



Экология растений / Ecology of plants
Оригинальная статья / Original article
УДК 582.923.5:58.032
DOI: 10.18470/1992-1098-2018-1-101-115

ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО ОБМЕНА *NERIUM OLEANDER* L. В УСЛОВИЯХ ПРОГРЕССИРУЮЩЕЙ ПОЧВЕННОЙ ЗАСУХИ

¹Светлана П. Корсакова*, ¹Юрий В. Плугатарь,

¹Олег А. Ильницкий, ²Эмиль И. Клейман

¹Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН,
Ялта, Россия, korsakova2002@mail.ru

²Bio Instruments S.R.L., Кишинев, Республика Молдова

Резюме. Цель. Изучить экофизиологическую реакцию *Nerium oleander* L. на воздействие прогрессирующей почвенной засухи. Определить оптимальные и пороговые значения экологических факторов, лимитирующих скорость фотосинтеза растений *Nerium oleander* L. **Материал и методы.** Материалом для статьи послужили саженцы *Nerium oleander* L. Для непрерывной автоматической регистрации CO₂/H₂O-газообмена интактных листьев использовали монитор фотосинтеза РТМ-48А. **Результаты.** Установлено, что *N.oleander* начинает испытывать недостаток в почвенной влаге в критический период активного роста уже при снижении влажности почвы до 35% полной влагоемкости (ПВ). Под воздействием прогрессирующей почвенной засухи нетто-фотосинтез (P_n) и устьичная проводимость (g_s) снижались до нуля при содержании влаги в почве 2-4 об.% (6-11% ПВ) в течение более 24 часов, температуре листа выше 37°C, фотосинтетически активная радиация (ФАР) – более 1300-1700 мкмоль/(м² с). Оптимальные свето-температурные условия для интенсивного роста: температура листа 23-36.5°C, ФАР – 850-1600 мкмоль/(м² с) при влажности почвы 45-75% ПВ. **Заключение.** Определены генотипические особенности растений *N. oleander* в поддержании оптимального, в соответствии с условиями среды, водного баланса. Одной из специфических адаптационных реакций *N. oleander* к экстремальным условиям засухи при комплексном воздействии водного дефицита (влажность почвы на уровне мертвого запаса (<6% ПВ) в течение более 48 часов), высокого уровня инсоляции и перегрева, является ускоренное старение, пожелтение и сбрасывание, не только старых, но и молодых листьев, что в условиях культуры приводит к потере декоративных качеств.

Ключевые слова: *Nerium oleander* L., водный режим, фотосинтез, засухоустойчивость, факторы среды.

Формат цитирования: Корсакова С.П., Плугатарь Ю.В., Ильницкий О.А., Клейман Э.И. Особенности водного обмена *Nerium oleander* L. в условиях прогрессирующей почвенной засухи // Юг России: экология, развитие. 2018. Т.13, N1. С.101-115. DOI: 10.18470/1992-1098-2018-1-101-115

WATER RELATION FEATURES OF *NERIUM OLEANDER* L. UNDER PROGRESSIVE SOIL DROUGHT STRESS

¹Svetlana P. Korsakova*, ¹Yuriy V. Plugatar,

¹Oleg A. Ilitsky, ²Emil I. Kleiman

¹Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center RAS,
Yalta, Russia, korsakova2002@mail.ru

²Bio Instruments S.R.L., Kishinev, Republic of Moldova

Abstract. Aim. Study the ecophysiological reaction of *Nerium oleander* L. on effect of progressive soil drought. Estimate the optimal and threshold values of environmental factors limiting photosynthesis rate of



Nerium oleander L. plants. **Materials and Methods.** As the research materials, were used the young plants of *Nerium oleander* L. For continuous automatic recording of CO₂/H₂O gas exchange of intact leaves we used PTM-48A Photosynthesis Monitor. **Results.** It was established that *N.oleander* begins sense a water stress deficit during the critical period of active growth by reducing soil moisture content up to 35% field capacity (FC). Net photosynthesis (P_N) and stomata conductance (g_s) decreased under progressive soil drought stress and dropped to zero under condition: soil water beneath 2-4%VWC (6-11% FC) during more than 24 hours, leaves temperature – more than 37°C and PAR – more than 1300-1700 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \text{ s})$. Optimal light and temperature conditions for intensive growth: leaf temperature from 23 to 36.5°C, light regime: full sunlight in the range PAR 850-1600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \text{ s})$ when soil moisture 45-75% FC. **Conclusion.** Genotypic characteristics of *N. oleander* plants in supporting optimal on accordance with the environmental conditions water balance were determined. One of the specific adaptation reaction for *N. oleander* to extreme drought conditions in case of complex influence of water stress (soil water content at level of wilting range (<6% FC) during more than 48 hours), high levels of irradiance and overheating is the accelerated senescence and exfoliation not only old but also young leaves resulting in the loss of ornamental value cultivar.

Keywords: *Nerium oleander* L., water relations, photosynthesis, drought tolerance, environmental factors.

For citation: Korsakova S.P., Plugatar Yu.V., Ilitsky O.A., Kleiman E.I. Water relation features of *Nerium oleander* L. under progressive soil drought stress. *South of Russia: ecology, development*. 2018, vol. 13, no. 1, pp. 101-115. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2018-1-101-115

ВВЕДЕНИЕ

Олеандр обыкновенный (*Nerium oleander* L.), крупный вечнозеленый кустарник семейства Кутровые (*Apocynaceae*) родом из Средиземноморья, впервые на Южный берег Крыма был интродуцирован Никитским ботаническим садом в 1813 г. [1]. В последние полтора века его культивируют на Черноморском побережье Кавказа: от Сочи до Батуми [2]. Длительное яркое обильное цветение в летне-осенний период (до 90 дней и более) в сочетании с неприхотливостью в выращивании и устойчивостью к засухе, загазованности воздуха, морским аэрозолям, сделали его одним из популярнейших высокодекоративных растений для создания садово-парковых композиций санаторно-курортных зон и набережных [3; 4]. Он используется и как пышно цветущий солитер и при оформлении аллей, террас, балконов, интерьеров помещений [2; 5]. Высаживается вдоль дорог и разделительных полос автострад [4]. Широко распространен в кадочной культуре [6].

Обладая анатомо-морфологическими и физиологическими приспособлениями к резкому сокращению транспирации при водном дефиците, *Nerium oleander* легко адаптируется к засушливым условиям и способен перенести длительные периоды засухи [4]. Верхний эпидермис листа *N. oleander* лишен устьиц и покрыт плотной кутикулой, устьица расположены на нижней стороне

листовой пластинки в углублениях, так называемых крипах, где создается свой микроклимат и уменьшается контакт устьичных щелей с атмосферой. Такое строение листа защищает от избыточной потери влаги и снижает испарение на 77% от обычного [7]. Продолжительность жизни листа *N. oleander* варьирует от 14 до 36 месяцев [8; 9] и зависит от группы внешних и внутренних факторов, влияющих на скорость его фотосинтеза [10]. Сокращение транспирации и снижение фотосинтетической активности при водном дефиците, происходящее в основном из-за закрытия устьиц [11; 12], предохраняет *N. oleander* от обезвоживания, однако нарушает CO₂-газообмен листьев, что отрицательно сказывается на фотосинтезе. Снижение скорости фотосинтеза замедляет рост растения, а длительный сильный водный дефицит ускоряет старение и вызывает опадение нижних листьев, что приводит к потере декоративных качеств [4]. Засуха влияет на растение в двух направлениях, вызывая обезвоживание и одновременно перегрев [13].

