доля дыхательных затрат ( $R_t/P_g$ ) от истинного фотосинтеза составляет 25–35%, а при влажности почвы 3–7% возрастает до 58–62%. Полученные результаты исследований позволили определить оптимальные и ограничивающие условия произрастания данного вида и возможности интродукции его в другие регионы.

**Ключевые слова:** *Quercus pubescens* Willd.; фотосинтез; водный режим; почвенная засуха; оптимальные и ограничивающие условия внешней среды

**Введение**

Особенности климата Южного берега Крыма, являющегося регионом сухих субтропиков, позволяют сохранять естественную растительность, закладывать новые и реконструировать существующие зеленые насаждения, которые находятся в условиях микроклимата, формируемого окружающей средой (Анненков и др., 1984).

При подборе таких видов растений необходимо изучение различных процессов жизнедеятельности в условиях их произрастания. *Quercus pubescens* Willd. – одна из основных лесообразующих пород на побережьях Чёрного, Средиземного морей (Исиков, Плугатарь, 2018) и других регионов (Dinca, Vechiu, Drăcea, 2020).

В бассейне Средиземного моря, где засуха и загрязнение воздуха, например, тропосферным озоном ( $O_3$ ), являются основными ограничивающими факторами продуктивности, проводили исследования на сеянцах трех видов дуба, в том числе и *Q. pubescens* (Cocozza et al., 2020). Снижение фотосинтетической ассимиляции углерода часто происходит в результате закрытия устьиц в условиях пониженной доступности влаги. Напротив,  $O_3$  нарушает активность рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы / оксигеназы (RuBisCO) и фотосинтез, вызывая закрытие устьиц. Результаты этого исследования позволяют по-новому взглянуть на влияние одновременного сочетания абиотических стрессов.

Благоприятные и ограничительные факторы внешней среды для *Q. pubescens* в Трансильванском бассейне оценивали методами ГИС (Simonca et al., 2020).

Разработана модель пространственного анализа для определения территорий, благоприятных для произрастания дуба пушистого. Модель имеет высокую степень достоверности в качестве сравнительного прямого мониторинга для анализа планового лесного хозяйства (коэффициент валидации 93%).

Влияние сезонных изменений окружающей среды (прежде всего засухи) на фотосинтетические и морфологические характеристики листьев, в том числе и *Q. pubescens*, показано в работе (Sperlich *et al.*, 2015). Устойчивость растений к засухе и аномальной жаре определяется их частотой и продолжительностью, которые, согласно прогнозам, станут гораздо более серьезными при текущих сценариях изменения климата, особенно в Средиземноморском регионе (Lionello, 2008).

Реакцию физиологических и биохимических реакций *Q. pubescens* на высокую температуру воздуха и засуху на кислых и известковых почвах изучали в субсредиземноморском регионе (Contran *et al.*, 2012).

Увеличение концентрации углекислого газа в атмосфере имеет важные последствия для будущего роста и продуктивности природных и управляемых экосистем и представляет особый интерес для определения поглотителей углерода, полезных для поддержания эффективности карбоксилирования в реакции растений на повышенный уровень CO<sub>2</sub> путем устранения избыточного восстановленного углерода (Johnson *et al.*, 2010).

На саженцах и деревьях *Q. pubescens* проведены исследования зависимости чистого фотосинтеза, проводимости листьев, транспирации, эмиссии изопрена и флуоресценции хлорофилла от дефицита влажности воздуха и концентрации CO<sub>2</sub> (центральная Италия).

Сезонные реакции водного режима и фотохимической эффективности фотосистемы II на летний дефицит воды у однолетних саженцев *Q. pubescens*, *Q. ithaburensis* и *Q. frainetto* были исследованы в полевых условиях в Греции (Abubakr *et al.*, 2009).

Влияние климатических факторов на суточные колебания фотосинтеза были исследованы у *Q. pubescens*, произрастающего в Швейцарских Альпах в период, когда в Центральной Европе наблюдалась рекордная жара (Haldimann *et al.*, 2008). Сильная засуха и жара вызвали резкое снижение дневной скорости ассимиляции (P<sub>n</sub>). Эти эффекты были тесно связаны с изменениями устьичной проводимости (g<sub>s</sub>), но она не сопровождалась снижением межклеточной концентрации (C<sub>i</sub>). Около полудня сочетание жары и засухи и увеличение C<sub>i</sub> указывает на метаболическое ограничение фотосинтеза.

*Quercus pubescens* является зимним листопадным видом, а летняя засуха и высокие температуры ограничивают интенсивность фотосинтеза. Можно ожидать, что такое ограничение усилится в случае продолжающегося потепления климата. В бассейне Средиземного моря количество осадков, как ожидается, снизится более чем на 25–30% к концу 21 века, вероятно, сопровождаясь повышением на 4–5° С среднегодовых температур (Lionello, 2008).

Цель исследований – изучение экофизиологической реакции *Q. pubescens* на воздействие факторов внешней среды, влияющих на особенности водного режима и интенсивности фотосинтеза позволяющих определить оптимальные и ограничивающие условия их произрастания.

