

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ

У Д К 674.031.632.26: 631.671.3

ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА И ПРОНИЦАЕМОСТЬ МЕМБРАН У ВИДОВ РОДА *QUERCUS* L. В УСЛОВИЯХ ГИДРОТЕРМИЧЕСКОГО СТРЕССА

Юрий Владимирович Плугатарь, Руслана Адольфовна Пилькевич,
Анфиса Евгеньевна Палий

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН,
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, спуск Никитский, 52
E-mail: pilkevich-r@mail.ru

Проведен анализ динамики параметров водного режима (содержание воды и реальный водный дефицит) в листьях четырех видов рода *Quercus* L. в течение летних сезонов 2022 и 2023 гг. Выявлено, что самой низкой оводненностью характеризовались листья *Quercus ilex*. У этого вида, вне зависимости от погодных условий отмечен стабильно низкий уровень реального водного дефицита. В контролируемых условиях, при различных сочетаниях температуры и влажности воздуха, установлено, что листья *Quercus pubescens* обладают самым низкими водоудерживающими силами, а их максимальный уровень выявлен у *Quercus ilex*. Определены границы сублетального водного дефицита у изучаемых видов рода *Quercus*: *Quercus pubescens* – 15-16%, *Quercus robur* и *Quercus petraea* – 20-22%, а *Quercus ilex* – 30%. Получены данные об изменении проницаемости клеточных мембран под влиянием различных сочетаний температуры и влажности воздуха. Показано, что в условиях близких к засушливым у листопадных видов рода *Quercus* на фоне увеличения скорости обезвоживания происходят необратимые нарушения клеточных мембран. Изменение интенсивности экзосмоса у *Q. ilex*, в таких условиях, было выражено слабо, что характеризует его высокую засухоустойчивость.

Ключевые слова: виды *Quercus* L.; засухоустойчивость; водный дефицит; клеточные мембраны

Введение

Сохранение природных лесных сообществ и древесных насаждений рекреационных зон, в наши дни приобретает особую актуальность в связи с возрастающей антропогенной нагрузкой и климатическими изменениями. В ряде научных работ отмечается, что вследствие глобальных климатических изменений будет возрастать вероятность наступления жаркой и сухой погоды, особенно в субтропической зоне Земли (Бондаренко, Маслова, и др., 2018; Ефимов, Володин, 2021). В частности, установлено, что на Южном берегу Крыма значительно изменились показатели теплообеспеченности вегетационного периода в сторону потепления, в результате чего у многих аборигенных и интродуцированных видов растений произошло смещение фенологических фаз (Корсакова., Корсаков, 2023а). Сложившаяся ситуация, в дальнейшем, может привести к снижению степени устойчивости растений к различным неблагоприятным факторам среды, что в свою очередь актуализирует проблему сохранения как природных фитоценозов, так и растительных сообществ на урбанизированных территориях. Ряд авторов отмечает необходимость поиска новых эффективных подходов в лесоразведении в связи с усилившимися деструктивными процессами в природных и искусственных популяциях видов *Quercus* (Cuza, 2015; Михеева, 2011).

Аридизация климата, недостаток водных ресурсов негативно сказывается на многих аспектах жизнедеятельности растений. При нарушении водообеспеченности в растительном организме меняется активность окислительно-восстановительных ферментов, интенсивность дыхания и фотосинтеза, скорость ростовых процессов

(Абильфазова, 2021). Будут ли эти изменения направлены на реализацию защитных механизмов, либо приведут к необратимым нарушениям, и, в конечном итоге – гибели растения, зависит от таких параметров водного режима, как водоудерживающая способность, водный дефицит и изменение общей оводнённости (Рахманкулова, 2002).

На клеточном уровне, при наступлении засухи, огромная роль в сохранении жизнедеятельности, принадлежит мембранам. Нарушение водного баланса сопровождается увеличением проницаемости мембран и деполяризацией мембранного потенциала плазмалеммы. Структурно-функциональные изменения клеточных мембран связаны с работой ионных каналов, аквапоринов и других липопротеидных комплексов. Развитие стрессового состояния сопровождается смещением соотношений различных групп жирных кислот, изменением степени их насыщенности. Увеличение проницаемости мембран, под влиянием неблагоприятных факторов, становится причиной экзосмоса ионов K^+ , снижением активности H^+ -АТФ-азы, что приводит к закислению цитоплазмы, и, как следствие, активации гидролаз и процессов ПОЛ (Медведев, 2005; Marcińska, Czaczyło-Mysza, et al., 2013). Цель работы заключалась в выявлении роли параметров водного режима и функционального состояния клеточных мембран у 4 видов рода *Quercus* в реализации защитных механизмов при нарастающем водном стрессе.