Несмотря на то, что природа сигнала для запуска защитных реакций растения остается до конца неясной, сам момент запуска, несомненно, определяется водным балансом листа [14]. Листья являются наиболее чувствительными органами растений к изменению условий окружающей сре-



ды, которые отражают физиологические ограничения, адаптации и акклимации на абиотические раздражители. В связи с этим, более глубокое понимание особенностей функционирования листьев в зависимости от воздействия окружающей среды обеспечивает основу для экологической оценки физиологии вечнозеленых видов, а также возможности выбора агротехнических приемов их выращивания [8].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работу проводили в июне-октябре 2016 года на территории центрального отделения «Лавровое» Никитского ботанического сада (НБС). Максимальная температура воздуха во время эксперимента в дневное время достигала 39,1°C, минимальная опускалась до 12,2°C; относительная влажность воздуха изменялась в диапазоне от 25 до 87%.

В опыте исследовали четырехлетние саженцы олеандра обыкновенного (*Nerium oleander* L.), растущие в вегетационных сосудах объемом 10 л. Полив опытных растений прекращали в июле в период активного роста. Влажность почвы в сосудах с контрольными растениями поддерживали на уровне 19-27 об.%, соответствующей увлажнению около 55-80% полной влагоемкости почвы (ПВ).

Интенсивность CO_2 -газообмена листьев с 3-кратной повторностью определяли на сформированных молодых интактных листьях верхней части побега каждые 15-20 мин с помощью автоматической 4-канальной системы открытого типа для мониторинга CO_2 обмена и транспирации листьев «Монитор фотосинтеза РТМ-48А» (Bioinstruments S.R.L., Молдова) [15] при естественной концентрации CO_2 в воздухе около 0,04%. Фотосинтетически активную радиацию (ФАР) и другие параметры окружающей среды: температуру (°C) и влаж-

Целью исследования было изучить экофизиологическую реакцию *N. oleander* на воздействие прогрессирующей почвенной засухи, определить зону оптимума и пороговые значения влажности почвы, температуры и освещенности, лимитирующие фотосинтез *N. oleander* в летний период активной вегетации на Южном берегу Крыма.

ность воздуха (%), измеряли датчиками Метео-модуля РТН-48, подключенными к цифровому входу системы РТМ-48А; температуру листа (°C) – датчиком LT-1P, влажность почвы (%) – датчиком SMS-5P, относительную скорость сокодвижения в стебле (от. ед.) – датчиком сокодвижения SF-5P, подключенными к аналоговым входам РТМ-48А.

Для характеристики CO_2 -газообмена листа использовали значения скорости видимого фотосинтеза (P_N , $\text{мкмоль CO}_2/(\text{м}^2 \text{ с})$), суммарного дыхания (R_{total} , $\text{мкмоль CO}_2/(\text{м}^2 \text{ с})$), темнового дыхания (R_D , $\text{мкмоль CO}_2/(\text{м}^2 \text{ с})$), фотодыхания (R_{PR} , $\text{мкмоль CO}_2/(\text{м}^2 \text{ с})$), транспирации (E , $\text{мг H}_2\text{O}/(\text{м}^2 \text{ с})$), устьичной проводимости (g_s , мм/с) листа в диапазоне ФАР от 0 до 2000 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2 \text{ с})$ и при светопотоке ФАР выше 600 $\text{мкмоль}/(\text{м}^2 \text{ с})$.

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

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В начале опыта, при влажности почвы в сосудах 20-25 об.%, (около 60-70% ПВ), наблюдался стабильный газообмен, и различия в средних величинах транспирации, устьичной проводимости, нетто-фотосинтеза, суммарного дыхания и температуры листа между опытным и контрольным образцами были незначительными (табл. 1). После прекращения полива опыт-

ных растений вследствие интенсивной эвапотранспирации содержание влаги в почве быстро уменьшалось. На четвертый день после полива при снижении влажности почвы до 17,5 об.%, ($\approx 50\%$ ПВ) проявились первые признаки недостатка почвенной влаги (водного дефицита): началось последовательное снижение скорости нетто-фотосинтеза, гидравлической и устьичной



проводимости, а также перегрев температу- контролем (рис. 1А-С).
ры листа опытного растения в сравнении с

Таблица 1
Средние значения фотосинтетических показателей листьев *Nerium oleander* L. в
условиях прогрессирующей почвенной засухи

Table 1
The mean values of photosynthetic characteristics in *Nerium oleander* L. leaf under conditions of
progressive soil drought

Влажность почвы, об. % Soil moisture, vol. %	Опыт / Experiment						Контроль / Control					
	g_s	P_N	E	R_{total}	P_N/E	R_{total}/P_g	g_s	P_N	E	R_{total}	P_N/E	R_{total}/P_g
20-25	4,8± 2,2	17,7± 2,6	52,9± 18,7	4,8± 1,5	0,33	21	4,1± 2,0	17,3± 1,9	56,1± 17,2	4,0± 0,8	0,31	19
17-19	4,1± 1,7	16,1± 1,7	54,7± 14,5	4,1± 1,0	0,29	20	4,8± 2,3	16,5± 2,3	67,9± 9,4	4,4± 0,9	0,24	21
11-16	2,1± 0,7	15,6± 2,1	33,7± 11,8	3,3± 0,5	0,46	17	2,6± 0,6	16,1± 4,0	52,5± 15,0	3,8± 0,7	0,31	19
7-10	0,3± 0,2	3,4± 2,3	6,8± 4,7	2,7± 0,7	0,50	44	2,5± 0,6	16,5± 1,3	37,3± 6,0	3,7± 0,8	0,44	18
2-6	0,2± 0,1	2,1± 1,2	3,9± 2,1	2,1± 0,6	0,54	50	2,4± 0,6	17,6± 1,3	33,0± 6,9	3,6± 1,1	0,53	17
19-23	3,6± 1,1	19,9± 3,0	40,0± 9,5	3,4± 1,0	0,50	15	3,6± 1,6	18,0± 1,6	36,0± 9,5	3,3± 0,9	0,50	15

Примечание: E – транспирация, $\text{мг H}_2\text{O}/(\text{м}^2 \text{ с})$; g_s – устьичная проводимость, мм/с ; P_N – скорость видимого фотосинтеза, $\text{мкмоль CO}_2/(\text{м}^2 \text{ с})$; R_{total} – скорость суммарного дыхания листа при насыщающем фотосинтезе светопотоке Φ_{AP} , $\text{мкмоль CO}_2/(\text{м}^2 \text{ с})$; P_N/E – эффективность использования воды на транспирацию, от.ед.; R_{total}/P_g – доля дыхательных затрат отgrossфотосинтеза, %; Влажность почвы: 20-25об.% – 60-70% ПВ; 17-19об.% – 50-55% ПВ; 11-16об.% – 35-45% ПВ; 7-10об.% – 20-30% ПВ; 2-6об.% – 5-15% ПВ; 19-23об.% – 55-65 % ПВ

Note: E – transpiration, $\text{mgH}_2\text{O}/(\text{m}^2 \text{ g})$; g_s – stomatal conductance, mm/s ; P_N – net photosynthesis rate, $\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \text{ s})$; R_{total} – light-saturated total respiration rate in leaf, $\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \text{ s})$; P_N/E – the efficiency of water use for transpiration, rel. units; R_{total}/P_g – the proportion of respiratory costs from gross photosynthesis, %; Soil moisture: 20-25vol.% – 60-70% FC; 17-19vol.% – 50-55% FC; 11-16vol.% – 35-45% FC; 7-10vol.% – 20-30% FC; 2-6vol.% – 5-15% FC; 19-23vol.% – 55-65 % FC

