

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.132.1:631.671.3:674.031.632.264

**ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ ХЛОРОФИЛЛА И
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ У ВИДОВ *QUERCUS* L. В
УСЛОВИЯХ В СВЯЗИ С ЖАРО- И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬЮ****Юрий Владимирович Плугатарь, Иван Николаевич Палий,
Валерий Владиславович Титов, Татьяна Борисовна Губанова**

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр,
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита, спуск Никитский, 52
E-mail: m0992497215@yandex.ru

Представлены результаты исследований динамики накопления хлорофиллов а и b в течение 3 вегетационных сезонов, с различными погодными условиями на Южном берегу Крыма в листьях трёх аборигенных листопадных видов и одного интродуцированного вечнозелёного вида рода *Quercus* L. Установлено, что концентрация хлорофиллов в тканях листьев зависит от гидротермических условий года. В периоды наступления жаркой и засушливой погоды их содержание снижается. Самая высокая концентрация пигментов характерна для *Quercus robur*, а минимальная – для *Quercus ilex*.

Дана характеристика состояния фотосинтетического аппарата изучаемых видов в условиях контролируемого увядания при различных сочетаниях температуры и влажности воздуха. Установлено, что при достижении уровня водного дефицита в тканях у листопадных видов рода *Quercus* в пределах 20-28% под влиянием высокой температуры и низкой влажности воздуха происходят более значимые изменения в течении фотосинтетических процессов, чем при действии более низкой температуры и высокой влажности воздуха. Существенно возрастает уровень тепловой диссипации энергии возбуждения, снижается количество молекул хлорофилла, ассоциированных с реакционными центрами ФСII, нарушаются процессы реокисления первичных акцепторов электронов. Выявлены наиболее информативные параметры фотоиндукционной кривой для диагностики жаростойкости и засухоустойчивости видов рода *Quercus*.

Ключевые слова: виды *Quercus* L.; фотосинтез; хлорофилл; засухоустойчивость; жаростойкость

Введение

Засуха относится к одним из основных стрессовых факторов, оказывающих негативное влияние на рост и развитие растений, особенно в современном мире в связи с аридизацией климата (Груза, 2012; Доклад о климатических рисках..., 2017). Недостаток воды в весенне-летний период часто усугубляется действием высоких температур, поскольку повышение температуры окружающей среды увеличивает транспирационные расходы эндогенной влаги. Как следствие, нарушается функционирование ключевого звена энергетического обмена растений – фотосинтеза (Рахманкулова, 2002; Рахманкулова, 2009). В связи с тем, что фотосинтетические пигменты образуют комплексы с белками, которые встроены в мембраны хлоропластов, их количественное содержание в тканях листа изменяется при действии различных факторов внешней среды и может служить характеристикой адаптационного потенциала фотосинтетического аппарата растения (Esteban, Barrutia et. al., 2015). Условия окружающей среды более всего влияют на количественные характеристики пигментов, чем на их качественный состав (Zunzunegui, Diaz-Barradas et. al., 2016). Ранее было показано, что содержание хлорофиллов в единице площади листа характеризует адаптацию растений к климатическим условиям района произрастания, а содержание и соотношение пигментов в единице массы листа – приспособление к

меняющимся условиям конкретного вегетационного периода (Garcia-Plazaola, Becerril, 2001; Иванов, Ронжина, 2020).

При развитии гидротермического стресса увеличивается проницаемость мембран, активируются процессы их перекисного окисления, что влечёт за собой конформационные изменения мембранных белков, нарушения в работе ионных каналов и кислород-выделяющего комплекса в ФС II, и затем – к ограничению транспорта электронов на донорной стороне фотосистемы (Лысенко, Сойер и др., 2010; Матишов, Лысенко и др., 2010; Гольцев и др., 2014). Одним из механизмов, препятствующих развитию водного стресса у растений и способствующих экономному расходу воды, является устьичная регуляция, а именно – закрытие устьиц при нарушении водоснабжения. Однако, при этом нарушается газообмен, снижается эффективность фиксации диоксида углерода, в том числе, и в связи с нарушением синтеза одного из ключевых ферментов – рубиско (Yin, 2006). Ингибирование процессов карбоксилирования сопровождается снижением потребности клетки в NADP и NADPH, что способствует интенсификации образования активных форм кислорода и увеличивает чувствительность к фотодеструкции (Ohashi et al., 2006). Таким образом, в научной литературе накоплен обширный материал об изменениях отдельных звеньев фотосинтетических процессов при развитии гидротермического стресса. Одним из современных и объективных методов оценки функционального состояния фотосинтетического аппарата растений является индуцированная флуоресценция хлорофилла. В частности, известно, что у многих видов растений под влиянием засухи происходит снижение соотношения варибельной и фоновой флуоресценции, которое связано с формированием состояний пигмента $P\ 680^+$, гасящих флуоресценцию и эффективностью фотоокисления воды. Снижение F_v/F_m характеризует нарушения в прохождении световой фазы фотосинтеза, возрастание уровня фоновой флуоресценции – тепловую диссипацию энергии возбужденных электронов при миграции от светособирающих комплексов к реакционным центрам ФС II (Лысенко и др., 2013). Высокой информативностью при оценке глубины стрессового состояния растений обладает коэффициент спада флуоресценции (индекс витальности) – Rfd , т.к. он показывает взаимодействие между световой фазой фотосинтеза и свето независимыми реакциями. Значение индекса витальности снижается при возникновении дисбаланса между фотохимическими реакциями, протекающими в тилакоидах, и скоростью ферментативных в строме хлоропластов (Lichtenthaler Babani, 2004; Lichtenthaler, Buschmann, 2005). Использование метода индуцированной флуоресценции хлорофилла в сочетании с классическими биохимическими анализами пигментного комплекса, как в течение вегетационных периодов, так и в условиях контролируемого нарастания стрессового воздействия, позволит получить объективные данные об изменениях в функционировании фотосинтетического аппарата и реализации защитных механизмов в ответ на негативное воздействие.