Объекты и методы исследования

В течение летних сезонов 2022-2023 гг. изучалось влияние гидротермического стресса на параметры водного режима видов рода *Quercus*. Объектами изучения служили 4 вида *Quercus*:

***Quercus pubescens* Willd. (Дуб пушистый).** Растение местной флоры. Листопадное, медленно растущее дерево высотой 8-10 м (12-18). Образует леса не только на Южном берегу Крыма, но и на северном склоне Крымских гор, в полосе предгорий. На южных склонах может подниматься до 600 м над ур. моря, на северных – до 450 м.

***Quercus robur* L. (Дуб черешчатый).** Крупное листопадное дерево с огромной кроной и мощным стволом, достигает высоты 20-40 м. Широко распространён в европейской части России, используется в ландшафтном дизайне и полезащитном лесоразведении. Требователен к почвенному плодородию.

***Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Дуб скальный).** Большое листопадное дерево с мощной шатровидной кроной, высотой до 20-30 м. Образует смешанные и дубовые леса, встречается во всех заповедниках европейской части России. На юге поднимается до 1800 м над уровнем моря. Менее требователен к составу и влажности почвы, чем дуб черешчатый.

***Quercus ilex* L. (Дуб каменный).** Вечнозелёное дерево, растёт на высоте до 1000-1200 м над уровнем моря, образуя леса или встречаясь в составе маквиса. На территории России был введён в культуру в 1819 году, после чего распространился по южному побережью. В настоящее время широко распространён в парках Южного берега Крыма, где является одним из наиболее используемых вечнозелёных экзотов, создавших средиземноморский культурный ландшафт.

В пробах из природных условий определялся уровень общей оводнённости и реального водного дефицита в листьях. Параметры водного режима определяли по общепринятым методикам: оводнённость растительных тканей – весовым методом, водоудерживающая способность и стойкость к обезвоживанию, водный дефицит с учетом методических рекомендаций А.И. Лищука (Методические рекомендации..., 1991).

Характеристика погодных условий в периоды исследований приведена согласно данным агрометеостанции «Никитский сад» (табл.1). Для исследования засухоустойчивости видов рода *Quercus* была проведена серия опытов, с использованием климатической камеры MKF («Binder», Германия) по контролируемому увяданию листьев при различных сочетаниях температуры и влажности воздуха: относительно мягкие условия – $t\ 25^{\circ}\text{C}$, Rh 60%; имитация суховея – $t\ 27\text{--}35^{\circ}\text{C}$, Rh 25–30%.

Таблица 1

Метеорологические характеристики летних сезонов 2022-2023 гг.

Table 1

Meteorological characteristics of the summer seasons 2022-2023

Годы/ Years	Месяцы /months	Температура, °C Temperature, °C				Количество осадков, мм. Precipitation, mm	
		t_{mtan}	t_{max}	t_{mtan}	t_{max}	t_{mtan}	t_{max}
2022	Май/May	14,9	25,9	8,4	15,4	24	33,0
	июнь / June	18,69	32,4	14,5	19,9	83,5	42,0
	Июль / July	24,3	32,4	17,5	22,8	22,3	31,0
	Август / August	26,0	33,6	20,3	22,6	20,4	31,0
2023	Май/May	15,67	24,2	6	15,4	92,3	33,0
	июнь / June	20,09	27,9	14,4	19,9	73	42,0
	Июль / July	24,11	33	17,5	22,8	20,06	31,0
	Август / August	27,16	37	21	22,6	4,9	31,0

В эксперименте с контролируемой температурой и влажностью воздуха анализировали водоудерживающую способность и репарационные возможности листового аппарата, а также изменение проницаемости клеточных мембран. Контролем служили листья в состоянии полного насыщения влагой. Продолжительность завядания образцов листопадных видов *Quercus* составляла от 2 до 6 часов. Вечнозеленого *Q. ilex* – до 24 часов.

Проницаемость клеточных мембран определяли по выходу электролитов из высечек листьев в дистиллированную воду с использованием портативного кондуктометра Ohaus Starter 300. Для этого брали навеску высечек листьев растений каждого варианта, тщательно промывали дистиллированной водой для удаления клеточного сока со срезов, обсушивали фильтровальной бумагой, затем делили на несколько частей и заливали дистиллированной водой. После экстракции в течение 6 ч определяли электропроводность раствора. Затем стаканчики с растительным материалом доводили до кипения, остужали до комнатной температуры, после чего доводили объем до исходной величины и определяли полный выход электролитов по электропроводности той же вытяжки после разрушения мембраны кипячением. Результирующий выход электролитов рассчитывали в процентах от полного выхода (Грищенко, Лукаткин, 2005).