Реакция растения на влияние факторов внешней среды, в том числе его терморезистентность и засухоустойчивость, находятся под контролем генома и специфичны для генотипа, но изменяются в онтогенезе и под влиянием условий внешней среды [16]. По мере нарастания почвенной засухи от 50 до 35% ее полной влагоемкости (6-7-е сутки) по отношению к контролю интенсивность транспирации снизилась в среднем на 36%, а устьичная проводимость и нетто-фотосинтез – на 19% и 3% соответственно (табл. 1). Несущественный спад скорости нетто-фотосинтеза указывает на то, что частичное закрытие устьичной щели

и снижение устьичной проводимости сильнее уменьшает потерю паров воды из листа (транспирацию) по сравнению с диффузией CO_2 внутрь листа. В результате изменений фотосинтетического $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена, эффективность использования воды на транспирацию (P_N/E) у опытных растений превысила контроль в 1,5 раза (табл. 1). Данный механизм регуляции стрессовой устойчивости позволяет растениям *N. oleander* сохранять высокий уровень оводненности тканей корня и побега, что необходимо для поддержания их жизнедеятельности в условиях недостатка воды.

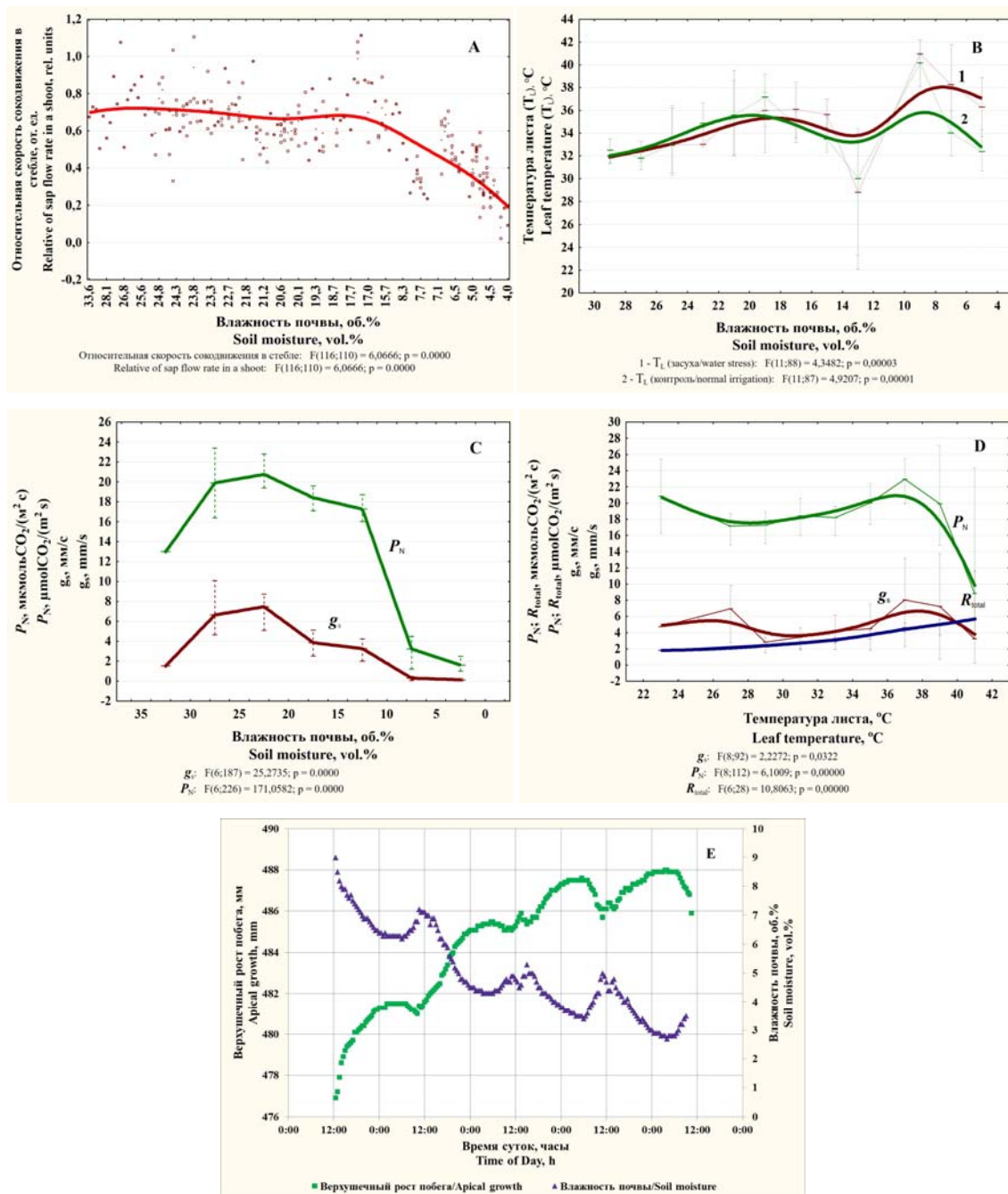


Рис.1. Эндогенная регуляция параметров водного обмена и фотосинтетической активности листьев *N.oleander* L. в условиях прогрессирующей почвенной засухи и повышения температуры:

A – зависимость относительной скорости сокодвижения в стебле от увлажнения почвы; *B* – температура листа (T_L) при нормальном поливе (2) и под воздействием водного стресса (1); *C* – зависимость интенсивности фотосинтеза (P_N) и устьичной проводимости (g_s) от увлажнения почвы при световом насыщении; *D* – зависимость от температуры интенсивности фотосинтеза (P_N), устьичной проводимости (g_s) и суммарного дыхания (R_{total}) при световом насыщении и достаточном увлажнении; *E* – изменение скорости роста побега в условиях прогрессирующей почвенной засухи

Fig.1. Endogenetic regulation in *N.oleander* L. leaves of water relations parameters and photosynthetic activity under conditions of progressive soil drought and increasing temperature:

A – dependence of the relative sap flow rate in a shoot from soil moisture; *B* – leaf temperature (T_L)



subjected to normal irrigation (2) or water stress treatment (1); C – photosynthesis rate (P_N) and stomatal conductance (g_s) responses to soil water content under light-saturated condition; D – temperature dependence of light-saturated net photosynthesis rate (P_N), stomatal conductance (g_s) and total respiration (R_{total}) of well-watered plants; E – change in apical growth rate under conditions of progressive soil drought

На 8-9-е сутки засухи при увеличении интенсивности водного дефицита от умеренного до жесткого (снижение влажности почвы с 11 до 7об.% (с 35 до 20% ПВ)), наблюдалось резкое падение скорости фотосинтеза и транспирации, что связано с закрытием устьиц (рис. 1С), и, как следствие, уменьшением диффузии CO_2 в лист. Фотосинтетический CO_2/H_2O -газообмен листьев снизился почти в 5 раз (табл. 1). Жесткая почвенная засуха привела к ингибированию фотосинтетической активности по всей длине световой кривой (рис. 2А-С, кривая 2). Экономное расходование влаги и высокая водоудерживающая способность клеток и тканей *N.oleander* [4] способствовали сохранению тургора и упругости листьев, водный потенциал которых даже при влажности почвы 7-8об.% (22-23% ПВ) не достигал критической величины, вызывающей ингибирование роста (рис. 1Е). Суточный прирост побега опытного растения при данных условиях увлажнения сохранялся в пределах 4-5 мм, в начале опыта, при влажности почвы 20-25об.% его величина составляла 4-6 мм.

