

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 634.1:631.52

DOI: 10.36305/2712-7788-2022-1-162-26-38

**ВЛИЯНИЕ ГИДРОТЕРМИЧЕСКОГО СТРЕССА НА ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА У ЛИСТОПАДНЫХ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *FICUS* L.****Оксана Анатольевна Гребенникова, Татьяна Борисовна Губанова**

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита
E-mail: oksanagrebennikova@yandex.ru

С целью выявления особенностей работы фотосинтетического аппарата у ряда генотипов рода *Ficus* L. в период максимальной вероятности наступления засухи на Южном берегу Крыма были проведены исследования концентрации хлорофиллов и параметров индукции флуоресценции хлорофилла в условиях контролируемого обезвоживания. Содержание хлорофиллов определяли спектрофотометрическим методом в листьях в состоянии полного обводнения (контроль), после 2-3 часов увядания, а также после восстановления водообеспеченности. Изменение параметров индукции флуоресценции хлорофилла (ИФХ) осуществляли с помощью хронофлуориметра «Fluoratest». Показано участие хлорофиллов в защитных реакциях при водном стрессе: у засухоустойчивых генотипов при возрастании уровня водного дефицита в условиях различных сочетаний температуры и влажности воздуха содержание хлорофиллов «а» и «b» повышается, снижаясь после снятия стрессового воздействия. Установлено, что при гидротермическом стрессе стабильное соотношение хлорофилла «а» к хлорофиллу «b» может использоваться в качестве биохимического параметра засухоустойчивости генотипов рода *Ficus*. Выявлено, что реакция фотосинтетического аппарата листопадных видов рода *Ficus* на обезвоживание в условиях различных сочетаний температуры и влажности воздуха видо- и сортоспецифична: у вида *F. virgata* возрастание уровня водного дефицита вызывает изменения в функционировании кислородвыделяющего комплекса, а у слабостойких сортов вида *F. carica* – снижение эффективности световой фазы фотосинтеза и возрастание тепловой диссипации энергии возбуждения. По мере развития стрессового состояния увеличивается количество невосстановленных пластохинонов в реакционных центрах ФС II. Высокая устойчивость фотосинтетического аппарата характерна для сортов вида *F. carica* – Сары Стамбульский и Сабруция Розовая.

Ключевые слова: *Ficus* L.; засухоустойчивость; фотосинтез; контролируемое обезвоживание; хлорофиллы; индукция флуоресценции хлорофилла

Введение

В Никитском ботаническом саду культивируют некоторые листопадные виды рода *Ficus*: *Ficus carica* L., *Ficus palmata* Forsk., *Ficus virgata* Roxb. Наиболее возделываемой плодовой культурой является инжир (*Ficus carica* L.), отличающийся регулярным плодоношением, ранним и продолжительным созреванием плодов, обладающих приятным вкусом и диетическими свойствами (Чернобай и др., 2017). Условия Южного берега Крыма в основном благоприятны для произрастания листопадных видов рода *Ficus*, однако высокая вероятность наступления засухи в летний период, зачастую сопровождаемой суховеями, может отрицательно сказаться на жизнедеятельности и урожайности этой культуры (Плугатарь и др., 2015), поэтому изучение механизмов адаптации к водному дефициту является актуальным.

Степень адаптации растений к неблагоприятным климатическим условиям, стабильность и качество урожая во многом определяются состоянием листового аппарата – главного органа, обеспечивающего фотосинтез. Фотосинтез среди процессов растительной клетки является особенно чувствительным к ограничениям окружающей

среды (Kalaji *et al.*, 2012), что делает измерения фотосинтеза важным компонентом исследований стресса растений. Высокие температуры вызывают изменения восстановительно-окислительных свойств акцепторов ФС II и снижают эффективность фотосинтетического транспорта электронов в обеих фотосистемах (Mathur *et al.*, 2014). Недавние исследования показывают, что развитие стресса, вызванного водным дефицитом, достаточно быстро отражается на течении первичных процессов фотосинтеза и проявляется в изменении параметров ИФХ (Guanter *et al.*, 2014; Malaspina *et al.*, 2014). Исследование характера кривой ИФХ позволяет получить объективную информацию об изменениях фотосинтетических процессов, как связанных 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 (Gottardini *et al.*, 2014).

Некоторые исследователи считают, что фотосинтетический потенциал растения находится в прямой зависимости с количеством хлорофиллов в ткани листа (Schlemmer *et al.*, 2005). Хлорофилл «а» является основным фотосинтезирующим пигментом. Содержание хлорофилла «b» показывает уровень приспособленности растения к низкой освещенности: чем оно больше, тем выше адаптационный потенциал растения (Киселева, 2009). Установление изменений в содержании основных фотосинтетических пигментов при воздействии негативных факторов необходимо для выявления адаптационной способности растений к стрессовым условиям. Анализ литературных источников выявил, что информация об изменении содержания хлорофиллов и параметров индукции флуоресценции хлорофилла в условиях засухи у генотипов рода *Ficus* практически отсутствует.

В связи с этим, цель данных исследований заключалась в установлении особенностей функционирования фотосинтетического аппарата, а именно изменении параметров ИФХ и концентрации хлорофиллов у некоторых листопадных видов и сортов рода *Ficus* при контролируемом обезвоживании в период максимальной вероятности наступления засухи.

Материалы и методы

В качестве объектов исследований были выбраны листопадные виды рода *Ficus*: *Ficus carica* L., *Ficus palmata* Forsk., *Ficus virgata* Roxb., произрастающие на коллекционных участках Никитского ботанического сада. Вид *F. carica* представлен сортами: Крымский Черный (Муассон), Сары Стамбульский, Сабруция Розовая и Опылитель Никитский. Исследуемые генотипы отличаются по уровню засухоустойчивости: сорта Сары Стамбульский, Сабруция Розовая и вид *F. palmata* являются относительно засухоустойчивыми, сорт Опылитель Никитский отличается лабильной резистентностью к засухе, а сорт Крымский Черный и вид *F. virgata* характеризуются слабой устойчивостью (Gubanova *et al.*, 2021).