Поэтому цель наших исследований заключалась в выявлении особенностей накопления хлорофиллов у видов рода *Quercus* в связи с погодными условиями вегетационных периодов 2022-2024 гг., и функционирования фотосинтетического аппарата при нарастающем гидротермическом стрессе для диагностики их жаро- и засухоустойчивости.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследований были выбраны 4 вида рода *Quercus* L.: аборигенные листопадные – *Q. robur* L., *Q. pubescens* Willd., *Q. petraea* (Matt.) Liebl. и интродуцированный вечнозелёный *Q. ilex* L. Для исследования динамики накопления хлорофиллов растительные образцы отбирали ежемесячно с мая по сентябрь 2022-

2023 гг. Содержание хлорофиллов а и b определяли на спектрофотометре КФК 3 КМ по методике В.Ф. Гавриленко с соавт (Гавриленко, Ладыгина, 1975).

С целью определения степени влияния различных гидротермических режимов на функционирование фотосинтетического аппарата были проведены эксперименты по контролируемому увяданию: вариант 1 – температура воздуха 25 °С, влажность 50 %; вариант 2 – температура воздуха 40 °С, влажность 25 %. Листья доводили до уровня водного дефицита 22-25 %. Контролем служили листья в состоянии полного насыщения. Для создания различных сочетаний температуры и влажности воздуха использовали климатическую камеру MKF-115 «Binder». Оценку состояния фотосинтетического аппарата осуществляли по изменению параметров фотоиндукционной кривой (кривая Каутского), полученной с помощью хронофлуориметра «Floratest». Измерения проводили у листьев в состоянии полного оводнения, сразу после достижения определенного уровня водного дефицита и спустя 24 часа после регидратации тканей. Рассчитывали следующие параметры индуцированной флуоресценции хлорофилла (ИФХ): F_0 – фоновый уровень флуоресценции, усл. ед.; F_m – максимальная флуоресценция, усл. ед.; $F_v = F_m - F_0$ – варибельная флуоресценция; $Rfd = (F_m - F_{st}) / F_{st}$ – индекс витальности, характеристика тепловой диссипации энергии возбужденных молекул хлорофилла (коэффициент спада флуоресценции); $(F_{pl} - F_0) / F_v$ – количество невосстановленных Q_a в реакционных центрах ФСII; F_v / F_m – эффективность световой фазы фотосинтеза; F_v / F_0 – соотношение констант скоростей первичной фотохимической реакции и общей скорости нефотохимических потерь энергии возбуждения в ФСII. (Romanov, Galelyuka et al., 2010; Гольцев, 2016). Измерения проведены в трёхкратной повторности. Статистическая обработка осуществлялась с помощью программы MS Excel 2010. Достоверность различий между вариантами рассчитывали по t-критерию Стьюдента при 5 % уровне значимости.

Результаты и их обсуждение

Изучена динамика накопления фотосинтетических пигментов в листьях 4 видов рода *Quercus* в тёплые периоды 2022-2024 гг. Установлено, что суммарное содержание хлорофиллов а и b в листьях *Quercus* зависело от видовой принадлежности и находилось в пределах от 0,62 до 4,77 мг/г в пересчёте на абсолютно сухой вес (рис. 1-3). Максимальные концентрации пигментов выявлены для *Q. robur*, минимальные – для *Q. ilex*.

По данным агрометеостанции «Никитский сад», тёплый период 2022 г. характеризовался засушливой погодой с чередованием волн холода и тепла, отличался пониженным температурным режимом в мае, прохладной дождливой погодой в третьей декаде июня и тёплой, продолжительной и засушливой осенью. В листьях *Q. pubescens* и *Q. robur* максимальное накопление хлорофиллов а и b наблюдалось в июле (2,9 мг/г и 3,2 мг/г, соответственно) (рис. 1) и вероятно, связано с благоприятными для вегетации погодными условиями. Существенное увеличение температур воздуха и отсутствие достаточного увлажнения в августе-сентябре приводило к снижению концентраций фотосинтетических пигментов у этих видов, также, как и у *Q. petraea*, для которого самое максимальное содержание хлорофиллов отмечено в начале вегетации (май). В связи с поздним началом вегетационного сезона 2022 г. молодые листья вечнозеленого *Q. ilex* появились только в июне, далее в течение летних месяцев (июнь-август) содержание фотосинтетических пигментов изменялось незначительно, а в конце тёплого периода (сентябрь) были зафиксированы самые высокие концентрации хлорофиллов. Таким образом в период наступления атмосферной засухи и высоких температур воздуха (август-сентябрь) у листопадных видов суммарное содержание фотосинтетических пигментов находится на минимальном уровне, в то время как у вечнозелёного *Q. ilex* оно достигает максимальных значений.