Эксперименты проводили в 3-кратной повторности. Для статистической обработки полученных данных использовали программное приложение MS Excel 2007. В таблицах представлены средние значения определений и их стандартные ошибки.

Результаты и их обсуждение

Динамика содержания влаги в листьях и уровня реального водного дефицита в них определялись два года подряд с мая по сентябрь. Погодные условия летних сезонов 2022-2023 г. различались. В отличие от 2023 г., в первой половине лета (май-июнь) 2022 г.

сложились более благоприятные гидротермические условия: в июне-июле волны холода чередовались с волнами тепла, периодически выпадали осадки, количество осадков в июне превысило климатическую норму, а в июле приблизилось к ней (Корсакова, Корсаков, 2023). В 2022 г. относительно высокими показателями оводнённости листьев и минимальным водным дефицитом в них выделялся вид *Q. robur* (табл. 2). Листья *Q. ilex*, отличаясь низким содержанием влаги в тканях, и сравнительно повышенным водным дефицитом (достигающим 18-22%) (рис. 1), обладали наиболее высокими водоудерживающими силами. После 6 часов обезвоживания в условиях, близких к суховейным (t 28-30°C, R_h 25-30%) потеря влаги листьями не превышала 18%, благодаря чему уровень тургесцентности оказывался не ниже 95%. В зависимости от температурных условий, через 6 часов обезвоживания потеря воды листьями *Q. robur* и *Q. petraea* достигали соответственно 24-36% и 27-33%, что негативно отражалось на репарационных возможностях тканей. После регидратации количество площади листовой поверхности, восстановившей нормальный тургор тканей, оказывалось неудовлетворительным (от 10% до 60%).

Таблица 2

Водоудерживающая и репарационная способность листьев видов *Quercus*
(летний сезон 2022 г.)

Table 2

Water retaining ability and reparative capacity of leaves of species *Quercus* (summer season 2022)

Генотип / Genotype	Содержание воды в листьях, % от сырой массы / Water content in leaves, % of wet weight	Полное обводнение, % от сырой массы / Full watering, % of wet weight	Утрачено воды в процессе увядания, % / Lost water in the process of withering, %			Листья, восстан. тургор, % / Leaves that restored turgor, %
			2 часа	4 часа	6 часов	
Май / May (t 25°C / Rh 60%)						
<i>Q. pubescens</i>	61,37±1,8	64,82±1,5	26,02	*	*	10-15
<i>Q. petraea</i>	64,47±2,0	66,59±1,4	16,30	28,24	33,11	65
<i>Q. robur</i>	75,80±1.6	76,03±1,2	13,93	23,98	28,28	70
Июнь (t 25°C / Rh 50%)						
<i>Q. pubescens</i>	52,37±1,3	58,15±1,4	22,42	36,75	*	20-25
<i>Q. ilex</i>	48,17±1,1	54,29±0,9	10,97	19,22	21,94	95
<i>Q. petraea</i>	55,09±1,5	58,14±1,3	19,14	27,30	31,28	60
<i>Q. robur</i>	61,31±1,7	63,94±1,6	11,09	22,10	25,26	75
Июль (t 28°C / Rh 30%)						
<i>Q. pubescens</i>	54,18±1,4	56,78±1,2	15,64	*	*	90
<i>Q. ilex</i>	47,62±1,2	53,26±1,1	5,85	10,98	15,77	95
<i>Q. petraea</i>	54,54±1,6	56,73±1,3	15,67	24,08	*	85
<i>Q. robur</i>	60,92±1,5	62,07±1,4	19,13	25,90	*	98
Август (t 30°C / Rh 25%)						
<i>Q. pubescens</i>	50,87±1,3	56,77±1,5	15,75	*	*	100
<i>Q. ilex</i>	44,17±1,0	53,76 ±1,2	10,60	14,18	17,61	95
<i>Q. petraea</i>	51,66±1,7	57,36±1,3	16,40	28,31	33,33	10
<i>Q. robur</i>	58,08±1,4	61,73±1,8	22,37	33,48	36,26	50

* - измерения не проводились

Листья *Q. pubescens* в первой половине лета в мягком режиме завядания проявляли очень слабые водоудерживающие силы: в течение первых 2 часов отмечалась стремительная потеря влаги (22-26%), что приводило к неизбежной гибели тканей.