Для оценки функционального состояния фотосинтетического аппарата при развитии водного стресса у представителей рода *Ficus* была проведена серия экспериментов по контролируемому увяданию листьев при различных сочетаниях температуры и влажности воздуха: вариант 1 – температура воздуха + 25°C, относительная влажность 50%; вариант 2 – имитация условий, близких к действию суховея (температура воздуха + 30°C, относительная влажность 30%). Контролем служили листья в состоянии полного обводнения. Опыты проводили в климатической камере Binder. Изменение параметров индукции флуоресценции хлорофилла (ИФХ) осуществляли с помощью хронофлуориметра «Floratest». Анализировали параметры: F₀ – базовый уровень флуоресценции, зависящий от потерь энергии возбуждения во время миграции по пигментной матрице, а также от содержания молекул хлорофилла, не

имеющих функциональной связи с реакционными центрами (РЦ), F_{pl} – уровень флуоресценции в момент достижения ее временного замедления. F_m – максимальное значение флуоресценции. F_{st} – стационарный уровень флуоресценции, отмечаемый через три минуты после момента освещения – показатель количества хлорофиллов, не принимающих участие в передаче энергии на РЦ. На их основе рассчитывали: F_v (вариабельную флуоресценцию) = $F_m - F_0$ – индикатор фотохимических окислительно-восстановительных процессов; $(F_m - F_{st})/F_m$ – относительную фотосинтетическую активность; F_v/F_{st} – коэффициент спада флуоресценции, эффективность квантового выхода фотосинтеза (индекс жизнеспособности); F_v/F_m – эффективность световой фазы фотосинтеза; $(F_{pl} - F_0)/F_v$ – количество невосстановленных Q_a в реакционных центрах ФС II (Romanov *et al.*, 2010; Гольцев и др., 2014). Содержание хлорофиллов «а» и «b», а также их суммарное содержание определяли в листьях в состоянии полного обводнения (контроль), после 2-3 часов увядания, а также после восстановления водообеспеченности спектрофотометрическим методом (Гавриленко и др., 1975).

Результаты и обсуждение

Поскольку реализация потенциальной устойчивости к потере воды значительно зависит от погодных условий летнего сезона, была проведена серия экспериментов по контролируемому увяданию листьев видов рода *Ficus* при различных сочетаниях температуры и влажности воздуха. В условиях действия температуры воздуха + 25°C и относительной влажности воздуха 50%, в среднем за 3 часа листья изучаемых генотипов достигают уровня сублетального водного дефицита. Наиболее высокие водоудерживающие силы в таких условиях наблюдались у вида *F. palmata* и сорта Сары Стамбульский. Потеря воды составила 17,64% и 19,38%, соответственно. Минимум данного параметра отмечен у вида *F. virgata* и сорта Крымский Черный (Муассон) – 32,44% и 29,78%, соответственно. Сорта Сабруция Розовая и Опылитель Никитский занимали промежуточное положение: количество утраченной воды находилось в пределах 22,25%...23,07%. Анализ состояния фотосинтетического аппарата показал, что, не смотря на высокий уровень водоудерживающих сил, у вида *F. palmata* и сорта Сары Стамбульский изменения основных параметров ИФХ имели значительные отличия. Так, в листьях вида *F. palmata* наблюдалось снижение вариабельной и максимальной флуоресценции на 44% и 50%, а также нарушения в процессах реокисления пластохинонов, связанных с возрастанием количества невосстановленных Q_a в реакционных центрах ФС II, что в свою очередь, послужило причиной снижения квантового выхода фотосинтеза и эффективности световой фазы на 47% и 30%. У сорта Сары Стамбульский в данных условиях основные параметры ИФХ слабо отличались от контрольных значений. В процессе восстановления водообеспеченности листьев у вида *F. palmata* отмечено некоторое возрастание вариабельной и максимальной флуоресценции, нормализация процессов восстановления пула пластохинонов. Однако, низкие значения соотношения констант скоростей реакции фотохимической и нефотохимической дезактивации возбуждения свидетельствуют о сохранении стрессового состояния. Генотипы со средними показателями водоудерживающих сил, Сабруция Розовая и Опылитель Никитский, согласно многолетним данным, различались по уровню репарационной способности, что позволило отнести сорт Сабруция Розовая к относительно устойчивым, а сорт Опылитель Никитский характеризовать как генотип с лабильной резистентностью к засухе (Gubanova *et al.*, 2021). В условиях контролируемого увядания при температуре воздуха + 25°C и относительной влажности воздуха 50%, параметры ИФХ изменялись наиболее выражено у сорта Сабруция Розовая. В частности, у Опылителя Никитского, вследствие утраты тканями листьев 22% воды, наблюдалось уменьшение величин максимальной, вариабельной флуоресценции, а

также соотношения F_v/F_0 в среднем на 20-25%. При этом квантовый выход фотосинтеза и эффективность световой фазы оставались на прежнем уровне. У сорта Сабруция Розовая значения этих же характеристик снизились в среднем на 45-50%. Кроме того, выявлено возрастание количества хлорофиллов, не принимающих участие в передаче энергии к реакционным центрам и увеличение количества невосстановленных Q_a в реакционных центрах. Также необходимо отметить, что индекс жизнеспособности у этого сорта достиг нижней границы витальности. В процессе восстановления водообеспеченности у сорта Опылитель Никитский основные параметры ИФХ продолжали снижаться. О развитии глубокого стрессового состояния при восстановлении тургесцентности свидетельствует падение соотношения констант скоростей реакции фотохимической и нефотохимической дезактивации возбуждения в ФС II, на 40% характеризующего нарушения в работе кислородвыделяющего комплекса (Гольцев и др., 2016; Fracheboud, Leirner, 2003). У сорта Сабруция Розовая, наоборот, после регидротации листа, снижение параметров ИФХ замедлилось, эффективность световой фазы фотосинтеза практически достигла контрольных значений. Полученные данные позволяют сделать вывод о сортоспецифической реакции данных генотипов рода *Ficus* к действию засухи. У сорта Опылитель Никитский повреждения ФС II проявляются на этапе восстановления водоснабжения, а для сорта Сабруция Розовая характерна высокая чувствительность фотосинтетического аппарата к недостатку воды, в сочетании со значительным запасом прочности ФС II, который позволяет восстановить нормальное течение фотосинтеза после окончания действия стрессора. Самым низким уровнем водоудерживающих сил обладают вид *F. virgata* и сорт Крымский Черный (Муассон). При завядании (вариант 1) было зафиксировано разрушение структур ФС II у *F. virgata*, что выражалось в отсутствии выраженных пиков на индукционной кривой флуоресценции хлорофилла. У сорта Крымский Черный, в указанных условиях, изменения в течении фотосинтетических процессов были незначительными, но при снятии стрессового воздействия и восстановления водообеспеченности отмечена полная инактивация ФС II (табл. 1).