### Объекты и методы исследований

Дуб пушистый (*Quercus pubescens* Willd.) – это вид белого дуба (род *Quercus* sect. *Quercus*), произрастающий в южной Европе и юго-западной Азии, из северной Испании (Пиренеи) на восток до Крыма и Кавказа (Исиков, Плугатарь, 2018). Он также встречается во Франции и некоторых частях Центральной Европы. Дуб пушистый

обычно растет в сухих, богатых известью почвах. Часто на приморских и южных склонах образует сообщества с дубом скальным и грабом восточным, реже с можжевельниками. Поднимается до 400 м над уровнем моря. Формирует низкорослые дубовые криволесья – маквис, чрезвычайно светолюбив и засухоустойчив, довольно морозостоек и умеренно солеустойчив. Это субсредиземноморский вид, произрастающий от береговой линии до глубин континента. Листопадное дерево 12 – 18 м высоты. Крона широкая, раскидисто-округлая, густая. Побеги густо войлочнопущенные, буро-оливковые, затем серые. Листья 5–10 см длины и 2–5 см ширины, обратнойцевидные или эллиптические, с округлой верхушкой, с округлым или слабосердцевидным основанием. Черешки 6–2 см длины, желуди 5–2 см. Большой полиморфизм у дуба пушистого проявляется по величине, форме, рассеченности, опушению листьев и т. п. Число хромосом  $2n = 24$ . Его сеянцы используются в качестве подвоя для других пород дуба, менее ксерофитных и более теплолюбивых.

В опыте исследовали четырехлетние саженцы *Q. pubescens*, выращенные из черенков в вегетационных сосудах объемом 10 л. Датчики для исследования различных процессов жизнедеятельности растения были установлены на молодых листьях верхнего яруса. Влажность почвы в сосудах с контрольными растениями поддерживали на уровне 19–27%, соответствующей увлажнению около 55–80% наименьшей влагоемкости почвы (НВ). Опытные растения подвергались почвенной засухе путем прекращения их полива. Опыты проводились в июне – июле 2019–2020 гг.

Для непрерывной автоматической регистрации газообмена интактных листьев, роста растений и водного режима использовали монитор фотосинтеза РТМ-48А и фитомонитор РМ-11z (Ильницкий и др., 2018). Система мониторинга фотосинтеза РТМ-48А оснащена четырьмя листовыми камерами, подключенными к монитору. Естественная концентрация  $CO_2$  в воздухе равнялась, примерно, 0,04%. Для характеристики различных процессов жизнедеятельности растений использовали параметры: значения чистого фотосинтеза –  $P_n$ ,  $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ ; устьичной проводимости –  $g_s$ ,  $\text{мм}/\text{с}$ ; интенсивности транспирации –  $E$ ,  $\text{мм}/\text{м}^2\text{с}$  в диапазоне излучения от 0 до 2000  $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ . Фотосинтетически активную радиацию и другие параметры окружающей среды: температуру и влажность воздуха измеряли датчиками метео-модуля РТН-48, подключенными к цифровому входу системы РТМ-48А. Датчик фотосинтетической радиации ТИР-4 ( $I$ ,  $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ ), температуру хвои – датчик ЛТ-1Р ( $T_{\text{хв}}$ ,  $^{\circ}\text{C}$ ), датчик влажности почвы – SMS-5P, ( $W_p$ , об.ед.%), относительную скорость сокодвижения в побеге ( $Sf$ , от. ед.) – датчик сокодвижения SF-5P, диаметр стебля ( $d$ , мм.) – датчик SD-10z, датчик верхушечного роста – ауксонометр SA-20z (мм).

Статистическую обработку данных выполняли с использованием прикладных компьютерных программ Statistica 10 (“Statsoft Inc.”, США) и Microsoft Excel 2010. Для моделирования и сглаживания двумерных данных использованы методы наименьших квадратов и робастной локально-взвешенной регрессии (Statistica 10). Все расчеты осуществляли при заданном уровне значимости  $P \leq 0,05$ .

### Результаты и обсуждение

Проведенная серия опытов в условиях закрытого грунта позволила получить информацию о ряде экологических и физиологических характеристик жизнедеятельности изучаемого вида и об его ответных реакциях на воздействие абиотических факторов.

Фотосинтез отражает баланс углерода листа на свету и является одним из основополагающих процессов продуктивности растений, чутко реагирующих на изменения внешней среды. Интенсивность факторов, обеспечивающих достижение оптимума нетто-фотосинтеза растений, можно рассматривать, как экологический

оптимум изучаемого генотипа (Physiological Plant Ecology, 2003). Определены зоны эколого-физиологического оптимума  $\text{CO}_2$  – газообмена и интенсивности транспирации *Q. pubescens* (рис. 1 А, Б). Вверху графиков приведены уравнения нелинейных регрессий зависимостей между этими параметрами. За зону оптимума принимаются условия среды, обеспечивающие интенсивность газообмена или другого зависимого параметра выше 90% от максимального (Drozdov, Kholoptseva, 2013). На рис. 1А показана зависимость скорости нетто-фотосинтеза изучаемого вида ( $P_n$ ) от увлажнения почвы и освещенности. Оптимальными значениями являются:  $I = 900 - 1300 \mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ ;  $W_n = 25-30\%$ ;  $P_n = 12 - 14 \mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ . На рис. 1Б показаны те же зависимости для интенсивности транспирации:  $I = 900 - 1300 \mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ ;  $W_n = 25-30\%$ ;  $E = 55 - 60 \text{ мг}/\text{м}^2\text{с}$ .

