

**ВЛИЯНИЕ ВОЗДУШНОЙ ЗАСУХИ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ РАБОТЫ
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ЯБЛОНИ СИБИРСКОЙ *MALUS*
BACCATA (L.) BORKH. В УСЛОВИЯХ ЗОНЫ КОНТАКТА ЛЕСА
И СТЕПИ СЕЛЕНГИНСКОЙ ДАУРИИ**

А.В. Рудиковский, Е.Г. Рудиковская, Л.В. Дударева
ФГБУН Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН,
Иркутск, e-mail: rudikovalex@mail.ru; rudal69@mail.ru; lviss12@gmail.com

Эколого-физиологические исследования по изучению влияния засухи на древесные растения в экотонах лес–степь недостаточно представлены в литературе. В природных условиях абиотические стрессы, такие как засуха и повышенная температура, редко действуют отдельно, чаще – это сложный процесс, определяемый сочетанием этих факторов. При этом стрессирующие воздействия могут быть синергетическими, антагонистическими, может наблюдаться перекрывание наблюдаемых эффектов (Valladares and Pearcy, 1997). Один тип стрессовых воздействий в природных условиях может способствовать возникновению другого. Так закрытие устьиц уменьшает охлаждение листьев из-за испарения, что приводит к тепловому стрессу в результате увеличения температуры на 5° или 6 °С в зависимости от температуры воздуха. Увеличение температуры воздуха увеличивает дефицит давления паров воды (vapor pressure deficit), что усиливает эффект засухи (Will et al., 2013). Также степень закрытости устьиц увеличивается, если воздушная засуха сопровождается почвенной (Perez-Martin et al., 2009).

Способность растений к адаптации к различным условиям прямо или косвенно связана с пластичностью фотосинтеза, которая в сочетании с другими процессами, определяет рост и развитие растений и, в конечном итоге, успешное размножение. Как ключевой процесс первичного метаболизма, фотосинтез играет центральную роль в процессе адаптации растения к условиям засухи (Chaves et al., 2003, 2009).

Наше исследование включало: анализ фотосинтетических пигментов, изучение параметров флюоресценции хлорофилла, а также определение уровня ассимиляции углекислого газа в листьях яблони сибирской (*Malus baccata* L. Borkh), растущих в зоне контакта леса и степи Селенгинской Даурии (с. Ягодное) (Рудиковский и др., 2008) в условиях повышенной температуры и весенне-летней воздушной засухи. Экспериментальные растения были в достаточной степени обеспечены почвенной влагой, поступающей от протекающего вблизи ручья. Контрольными растениями служили деревья яблони сибирской, произрастающие в г. Иркутске.

Цель исследования заключалась в проверке гипотезы о том, что воздушная засуха приводит (1) к изменению содержания хлорофиллов и каротиноидов, (2) изменению эффективности работы ФС-2, (3) влияет на ассимиляцию углекислого газа.

Основной особенностью климата района исследований, Селенгинской Даурии, является его резкая континентальность: короткий вегетационный период – 100–130 дней; резкие колебания суточных и среднемесячных температур воздуха; майско-июньская засуха, снижающая урожай растений; высокая интенсивность солнечной радиации; недостаточное увлажнение и неравномерное выпадение осадков. Годовая сумма осадков в среднем течении Селенги – 210–250 мм, в июле-августе выпадает 80–90 %. Климат Иркутска в сравнении с Селенгинской Даурией менее континентальный. Он значительно смягчен водохранилищами Ангарского каскада. Среднегодовое количество осадков составляет 472 мм, из которых больше половины приходится на летний период.

Проведенный анализ полученных результатов показал, что содержание суммы хлорофиллов в листьях яблони сибирской возросло в июле в сравнении с июнем, что вполне согласуется с данными, представленными в литературе. При этом сумма хлорофиллов в июне и июле была меньше у деревьев природной популяции, растущих в окрестностях с. Ягодное. Не было отмечено достоверных различий в соотношении хлорофиллы/каротиноиды у деревьев в контрольных и опытных группах. В условиях высокой освещенности и вынужденного закрытия устьиц, листьям довольствуются меньшим количеством хлорофилла для протекания нормальных фотосинтетических процессов. Главным положительным следствием снижения содержания суммы хлорофиллов является уменьшение образования активных форм кислорода, оказывающих повреждающее действие на функционирование растительных клеток.