В условиях засухи способность удерживать воду существенно возрастала, однако граница допустимой её потери для достаточного уровня репарации (не ниже 90%) составляла не более 15%.

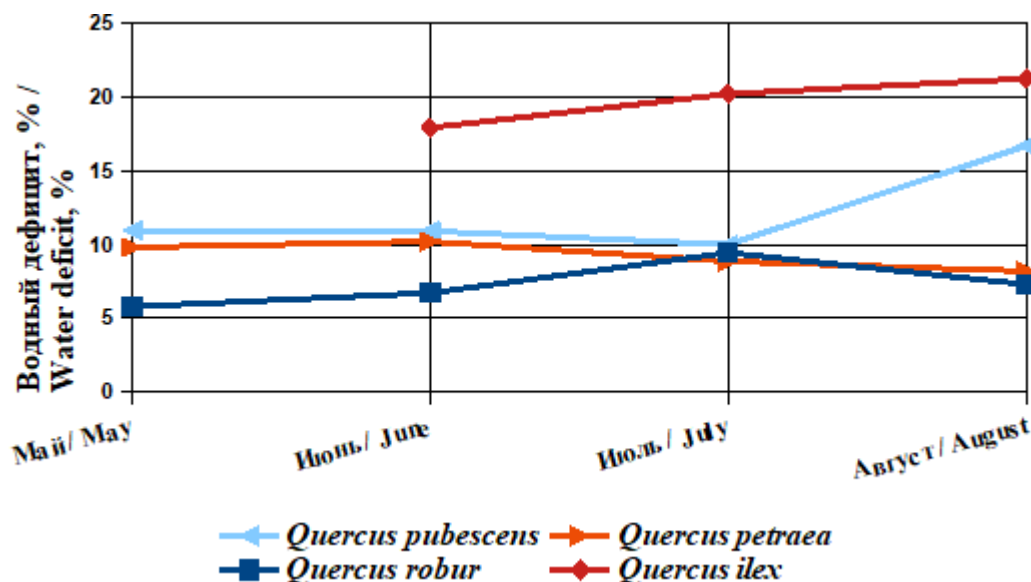


Рис. 1. Динамика водного дефицита в листьях видов *Quercus* (летний сезон 2022 г.)

Fig. 1. Dynamics of water deficiency in leaves of *Quercus* species (summer season 2022)

Первая половина лета 2023 г. характеризовалась умеренно-тёплой, влажной и дождливой погодой, что является большой редкостью для этого периода. Затем наступила длительная (включая сентябрь-октябрь) экстремальная атмосферно-почвенная засуха, с аномально высокими температурами воздуха. В течение летнего сезона 2023 г., как и в прошлом году, сравнительно повышенными показателями оводнённости отличались листья *Q. robur* (табл. 3), у *Q. ilex* высокое содержание воды в тканях отмечалось только в мае.

К окончанию августа содержание влаги в листьях *Q. ilex* снизилось на 22-25% независимо от высоты произрастания. У остальных видов картина была иной: в листьях деревьев, растущих выше, количество влаги было меньшим. У *Q. pubescens* оводнённость уменьшилась на 13-14%, у *Q. petraea* на 10-11%; *Q. robur* на 9%. Дефицит влаги в тканях листьев к окончанию летнего сезона возрос на 5,5-11,5%. Минимальными его значениями выделялся вид *Q. robur* в мае-июне (2-3,5%). В связи с погодными условиями, самых высоких показателей реальный водный дефицит достиг в листьях *Q. pubescens* (28,5%) и *Q. ilex* (26%) в июле (рис. 2).

Листья *Q. pubescens* обладали самыми слабыми водоудерживающими силами: независимо от температурного режима завядания отмечалась быстрая потеря влаги, достигающая 22% в первые 2 часа завядания, после чего уровень восстановления тургора был удовлетворительными и составлял от 75% до 85% площади листовой поверхности.

В листьях *Q. petraea* при завядании как в относительно мягких условиях, так и в режиме засухи через 6 часов отмечалась потеря наибольшего количества влаги (27-30%), и практически полная гибель тканей. Меньше воды отдавали листья *Q. robur* (22-

25%); уровень репарации после относительно мягкого режима завядания был значительно выше, чем у *Q. petraea*, а после суховейного – таким же неудовлетворительным, как и *Q. petraea*.

Таблица 3

Водоудерживающая и репарационная способность листьев видов *Quercus*
(летний сезон 2023 г.)