Установлено, что в состоянии полного обводнения листьев (контроль) концентрация хлорофилла «а» колебалась в пределах 0,44-0,67 мг/г (рис. 1), хлорофилла «b» – 0,14-0,25 мг/г (рис. 2). Суммарное содержание хлорофиллов «а» и «b» составляло 0,58-0,92 мг/г. Максимальным содержанием хлорофиллов «а» и «b» и, соответственно, их суммарным содержанием отличались листья неустойчивых к засухе сортов вида *F. carica* – Крымский Черный и Опылитель Никитский. Содержание хлорофилла «а» и суммарное содержание хлорофиллов было высоким также у чувствительного к засухе вида *F. virgata*.

Известно, что на метаболизм растений и степень их устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды существенно влияют не только количество пигментов, но и их соотношение (Пахарькова и др., 2014). Соотношение хлорофилла «а» к хлорофиллу «b» в растениях обычно составляет около 2,5-4,0 (Richardson *et al.*, 2002). В листьях изучаемых генотипов соотношение хлорофилла «а» к хлорофиллу «b» колебалось в пределах 2,68-3,31 и не зависело от степени засухоустойчивости (табл. 2). После увядания в течение 3 часов, при воздействии температуры воздуха + 25°C и относительной влажности воздуха 50%, содержание хлорофилла «а» в листьях большинства исследуемых генотипов повысилось на 19,6-42,6%, за исключением незасухоустойчивых – сорта Крымский Черный и вида *F. virgata*, в которых содержание данных пигментов практически не изменилось. Изменение концентрации хлорофилла «b» в листьях большинства генотипов происходило аналогично, повышаясь на 17,6-47,4%, с той лишь разницей, что в листьях сорта Крымский Черный их содержание понизилось более значительно (на 16,0%).

Таблица 1

Изменения параметров ИФХ в листьях некоторых генотипов рода *Ficus* L. в условиях контролируемого увядания при действии различных сочетаний температуры и влажности воздуха

Table 1

Changes in the parameters of ICF in the leaves of some genotypes of the genus *Ficus* L. under conditions of controlled wilting under the action of various combinations of temperature and humidity

Опыт Experiment	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	(F _m - F _{st})/ F _m
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
'Опылитель Никитский' / 'Opylitel Nikitsky'										
контроль control	272±9	544±14	1024±23	352±12	752	2,14	0,73	2,76	0,36	0,66
Вариант 1 (t - 25°C; ω - 50%) Variant 1 (t - 25°C; ω - 50%)	288±8	528±9	896±34	288±10	608	2,11	0,67	2,11	0,39	0,68
восстановление restoration	208±11	400±14	560±35	240±8	358	1,49	0,62	1,72	0,54	0,57
Вариант 2 (t - 30°C; ω - 30%) Variant 2 (t - 30°C; ω - 30%)	304±8	608±11	1008±42	320±14	704	2,2	0,70	3,13	0,43	0,68
восстановление restoration	640±10	840±12	1008±31	544±11	368	0,67	0,37	0,57	0,54	0,46
'Крымский Черный' / 'Krymsky Cherny'										
контроль / control	288±10	464±13	1024±34	480±12	736	1,53	0,72	2,56	0,24	0,74
Вариант 1 (t - 25°C; ω - 50%) Variant 1 (t - 25°C; ω - 50%)	240±11	424±12	848±21	406±14	608	1,50	0,72	2,53	0,30	0,52
восстановление restoration	224±8	400±11	752±25	352±10	528	1,5	0,70	2,36	0,33	0,53
Вариант 2 (t - 30°C; ω - 30%) Variant 2 (t - 30°C; ω - 30%)	272±9	480±15	992±27	416±13	720	1,73	0,73	2,64	0,29	0,58
восстановление restoration	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
'Сары Стамбульский' / 'Sary Stambulsky'										
контроль / control	352±9	672±15	1072±32	448±24	720	1,60	0,67	2,05	0,44	0,58
Вариант 1 (t - 25°C; ω - 50%) Variant 1 (t - 25°C; ω - 50%)	320±9	592±18	944±25	480±21	624	1,3	0,66	1,95	0,44	0,49
восстановление restoration	328±7	632±13	1008±24	440±13	680	1,55	0,67	2,07	0,45	0,56
Вариант 2 (t - 30°C; ω - 30%) Variant 2 (t - 30°C; ω - 30%)	208±8	400±19	800±27	320±11	592	1,85	0,74	2,85	0,39	0,6
восстановление restoration	240±12	480±12	800±29	272±8	776	2,85	0,97	3,23	0,31	0,66