Анализ флуоресценции хлорофилла показал, что растения яблони сибирской, произрастающие в условиях зоны контакта леса и степи, несмотря на действие весенне-летней воздушной засухи, имеют вполне работоспособный фотосинтетический аппарат. Показатель F_0 не увеличен, максимальный фотохимический квантовый выход фотосистемы II (F_v/F_m) находится на достаточно высоком уровне, показатель R_{ABS} не показывает значительных отличий в сравнении с контрольными растениями. В целом влияние воздушной засухи на ФС2 приводит к уменьшению доли световой энергии, расходуемой на фотохимическую работу. В то же время увеличивается квантовый выход нефотохимического тушения флуоресценции $Y(NPQ)$, свидетельствующий о большем тепловом рассеивании поглощенной растениями световой энергии. Нефотохимическое рассеивание во всех фотосинтезирующих организмах тесно связано с регулированием эффективности фотосинтеза и защищает фотосинтетический аппарат в тех условиях, когда абсорбированная энергия превышает возможности растения для утилизации света. Негативное влияние неблагоприятных условий на ФС-2 листьев яблони в июне выявлялось в полуденные часы, когда температура воздуха в солнечный день достигала значений выше $25\text{ }^{\circ}\text{C}$. При этом происходило уменьшение показателя F_v/F_m и индекса R_{ABS} . В этих условиях у деревьев увеличен показатель V_j , что свидетельствует об увеличении доли закрытых реакционных центров к их общему числу. У яблони сибирской, растущей в г. Иркутске, выше, по сравнению с природной популяцией, показатель F_v/F_0 , характеризующий способность антенных комплексов к захвату энергии и также большее значение показателя ET_0/TR_0 , говорящее о большей вероятности переноса электрона с $QA\sim$ в пул хинонов.

Данные о скорости ассимиляции углекислого газа свидетельствуют о значительных различиях между контрольным и опытными вариантами, обусловленных условиями окружающей среды. В утренние часы яблоня, растущая в Иркутске, ассимилирует углекислый газ более интенсивно. Это объясняется прежде всего наличием влаги в почве и более высокой влажностью воздуха, что позволяет держать устьица открытыми, обеспечивая необходимое поступление углекислого газа к сайтам карбоксилирования. Пониженная влажность воздуха в опытном варианте приводило к тому, что для снижения неоправданно большой потери воды в листьях яблони более чем в два раза снижалась проводимость устьиц для паров воды и транспирация. Все это приводило, в конечном счете, к уменьшению скорости ассимиляции углекислоты более чем на 27 % в сравнении с контрольным вариантом (г. Иркутск). Наличие механизмов, направленных на оптимизацию водопотребления (закрывание устьиц и, следовательно, уменьшение их проводимости) приводило к тому, что коэффициент использования воды в процессах фотосинтеза у природных растений, был более чем на 42 % выше, чем у контрольных.

Таким образом, показано, что под влиянием специфических условий зоны контакта леса и степи у растений яблони сибирской происходят адаптация фотосинтетического аппарата. В первую очередь уменьшалось содержание суммы хлорофиллов в листьях. В условиях высокой освещенности и вынужденного закрытия устьиц, листьям ста-

новится достаточно меньшего количества хлорофилла для протекания нормальных фотосинтетических процессов. В целом воздушная засуха уменьшала долю световой энергии, расходуемой на фотохимическую работу. В то же время увеличивался квантовый выход нефотохимического тушения флуоресценции $Y(NPQ)$, свидетельствующий о большем тепловом рассеивании поглощенной растениями световой энергии. Повышение температуры (свыше 25 °С) на фоне пониженной влажности воздуха в полуденное и послеполуденное время неблагоприятно воздействовало на ФС-2 яблони сибирской, вызывая незначительное снижение показателя сопряженности F_v/F_m (фотоингибирование) и снижение эффективности фотосинтеза (P_{ABS}). Пониженная влажность воздуха приводит к значительному (более чем в два раза) снижению проводимости устьиц для паров воды и транспирации. В конечном счете это приводило к уменьшению скорости ассимиляции углекислоты более чем на 27% в сравнении с контрольным вариантом (г. Иркутск).

Исследования выполнены при финансовой поддержке СО РАН, интеграционный проект № 105.

Литература

Chaves M.M., Maroco J.P., Pereira J.S. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant // *Functional Plant Biology*. – 2003. – Vol. 30. – P. 239–264.

Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell // *Annals of Botany*. – 2009. – Vol. 103, N 4. – P. 551–560.

Perez-Martin A., Flexas J., Ribas-Carbo M., Bota J., Tomas M., Infante J.M., Diaz-Espejo A. Interactive effects of soil water deficit and air vapour pressure deficit on mesophyll conductance to CO₂ in *Vitis vinifera* and *Olea europaea* // *Journal of Experimental Botany*. – 2009. – Vol. 60, N 8. – P. 2391–2405.

Valladares, F. Pearcy, R.W. Interactions between water stress, sunshade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia* // *Plant, Cell and Environment*. – 1997. – Vol. 20, N 1. – P. 25–36.

Will R.E., Wilson S.M., Zou C.B., Hennessey T.C. Increased vapor pressure deficit due to higher temperature leads to greater transpiration and faster mortality during drought for tree seedlings common to the forest–grassland ecotone // *New Phytology*. – 2013. – Vol. 200, N 2. – P. 366–374.

Рудиковский А.В., Рудиковская Е.Г., Дударева Л.В., Кузнецова Е.В. Уникальные и редкие формы яблони сибирской Селенгинского района Бурятии // *Сибирский экологический журнал*. – 2008. – N 2. – С. 327–333.