Table 3

Water retaining ability and reparative capacity of leaves of species *Quercus* (summer season 2023)

Генотип / Genotype	Содержание воды в листьях, % от сырой массы / Water content in leaves, % of wet weight	Полное обводнение, % от сырой массы / Full watering, % of wet weight	Утрачено воды в процессе увядания, % / Lost water in the process of withering, %			Листья, восстан. тургор, % / Leaves that restored turgor, %
			1 час	2 часа	6 часов	
Июнь /June (t 25°C / Rh 50%)						
<i>Q. pubescens</i>	55,41±1,6	58,85±1,5	21,03	*	*	80-85
<i>Q. ilex</i>	56,58±1,2	62,18±1,3	7,75	12,54	13,80	95
<i>Q. petraea</i>	55,28±1,7	58,54±1,4	14,31	25,33	28,45	70
<i>Q. robur</i>	63,86±1,9	68,40±1,6	10,60	19,76	22,51	100
Июль/ July (t 27°C / Rh 40%)						
<i>Q. pubescens</i>	55,77±1,3	63,89±1,7	13,34	20,62	*	75-80
<i>Q. ilex</i>	46,56±1,1	53,32±1,2	8,16	*	12,02	100
<i>Q. petraea</i>	54,33±1,5	59,32±1,6	18,25	25,16	29,84	20
<i>Q. robur</i>	59,30±1,7	61,10±1,5	14,07	20,82	24,17	60-65
Август /August (t 35°C / Rh 25%)						
<i>Q. pubescens</i>	50,55±1,4	54,95±1,9	20,64	*	*	75-80
<i>Q. ilex</i>	47,45±1,2	53, 28±1,1	8,84	*	10,81	100
<i>Q. petraea</i>	52,65±1,6	56,01±1,4	17,00	23,54	27,08	25-30
<i>Q. robur</i>	59,81±1,8	63,48±1,5	15,41	22,37	25,19	30-35

* – измерения не проводились

Листья *Q. ilex*, характеризующиеся в продолжение летнего сезона сравнительно повышенным дефицитом влаги, обладали самыми высокими водоудерживающими силами. В условиях имитации суховея (август, t 35°C / Rh 25%) листья *Q. ilex* потеря влаги листьями через 6 часов не превысила 11%, а спустя 24 часа ткани утратили 30% воды, после чего полностью восстановили тургор.

Поскольку как при сильном и быстро нарастающем действии стрессора, так и длительном повреждающем воздействии в клетках растений происходит ряд неспецифических реакций, одна из которых - изменение проницаемости мембран клетки и, как следствие, трансформация ионных потоков между средой и клеткой (Нао, Maxfield, 2000).

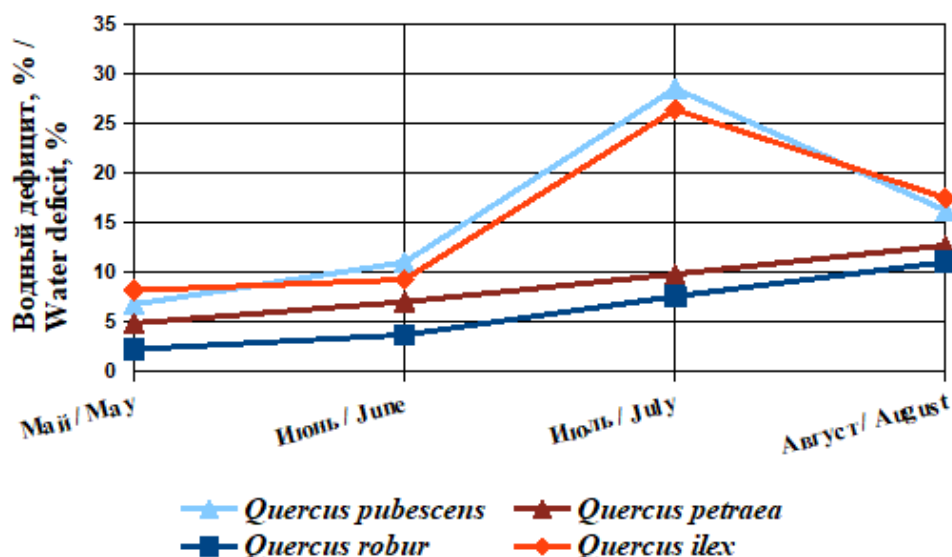


Рис. 2. Динамика водного дефицита в листьях видов *Quercus* (летний сезон 2023 г.)
 Fig. 2. Dynamics of water deficiency in leaves of *Quercus* species (summer season 2023)