Погодные условия в апреле-июне 2023 г. были дождливыми, умеренно-тёплыми, что малохарактерно для этого времени года на ЮБК. Вторая половина летнего сезона сопровождалась продолжительной экстремальной воздушно-почвенной засухой на фоне аномально высоких температур, длившейся до конца октября. У листопадных видов рода *Quercus* содержание хлорофиллов а и b возрастало вплоть до июля (до 3,36 мг/г), а затем на фоне действия высоких температур и низкой влажности воздуха снижалось более чем в 2 раза (рис. 2). В листьях вечнозелёного вида *Q. ilex* при изучении накопления хлорофиллов а и b выявлено два минимума – в мае и июле (0,63 и 1,1 мг/г соответственно). В июне, августе и сентябре содержание пигментов колебалось в пределах 1,5-1,7 мг/г.

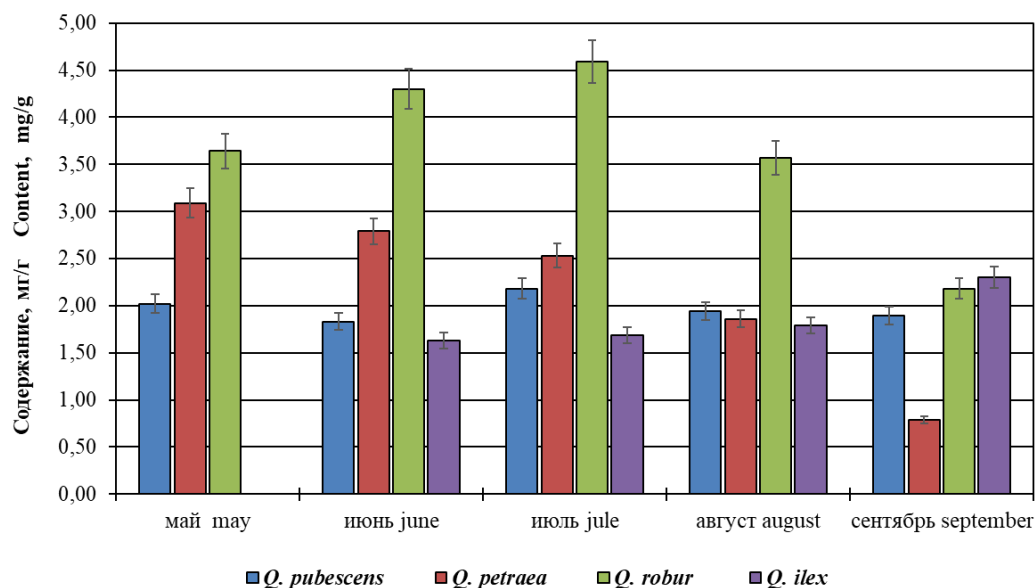


Рис. 1. Динамика суммарного содержания фотосинтетических пигментов в листьях видов рода *Quercus* L. в течение летнего сезона 2022 г.

Fig. 1. Dynamics of the total content of photosynthetic pigments in the leaves of species of the genus *Quercus* L. during the summer season of 2022

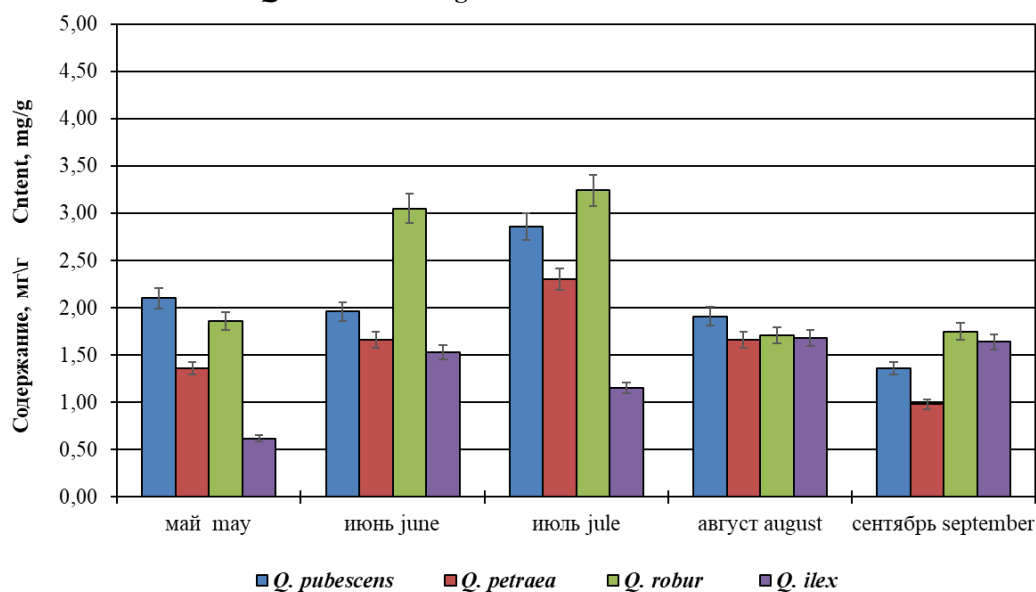


Рис. 2. Динамика суммарного содержания фотосинтетических пигментов в листьях видов рода *Quercus* L. в течение летнего сезона 2023 г.