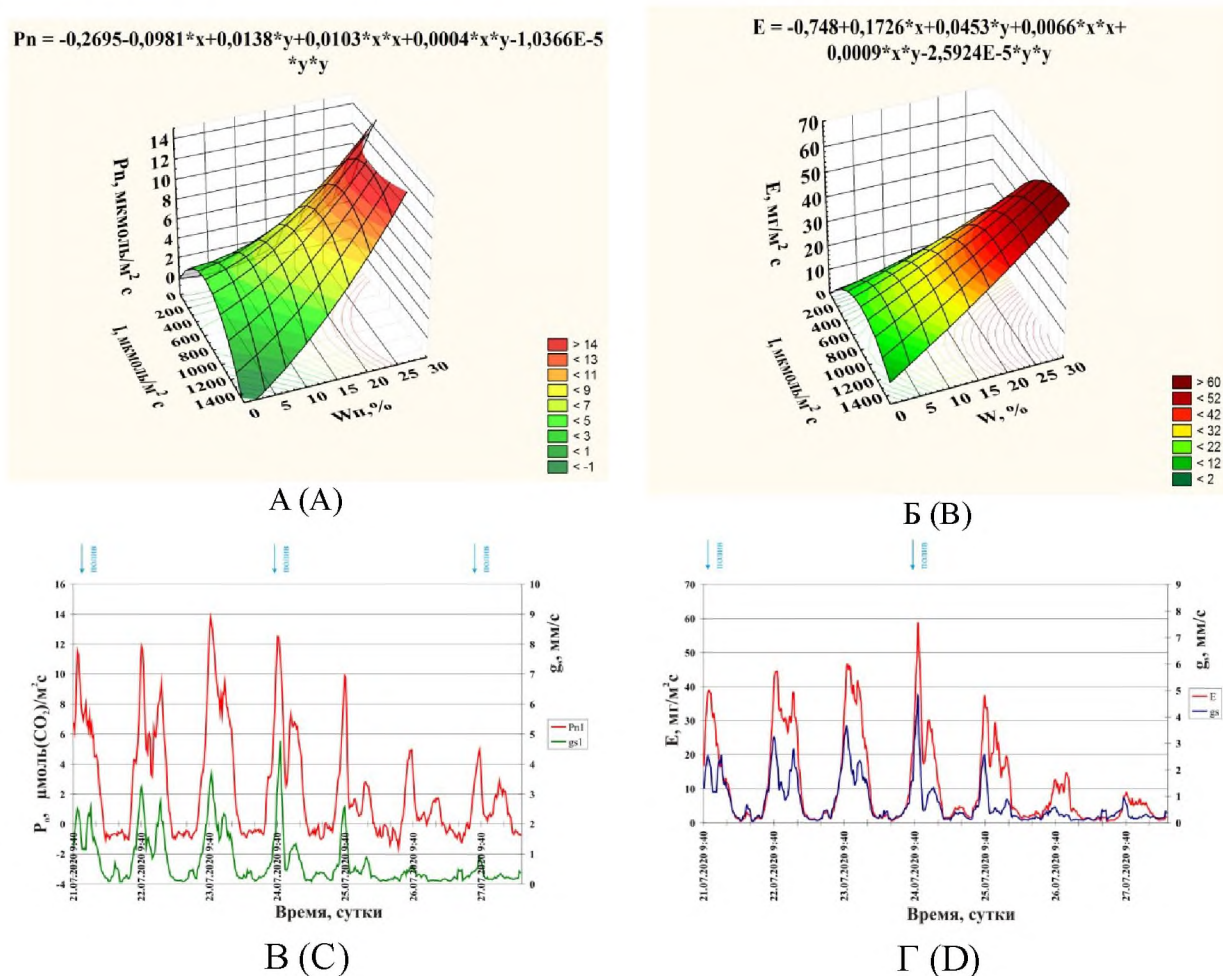


Рис. 1 Зависимость различных процессов жизнедеятельности *Quercus pubescens* Willd.: А – скорости нетто-фотосинтеза ( $P_n$ ) от увлажнения почвы ( $W_n$ ) и освещенности (I); Б – интенсивности транспирации (E) от увлажнения почвы ( $W_n$ ) и освещенности (I); В – скорости нетто-фотосинтеза ( $P_n$ ) и устьичной проводимости ( $g_s$ ); Г – интенсивности транспирации (E) и устьичной проводимости ( $g_s$ )

Fig. 1 The dependence of various processes of *Quercus pubescens* Willd.: А – net photosynthesis rate ( $P_n$ ) on soil moisture ( $W_s$ ) and illumination (I); В – transpiration rate (E) on soil moisture ( $W_s$ ) and illumination (I); С – net photosynthesis rate ( $P_n$ ) and stomatal conduction ( $g_s$ ); D – transpiration rate (E) and stomatal conduction ( $g_s$ )

Условия внешней среды способны изменять диффузию молекул  $\text{CO}_2$  и испарение воды при помощи изменения устьичной проводимости. Это обеспечивает защиту растений от перегрева и создает необходимые условия для фотосинтеза и транспирации, а в конечном итоге определенный гомеостаз продукционного процесса (Medrano *et al.*, 2002).

На рис. 1. В, Г показаны зависимости скорости нетто-фотосинтеза ( $P_n$ ) и интенсивности транспирации (E) от устьичной проводимости ( $g_s$ ). В процессе почвенной засухи (24.07.9:40 – 27.07. 9:40) интенсивность нетто-фотосинтеза ( $P_n$ ) снижается от 12,5 до – 1  $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$  (рис. 1 В), а устьичная проводимость ( $g_s$ ) за это время – от 4,8 до 0,5  $\text{мм}/\text{с}$ .

Интенсивность транспирации (E) за это же время изменяется от 55 до 0,8  $\text{мг}/\text{м}^2\text{с}$ , а устьичная проводимость ( $g_s$ ) – от 4,8 до 0,5  $\text{мм}/\text{с}$  (рис. 1 Г). Изменения этих параметров ( $P_n$ , E) происходит синхронно и определяется факторами внешней среды (в основном освещенностью).