Продолжение таблицы 1

Table 1 continued

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>F. virgate</i>										
контроль / control	400±7	832±14	1484±32	448±11	1084	2,42	0,73	2,71	0,40	0,70
Вариант 1 (t - 25°C; ω - 50% Variant 1 (t - 25°C; ω - 50%)	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
восстановление restoration	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Вариант 2 (t - 30°C; ω - 30%) Variant 2 (t - 30°C; ω - 30%)	352±8	912±12	1504±26	464±13	1152	2,48	0,76	1,26	0,49	0,69
восстановление restoration	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
'Сабруция Розовая' / 'Sabrutsia Rozovaya'										
контроль / control	320±10	592±11	1312±33	384±10	992	2,58	0,77	3,1	0,27	0,71
Вариант 1 (t - 25°C; ω - 50% Variant 1 (t - 25°C; ω - 50%)	304±6	560±12	800±21	464±14	496	1,06	0,62	1,63	0,58	0,42
восстановление restoration	304±9	592±10	1000±28	488±17	696	1,43	0,67	2,29	0,41	0,51
Вариант 2 (t - 30°C; ω - 30%) Variant 2 (t - 30°C; ω - 30%)	304±8	624±12	1120±23	496±13	816	1,65	0,73	2,68	0,39	0,44
восстановление restoration	240±11	464±14	768±15	288±6	528	1,83	0,69	2,2	0,30	0,62
<i>F. palmata</i>										
контроль / control	352±9	704±12	1280±35	400±12	928	2,32	0,72	2,64	0,38	0,69
Вариант 1 (t - 25°C; ω - 50% Variant 1 (t - 25°C; ω - 50%)	248±7	474±14	720±16	376±5	472	1,25	0,66	1,90	0,49	0,48
восстановление restoration	304±11	528±15	896±17	484±12	592	1,22	0,66	1,95	0,38	0,46
Вариант 2 (t - 30°C; ω - 30%) Variant 2 (t - 30°C; ω - 30%)	272±8	480±10	992±23	416±16	720	1,73	0,73	2,65	0,29	0,72
восстановление restoration	400±11	832±21	1484±37	448±11	1084	2,42	0,73	2,71	0,40	0,70

* - исследования не проводились, в связи с разрушением структур ФС II

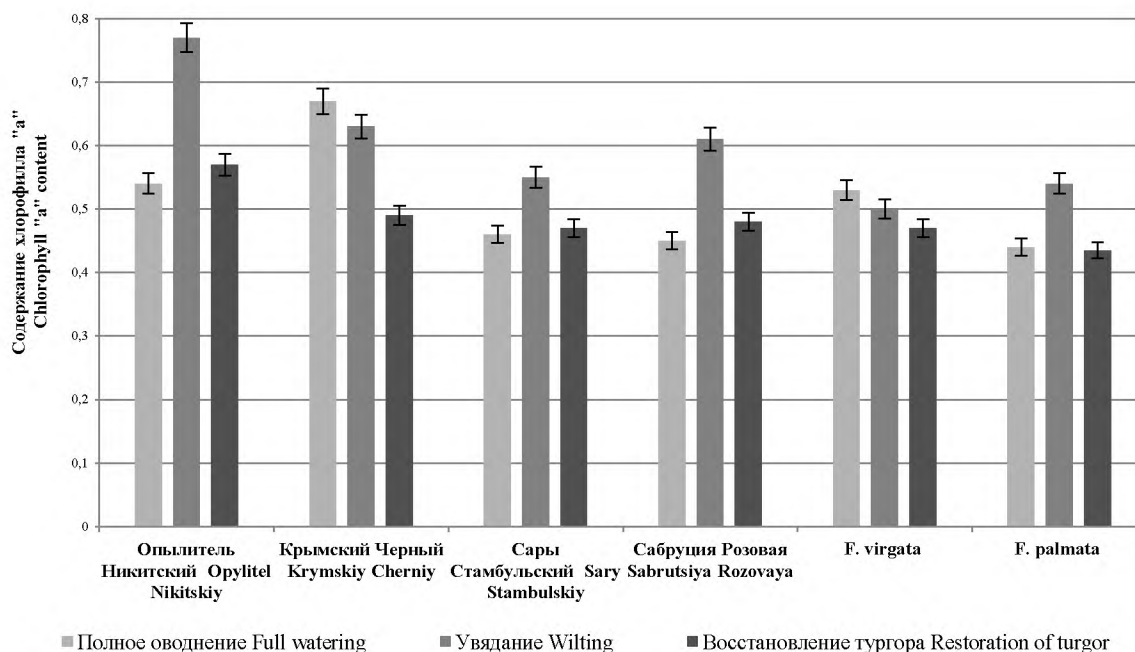


Рис. 1 Содержание хлорофилла «а» в листьях некоторых генотипов рода *Ficus* L. в условиях контролируемого увядания при действии температуры воздуха + 25°C и относительной влажности 50%

Fig. 1 The content of chlorophyll "a" in the leaves of some genotypes of the genus *Ficus* L. under controlled wilting conditions under the action of air temperature + 25°C and relative humidity 50%