В связи с этим, с целью выявления влияния гидротермических стрессоров различной интенсивности на состояние мембран ассимиляционных тканей видов *Quercus*, в условиях контролируемого изменения температуры и влажности воздуха был проведен ряд экспериментов. Так как, в периоды исследований средняя температура воздуха в июне составляла 20,09°C, а максимальная достигала 27°C при влажности воздуха 56% было выбрано следующее соотношение - (t 25°C, R_h 50%). Установлено, что в данных условиях выход электролитов в листьях *Q. petraea* и *Q. ilex* увеличивался на 21% и 30%, а при восстановлении тургора снижался до контрольных значений (табл. 4). Сопоставление полученных данных, с уровнем водоудерживающих сил, позволило сделать вывод о том, что снижение текучести клеточных мембран у *Q. ilex* и *Q. petraea*, после восстановления водообеспеченности, обусловлено развитием низкого уровня водного дефицита у *Q. ilex* и высокой границы сублетального - у *Q. petraea* (Плугатарь, Палий, Губанова, 2024). В листьях *Q. pubescens* и *Q. robur* экзосмос увеличивался на 66% и 68%, при этом после окончания действия стресса оставался на том же высоком уровне, что свидетельствует о сохранении стрессового состояния у этих видов. В августе, с учетом климатических характеристик и высокой вероятности наступления засухи, для проведения опытов были выбраны сочетания более высокой температуры воздуха и низкой относительной влажности.

При ужесточении условий эксперимента (t 27°C, R_h 40%) выход электролитов значительно возрастал (в 1,5-2,0 раза) у всех исследуемых видов *Quercus* и продолжал расти по окончании действия стресса, за исключением листьев *Q. ilex*, при близких значениях утраты влаги. Необходимо отметить, что время достижения дефицита влаги 20–25% у листопадных видов рода *Quercus*, в данных условиях, сократилось в 3 раза, что связано со снижением водоудерживающих сил. Столь быстрое обезвоживание стало причиной значительного нарушения проницаемости клеточных мембран у этих видов, вероятно, связанное со структурными изменениями гидрофильных компонентов, в частности, аквапоринов (Cuza, Dascalu, 2015; Bhat, Panstruga, 2005). При имитации засухи (t 35°C, R_h 25%) у листопадных видов рода *Quercus*, экзосмос увеличивался в 1,7-3 раза и продолжал расти после восстановления водообеспеченности, особенно ярко выражено у *Q. robur*.

Таблица 4

Выход электролитов у представителей рода *Quercus* в условиях контролируемого увядания

Table 4

Electrolyte yield in representatives of the genus *Quercus* under controlled wilting conditions

Месяц/ Month	Вариант опыта	<i>Q. pubescens</i>	<i>Q. petraea</i>	<i>Q. robur</i>	<i>Q. ilex</i>
Июнь /June	Контроль/ Control	7,48±0,22	18,72±0,56	7,85±0,24	12,87±0,39
	t 25°C, Rh 50%	21,74±0,65	23,70±0,71	24,21±0,73	32,61 ±0,98
	Восстановление / Restoration of turgidity	12,22±0,37	10,04±0,30	16,75±0,51	13,93 ±0,42
	утрачено воды в процессе увядания, % / Lost water in the process of withering, %	21,03	28,45	26,93	15,63
Август/ August	Контроль/ Control	18,50±0,56	24,46±0,73	17,65±0,53	19,70±0,59
	t 27°C, Rh 40%	29,08±0,87	35,48±1,06	37,38±1,12	44,33 ±1,32
	Восстановление/ Restoration of turgidity	31,56±0,80	46,47±1,39	42,32±1,27	26,10±0,78
	утрачено воды в процессе увядания, % / Lost water in the process of withering, %	20,64	28,45	22,51	28,88
	Контроль/ Control	20,25±0,79	16,70±0,50	11,97±0,36	19,19±0,57
	t 35°C, Rh 25%	34,80±1,04	36,72±1,10	35,22±1,06	21,28±0,64
	Восстановление / Restoration of turgidity	30,80±0,92	46,24±1,90	51,22±1,54	20,33±0,61
	утрачено воды в процессе увядания, % / Lost water in the process of withering, %	20,64	27,08	25,19	28,88

Полученные данные позволили сделать вывод о том, что при снижении водоудерживающих сил и увеличении скорости обезвоживания у листопадных дубов, развитие водного дефицита 20-25% приводит к необратимым нарушениям в клеточных мембранах. Изменение интенсивности экзосмоса у *Q. ilex*, в таких условиях, было выражено слабо, что характеризует его высокую засухоустойчивость. Полученный результат, вероятно, связан более высокой скоростью развития водного дефицита у листопадных видов *Quercus*. В целом, чувствительность клеточных мембран увеличивалась в ряду *Q. ilex*, *Q. petraea*, *Q. robur*, *Q. pubescens*.