На рис. 2 А, Б показана эндогенная регуляция фотосинтетической активности листьев и водного режима *Q. pubescens* в условиях повышения температуры листа. При увеличении температуры листа ( $T_l$ ) с 35 до 47 $^{\circ}\text{C}$  (23.07.9:40 – 26.07. 9:40) интенсивность нетто-фотосинтеза ( $P_n$ ) снижается от 13 до – 2  $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$  (рис. 2 А), а интенсивность транспирации (E) за это же время изменяется от 58 до 12  $\text{мг}/\text{м}^2\text{с}$ .

Взаимосвязь между скоростью нетто-фотосинтеза ( $P_n$ ) интенсивностью транспирации (E) и влажностью почвы ( $W_{\text{п}}$ ) показана на рис. 2 В. При изменении влажности почвы от 20 до 3,5% (24.07.9:40 – 27.07. 9:40)  $P_n$  изменяется от 12,5 до 2,5  $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ , а интенсивность транспирации (E) – от 55 до 8  $\text{мг}/\text{м}^2\text{с}$ .

Учитывая, что измерения относительной скорости водного потока и диаметра стебля объединяют показатели доступной для растения влаги в почве и параметры внешней среды, они могут быть использованы как ирригационный индикатор отклика (реакции) вида на водоснабжение.

На рис. 2 Г показана зависимость между скоростью ксилемного потока в побеге растения ( $S_f$ , от.ед.), изменением диаметра этого побега (d, мм) и влажностью почвы. В процессе обезвоживания растения наблюдается синхронное уменьшение этих параметров, что служит сигналом к поливу растения (Ильницкий и др., 2018).

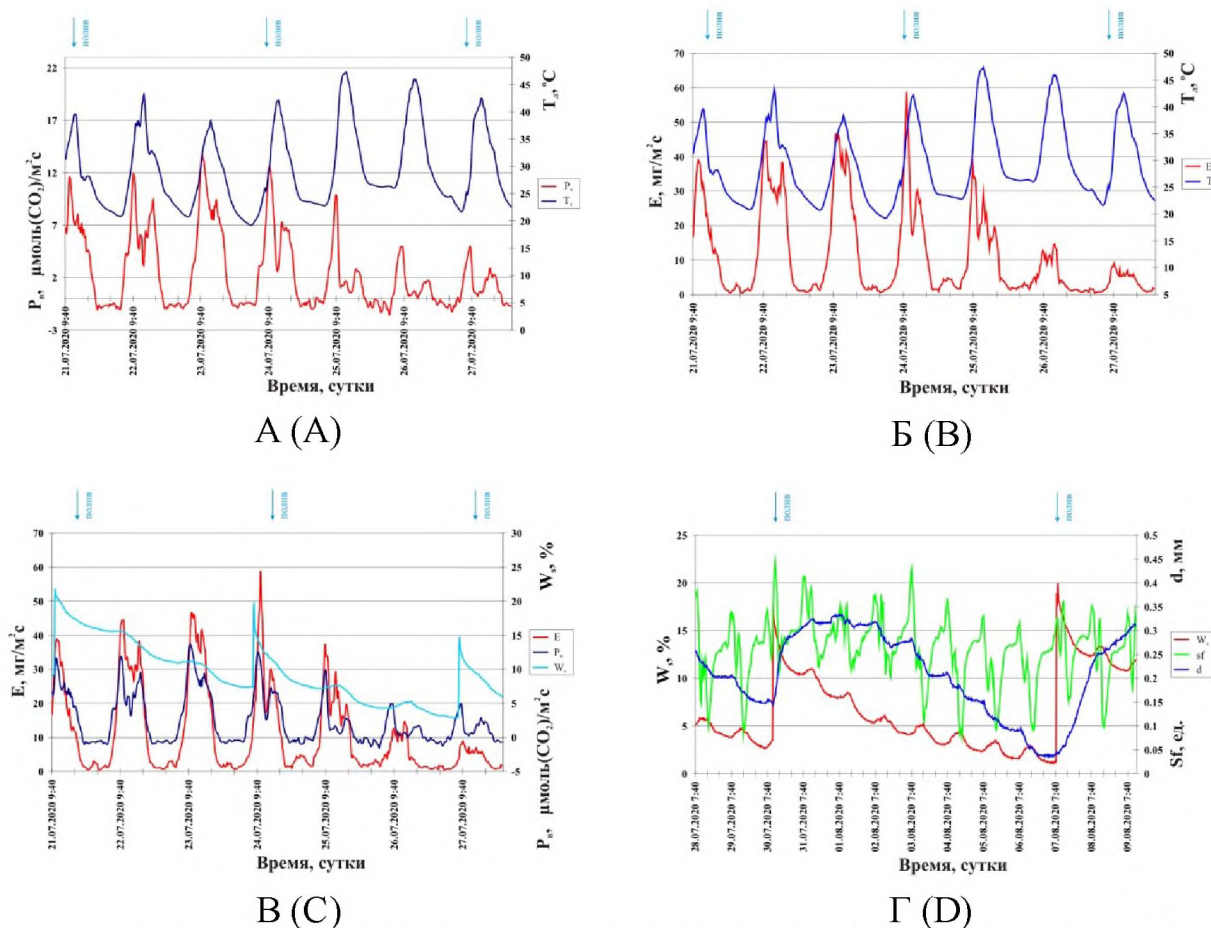
В ходе проведенных исследований было установлено, что стрессовое воздействие прогрессирующей почвенной засухи при снижении влажности почвы от 21 до 3,0% (21.07. – 27.07.)  $P_n$  изменяется от 13,5 до 2,5  $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ , а доля дыхательных затрат при этом возрастала. Соотношения процессов фотосинтеза и дыхания определяют материальный и энергетический баланс системы, отражают закономерности количественной организации целого растения в оптимальных и ограничивающих условиях внешней среды. На рис. 3 А показана зависимость скорости нетто-фотосинтеза изучаемого вида ( $P_n$ ) и суммарного дыхания ( $P_t$ ) от увлажнения почвы. Оптимальными значениями являются:  $W_{\text{п}} = 19\text{--}22\%$ ,  $P_n = 12\text{--}13$   $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ , при такой влажности почвы суммарное дыхание  $P_t = 1,2\text{--}1,3$   $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ .

В процессе снижения влажности почвы наблюдается изменение соотношения параметров  $P_n$  и  $P_t$ . Так как суммарное дыхание ( $P_t$ ) состоит из темнового дыхания ( $R_d$ ) и фотодыхания ( $R_{\text{ph}}$ ) происходят изменения соотношения между ними (рис. 3 Б).

После первого полива растений (21.07. 11:00) при влажности почвы 20,9% эти параметры соответственно были равны:  $P_t = 2,12$   $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ ,  $R_d = 1,8$   $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ ,  $R_{\text{ph}} = 0,32$   $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ . В процессе изменения влажности почвы до  $W_{\text{п}} = 7,4\%$  соотношение их изменилось:  $P_t = 1,48$   $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ ,  $R_d = 1,02$   $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ ,  $R_{\text{ph}} = 0,46$   $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ .

После повторного полива (24.07. 8:20) при влажности почвы 19,3% эти соотношения равнялись:  $P_t = 1,52$   $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ ,  $R_d = 1,06$   $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ ,  $R_{\text{ph}} = 0,46$   $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ .

При дальнейшем изменении влажности почвы до  $W_{п} = 3,0\%$  (27.07. 8:20) их соотношение изменилось:  $P_t = 0,68 \mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ ,  $R_d = 0,54 \mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ ,  $R_{ph} = 0,14 \mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ .



**Рис. 2** Эндогенная регуляция фотосинтетической активности листьев и водного режима *Quercus pubescens* Willd. в условиях почвенной засухи и повышения температуры: А – взаимосвязь между скоростью нетто-фотосинтеза ( $P_n$ ) и температурой листа ( $T_l$ ); Б – интенсивностью транспирации ( $E$ ) и температурой листа ( $T_l$ ); В – между скоростью нетто-фотосинтеза ( $P_n$ ), интенсивностью транспирации ( $E$ ) и влажностью почвы ( $W_n$ ); Г – между относительной скоростью сокодвижения в стебле ( $Sf$ ) диаметром побега ( $d$ ) от увлажнения почвы ( $W_n$ )

**Fig. 2** Endogenous regulation of leaf photosynthetic activity and water regime of *Quercus pubescens* Willd. under conditions of soil drought and temperature rise: А – relationship between net photosynthesis rate ( $P_n$ ) and leaf temperature ( $T_l$ ); Б – transpiration rate ( $E$ ) and leaf temperature ( $T_l$ ); В – between net photosynthesis rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $E$ ) and soil moisture ( $W_s$ ); D – between relative sap flow rate in the stem ( $Sf$ ) the diameter of the shoot ( $d$ ) from the soil moisture ( $W_s$ )

Анализ полученных результатов показывает, что почвенная засуха после полива ( $W_{п} = 20,9\%$ ) оказывает существенное влияние на изучаемые параметры, а после повторного полива и последующей почвенной засухи наблюдается существенное снижение изучаемых параметров (рис. 3 Б).

При отсутствии водного стресса и достаточном освещении поглощение и восстановление  $\text{CO}_2$  ускоряются с повышением температуры листа до оптимального значения. Дальнейший рост температуры воздуха и листа приводит к ингибированию ферментативной активности и снижению интенсивности фотосинтеза (Abubakr *et al.*, 2009). Это приводит к тому, что дыхание становится поставщиком энергии для

репарации поврежденных органелл и клеточных функций. На рис. 3 В показана зависимость между скоростью нетто-фотосинтеза ( $P_n$ ), суммарным дыханием ( $P_t$ ) и температурой листа ( $T_l$ ). Кривые дыхания и фотосинтеза пересекаются в верхней точке – средние значения  $P_n$  и  $P_t$  равны  $2,2 \mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$  (рис. 3 В) при температуре листа  $37^\circ\text{C}$ . Данный температурный максимум нетто-фотосинтеза можно рассматривать как тепловую точку компенсации (Physiological Plant Ecology, 2003) для *Quercus pubescens*, адаптированного к произрастанию на Южном берегу Крыма. Верхняя температурная граница нетто-фотосинтеза подвержена сезонным и адаптивным изменениям (вызываемым жарой и засухой) (Sperlich *et al.*, 2015).