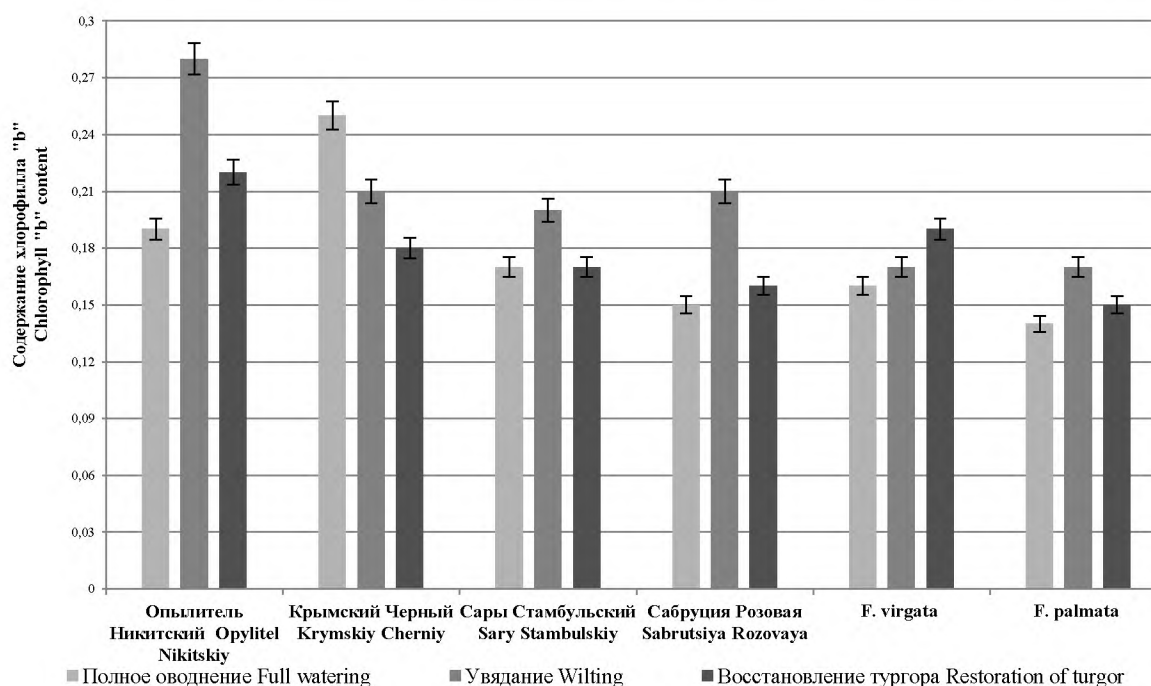


Рис. 2 Содержание хлорофилла «b» в листьях некоторых генотипов рода *Ficus* L. в условиях контролируемого увядания при действии температуры воздуха + 25°C и относительной влажности 50%

Fig. 2 The content of chlorophyll "b" in the leaves of some genotypes of the genus *Ficus* L. under controlled wilting conditions under the action of air temperature + 25°C and relative humidity 50%

Таблица 2

Соотношения хлорофиллов «а» и «b» в листьях некоторых генотипов рода *Ficus* L. в условиях контролируемого увядания при действии различных сочетаний температуры и влажности воздуха

Table 2

The ratios of chlorophylls "a" and "b" in the leaves of some genotypes of the genus *Ficus* L. under controlled wilting under the action of various combinations of temperature and humidity

Опыт Experiment	Опылитель Никитский Opylitel Nikitsky	Крымский Черный Krymsky Cherny	Сары Стамбульский Sary Stambulsky	Сабруция Розовая Sabrutsia Rozovaya	<i>F.</i> <i>virgata</i>	<i>F.</i> <i>palmata</i>
контроль control	2,84	2,68	2,71	3,01	3,31	3,14
вариант 1 variant 1	2,75	3,00	2,75	2,90	2,94	3,18
восстановление restoration	2,59	2,72	2,76	3,00	2,47	2,92
контроль control	2,85	2,75	3,06	3,07	2,95	3,19
вариант 2 variant 2	3,02	2,68	3,12	3,04	3,12	3,27
восстановление restoration	2,80	2,09	3,22	3,13	1,92	3,12

Таким образом, суммарное содержание хлорофиллов в листьях большинства исследуемых генотипов повысилось на 19,0-43,8%, понизившись в листьях сорта Крымский Черный (на 8,7%) и существенно не изменившись в листьях вида *F. virgata*. Такие изменения в содержании хлорофиллов происходят вследствие потери воды в листьях и, вероятно, за счет образования свободных форм хлорофилла в процессе разрушения хлорофилл-белковых комплексов. Соотношение хлорофилла «а» к хлорофиллу «b» практически не изменилось в листьях засухоустойчивых генотипов, сортов Сары Стамбульский, Сабруция Розовая и вида *F. palmata* и у лабильного к засухе сорта, Опылитель Никитский. В листьях неустойчивых генотипов произошли разнонаправленные изменения в соотношении хлорофиллов, которое повысилось на 11,9% у сорта Крымский Черный и понизилось на 11,2% у вида *F. virgata*. В процессе восстановления тургесцентности в листьях большинства исследуемых генотипов происходило снижение содержания хлорофиллов «а» и «b», на 17,4-37,0% и 12,0-33,3%, соответственно. Исключение составил чувствительный к засухе вид *F. virgata*, в листьях которого после снятия стрессового воздействия содержание хлорофилла «а» практически не изменилось, а содержание хлорофилла «b» продолжало повышаться (на 12,5%), что свидетельствует о дальнейшем развитии стресса и необратимых нарушениях в метаболизме. Соответственно суммарное содержание хлорофиллов в листьях понизилось на 17,3-35,6%, за исключением вида *F. virgata*. Соотношение хлорофилла «а» к хлорофиллу «b» после снятия стрессового воздействия в листьях сортов Сары Стамбульский и Сабруция Розовая существенно не изменилось, снизившись у остальных генотипов на 5,6-14,2%, максимально у вида *F. virgata*, который не приспособился к данным условиям.

В результате экспериментов по влиянию условий, имитирующих суховея (вариант 2) на водоудерживающие силы и функциональное состояние фотосинтетического аппарата листопадных генотипов рода *Ficus* была получена несколько иная картина. В отличие от первого варианта, листья большинства представителей рода *Ficus* достигли сублетального уровня водного дефицита за 2 часа. Потеря воды у сорта Крымский Черный достигла 49 %, что в дальнейшем привело к необратимым нарушениям фотосинтетических процессов. У потенциально засухоустойчивого вида *F. palmata*, при имитации действия суховея отмечено резкое

снижение водоудерживающих сил: водный дефицит за 2 часа достиг 31%. В результате столь значительной потери воды у этого вида, после окончания стрессового воздействия, отмечены нарушения в восстановлении пула пластохинонов, а именно увеличение количества невосстановленных Q_a . У сорта Опылитель Никитский и вида *F. virgata* водный дефицит при увядании в условиях низкой влажности воздуха остался на том же уровне, что и в варианте опыта с влажностью воздуха 50%. Однако время его достижения сократилось почти в два раза. Столь быстрая потеря воды стала причиной разрушения кислородвыделяющего комплекса и снижения индекса жизнеспособности ниже нормы витальности. Необходимо отметить, что относительно высокую устойчивость к условиям близким к суховею проявили сорта Сары Стамбульский и Сабруция Розовая. У этих генотипов, даже в условиях низкой влажности воздуха, водный дефицит не превысил 20-23%. У сорта Сары Стамбульский, параметры ИФХ слабо отличались от контрольных значений (в среднем на 20-25%), за исключением соотношения F_v/F_0 , которое возросло на 40%, что свидетельствует об увеличении тепловой диссипации энергии возбуждения. У сорта Сабруция Розовая отмечено снижение эффективности световой фазы фотосинтеза и его квантового выхода. После восстановления тургесцентности у данных генотипов наблюдалось восстановление работы фотосинтетического аппарата: основные характеристики флуоресценции хлорофилла приблизились к контрольным значениям.