Fig. 2. Dynamics of the total content of photosynthetic pigments in the leaves of species of the genus *Quercus* L. during the summer season of 2022

Вегетационный период 2024 г. был рекордно тёплым (средняя температура воздуха превысила климатическую норму на 2,7 °C), он отличался засушливыми весенними месяцами (особенно аномально жарким апрелем), а также экстремально жарким июлем. Тем не менее, количество выпавших осадков в течение всего периода находилось в пределах нормы. Динамика содержания хлорофиллов а и b у видов *Q. ilex*, *Q. pubescens* и *Q. robur* в течение тёплого периода 2024 г. изменялась волнообразно (рис. 3). В листьях *Q. robur* наибольшее количество пигментов установлено в мае, *Q. petraea* и *Q. ilex* – в июне, а в листьях *Q. pubescens* – в июле. Самые низкие значения концентраций хлорофиллов а и b для видов *Q. pubescens* и *Q. robur* были зафиксированы в сентябре, для *Q. ilex* и *Q. petraea* – в июле и августе, соответственно. В целом, уровень хлорофиллов у листопадных видов дуба в конце вегетационного сезона был значительно ниже, чем в его начале. Обнаруженные изменения в накоплении фотосинтетических пигментов связаны с пролонгированным действием засушливых погодных условий лета 2024 г.

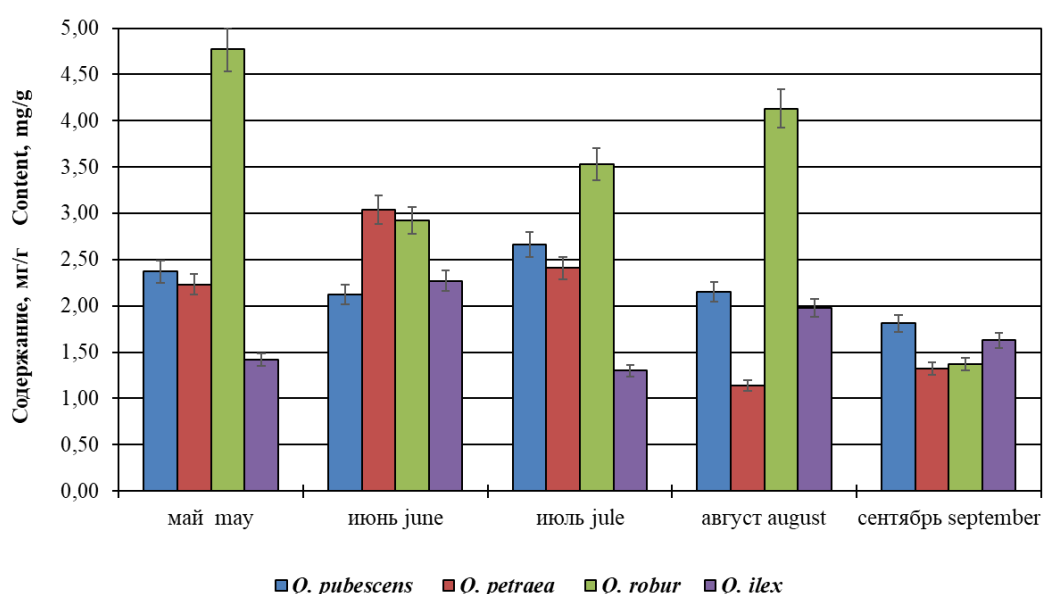


Рис. 3. Динамика суммарного содержания фотосинтетических пигментов в листьях видов рода *Quercus* L. в течение летнего сезона 2024 г.

Fig. 3. Dynamics of the total content of photosynthetic pigments in the leaves of species of the genus *Quercus* L. during the summer season of 2022

Установлено, что при увядании в относительно мягком гидротермическом режиме (вариант 1) интенсивность повреждений в ФС II зависит как от видовой принадлежности, так и от уровня водного дефицита. Развитие водного стресса сопровождалось снижением вариательной, максимальной флуоресценции и увеличением не фотохимических трат энергии возбуждения. Снижение вариательной флуоресценции у *Q. robur* было связано с уменьшением величины максимальной, в то время как у *Q. pubescens* и *Q. ilex* (водный дефицит 16%) как минимальной, так и фоновой. Такая картина может быть обусловлена снижением количества молекул хлорофилла, входящих в реакционные центры ФС II. Исключение составил вид *Q. petraea*, у которого не выявлено достоверных различий между контрольным и опытным вариантами, несмотря на то что уровень водного дефицита в тканях листьев у этого вида практически не отличался от такового у других листопадных видов рода *Quercus* и находился в пределах 22-25%. Полученные данные, вероятно, в большей степени связаны с видовыми особенностями, чем с засухоустойчивостью, поскольку

после регидратации у этого вида наблюдалось значительное снижение данных показателей, что является характеристикой развития стрессового состояния. Выявленные изменения не были критическими, поскольку эффективность световой фазы фотосинтеза снизилась лишь на 11%, а значения индекса витальности остались в пределах нормы. У *Q. pubescens* с относительно низкой засухоустойчивостью листа в данных условиях при потере 21% воды наблюдалось снижение максимальной и базовой флуоресценции на 38% и 44% соответственно, а уровень тепловой диссипации энергии (F_v/F_o) возрос на 55%.