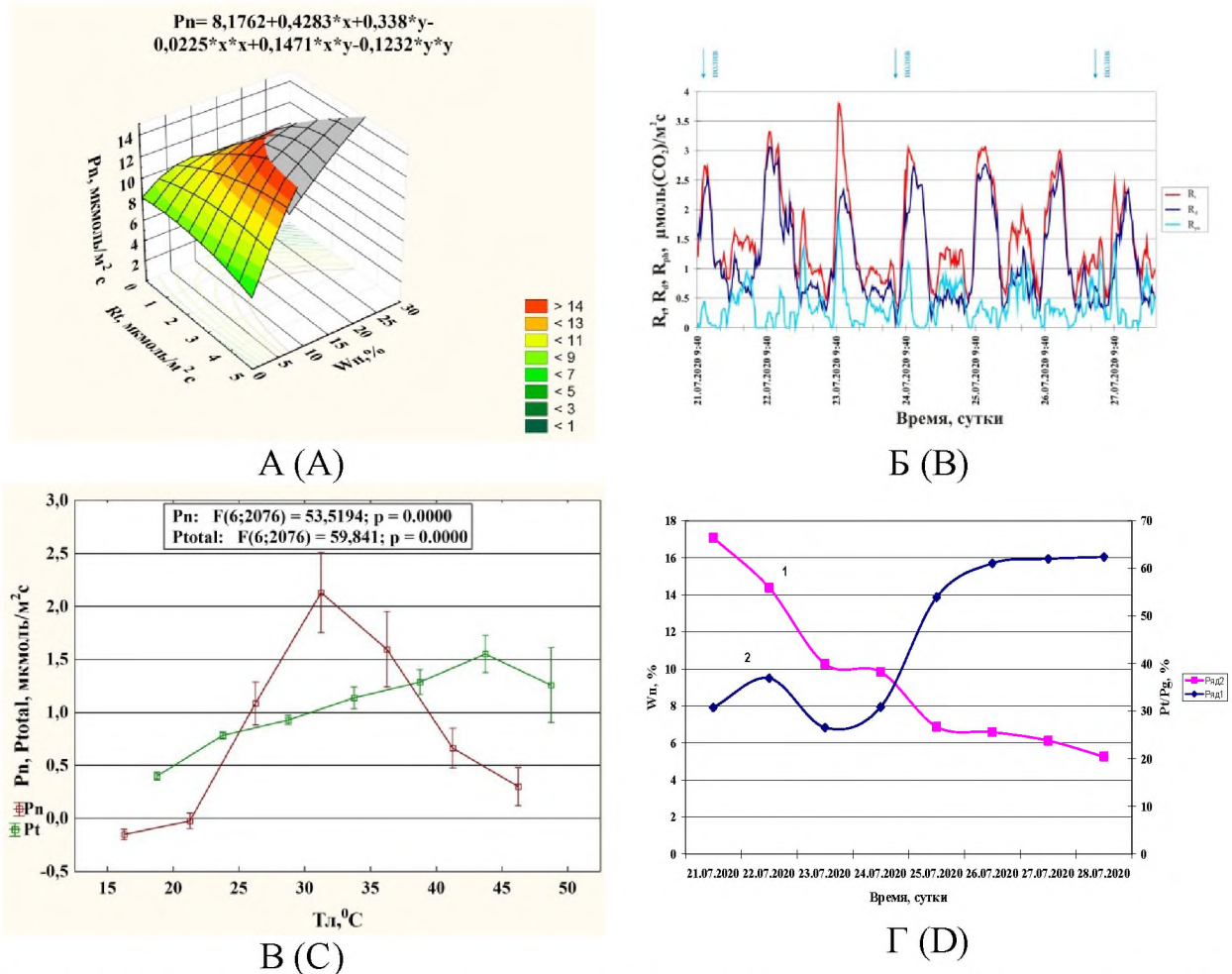


Рис. 3 Зависимость различных процессов жизнедеятельности *Quercus pubescens* Willd.: А – скорости нетто-фотосинтеза ( $P_n$ ), суммарного дыхания листа ( $P_t$ ) от увлажнения почвы ( $W_s$ ); Б – между скоростью суммарного дыхания ( $P_t$ ), темнового дыхания ( $R_d$ ) и фотодыхания ( $R_{ph}$ ); В – между скоростью нетто-фотосинтеза ( $P_n$ ), суммарным дыханием ( $P_t$ ) и температурой листа ( $T_l$ ); Г – между соотношением  $P_t/P_g$  и влажностью почвы ( $W_s$ )

Fig. 3 The dependence of various processes of *Quercus pubescens* Willd. on: А – the net photosynthesis rate ( $P_n$ ), total leaf respiration ( $P_t$ ) on soil moisture ( $W_s$ ); Б – between the total respiration rate ( $P_t$ ), dark respiration ( $R_d$ ) and photorespiration ( $R_{ph}$ ); В – between the net photosynthesis rate ( $P_n$ ), total respiration ( $P_t$ ) and leaf temperature ( $T_l$ ); Д – between the ratio  $P_t/P_g$  and soil moisture ( $W_s$ )

Для оценки адаптационных затрат *Q. pubescens* при водном стрессе были использованы интенсивность gross-фотосинтеза (истинного фотосинтеза -  $P_g$ ) и суммарного темнового дыхания  $P_t$  (рис. 3 Г). Соотношение  $P_t/P_g$  является интегральным показателем энергетического баланса растения и согласованности основных

физиологических процессов – фотосинтеза, роста, дыхания, транспорта ассимилятов и т.д. (Hurry *et al.*, 2005). При выращивании растения в оптимальных условиях данное соотношение достаточно консервативно и видонеспецифично. Но даже небольшое отклонение внешних условий от оптимальных влечет за собой изменение  $P_t/P_g$ , в сторону его увеличения в результате возникновения дополнительных дыхательных затрат ( $R_a$ ) на адаптацию растений. Фотосинтез и дыхание являются главными продуцентами АФК, которые приводят к дисбалансу  $P_t/P_g$ , запуская процессы антиоксидантной защиты, что способствует установлению баланса между дыханием и фотосинтезом (Дроздов, 2003). При стрессе это соотношение возрастает за счет увеличения суммарного дыхания на величину  $R_a$  (адаптационная составляющая дыхания). Эта величина более значительна у менее устойчивых к данному конкретному стрессу видов растений. Соотношение ( $P_t/P_g$ ), согласно принципу энергетического минимума, имеет минимально возможное значение в данных условиях (Рахманкулова, 2009).