На 10 сутки засухи, в утренние часы после восхода солнца при влажности менее 6об.% (15% ПВ), когда в почве практически не осталось доступной для корней воды, нарушения водного баланса привели к снижению тургора молодых верхушечных листьев, остальные части растения, сохраняли тургоресцентность. Устьица оставались закрытыми по всей длине световой кривой, что предохраняло *N. oleander* от чрезмерного обезвоживания, однако закрытие устьиц нарушало газообмен (рис. 2А-С, кривая 3) и это отрицательно сказывалось на фотосинтезе, что в свою очередь привело к прекращению роста (см. рис. 1Е). При этом *N. oleander* сохранял очень низкий, но положительный баланс и поддерживал соотношение в поглощении CO_2 и потере влаги на приемлемом уровне (табл. 1). Обмен веществ переводился в режим покоя, энергетические процессы переключались на поддержание целостности растения и репарацию повреждений. Но в жестких условиях высоких

летних температур, когда влажность почвы в корнеобитаемом слое находилась на уровне мертвого запаса (2-4об.% или 6-11% ПВ), даже небольшая транспирация вызывала все возрастающий водный дефицит и глубокое завядание. В этих условиях водный баланс растения за ночь не восстановился.

Через 24 часа после прекращения поступления воды и элементов питания из почвы в результате сильного обезвоживания тканей наблюдалось истончение (почти в 2 раза) и скручивание молодых листьев в верхней части побега, а также ослабление окраски их листовой пластинки из-за нарушения синтеза хлорофилла. В результате распада молекул хлорофилла началось пожелтение прошлогодних листьев, расположенных в нижней части стебля. При высоких интенсивностях солнечной радиации (1300-1700 мкмоль/(м² с)) и перегреве листа периодически происходило полное ингибирование фотосинтеза. В этот период температура листа опытного растения была выше температуры воздуха на 8-10°C, контроля на – 6-8°C и достигала 41-43°C (рис. 2D). На третьи сутки после наступления глубокого завядания вследствие дегидратации тканей толщина листовой пластинки у молодых листьев в верхней части побега уменьшилась в 3 раза. В условиях затянувшейся засухи в результате конкурентных отношений между органами за воду, питательные и другие вещества, верхние листья, в которых увеличивалось содержание осмотически активных веществ, оттягивали воду от нижних, что ускорило пожелтение не только старых листьев, но расположенных выше молодых, отросших за месяц до начала засухи. Листья нижнего яруса вегетации 2015 года полностью пожелтели, большинство из них опало, что привело к потере декоративных качеств растения. После полива восстановление тургора листьев началось через 1,5-2 часа. Полное восстановление интенсивности фотосинтетического газообмена опытного растения *N. oleander*, снизившегося почти до нуля при глубоком обезвоживании под влиянием жесткой засухи, наблюдалось через 48 часов после возобновлении

полива. При этом скорость нетто-фотосинтеза превышала контроль на 11% (табл. 1).

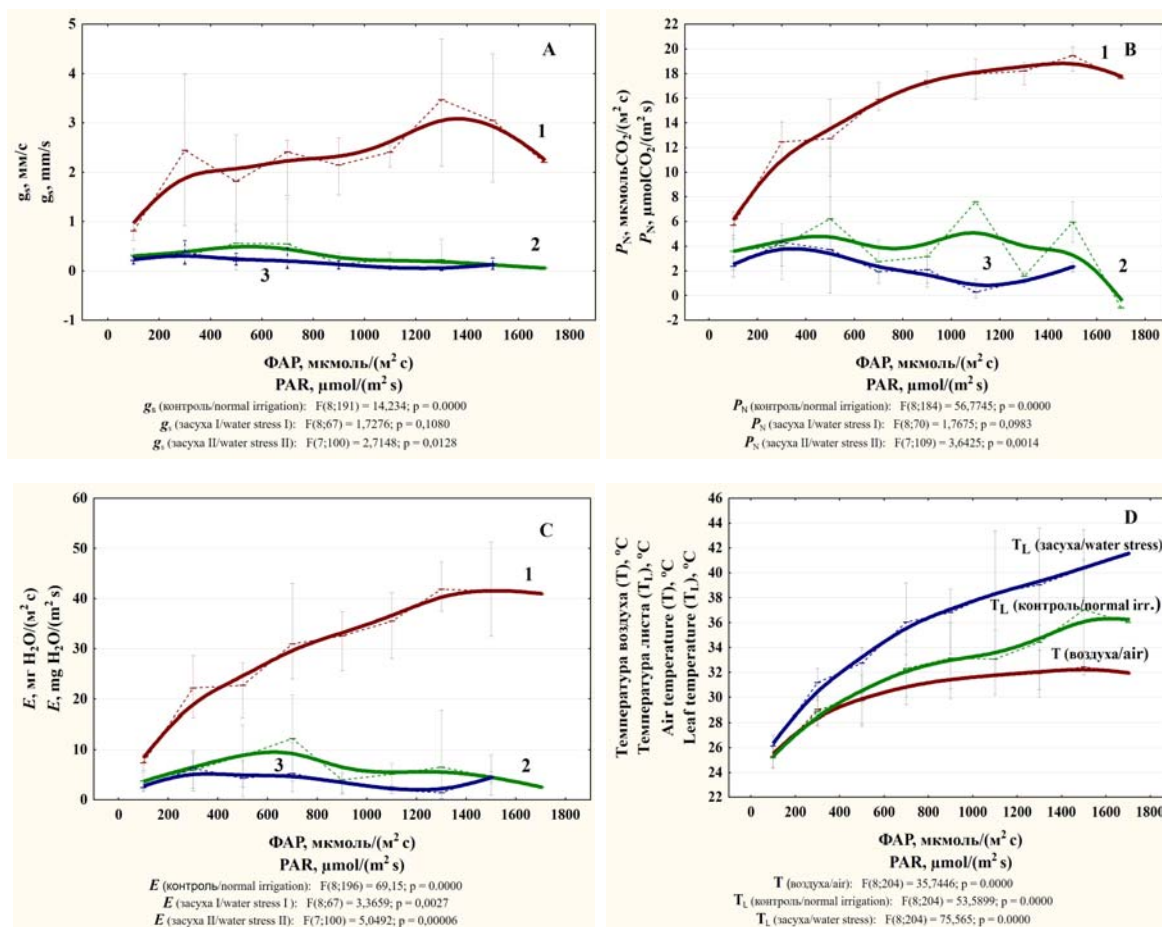


Рис.2. Световая зависимость фотосинтетической активности и водного обмена листьев *N.oleander* при различных условиях влагообеспеченности:

A – устьичной проводимости (g_s); B – нетто-фотосинтеза (P_N); C – транспирации (E);

D – температуры листа (T_L)

Примечание: 1 – отсутствие водного стресса (контроль); 2 – умеренная засуха (засуха I); 3 – отсутствие в почве доступной влаги (засуха II); PAR – фотосинтетически активная радиация

Fig.2. Light dependence of photosynthetic activity and water relations in *N. oleander* L. leaf under different conditions of soil water content:

A – stomatal conductance (g_s); B – net photosynthesis (P_N); C – transpiration (E);

D – leaf temperature (T_L)

Note: 1 – the absence of water stress (normal irrigation); 2 – water-stress treatments (water stress I);

3 – soil water content at level of wilting range (water stress II); PAR – photosynthetically active radiation

Поскольку почвенная засуха, как правило, сопряжена с температурным стрессом, то при изучении адаптации растения к засухе необходимо принимать во внимание и температурный фактор. Возможно, что сигналом к закрыванию устьиц служит именно повышение температуры. Известно, что *N. oleander* способен компенсировать влияние температуры на скорость биохимических реакций, таких как фотосинтез и дыхание, путем изменения содержания в листьях