Изменение соотношения варибельной и базовой флуоресценции под воздействием стрессора может быть обусловлено нарушениям в функционировании кислород-выделяющего комплекса, который, согласно литературным источникам, является чувствительным элементом фотосинтетического аппарата (Ashraf, 2013). Кроме того, у этого вида существенно увеличилось количество невосстановленных первичных акцепторов электронов в ФС II. После восстановления тургесценции в листьях *Q. pubescens* отмечалось уменьшение различий в значениях параметров фотоиндукционной кривой, однако к уровню контрольных значений вернулись лишь два из них, а именно количество невосстановленных Q_a и соотношение варибельной и максимальной флуоресценции, характеризующее эффективность световой фазы фотосинтеза. Полученные данные позволяют сделать вывод о сохранении глубокого стрессового состояния у *Q. pubescens* даже после восстановления водообеспеченности тканей листа. Изменения в течении фотосинтетических процессов у *Q. robur* в данных условиях были минимальными, несмотря на достаточно высокий уровень водного дефицита – 28 %. Также, как и у других изучаемых видов рода *Quercus*, параметрами ИФХ, наиболее чувствительными водному стрессу у *Q. robur*, были максимальная, варибельная флуоресценция, соотношение F_v/F_o , а также процессы реокисления Q_a от Q_v . После восстановления тургесцентности большая часть параметров фотоиндукционной кривой у этого вида не отличалась от контрольных значений, за исключением соотношения констант скоростей первичной фотохимической реакции и общей скорости нефотохимических потерь энергии возбуждения в ФСII.

Особый интерес представляет анализ реакции фотосинтетического аппарата на водный стресс у *Q. ilex*, поскольку для него характерен высокий уровень водоудерживающих сил. В наших экспериментах, в варианте 1 потеря воды за 7 часов завядания – всего 16%, а за 16 часов – 30%. Этот вид достаточно широко распространён в парках и рекреационных зонах Южного берега Крыма (ЮБК). Из литературных источников известно, что в настоящее время *Q. ilex* часто встречается в естественных фитоценозах, численность его возрастает, в связи с чем он внесён в чёрный список растений Крымского полуострова (Bagrikova, Skurlatova, 2021; Резников, Багрикова, 2024).

Установлено, что при относительно низком водном дефиците эффективность световой фазы фотосинтеза остается неизменной, но значения фоновой, максимальной и варибельной флуоресценции значительно снижаются в среднем на 22-27%, а количество невосстановленных Q_a возрастает на 17 % (табл. 1). Через 24 часа, после восстановления водообеспеченности, уменьшение различий между контрольными и экспериментальными значениями увеличились, а индекс витальности снизился на 40%. Полученные данные позволяют констатировать развитие стрессового состояния даже после регидратации тканей листа. В результате анализа параметров ИФХ в листьях *Q. ilex*, утративших 30% воды, выявлено, что при такой величине водного дефицита значительно нарушаются процессы восстановления первичного акцептора электронов, а также эффективность работы кислород-выделяющего комплекса, о чём свидетельствует увеличение F_v/F_o . После восстановления тургесцентности происходило

дальнейшее снижение основных параметров ИФХ, значение индекса витальности достигло критического уровня, что позволило сделать вывод о необратимой инактивации ФСII.

Поскольку климатические изменения сопровождаются повышением температуры в весенне-летний период, возрастанiem вероятности суховеев (Корсакова, Корсаков, 2024), нами были проведены исследования влияния высокой температуры и низкой влажности воздуха на работу фотосинтетического аппарата листьев рода *Quercus*. Повышение температуры в сочетании с низкой влажностью воздуха приводит к ускорению процессов водоотдачи листьями, и, соответственно, к сокращению времени для реализации защитных реакций от обезвоживания. Сохранение нормального течения фотосинтетических процессов в таких условиях является одним из ключевых моментов в формировании комплексной жаро- и засухоустойчивости. В наших экспериментах при увядании листьев в условиях высокой температуры и низкой влажности воздуха (вариант 2) время достижения водного дефицита 22-25 % у листопадных видов рода *Quercus* сократилось в среднем с 6 часов до 2 часов.

Таблица 1

Изменение параметров ИФХ у видов рода *Quercus* L. при развитии водного дефицита в листьях под влиянием температуры воздуха 25°C и относительной влажности 50 %

Table 1

Changes in the parameters of the CFI in species of the genus *Quercus* L. during the development of water deficiency in leaves under the influence of an air temperature of 25 °C and a relative humidity of 50 %

Вид/species	<i>Quercus ilex</i>						
Параметры ИФХ/ ICF parameter	F _o	F _m	F _v	F _v /F _o	F _v /F _m	(F _{pl} -F _o)/F _v	Rfd
Контроль/control	320±16	1408±32	1088±45	3,40	0,77	0,18	3,00
Водный дефицит/ Water deficiency 16 %	236±11	1088±31	852±28	3,61	0,78	0,21	2,86
Восстановление/Recovery	304±19	1136±37	832±31	2,74	0,73	0,15	1,80
Водный дефицит/ Water deficiency 30 %	272±13	688±24	416±22	1,53	0,60	0,35	2,91
Восстановление	112±8	240±11	128±8	1,14	0,53	0,13	0,88
<i>Quercus pubescens</i>							
Контроль/control	288±19	1504±39	1216±43	4,22	0,81	0,17	1,96
Водный дефицит/ Water deficiency 21 %	238±17	928±24	690±29	2,90	0,74	0,26	2,63
Восстановление/Recovery	240±17	1072±36	832±31	3,47	0,78	0,12	1,79
<i>Quercus robur</i>							
Контроль/control	240±16	1152±42	912±30	3,80	0,79	0,19	2,79
Водный дефицит/ Water deficiency 27%	240±19	992±25	752±34	3,13	0,76	0,26	2,26
Восстановление/Recovery	256±16	1104±39	848±28	3,31	0,77	0,09	2,75
<i>Quercus petraea</i>							
Контроль/control	208±11	1136±41	928±31	4,46	0,82	0,16	2,86
Водный дефицит / Water deficiency 28 %	224±8	1152±46	928±29	4,14	0,81	0,26	2,79
Восстановление/Recovery	192±5	704±33	512±39	2,67	0,73	0,13	2,67