Во время второго эксперимента концентрация суммы хлорофиллов «а» и «b» в контрольных образцах, в состоянии полного обводнения листьев, варьировала в диапазоне 0,61-0,77 мг/г, из которых хлорофилл «а» составлял 0,46-0,57 мг/г (рис. 3), хлорофилл «b» – 0,15-0,20 мг/г (рис. 4). Максимальным содержанием хлорофиллов «а» и «b» отличались листья неустойчивых к засухе сортов Крымский Черный, Опылитель Никитский и вида *F. virgata*. Соотношение хлорофилла «а» к хлорофиллу «b» в листьях изучаемых растений колебалось в пределах 2,75-3,19 и было выше у засухоустойчивых генотипов.

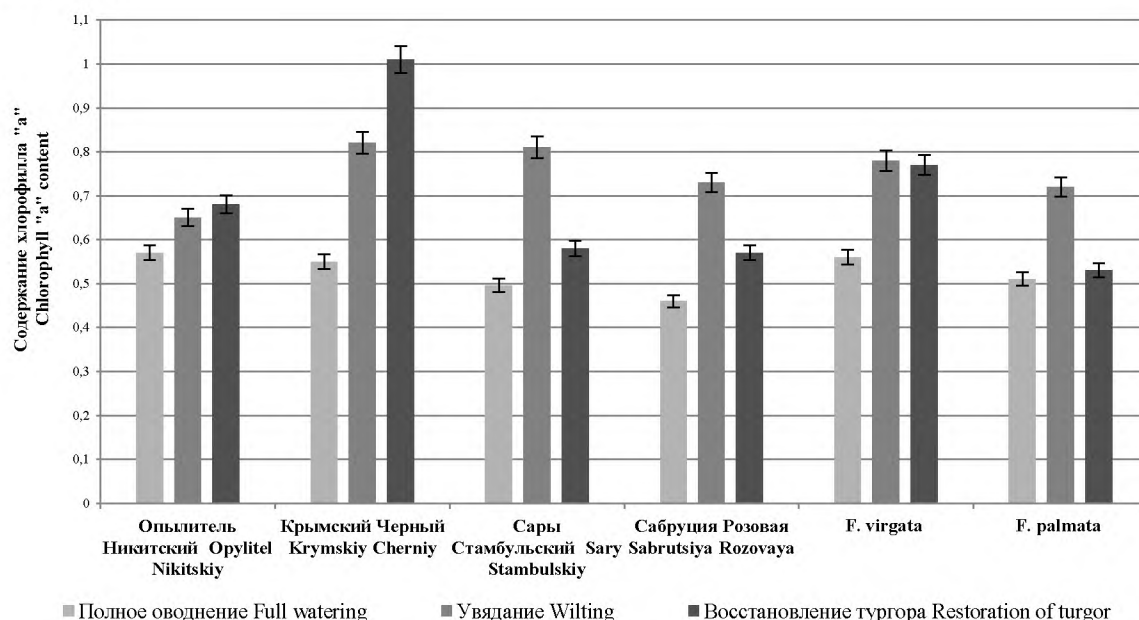


Рис. 3 Содержание хлорофилла «а» в листьях некоторых генотипов рода *Ficus* L. в условиях контролируемого увядания при действии температуры воздуха + 30°C и относительной влажности 30%

Fig. 3 The content of chlorophyll "a" in the leaves of some genotypes of the genus *Ficus* L. under controlled withering conditions under the action of air temperature + 30°C and relative humidity 30%

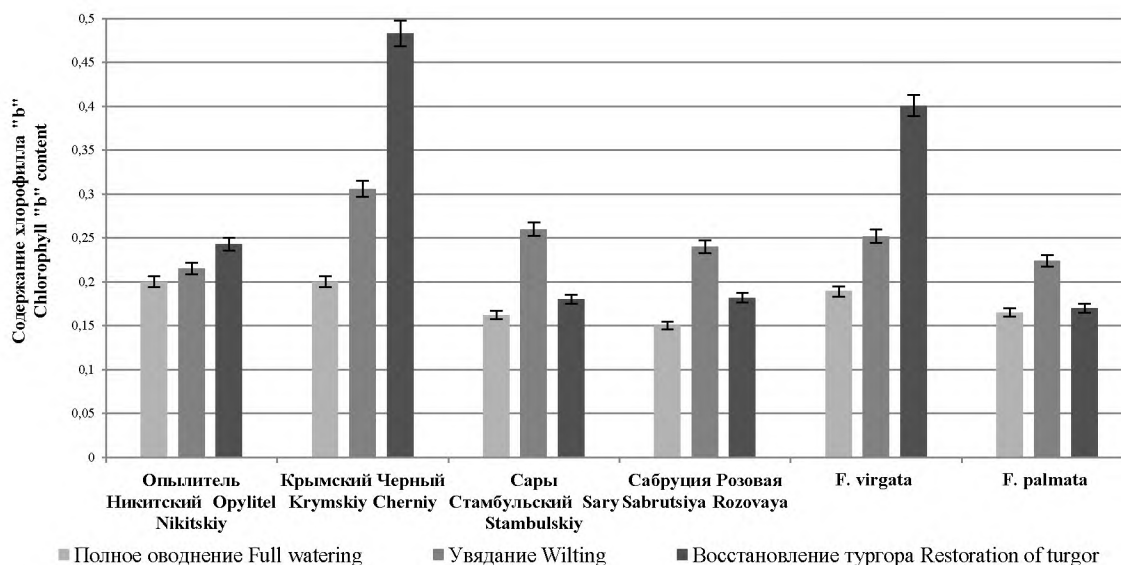


Рис. 4 Содержание хлорофилла «b» в листьях некоторых генотипов рода *Ficus* L. в условиях контролируемого увядания при действии температуры воздуха + 30°C и относительной влажности 30%