Заключение

Результаты двухлетних исследований показали, что листьям *Q. pubescens* присущи слабые водоудерживающие силы: в первые 1-2 часа завядания потеря влаги, независимо от температурного режима, достигает 21-26%. После обезвоживания в условиях суховея тургесцентность, как правило, оказывается неудовлетворительной, а после относительно мягкого режима может восстановиться 75-85% (в отдельных случаях до 90% площади листовой поверхности). К завершению летнего сезона водоудерживающая способность листьев возрастает, однако после потери свыше 25% воды уровень репарации тканей является неудовлетворительным. Для полноценного восстановления тургора количество отданной влаги (в зависимости от степени засухи) не должно превышать 10-16% от сырой массы листа.

Выявлено, что листья *Q. robur* поддерживают низкий уровень водного дефицита в тканях (4-10%) благодаря стабильно повышенной оводнённости в течение всего летнего сезона. При этом способность восстанавливать тургор носит нестабильный характер. После потери одинакового количества влаги (25%) репарационные процессы в листьях, независимо от режима завядания, осуществляются на различном уровне: 30-

35%, 60-75%, иногда до 98%. В связи с этим, граница сублетального водного дефицита для этого вида колеблется в пределах от 15 до 25% утраченной влаги.

Водоудерживающие силы листьев *Q. petraea* слабее, чем у *Q. robur*, и существенно ниже тургесцентность. Допустимой утратой влаги, после которой количество восстановившейся площади листовой поверхности остаётся удовлетворительным – не более 16-18%. В мягких условиях завядания водоотдача быстрее происходила у *Q. petraea*, в жёстких – у *Q. robur*. При этом степень восстановления тургора в обоих случаях всегда была выше у листьев *Q. robur*.

В результате анализа изменения проницаемости клеточных мембран при развитии водного дефицита в условиях различного сочетания температуры и влажности воздуха, у изучаемых видов рода *Quercus* установлено, что текучесть мембран связана с уровнем водоудерживающих сил. В частности, у *Q. petraea*, *Q. robur* и *Q. pubescens*, особенно в условиях имитирующих суховеи, значительно возрастает скорость обезвоживания и, как следствие, усиливается выход электролитов. Параметры водного режима у *Q. ilex* характеризовались высокой стабильностью. У этого вида проницаемость клеточных мембран менялась слабо, во всех вариантах опыта, а после восстановления водообеспеченности была близка к контрольным значениям.

Литература / References

Абильфазова Ю.С. Изменения физиологического состояния растений персика под влиянием засухи. Новые технологии / New technologies. 2021. Вып. 17. № 5. С. 99-105.

[Abilfazova Yu.S. Changes in the physiological state of peach plants influenced by drought. *New Technologies*. 2021. 17 (5):99–105.]

Бондаренко Л.В., Маслова О.В., Белкина А.В., Сухарева К.В. Глобальное изменение климата и его последствия // Вестник РЭА им. Г.В. Плеханова. 2018. №2 (98).

[Bondarenko L.V., Maslova O.V., Belkina A.V., Sukhareva K.V. Global climate change and its consequences // *Bulletin of REA im. G.V. Plekhanov*. 2018. 2 (98).

Ефимов В.В., Володин Е.М., Анисимов А.Е. Моделирование изменений климата в Черноморском регионе в XXI столетии // Морской гидрофизический журнал. 2015. № 2 (182). С. 3-14.

[Efimov V.V., Volodin E.M., Anisimov A.E. Modeling of climate change in the Black Sea region in the 21st century // *Marine Hydrophysical Journal*. 2015. 2(182):3-14.]

Гришеникова Н.Н., Лукаткин А.С. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода // Поволжский экологический журнал. 2005. № 3. С. 3–11.

[Grishenkova N.N., Lukatkin A.S. Determination of the resistance of plant tissues to abiotic stress using the conductometric method // *Volga Ecological Journal*. 2005. 3:3–11.]

Корсакова С.П., Корсаков П.Б. Изменение климатических норм на Южном берегу Крыма за последние 90 лет // Биология растений и садоводство: теория, инновации. 2023. № 2 (167). С.84-95.

[Korsakova S.P., Korsakov P.B. Changes in climate norms on the southern coast of Crimea over the past 90 years. // *Plant biology and horticulture: theory, innovations*. 2023. 2(167):84-95.]