Листья вечнозелёного *Q. ilex* утратили 18% воды за 3 часа, в отличие от условий варианта 1, когда за 7 часов был достигнут водный дефицит 16%. В условиях сочетания высокой температуры и низкой влажности воздуха снижение основных параметров ИФХ наблюдалось у *Q. ilex* и *Q. robur*. Установлено, что в таких условиях у *Q. robur* происходило снижение индекса витальности до критических значений, а после восстановления водообеспеченности тканей листа изменения в работе ФСII были

необратимы (табл. 2). У *Q. petraea* наблюдалось увеличение фоновой флуоресценции на 28 % и количества невосстановленных Q_a – на 66 %. Возрастание величины фоновой флуоресценции является показателем снижения эффективности переноса энергии от светособирающих комплексов к реакционным центрам ФСII (Матишов, Лысенко, 2010; Лысенко, Вардуни и др., 2013). После восстановления водообеспеченности тканей листа у этого вида произошло увеличение максимальной и вариабельной флуоресценции, а также соотношения констант скоростей первичной фотохимической реакции и общей скорости не фотохимических потерь энергии возбуждения. Причём значения этих параметров превысили уровень контрольных. Однако, снижение коэффициента спада флуоресценции на 20 % свидетельствует о сохранении стрессового состояния. У *Q. ilex* с высокой степенью засухоустойчивости в данных условиях после восстановления тургесцентности тканей значения основных параметров ИФХ оставались ниже контрольных, но интенсивность их снижения значительно замедлилась. В частности, вариабельная флуоресценция была ниже начального всего лишь на 18 %. Практически не изменились эффективность световой фазы фотосинтеза и коэффициент спада флуоресценции (индекс витальности). У *Q. pubescens* значительных изменений в работе ФСII не выявлено. Такая картина может быть связана с тем, что зачастую потенциально устойчивые к интенсивному стрессовому воздействию виды оказываются слабостойкими к хроническому стрессу (Нестеренко, Тихомиров, 2007).

Таблица 2

Изменение параметров ИФХ у видов рода *Quercus* L. при развитии водного дефицита в листьях под влиянием температуры воздуха 40 °C и относительной влажности 25 %

Table 2

Changes in the parameters of the CFI in species of the genus *Quercus* L. during the development of water deficiency in leaves under the influence of an air temperature of 40 °C and a relative humidity of 25 %

Вид/species	<i>Quercus ilex</i>						
Параметры ИФХ/ ICF parameter	F_o	F_m	F_v	F_v/F_o	F_v/F_m	$(F_{pl}-F_o)/F_v$	Rfd
Контроль/control	224±9	928±16	272±10	3,14	0,76	0,20	2,41
Водный дефицит / Water deficiency 18 %	160±7	480±11	144±9	2,00	0,67	0,30	2,33
Восстановление/Recovery	160±7	720±13	224±12	3,50	0,78	0,09	2,21
<i>Quercus pubescens</i>							
Контроль/control	144±7	448±12	176±11	2,50	0,71	0,25	1,55
Водный дефицит / Water deficiency 26 %	128±9	544±21	224±10	2,78	0,74	0,32	1,43
Восстановление/Recovery	144±9	544±19	192±8	2,78	0,74	0,08	1,83
<i>Quercus robur</i>							
Контроль/control	160±9	672±23	256±19	3,20	0,76	0,16	1,63
Водный дефицит / Water deficiency 25 %	128±5	288±26	160±11	1,25	0,56	0,40	0,80
Восстановление/Recovery	160±8	576±32	192±15	2,60	0,72	0,12	2,00
<i>Quercus petraea</i>							
Контроль/control	112±6	448±24	176±12	3,00	0,75	0,24	1,55
Водный дефицит / Water deficiency 24 %	144±8	464±22	192±11	2,22	0,69	0,40	1,42
Восстановление/Recovery	112±6	576±31	256±17	4,14	0,81	0,07	1,25

Выводы

Анализ полученных данных о суммарном содержании хлорофиллов а и b в листьях представителей рода *Quercus* в тёплые периоды 2022-2024 гг. показал, что концентрации фотосинтетических пигментов напрямую зависят от погодных условий

вегетационного периода. При относительно тёплой и влажной погоде происходит накопление хлорофиллов, в то время как при наступлении засухи их уровень снижается.