Fig. 4 The content of chlorophyll "b" in the leaves of some genotypes of the genus *Ficus* L. under controlled wilting conditions under the action of air temperature + 30°C and relative humidity 30%

После увядания в течении 2 часов, при воздействии имитирующих суховей условий, содержание хлорофилла «a» в листьях исследуемых генотипов повысилось на 14,0-63,3%, наиболее существенно у засухоустойчивых сортов вида *F. carica*, Сары Стамбульский и Сабруция Розовая. Концентрация хлорофилла «b» в листьях большинства генотипов повысилась на 33,3-60,5%, за исключением сорта Опылитель Никитский, где ее рост составил лишь 7,5%. Наиболее существенный рост хлорофилла «b» также происходил в листьях засухоустойчивых сортов вида *F. carica*, Сары Стамбульский и Сабруция Розовая, не смотря на минимальную потерю в них воды. Суммарное содержание хлорофиллов, таким образом, в сортах Сары Стамбульский и Сабруция Розовая повысилось на 61,1% и 59,0%, у сорта Опылитель Никитский – на 9,1% и на 37,3-42,7% у остальных генотипов. При этом соотношение хлорофилла «a» к хлорофиллу «b» в листьях изучаемых генотипов практически не изменилось. После восстановления водообеспеченности в листьях устойчивых генотипов происходило снижение содержания хлорофилла «a» на 34,8-46,4%. В листьях вида *F. virgata* и сорта Опылитель Никитский после снятия стрессового воздействия концентрация хлорофилла «a» существенно не изменилась, а у сорта Крымский Черный – продолжила расти (на 34,5%), что демонстрирует существенные нарушения в метаболизме и работе фотосинтетического аппарата. Содержание хлорофилла «b» после восстановления тургесценции в листьях засухоустойчивых генотипов снизилось на 32,8-49,4% и повысилось у чувствительных к засухе генотипов на 23,0-88,5%. В результате суммарное содержание хлорофиллов в листьях засухоустойчивых генотипов снизилось на 35,8-46,4%, повысилось у чувствительных к засухе генотипов на 18,8-49,0% и практически не изменилось у лабильного к засухе сорта Опылитель Никитский (на 7,5%). Соотношение хлорофилла «a» к хлорофиллу «b» после снятия стрессового воздействия в листьях сортов Сары Стамбульский, Сабруция Розовая и вида *F. palmata* существенно не изменилось, значительно понизившись у неустойчивых генотипов (на 21,5-40,7%) и незначительно у лабильного к засухе – сорта Опылитель Никитский (на 7,8%). Исходя из полученных результатов, сорт Крымский Черный и вид *F. virgata* не восстановились

после воздействия условий, имитирующих засуху, а сорта Сары Стамбульский, Сабруция Розовая и вид *F. palmata* смогли адаптироваться к данным условиям.

Заключение

Таким образом, выявлено, что изменение содержания хлорофиллов «а» и «b» и их соотношения в листьях изучаемых генотипов при воздействии различных условий, имитирующих засуху и засуху, за счет подобранных параметров температуры и влажности воздуха, происходит неоднозначно. При этом, в условиях различных сочетаний температуры и влажности воздуха у засухоустойчивых генотипов при воздействии гидротермического стресса содержание хлорофиллов «а» и «b» повышается, а после снятия стрессового воздействия происходит снижение их концентрации. Кроме того, засухоустойчивые генотипы в любых условиях стрессового воздействия на всех этапах эксперимента отличаются стабильным соотношением хлорофилла «а» к хлорофиллу «b», что может служить биохимическим параметром устойчивости к засухе для листопадных видов рода *Ficus*. Установлено, что реакция фотосинтетического аппарата листопадных видов рода *Ficus* на обезвоживание в условиях различных сочетаний температуры и влажности воздуха, во многом видо- и сортоспецифична. Так, у вида *F. virgata* возрастание уровня водного дефицита вызывает значительные изменения в функционировании кислородвыделяющего комплекса, а у слабостойких сортов вида *F. carica* – снижение эффективности световой фазы фотосинтеза и возрастание тепловой диссипации энергии возбуждения. Общим для всех генотипов является увеличение количества невосстановленных пластохинонов в реакционных центрах ФС II по мере развития стрессового состояния. В условиях имитации засухи высокая устойчивость фотосинтетического аппарата была характерна для сортов вида *F. carica* – Сары Стамбульский и Сабруция Розовая. У потенциально засухоустойчивого вида *F. palmata* при действии низкой влажности воздуха отмечено значительное снижение водоудерживающих сил, что оказало негативное влияние на состояние ФС II.

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

Литература / References

- Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. М.: Высшая школа, 1975. 392 с.
[Gavrilenko V.F., Ladygina M.E., Khandobina L.M. A large workshop on plant physiology. Photosynthesis. Dykhanie. M.: Vysshaya shkola, 1975. 392 p.]
- Гольцев В.Н., Каладжи М.Х., Кузманова М.А., Аллахвердиев С.И. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла а – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений. М. – Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2014. 220 с.
[Goltsev V.N., Kalaji M.H., Kuzmanova M.A., Allakhverdiev S.I. Variable and delayed fluorescence of chlorophyll a - theoretical foundations and practical application in plant research. Moscow - Izhevsk: Institute of Computer Research, 2014. 220 p.]
- 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.

[Goltsev V.N., Kalaji H.M., Paunov M., Baba V., Khorachek T., Moisky Ya., Kotsel H., Allahverdiev S.I. The use of variable chlorophyll fluorescence to assess the physiological state of the photosynthetic apparatus of plants. *Plant Physiology*. 2016. 63 (6): 881–907]

Киселева Н.С. Оценка адаптационной способности различных генотипов груши по морфоанатомическому и физиологическому состоянию листьев // Сельскохозяйственная биология. 2009. № 3. С. 34–38.