фермента фруктозо-1,6-бисфосфатазы. У олеандра этот фермент – главное лимитирующее звено в углеродном цикле и соответственно главный лимитирующий фактор в температурной компенсации фотосинтеза: при акклимации к низким температурам его количество возрастает, а к высоким – снижается [17; 18]. При отсутствии водного стресса и достаточном освещении, поглощение и восстановление CO₂ на единицу листовой поверхности *N. oleander* ускоряются



с повышением температуры листа вплоть до 36°C (рис. 1D). Пороговым значением температурного оптимума фотосинтеза, превышение которого приводит к ингибированию ферментативной активности и снижению интенсивности фотосинтеза, для *N. oleander* является температура листа 36,5-37°C (см. рис. 1D). На общий итог влияет также зависимость ширины открывания устьиц от увеличения уровня углекислого газа в листьях при повышении температуры воздуха (усиление дыхания и фотодыхания, см. рис. 1D), а также возможный водный дефицит, возникающий в тканях при высоких температурах и низкой влажности воздуха. Это приводит к повышению концентрации абсцизовой кислоты (АБК) и закрыванию устьиц [19]. В оптимальных условиях увлажнения почвы при нелимитирующей скорости фотосинтеза освещении, снижение устьичной проводимости начиналось при повышении температуры листа *N. oleander* до 38-38,5°C. При перегреве продуктивность фотосинтеза резко падает и одновременно высвобождается большое количество CO₂ при повышении интенсивности дыхания (R_{total}), оптимальные температуры которого выше оптимальных температур фотосинтеза. В этих условиях дыхание является поставщиком энергии для репарации поврежденных органелл и клеточных функций. Восходящая кривая дыхания и нисходящая фотосинтеза пересекаются в верхней точке. Верхняя температурная кардинальная точка фотосинтеза, соответствующая условиям, при которых отмечается равновесие между ингибированием нетто-фотосинтеза и повышением скорости дыхания, на рис. 1Г составляет около 42-43°C. Данный температурный максимум нетто-фотосинтеза можно рассматривать как тепловую точку компенсации [20] для *N. oleander*, адаптированного к произрастанию на Южном берегу Крыма. Верхняя температурная граница нетто-фотосинтеза подвержена сезонным и адаптивным изменениям (вызываемым жарой и засухой) [20].

Немаловажную роль в клетках фотосинтезирующих органов растений на свету играет дыхание, а поддержание энергетического баланса между двумя основополагающими процессами – фотосинтезом и дыханием является основой адаптации растений в ответ на воздействие стрессовых факторов [21]. Главная цель механизма регуляции

энергетического баланса – установление при стрессе нового равновесного состояния основных энерготрансформирующих процессов и, соответственно, нового соотношения дыхания и фотосинтеза [22]. Суммарное дыхание (R_{total}) включает фотодыхание (R_{PR}), реакции Мелера, темновое (R_D) или митохондриальное дыхание (гликолиз, цикл Кребса, дыхательная цепь) [23]. На рис. 3 изображен ход интенсивности суммарного дыхания (R_{total}) листьев *N. oleander* и его составляющих (темнового дыхания (R_D) и фотодыхания (R_{PR})) при различных условиях влагообеспеченности.

При отсутствии дефицита влаги в почве (рис. 3А) наблюдалось постепенное увеличение интенсивности темнового дыхания синхронно с нарастанием скорости нетто-фотосинтеза. Анализ кинетических кривых CO₂-газообмена, измеренных после выключения света на интактных листьях растений *N.oleander*, произрастающих в отсутствии стресс-факторов показал, что в фазу активного роста доля суммарного темнового дыхания от гроссфотосинтеза составляет 15-21% (табл. 1). Данные соотношения процессов фотосинтеза и дыхания отражают состояние оптимального энергетического баланса растений *N.oleander*, когда приход (ассимиляция в процессе фотосинтеза) максимизирован, а расход (окисление в процессе дыхания) минимизирован [22]. При достаточном увлажнении почвы и высоких интенсивностях света (более 1500 мкмоль/(м² с)), когда температура листа превышает 38°C, снижение устьичной проводимости затрудняет поступление CO₂, вследствие чего активизируется фотодыхание, в то время как процессы темнового дыхания на свету подавляются (см. рис. 3А). По мнению некоторых авторов, фотодыханию принадлежит особая координирующая роль в регуляции энергетического баланса [21-23]. Предполагается, что фотодыхание регулирует окислительно-восстановительное равновесие в клетке, когда мощности цикла Кальвина недостаточно, чтобы использовать все количество НАДФН и АТФ, образовавшееся в световую фазу фотосинтеза. Расход энергии при фотодыхании предотвращает гиперовосстановление хлоропласта, ведущее к фотоингибированию фотосинтеза [22].

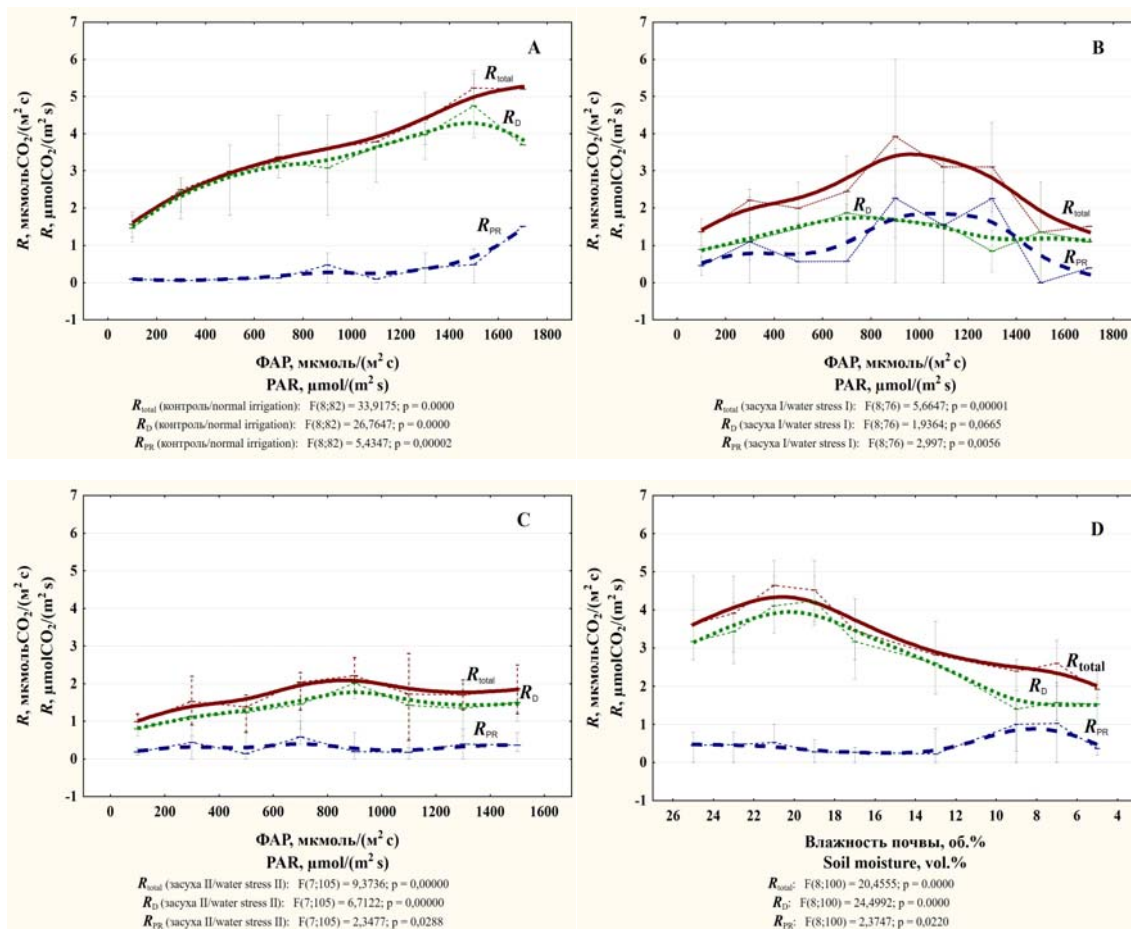


Рис.3. Интенсивность суммарного дыхания (R_{total}) на свету (ФАР) листьев *N.oleander* L. и его составляющих (темнового дыхания (R_D) и фотодыхания (R_{PR})) при различных условиях влагообеспеченности:

A – отсутствие водного стресса (контроль); *B* – умеренная засуха (засуха I);
C – отсутствие в почве доступной влаги (засуха II); *D* – зависимость интенсивности дыхания от увлажнения почвы при световом насыщении

Fig.3. Total respiration rate (R_{total}) and its components (dark respiration rate (R_D) and photorespiration rate (R_{PR})) of *N.oleander* L. leaf in the Light (PAR) under different conditions of soil water content:

A – the absence of water stress (normal irrigation); *B* – water-stress treatments (water stress I);
C – soil water content at level of wilting range (water stress II);
D – respiration rate responses to soil water content under light-saturated condition

По мере уменьшения влаги в почве наблюдалось постепенное снижение дыхания, что характерно для засухоустойчивых видов (рис. 3D). В условиях прогрессирующей почвенной засухи от умеренной к жесткой (снижение влажности почвы с 11 до 7 об.% (с 35 до 20% ПВ)), комплексное воздействие водного дефицита и высоких температур приводило к ингибированию, как фотосинтеза, так и дыхания (рис. 3B). Однако, если ингибирование фотосинтетической активности наблюдалось по всей длине световой кривой, то снижение суммарного дыхания – при интенсивности ФАР более 1000

мкмоль/($\text{m}^2 \cdot \text{s}$). При этом, рост R_{total} происходил за счет увеличения величины фотодыхания (рис. 3B и 3D). На основании исследований был сделан вывод, что фотодыхание является одним из уровней защиты хлоропластов от активных форм кислорода (АФК) [22; 24]. Засуха и высокие температуры вызывают закрытие устьиц, что ограничивает поступление CO_2 в хлоропласт, тем самым активируя оксигеназную функцию Рубиско и, впоследствии, фотодыхание. Для многих растений была описана прямая зависимость между активизацией фотодыхания и толерантностью к абиотическому



стрессу (засухе, солевому стрессу, высоким интенсивностям освещения, высоким температурам и др.) [21-24]. Анализируя данные на рис. 3А, 3В и 3D, можно предположить, что между фотодыханием и митохондриальным дыханием на свету поддерживается определенный баланс, при подавлении фотодыхания может усиливаться митохондриальное дыхание.

При снижении влажности почвы в корнеобитаемом слое до уровня мертвого запаса, дыхание листьев слабее реагировало на освещенность и температуру, рост практически прекратился, энергетические процессы переключались на поддержание целостности растения и репарацию повреждений (рис. 3С).

Для оценки адаптационных затрат *N.oleander* при водном стрессе были использованы интенсивность grossфотосинтеза (истинного фотосинтеза) и суммарного темнового дыхания. Доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза (R_{total}/Pg) является интегральным показателем энергетического баланса целого растения и согласованности основных физиологических процессов – фотосинтеза, дыхания, транспорта ассимилятов, роста и т.д. [22]. Показано, что при выращивании растения в оптимальных условиях данное соотношение достаточно консервативно и видонеспецифично [22; 25]. Известно, что даже небольшое отклонение внешних условий от оптимальных влечет за собой изменение R_{total}/Pg , как правило в сторону увеличения соотношения в результате возникновения дополнительных дыхательных затрат на адаптацию растений (R_a), возрастания диссипативных процессов или снижения grossфотосинтеза [22; 25]. Именно фотосинтез и дыхание являются главными продуцентами АФК, которые, накапливаясь в избыточном количестве, сигнализируют о дисбалансе R_{total}/Pg , запуская процессы антиоксидантной защиты которые в свою очередь способствуют установлению баланса между дыханием и фотосинтезом [21-23; 25; 26]. Данное соотношение при стрессе, как правило, возрастает за счет увеличения суммарного дыхания на величину R_a (адаптационная составляющая дыхания), причем эта величина более значительна у менее устойчивых к данному конкретному стрессу вида растений [22; 25]. Новое соотношение R_{total}/Pg , согласно принципу энергетического минимума [27], имеет мини-

мально возможное в данных условиях значение [22].

В ходе проведенных экспериментов было установлено, что на первом этапе стрессового воздействия 7-дневной прогрессирующей почвенной засухи при снижении влажности почвы с 25 до 11об.% (с 70 до 35% ПВ) в листьях *N. oleander* сохранялась сбалансированность физиологических процессов фотосинтеза и дыхания (см. табл.), что характерно для устойчивых к засухе видов. По мере нарастания комплексного воздействия жесткого водного и теплового стресса доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза возрастала на 8-9-е сутки на 26%, по сравнению с контролем (см. табл. 1), при параллельном снижении неттофотосинтеза и транспирации вследствие закрывания устьиц. Закрывание устьиц является первой и наиболее быстрой реакцией при обезвоживании, позволяющей уменьшить потерю воды. На третьи сутки после прекращения поступления из почвы воды и элементов питания показатель R_{total}/Pg увеличился до 50%, что на наш взгляд является защитной реакцией на обезвоживание. Значительные затраты энергии на адаптационные процессы (адаптационная составляющая дыхания достигала 66%) и ослабление фотосинтетических, привели к подавлению роста. Энергетические процессы переключились на поддержание целостности растения и репарацию повреждений. При возобновлении полива растений олеандра полное восстановление интенсивности фотосинтетического газообмена, снизившегося почти до нуля под влиянием засухи, и снижение доли дыхательных затрат от истинного фотосинтеза до уровня контроля, наблюдалось через двое суток. Полученные соотношения процессов фотосинтеза и дыхания, определяющих материальный и энергетический баланс системы, отражают закономерности количественной организации целого растения в оптимальных условиях и под воздействием данного стресса [22].

Для различных видов растений (засухоустойчивых или влаголюбивых) оптимальное значение влажности почвы может варьировать в достаточно широких пределах. Кроме того, для одного и того же вида растения в разные фазы его развития этот показатель также может различаться. Известно, что фотосинтез является одним из основополагающих процессов продуктивно-

сти растений, чутко реагирующим на изменения внешней среды, и его величина, в первом приближении, отражает баланс углерода листа на свету. Таким образом, интенсивность факторов, обеспечивающих достижение оптимума нетто-фотосинтеза интактных растений, можно рассматривать как экологический оптимум исследуемого генотипа [16]. Учитывая широкое распространение *N. oleander* в культуре в качестве декоративного растения, кроме описанных выше пороговых значений экологических факторов, лимитирующих скорость нетто-фотосинтеза *N. oleander* в фазу летнего активного роста, нами были определены и зоны эколого-физиологического оптимума CO_2 -газообмена (рис. 4А, В). За зону оптимума принимаются условия среды, обеспечивающие интенсивность газообмена выше

90% от максимального, к ней примыкают зоны закаливания [20].