В результате исследований функционального состояния ФСII при развитии водного дефицита в тканях листьев под влиянием различных сочетаний температуры и влажности воздуха установлено, что высокой чувствительностью к эндогенному недостатку воды вне зависимости от условий увядания обладают следующие параметры фото индукционной кривой: максимальная, вариабельная флуоресценция, соотношение максимальной и фоновой, а также коэффициент спада флуоресценции (индекс витальности). Высокий уровень водоудерживающих сил у *Q. ilex* способствует сохранению нормального течения фотосинтетических процессов у этого вида при развитии в тканях водного дефицита. Однако, после регидратации интенсивность стресса усиливается, что выражается в снижении индекса жизнеспособности и увеличении количества невосстановленных Q_a . В условиях высокой температуры и низкой влажности воздуха не выявлено изменений в эффективности световой фазы фотосинтеза и коэффициента спада флуоресценции. Полученные данные позволяют сделать заключение о высокой жаро- и засухоустойчивости листового аппарата *Q. ilex*, что может позволить этому виду успешно адаптироваться к аридизации климата. Действие сочетания температуры воздуха 40 °С и относительной влажности 25 % стало причиной необратимой инактивации ФСII в листьях *Q. robur*. В целом, развитие водного дефицита в тканях у листопадных видов рода *Quercus* в условиях высокой температуры и низкой влажности воздуха оказывает более значимое влияние на течение фотосинтетических процессов. Существенно возрастает уровень тепловой диссипации энергии возбуждения, снижается количество молекул хлорофилла, ассоциированных с реакционными центрами ФСII, нарушаются процессы реокисления Q_a от Q_v .

Литература / References

Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. Учебное пособие. М.: «Высш. школа», 1975. 392 с.

[Gavrilenko V.F., Ladygina M.E., Khandobina L.M. Large practical course on plant physiology. Photosynthesis. Respiration. Textbook. M.: "Vysshaya Shkola", 1975. 392 p.]

Гольцев В.Н., Каладжи М.Х., Кузманова М.А., Аллаhverдиев С.И. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла *a* – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений. М., Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2014. 220 с.

[Goltsev V.N., Kaladzh M.Kh., Kuzmanova M.A., Allahverdiev S.I. Variable and delayed fluorescence of chlorophyll *a* – theoretical foundations and practical application in plant research. M., Izhevsk: Institute of Computer Research, 2014. 220 p.]

Гольцев В.Н., Каладжи Х.М., Паунов М., Баба В., Хорачек Т., Мойски Я., Коцел Х., Аллаhverдиев С.И. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений // Физиология растений. 2016. Т.63. № 6. С.881-897.

[Goltsev V.N., Kaladzh H.M., Paunov M., Baba V., Horachek T., Moisky Ya., Kocel H., Allahverdiev S.I. Using variable chlorophyll fluorescence to assess the physiological state of the photosynthetic apparatus of plants // Plant Physiology. 2016. Vol. 63. No. 6. P. 881-897].

Груза Г.В., Ранькова Э.Я. Наблюдаемые и ожидаемые изменения климата России: температура воздуха. Обнинск: ФГБУ «ВНИИГМИ-МДЦ», 2012. 194 с.

[Gruza G.V., Rankova E.Ya. Observed and expected changes in the climate of Russia: air temperature. Obninsk: FGBU "VNIIGMI-MDC", 2012. 194 p.]

Доклад о климатических рисках на территории Российской Федерации. Спб.: Росгидромет, 2017. 106 с.

[Report on climate risks in the territory of the Russian Federation. St. Petersburg: Roshydromet, 2017. 106 p.]

Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Юдина П.К., Золотарева Н.В., Калашикова И.В., Иванова Л.А. Сезонная динамика содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных и лесных растений на уровне вида и сообщества // Физиология растений. №. 67. С. 278-288. 10.31857/S0015330320030112.

[Ivanov L.A., Ronzhina D.A., Yudina P.K., Zolotareva N.V., Kalashnikova I.V., Ivanova L.A. Seasonal dynamics of chlorophyll and carotenoid content in leaves of steppe and forest plants at the species and community levels // Plant Physiology. 67:278-288.]

Корсакова С.П., Корсаков П.Б. Особенности микроклимата в приморской полосе Южного берега Крыма // Биология растений и садоводство: теории, инновации. 2024. № 4 (173). С. 62–77.

[Korsakova S.P., Korsakov P.B. Features of the microclimate in the coastal strip of the Southern Coast of Crimea // Plant biology and gardening: theories, innovations. 2024. 4(173):62-77.]

Лысенко В.С., Сойер В.Г., Зимаков Д.В. Функциональные особенности фотосинтетической системы нормальных и хлорофилл-дефицитных секторов пестролистных растений *F. benjamina* L // Вестник ЮНЦ РАН. 2010. Т.6. № 2. С. 38–44. [Lysenko V.S., Sawyer V.G., Zimakov D.V. Functional features of the photosynthetic system of normal and chlorophyll-deficient sectors of variegated plants *F. benjamina* L // Bulletin of the Southern Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 2010. 6(2):38-44.]

Лысенко В.С., Вардуни Т.В., Сойер В.Г., Краснов В.П. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода // Фундаментальные исследования. 2013. № 4-1. С. 112-120.

[Lysenko V.S., Varduni T.V., Sawyer V.G., Krasnov V.P. Plant chlorophyll fluorescence as an indicator of environmental stress: theoretical foundations for applying the method // Fundamental research. 2013. (4-1):112-120.]

Матишов Г.Г., Лысенко В.С., Сойер В.Г. Циклический транспорт электронов вокруг фотосистем I и II в ти лакоидах светло-зеленых секторов листьев пестролистных растений *Ficus benjamina* L // Доклады АН. 2010. Т. 435. № 3. С. 424–426.