Корсакова С.П., Корсаков П.Б. Современные тенденции изменения термического режима на Южном Берегу Крыма // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартъян». 2023а. №4. С.41–46.

[Korsakova S.P., Korsakov P.B. Current trends in changes in the thermal regime on the Southern Coast of Crimea // *Scientific notes of the natural reserve "Cape Martyan"*. 2023. 4:41–46.]

Медведев С.С. Кальциевая сигнальная система растений // Физиология растений. 2005. Вып. 52(2) С. 282–305.

[Medvedev S.S. Calcium signaling system in plants. // *Plant Physiology*. 2005. Vol. 52(2): P. 282–305.]

Михеева М.А., Федорова А.И. Влияние высоких температур на устойчивость древесных растений в городской среде. // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: География. Геоэкология. 2011. №. 2. С. 166–175.

[Mikheeva M.A., Fedorova A.I., The influence of high temperatures on the stability of woody plants in an urban environment // *Bulletin of Voronezh State University*. Series: Geography. Geoecology. 2011. №. 2. Pp. 166–175.]

Плугатарь Ю.В., Палий И.Н., Губанова Т.Б. К вопросу о засухоустойчивости видов рода *Quercus* L. в условиях Южного берега Крыма // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2024. № 151. С. 86–92.

[Plugatar Yu.V., Paliy I.N., Gubanova T.B. To the issue of drought resistance in some *Quercus* L. species under the conditions of the Southern Coast of the Crimea // *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens*. 2024. №151. P. 86–92.]

Рахманкулова З.Ф. Взаимосвязь фотосинтеза и дыхания целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях // Журн. общей биологии. 2002. Т. 63. № 3. С. 44–49 [Rakhmankulova Z.F. The relationship between photosynthesis and respiration of the whole plant under normal conditions and under unfavorable external conditions // *Journal. general biology*. 2002. 63(3):44–49]

Физиологические и биофизические методы в селекции плодовых культур. Методические рекомендации / под ред. А.И. Лищука. М., 1991. 67 с.

[Physiological and biophysical methods in the selection of fruit crops. Methodical recommendations / ed. A.I. Lishchuk. M., 1991. 67 p.]

Bhat R.A., Panstruga R. Lipid rafts in plants. *Planta*. 2005. 223. 5-19.

Gordon-Kamml W.J., Steponkus P.L. The influence of cold acclimation on the behavior of the plasma membrane following osmotic contraction of isolated protoplasts. *Protoplasma*. 1984. 123. 161-173.

Cuza P., Dascalu Al. Aproximația sistemică în utilizarea rațională a speciilor și genotipurilor de stejar la împădurirea și gospodărirea durabilă a pădurilor din Republica Moldova, Mediul Ambiant. 2015. No. 3 (81). pp. 7–15.

Hao M., Maxfield F.R. Characterization of rapid membrane internalization and recycling // *J.Biol. Chem*. 2000. 275. 15279-15286.

Статья поступила в редакцию 14.09.2024 г.

Plugatar Yu.V., Pilkevich R.A., Paliy A.E. Features of the water regime and membrane permeability in species of the genus *Quercus* L. under conditions of hydrothermal stress // *Plant Biology and Horticulture: theory, innovation*. 2024. №. 4 (173) P.7-16

The analysis of the dynamics of the parameters of the water regime (water content and real water deficit) in the leaves of four species of the genus *Quercus* L. during the summer seasons of 2022 and 2023 was carried out. It was revealed that the leaves of *Quercus ilex* were characterized by the lowest water content. This species, regardless of weather conditions, has a consistently low level of real water scarcity. Under controlled conditions, with various combinations of temperature and humidity, it was found that the leaves of *Quercus pubescens* have the lowest water retention forces, and their maximum level was detected in *Quercus ilex*. The boundaries of sublethal water deficiency in the studied species of the genus *Quercus* were determined: *Quercus pubescens* - 15-16%, *Quercus robur* and *Quercus petraea* – 20-22%, and *Quercus ilex* – 30%. Data on changes in the permeability of cell membranes under the influence of various combinations of temperature and humidity have been obtained. It has been shown that in conditions close to dry, irreversible cell membrane disorders occur in deciduous species of the genus *Quercus* against the background of an increase in the rate of dehydration. The change in the intensity of exosmosis in *Q. ilex*, under such conditions, was poorly expressed, which characterizes its high drought resistance.

Key words: *Quercus* L. species; drought tolerance; water deficiency; cell membranes