[Kiseleva N.S. Assessment of the adaptive ability of various pear genotypes according to the morphoanatomic and physiological state of leaves. *Agricultural Biology*. 2009. 3: 34–38]

Пахарькова Н.Б., Гетте И.Г., Андреева Е.Б., Масенцова И.В. Сезонные изменения пигментного состава растений разных систематических групп на территории заповедника «Столбы» // Вестник КрасГАУ. 2014. №8. С. 139–143.

[Pakharkova N.B., Gette I.G., Andreeva E.B., Masentsova I.V. Seasonal changes in the pigment composition of plants of different systematic groups on the territory of the “Stolby” Nature Reserve. *Bulletin of KrasSAU*. 2014. 8: 139–143]

Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ильницкий О.А. Экологический мониторинг Южного берега Крыма. Симферополь: ИТ Ариал, 2015. 161 с.

[Plugatar Yu.V., Korsakova S.P., Ilitsky O.A. Ecological monitoring of the Southern Coast of the Crimea. Simferopol: PH Arial, 2015. 161 p.]

Чернобай И.Г., Шникина Е.Л., Литвинова Т.В. Формирование сортимента субтропических культур (*Ficus carica* L., *Zizyphus jujuba* Mill.) для южных регионов России // Сборник научных трудов ГНБС. 2017. Т 144. С. 243–247.

[Chernobai I.G., Shishkina E.L., Litvinova T.V. Formation of the assortment of subtropical crops (*Ficus carica* L., *Zizyphus jujuba* Mill.) for the southern regions of Russia. *Collection of scientific works of the SNBG*. 2017. 144: 243–247]

Fracheboud Y., Leipner J. The application of chlorophyll fluorescence to study light, temperature, and drought stress // Practical applications of chlorophyll fluorescence in plant biology / Eds. DeEll J., Toivonen P.A. United States: Springer, 2003. P. 125–131.

Guanter L, Zhang Y., Jung M., Joiner J., Voigt M., Berry J.A., Frankenberg C., Huete A.R., Zarco-Tejada P., Lee J.E. Global and time-resolved monitoring of crop photosynthesis with chlorophyll fluorescence // Proc Natl Acad Sci. 2014. Vol. 111 (14). P. 1327–1333.

Gubanova T., Pilkevich R., Paliy I., Grebennikova O., Melkozeorova E. Features of physiological and biochemical processes of *Prunus armeniaca* and *Ficus carica* in water stress conditions, International Scientific and Practical Conference «Fundamental and Applied Research in Biology and Agriculture: Current Issues, Achievements and Innovations». 2021. Vol. 254. Art. 02018.

Gottardini E., Cristofori A., Cristofolini F., Nali C., Pellegrini E., Bussotti F., Ferretti M. Chlorophyll-related indicators are linked to visible ozone symptoms: evidence from a field study on native *Viburnum lantana* L. plants in northern Italy // Ecol Ind. 2014. Vol. 39. P. 65–74.

Kalaji M.H., Carpentier R., Allahverdiev S.I., Bosa K. Fluorescence parameters as early indicators of light stress in barley // J Photochem Photobiol B. 2012. Vol. 112. P. 1–6.

Malaspina P., Giordani P., Faimali M., Garaventa F., Modenesi P. Assessing photosynthetic biomarkers in lichen transplants exposed under different light regimes // Ecol. Ind. 2014. Vol. 43. P. 126–131.

Mathur S., Agrawal D., Jajoo A. Photosynthesis: limitations in response to high temperature stress // J Photochem Photobiol B. 2014. Vol. 137. P. 116–126.

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.

Richardson A.D., Duigan S.P., Berlyn G.P. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content // *New Phytologist*. 2002. Vol. 531. P. 185–194.

Schlemmer M.R., Francis D.D., Shanahan J.F. and Schepers J.S. Remotely measuring chlorophyll content in corn leaves with differing nitrogen levels and relative water content. // *Agron. J.* 2005. Vol. 97. P. 106–112.

Статья поступила в редакцию 01.03.2022 г.

Grebennikova O.A., Gubanova T.B. Influence of hydrothermic stress on the functioning of the photosynthetic apparatus in deciduous representatives of the genus *Ficus* L. // *Plant Biology and Horticulture: theory, innovation*. 2022. № 1 (162). P. 26–38.

In order to identify the features of the photosynthetic apparatus in a number of genotypes of the genus *Ficus* during the period of maximum probability of drought on the Southern Coast of the Crimea, studies were conducted on the concentration of chlorophylls and parameters of chlorophyll fluorescence induction (CFI) under controlled dehydration. The content of chlorophylls was determined by spectrophotometric method in leaves in a state of complete watering (control), after 2-3 hours of wilting, as well as after restoration of water availability. Changing the parameters of CFI was carried out using a chronofluorimeter "Floratest". The participation of chlorophylls in protective reactions under water stress is shown: in drought-resistant genotypes, with an increase in the level of water deficiency under conditions of various combinations of temperature and humidity, the content of chlorophylls "a" and "b" increases, decreasing after the stress effect is removed. It has been established that under hydrothermal stress, the stable ratio of chlorophyll "a" to chlorophyll "b" can be used as a biochemical parameter of drought resistance of genotypes of the genus *Ficus*. It was revealed that the reaction of the photosynthetic apparatus of deciduous species of the genus *Ficus* to dehydration under conditions of various combinations of temperature and humidity is species- and cultivar-specific: in the species *F. virgata*, an increase in the level of water deficiency causes changes in the functioning of the oxygen-releasing complex, and in weakly resistant cultivars of the species *F. carica* – a decrease in the efficiency of the light phase of photosynthesis and an increase in the thermal dissipation of excitation energy. As the stress state develops, the number of unrecoverable plastoquinones in the reaction centers of FS II increases. The high stability of the photosynthetic apparatus is characteristic of the varieties of the species *F. carica* - Sary Stambulsky and Sabrutsia Rozovaya.

Key words: *Ficus* L.; drought resistance; photosynthesis; controlled dehydration; chlorophylls; induction of chlorophyll fluorescence