В ходе проведенных экспериментов было установлено, что на первом этапе стрессового воздействия прогрессирующей почвенной засухи при влажности почвы  $W_{п} = 18–22\%$  в листьях *Q. pubescens* сохранялась сбалансированность физиологических процессов фотосинтеза и дыхания и доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза составляла 25–35%. По мере нарастания комплексного воздействия водного и теплового стресса при влажности почвы 3–7% доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза возрастала, а перед поливом составляла 58–62%.

Наиболее быстрой реакцией на обезвоживание листьев растения, позволяющей уменьшить потерю воды, является закрытие устьиц. Полученные соотношения процессов фотосинтеза и дыхания отражают закономерности количественной организации целого растения в оптимальных условиях и под воздействием данного стресса. Они определяют материальный и энергетический баланс системы.

### Заключение

Выявлены генотипические особенности *Q. pubescens* и найдены оптимальные и ограничивающие условия его выращивания в соответствии с условиями внешней среды.

Получены количественные величины оптимальных и пороговых значений экологических факторов, лимитирующих скорость нетто-фотосинтеза и интенсивность транспирации в фазу летнего активного роста и их взаимосвязь с устьичной проводимостью и температурой листа.

Скорость ксилемного потока в побеге растения и диаметр этого побега в процессе обезвоживания синхронно уменьшаются, что служит сигналом к поливу растения и может быть использовано для оптимизации управления орошением.

Определены оптимальные и ограничивающие условия фотосинтеза и дыхания при воздействии почвенной засухи. Оптимальными значениями являются:  $W_{п} = 19–22\%$ ,  $P_n = 12 – 13 \text{ } \mu\text{моль/м}^2\text{с}$ . При такой влажности почвы суммарное дыхание  $P_t = 1,2 – 1,3 \text{ } \mu\text{моль/м}^2\text{с}$ .

При воздействии почвенной засухи изменяются соотношения между составляющими суммарного дыхания ( $P_t$ ,  $R_d$ ,  $R_{ph}$ ). Полив растений оказывает существенное влияние на изучаемые параметры, а после повторного полива и последующей почвенной засухи наблюдается снижение всех изучаемых параметров.

Определен температурный максимум нетто-фотосинтеза – при этом нетто-фотосинтез ( $P_n$ ) и суммарное дыхание ( $P_t$ ) пересекаются в точке, где значения  $P_n$  и  $P_t$  равны  $2,2 \text{ } \mu\text{моль/м}^2\text{с}$ . Температура листа  $T_{л} = 37^{\circ}\text{C}$  и ее можно рассматривать, как тепловую точку компенсации.



Интегральным показателем энергетического баланса целого растения является доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза ( $P_t/P_g$ ). Установлено, что при отсутствии почвенной засухи доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза составляет 25–35%, а при влажности почвы 3–7% возрастает до 58–62%. Полученные результаты исследований дали возможность интродукции его в другие регионы.

### Литература / References

Анненков А.А., Иванов В.Ф., Хохрин А.В., Акимов Ю.А. Методические рекомендации по изыскательским работам для проектирования объектов озеленения в Крыму. Ялта, 1984. 26 с.

[Annenkov A.A., Ivanov V.F., Khokhrin A.V., Akimov Yu.A. Methodological recommendations on prospecting for the design of the planting sites in the Crimea. Yalta, 1984. 26 p.]

Дроздов С.Н., Курец В.К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 172 с.

[Drozdov S.N., Kurets V.K. Some aspects of ecological physiology of plants. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University, 2003. 172 p.]

Ильницкий О.А., Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П. Методология, приборная база и практика проведения фитомониторинга. Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. 233 с.

[Ilnitsky O.A., Plugatar Yu.V., Korsakova S.P. Methodology, instrument base and practice of phytomonitoring. Simferopol: ARIAL, 2018. 233 p.]

Исиков В.П., Плугатарь Ю.В. Дикорастущие деревья и кустарники Крыма. 2-е изд., испр. и доп. Симферополь: ИТ «Ариал», 2018. 324 с.

[Isikov V.P., Plugatar Yu.V. Wild-growing trees and bushes of the Crimea. Simferopol: ARIAL, 2018. 324 p.]

Рахманкулова З.Ф. Уровни регуляции энергетического обмена в растении // Вестник Башкирского университета. 2009. Т.35. № 2-1. С. 1141–1154.

[Rahmankulova Z.F. Levels of regulation of energy metabolism in plants. *Bulletin of the Bashkir University*. 2009. 35 (2-1): 1141–1154]

Abubakr Mohamed, Juma Siam, Kalliopi Radoglou, Basilios Noitsakis and Pavlos Smiris Ecophysiology of Seedlings of Three Deciduous Oak Species During Summer Water Deficit Faculty of Forestry and Natural Environment, Aristotle University of Thessaloniki, Greece // Sudan J. Des. Res. 2009. Vol. 1 (1). P. 71–87.

Claudia Cocozza, Elena Paoletti, Tanja Mrak, Saša Zavadlav, Tom Levanič, Hojka Kraigher, Alessio Giovannelli, Yasutomo Hoshika Isotopic and Water Relation Responses to Ozone and Water Stress in Seedlings of Three Oak Species with Different Adaptation Strategies // *Forests*. 2020. Vol. 11 (8). p. 864. <https://doi.org/10.3390/f11080864>

Contran N., Gunthardt-Goerg M.S., Kuster T.M., Cerana R., Crosti P. & Paoletti E. Physiological and biochemical responses of *Quercus pubescens* to air warming and drought on acidic and calcareous soils // *Plant Biology*. 2012. Vol. 15 (s1). P. 157–168. DOI: 10.1111/j.1438 – 8677.2012.00627. x Source: PubMed

Drozdov S.N., Kholoptseva E.S. Possibility of using multifactor experiments in study of plants' ecological and physiological characteristics // *Scientific Notes of the Petrozavodsk State University*. 2013. Vol. 2 (131). P. 11–15.