Определение эколого-физиологической характеристики нетто-фотосинтеза *Nerium oleander* L. показало, что условия окружающей среды, обеспечивающие максимальную скорость поглощения CO_2 в фазу летнего активного роста следующие: влажность почвы – 22об.% (63% ПВ), температура листа – 33°C при интенсивности фотосинтетически активной радиации 1200-1300 мкмоль/(м² с). Зона оптимальных температур для видимого фотосинтеза находится в пределах 23-36,5°C при влажности почвы 16-26об.% (45-75% ПВ) и ФАР 850-1600 мкмоль/(м² с). В этом диапазоне максимальная скорость видимого поглощения CO_2 листьев достигала 23-28 мкмоль CO_2 /(м² с) при средней 16-18 мкмоль CO_2 /(м² с).

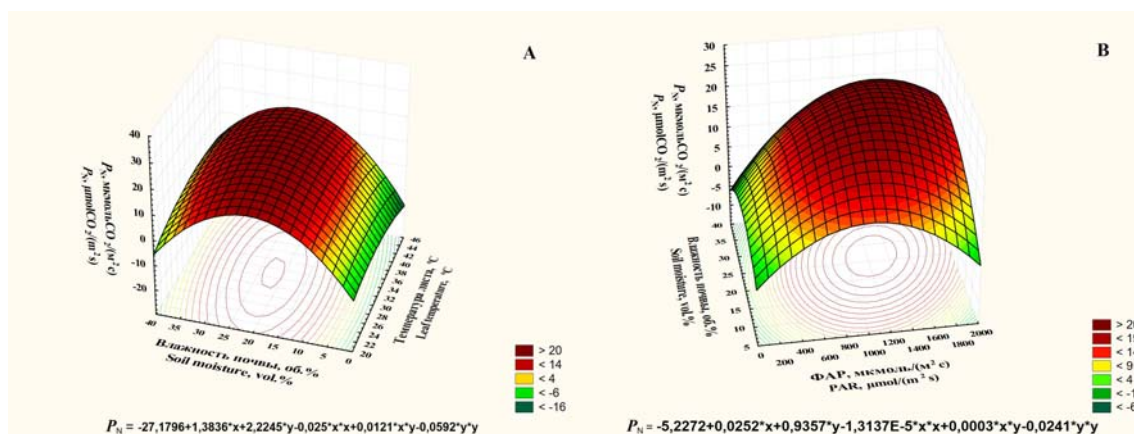


Рис.4. Зависимость скорости нетто-фотосинтеза (P_N) *Nerium oleander* L. от температуры листа и увлажнения почвы (А); освещенности (ФАР) и увлажнения почвы (В)

Fig.4. Dependence of the net photosynthesis rate (P_N) *Nerium oleander* L. from leaf temperature and soil moisture (А); light intensity (PAR) and soil moisture (В)

Пороговые значения экологических факторов среды, лимитирующие скорость нетто-фотосинтеза растений *Nerium oleander* L. в фазу летнего активного роста на Южном берегу Крыма:

1. недостаток почвенной влаги – снижение влажности почвы до 17,5об.% (50% ПВ);
2. избыток почвенной влаги – влажность почвы выше 30об.% (85% ПВ);
3. начало развития в растении водного дефицита и ингибирования фотосинтеза – снижение влажности почвы до 11об.% (30% ПВ);
4. температурный оптимум фотосинтеза, превышение которого приводит к ингибиро-

ванию ферментативной активности и снижению интенсивности фотосинтеза – температура листа 36,5-37°C;

5. ингибирование роста, снижение тургора верхушечных молодых листьев – снижение влажности почвы до 6об.% (15% ПВ) и ниже;

6. полное закрытие устьиц – 7об.% (22% ПВ);

7. глубокое завядание – влажность почвы на уровне мертвого запаса (2-4об.% или 6-11% ПВ) более 12 часов;

8. нарушения синтеза хлорофилла, пожелтение нижних старых листьев – влаж-



ность почвы на уровне мертвого запаса (2-4об.% или 6-11% ПВ) более 24 часов;

9. периодическое полное ингибирование фотосинтеза – влажность почвы на уровне мертвого запаса (2-4об.% или 6-11% ПВ) более 24 часов, температура листа выше 37°C, ФАР более 1300-1700 мкмоль/(м² с);

10. дегидратации тканей верхних листьев – влажность почвы на уровне мертвого запаса (2-4об.% или 6-11% ПВ) более 48 часов;

11. пожелтение первых нижних молодых листьев, опадание старых листьев – влажность почвы на уровне мертвого запаса (2-4об.% или 6-11% ПВ) более 48 часов;

12. восстановление тургора после полива – через 1,5-2 часа;

13. полное восстановление интенсивности фотосинтетического газообмена после полива – через 48 часов;

14. снижение устьичной проводимости при оптимальном увлажнении – повышение температуры листа выше 38-38,5°C;

15. температурный максимум нетто-фотосинтеза (тепловая точка компенсации) – 42-43°C;

16. доля суммарного темнового дыхания от grossфотосинтеза в отсутствие стресс-факторов – 15-21%;

17. доля суммарного темнового дыхания от grossфотосинтеза при сильном водном стрессе – 50%;

18. адаптационная составляющая дыхания при сильном водном стрессе – 66%;

19. восстановление энергетического баланса между фотосинтезом и дыханием после сильного водного стресса – 48 часов.

Раскрытие механизмов функционирования листьев в зависимости от воздействия окружающей среды, обеспечивает основу для экологической оценки физиологии вечнозеленых видов и возможности выбора агротехники.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате исследований выявлены генотипические особенности растений *N. oleander* в поддержании оптимального, в соответствии с условиями среды, водного баланса.

Изучен экофизиологический ответ на водный дефицит, получена информация о влиянии интенсивности и длительности водного стресса на декоративные качества растения. Получены количественные величины оптимальных и пороговых значений экологических факторов, лимитирующих скорость нетто-фотосинтеза *N. oleander* в фазу летнего активного роста. Эти результаты могут быть полезны для оптимизации управления орошением, особенно при выращивании саженцев и высадке их в открытый грунт, когда важно знать, сколько времени растение в состоянии сохранять свои декоративные качества и выдержать без полива.

Содержание влаги в почве 11-12об.% (35% ПВ) является для *N.oleander* порого-

вым значением, при котором проявляется защитная реакция растения на водный дефицит: резко снижаются показатели водного обмена, и возрастает продуктивность транспирации. Первая и наиболее быстрая реакция *N.oleander* при обезвоживании, позволяющая уменьшить потерю воды – закрывание устьиц.

Олеандр обладает в высокой степени способностью переносить обезвоживание и состояние длительного завядания. Однако одной из специфических приспособительных реакций к водному стрессу, характерных для *N.oleander* при комплексном воздействии в условиях экстремальной засухи водного дефицита, интенсивного света и перегрева является ускоренное старение, пожелтение и сбрасывание, не только старых, но и молодых листьев, что в условиях культуры приводит к потере декоративных качеств. Регенерация и рост пазушных почек происходят на следующий год.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Малеева О.Ф. Никитский сад при Стевене (1812-1824 гг.) // Записки Никитского ботанического сада. 1931. Т. 17. N1. С. 25-28.
2. Лейба В.Г., Карпун Ю.Н. Культура олеандра в Абхазии // Субтропическое и декоративное садоводство. 2008. Т. 41. С. 93-100.