[Matishov G.G., Lysenko V.S., Sawyer V.G. Cyclic electron transport around photosystems I and II in thylakoids of light green leaf sectors of variegated plants *Ficus benjamina* L // Doklady A.N. 2010. 435(3):424-426.]

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

[Nesterenko T.V., Tikhomirov A.A., Shikhov V.N. Induction of chlorophyll fluorescence and assessment of plant resistance to adverse effects // Journal of General Biology. 2007. 68(6):444–458.]

Рахманкулова З.Ф. Взаимосвязь фотосинтеза и дыхания целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. № 3. С. 44–52.

[Rakhmankulova Z. F. Interrelation between photosynthesis and respiration of the whole plant under normal and unfavorable external conditions // Journal of General Biology. 2002. 63(3):44–52]

Рахманкулова З.Ф. Уровни регуляции энергетического обмена в растениях // Вестник Башкирского университета. 2009. Т. 14. № 3-1. С. 1141–1154.

[Rakhmankulova Z.F. Levels of regulation of energy metabolism in plants // Bulletin of the Bashkir University. 2009. 14(3-1):1141-1154.]

Резников О.Н., Багрикова Н.А. Современное состояние популяции *Quercus Ilex* L. (Fagaceae) на особо охраняемой природной территории "мыс Мартыан" // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2024. № 152. С. 111-122.

[Reznikov O.N., Bagrikova N.A. Current state of the *Quercus Ilex* L. (Fagaceae) population in the specially protected natural area "Cape Martyan" // Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens. 2024. 152:111-122.]

Ashraf M., Harris P.J.C. Photosynthesis under stressful environments: An overview // Photosynthetica. 2013. Vol. 51. P. 163-169. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6>

Bagrikova N.A., Skurlatova M.V. The Materials to the «Black Book» of the Flora of the Crimean Peninsula // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. Vol. 12. N. 3. P. 244–257

Garcia-Plazaola J., Becerril J.M. Seasonal changes in photosynthetic pigments and antioxidants in beech (*Fagus sylvatica*) in a Mediterranean climate: implications for tree decline diagnosis // Aust. J. Plant Physiol. 2001. Vol. 28. P. 225-228. <https://doi.org/10.1071/PP00119>.

Esteban R., Barrutia O., Artetxe U., Fernández-Marín B., Hernández A., García-Plazaola J.I. Internal and external factors affecting photosynthetic pigment composition in plants: a meta-analytical approach // New Phytol. 2015 Apr. 206(1). P.268-280. DOI: 10.1111/nph.13186.

Lichtenthaler H.K., Babani K. Light Adaptation and senescence of the photosynthetic apparatus. changes in pigment composition, chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic activity. In: Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis / ed. by Papageorgiou G.C. Govindjee. Springer: The Netherlands, Dordrecht, 2004. P. 713–736.

Lichtenthaler H.K., Buschmann C., Knapp M. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio RFd of leaves with the PAM fluorometer // Photosynthetica. 2005. Vol. 43. P. 379–393.

Ohashi Y., Nakayama N., Saneoka H., Fujita K. Effects of drought stress on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and stem diameter of soybean plants // Biol. Plant. 2006. Vol. 50 (1). P. 38–141.

Romanov V.A., Galelyuka B.I., Sarakhan Ie.V. Portable fluorometer Floratest and specifics of its application // Sensor Electronics and Microsystem Technol. 2010. Vol. 1 (7). № 3. P. 39–44.

Yin C.Y., Berninger F., Li C.Y. (Photosynthetic responses of *Populus przewalski* subjected to drought stress // Photosynthetica. 2006. Vol. 44(1). P.62–68.

Zunzunegui M., Diaz-Barradas M.C., Jauregui J., Rodriguez H., Alvarez-Cansino L. Season-dependent and independent responses of Mediterranean scrub to light conditions // Plant Physiol. Biochem. 2016. Vol. 102. P. 80. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.02.004>

Статья поступила в редакцию 13.05.2025 г.

Plugatar Yu.V., Paliy I.N., Titov V.V., Gubanova T.B. Dynamics of chlorophyll content and photosynthetic activity in *Quercus* L. species under conditions related to heat and drought resistance // Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. 2025. № 2 (175). P. 7-18.

The research presents the results of studying the dynamics of chlorophyll a and b accumulation over three growing seasons under varying weather conditions on the Southern Coast of Crimea in the leaves of three native deciduous and one introduced evergreen species of the genus *Quercus* L. It was found that the concentration of chlorophylls in leaf tissues depends on the hydrothermal conditions of the year. During periods of hot and dry weather, their content decreases. The highest pigment concentration was characteristic of *Quercus robur*, while the lowest was observed in *Quercus ilex*.

The study describes the state of the photosynthetic apparatus in the examined species under controlled wilting conditions at different combinations of temperature and air humidity. It was established that when the water deficit level in the tissues of deciduous *Quercus* species reaches 20–28%, exposure to high temperature and low air humidity leads to more significant changes in photosynthetic processes compared to lower temperature and higher humidity conditions.

Notably, the level of thermal dissipation of excitation energy increases substantially, the number of chlorophyll molecules associated with PSII reaction centers decreases, and the reoxidation processes of primary electron acceptors are disrupted. The most informative parameters of the photoinduction curve for diagnosing heat resistance and drought tolerance in *Quercus* species were identified.

Key words: *Quercus species; photosynthesis; chlorophyll; drought tolerance; heat resistance*