Haldimann P., Galle A. Feller U.I Impact of an exceptionally hot dry summer on photosynthetic traits in oak (*Quercus pubescens*) leaves // *Tree Physiol*. 2008. Vol. 28 (5). P. 785–795. DOI: 10.1093/treephys/28.5.785. PMID: 18316310

Hurry V., Igamberdiev A. U., Keerberg O., Parnik T., Atkin O., Zaragoza-Castells J., Gardestrom P. Respiration in Photosynthetic Cells: Gas Exchange Components, Interactions with Photorespiration and the Operation of Mitochondria in the Light. *In Plant Respiration: From Cell to Ecosystem*. Berlin: Springer-Verlag, 2005. P. 43–61.

Johnson J.D., Michelozzi M., Tognetti R. Carbon physiology of *Quercus pubescens* Willd., growing at the Bossoleto CO<sub>2</sub> spring in central Italy. Publisher: Cambridge University Press Online publication date: February 2010. P. 148–164 DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511565236.013>

Lionello P. Climate change projections for the Mediterranean region // *Glob Planet Change*. 2008. Vol. 63. P. 90–104. DOI: 10.1016/j.gloplacha.2007.09.005

Dinca L., Vechiu E., Drăcea M. Intelligent Pubescent Oak Forests (*Quercus pubescens* Willd.) From Dobroudja Plateau // *Sustainable Development Research*. 2020. Vol. 2, No. 1. <https://doi.org/10.30560/sdr.v2n2p1>

Medrano H., Escalona J.M., Bota J., Gulias J., Flexas J. Regulation of Photosynthesis of C<sub>3</sub> Plants in Response to Progressive Drought: Stomatal Conductance as a N<sub>3</sub> Reference Parameter // *Annals of Botany*. 2002. Vol. 89 (7). P. 895–905.

Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. 506 p.

Sperlich D., Chang C.T., Peñuelas J., Gracia C., Sabate S. Seasonal variability of foliar photosynthetic and morphological traits and drought impacts in a Mediterranean mixed forest // *Tree Physiology*. 2015. Vol. 35. P. 501–520. DOI: 10.1093/treephys/tpv017.

Vasile Şimonca, Sanda Roşca, Alexandru Colişar, Florin Rebrean, Ştefan Bilaşco Favorable and Restrictive Factors for *Quercus pubescens* in the Transylvanian Basin, Evaluated by GIS Techniques // *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* is a peer-reviewed quarterly. 2019-2020. Vol. 48, No 4. DOI: <https://doi.org/10.15835/nbha47411624>

Статья поступила в редакцию 28.07.2021 г.

**Ilnitsky O.A., Plugatar Yu.V., Pashtetsky A.V., Gil A.T. Features of photosynthesis and water regime of *Quercus pubescens* Willd. under the conditions of summer drought of the South Coast of the Crimea** // *Plant Biology and Horticulture: theory, innovation*. 2021. № 3 (160) P. 7-16.

The ecophysiological response of *Quercus pubescens* Willd. on the impact of progressive soil drought has been studied and the optimum zones and threshold values of soil moisture, temperature, illumination, limiting photosynthesis and transpiration have been determined. The dependences of the rate of net photosynthesis ( $P_n$ ) and the intensity of transpiration ( $E$ ) on stomatal conductance ( $g_s$ ), leaf temperature ( $T_l$ ) and soil moisture ( $W_s$ ) are shown. The relationship between the speed of the xylem flow in the plant shoot ( $Sf$ , rel. units), the change in the diameter of this shoot ( $d$ , mm) and soil moisture has been determined. In the process of dehydration of the plant, a synchronous decrease in these parameters is observed, which serves as a signal for watering the plant. The obtained ratios of the processes of photosynthesis and respiration under the influence of soil drought made it possible to determine their optimal and limiting conditions. The optimal values are:  $W_s = 19 - 22\%$ ,  $P_n = 12 - 13 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ . With such soil moisture, total respiration  $P_t = 1.2 - 1.3 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ . Changes in the ratio between the components of total respiration ( $P_t$ ,  $R_d$ ,  $R_{ph}$ ) under the influence of soil drought were studied. Watering of plants has a significant effect on the studied parameters, and after repeated watering and subsequent soil drought, their general decrease is observed. The relationship between the rate of net photosynthesis ( $P_n$ ), total respiration ( $P_t$ ) and leaf temperature ( $T_l$ ) made it possible to determine the temperature maximum of net photosynthesis (thermal compensation point). At this point, point  $P_n = P_t = 2.0 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$  at  $T_l = 37^\circ\text{C}$ . The fraction of respiratory costs from true photosynthesis ( $P_t/P_g$ ) was determined, which is an integral indicator of the energy balance of the whole plant. It was found that in the absence of soil drought, the share of respiratory expenditure from true photosynthesis is 25–35%, and at soil moisture of 3–7% it increases to 58–62%. The obtained research results made it possible to determine the optimal and limiting conditions for the growth of this species and the possibility of its introduction to other regions.

**Key words:** *Quercus pubescens* Willd.; photosynthesis; water regime; soil drought; optimal and limiting environmental conditions