3. Спотарь Е.Н. Особенности омолаживающей обрезки сортов олеандра на Южном берегу Крыма // Бюллетень ГНБС. 2015. Вып. 116. С. 58-66.
4. Lenzi A., Pittas L., Martinelli T., Lombardi P., Tesi R. Response to water stress of some oleander cultivars suitable for pot plant production // Scientia Horticul-



- turae. 2009. Vol. 122. P. 426–431. DOI: 10.1016/j.scienta.2009.05.022
5. Мамедов Т.С., Гюльмамедова Ш.А. Перспективные декоративные растения для создания композиций на Апшероне // ScienceRise. Biological science. 2016. N2. С. 34–40. URL: http://nbuv.gov.ua/UJRN/texcsrb_2016_2_7. (дата обращения 20.06.2017)
6. Lombardi P., Lenzi A., Tesi R. Cultivar di oleandro (*Nerium oleander* L.) a taglia contenuta per vasi fioriti // Colture Protette. 2003. Vol. 4. P. 75–80.
7. Ильницкий О.А., Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ковалев М.С., Паштецкий А.В. Зависимость засухоустойчивости *Nerium oleander* L. от факторов внешней среды в условиях Южного берега Крыма // Сборник научных трудов ГНБС. Ялта, 2016. Т. 142. С. 139–149.
8. Meleti-Chistou M.-S., Rhizopoulou S. Leaf functional traits of four evergreen species growing in Mediterranean environmental conditions // Acta Physiologiae Plantarum. 2017. Vol. 39, N1. P. 34–46. DOI: 10.1007/s11738-016-2330-4
9. Molisch H., Fulling E.H. The longevity of plants (Die Lebensdauer der Pflanze). Translator: New York. The Science Press Printing Company. Lancaster, Pennsylvania, USA, 1938. 226 p.
10. Васфилов С.П. Влияние параметров фотосинтеза на продолжительность жизни листа // Журнал общей биологии. 2015. Т. 76. Вып. 3. С. 225–243.
11. Chaves M.M., Maroco J.P., Pereira J.S. Understanding plant response to drought: from genes to the whole plant // Functional Plant Biology. 2003. Vol. 30, iss. 3. P. 239–264. doi: 10.1071/FP02076
12. Gollan T., Turner N.C., Schulze E.D. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. III. In the sclerophyllous woody species *Nerium oleander* L. // Oecologia. 1985. Vol. 65. Iss. 3. P. 356–362.
13. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. Москва: Наука, 1982. 280 с.
14. Мао Ц., Дзянь Х., Ванг Ю., Цзю Ю., Воронин П.Ю. Водный обмен листа березы и лиственницы и их устойчивость к кратковременной и длительной почвенной засухе // Физиология растений. 2004. Т. 51, N5. С. 773–777.
15. Балаур Н.С., Воронцов В.А., Клейман Э.И., Тон Ю.Д. Новая технология мониторинга CO₂-обмена у растений // Физиология растений. 2009. Т. 56. N3. С. 466–470.
16. Дроздов С.Н., Холопцева Е.С. Возможности использования многофакторного эксперимента в исследовании эколого-физиологических характеристик растений // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2013. N2 (131). С. 11–15.
17. Badger M.R., Björkman O., Armond P.A. An analysis of photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants: temperature acclimation in the desert evergreen. *Nerium oleander* L. // Plant, Cell & Environ. 1982. vol. 5, iss. 1. P. 85–99. DOI: 10.1111/1365-3040.ep11587620
18. Yamori W., Noguchi K., Kashino Y., Terashima I. The Role of Electron Transport in Determining the Temperature Dependence of the Photosynthetic Rate in Spinach Leaves Grown at Contrasting Temperatures // Plant Cell Physiol. 2008. Vol. 49. Iss. 4. P. 583–591. doi: 10.1093/pcp/pcn030
19. Medrano H., Escalona J.M., Bota J., Gulias J., Flexas J. Regulation of Photosynthesis of C₃ Plants in Response to Progressive Drought: Stomatal Conductance as a Reference Parameter // Annals of Botany. 2002. Vol. 89, iss.7. P. 895–905. doi: 10.1093/aob/mcf079
20. Лархер В. Экология растений. Москва: Мир, 1978. 184 с.
21. Гармаш Е.В. Митохондриальное дыхание фотосинтезирующей клетки // Физиология растений. 2016. Т. 63, N1. С. 17–30. doi: 10.7868/S001533031506007X
22. Рахманкулова З.Ф. Уровни регуляции энергетического обмена в растениях // Вестник Башкирского университета. 2009. Т. 14. N3-1. С. 1141–1154.
23. Hurry V., Igamberdiev A.U., Keerberg O., Parnik T., Atkin O., Zaragoza-Castells J., Gardestrom P. Respiration in Photosynthetic Cells: Gas Exchange Components, Interactions with Photorespiration and the Operation of Mitochondria in the Light. In Plant Respiration: From Cell to Ecosystem (eds. H. Lambers and M. Ribas-Carbo). Berlin: Springer-Verlag, 2005. pp. 43–61.
24. Betti M., Bauwe H., Busch F.A., Fernie A.R., Keech O., Levey M., Ort D.R., Parry M.A.J., Sage R., Timm S., Walker B., Weber A.P.M. Manipulating photorespiration to increase plant productivity: recent advances and perspectives for crop improvement // Journal of Experimental Botany. 2016. Vol. 67. N10. P. 2977–2988. DOI: 10.1093/jxb/erw076
25. Рахманкулова З.Ф. Энергетический баланс целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. N 3. С. 239–248.
26. Li J., Hu J. Using Co-Expression Analysis and Stress-Based Screens to Uncover Arabidopsis Peroxisomal Proteins Involved in Drought Response // PLoS One. 2015. Vol. 10 N9. e0137762. DOI:10.1371/journal.pone.0137762. URL: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0137762&type=printable> (дата обращения: 20.06.2017).
27. Agius S.C., Bykova N.V., Igamberdiev A.U., Moller I.M. The internal rotenone-insensitive NADPH dehydrogenase contributes to malate oxidation by potato tuber and pea leaf mitochondria // Physiologia Plantarum. 1998. Vol. 104. Iss. 3. P. 329–336.



REFERENCES

1. Maleeva O.F. Nikita Gardens in the time of Steven (1812-1824 yrs.). *Zapiski Nikitskogo botanicheskogo sada* [Notes of Nikita Botanical Gardens]. 1931, vol. 17, no. 1, pp. 25–28. (In Russian)
2. Leyba V.G., Karpun Yu.N. *Nerium oleander* culture at the Abkhazian. *Subtropicheskoye i dekorativnoye sadovodstvo* [Subtropical and ornamental plants]. 2008, vol. 41, pp. 93–100. (In Russian)
3. Spotar E.N. Regenerative pruning peculiarities of *Nerium oleander* cultivars within South Coast of the Crimea. *Byulleten' GNBS* [Bulletin SNBG]. 2015, iss. 116, pp. 58–66. (In Russian)
4. Lenzi A., Pittas L., Martinelli T., Lombardi P., Tesi R. Response to water stress of some oleander cultivars suitable for pot plant production. *Scientia Horticulturae*, 2009, vol. 122, pp. 426–431. DOI: 10.1016/j.scienta.2009.05.022
5. Mamedov T.S., Gylmamedova Sh.A. Perspective plants in using of creating compositions in Absheron. *ScienceRise. Biological science*, 2016, no. 2, pp. 34–40. (In Russian) Available at: http://nbuv.gov.ua/UJRN/texcsrb_2016_2_7. (accessed 20.06.2017)
6. Lombardi P., Lenzi A., Tesi R. Cultivar di oleandro (*Nerium oleander* L.) a taglia contenuta per vasi fioriti. *Culture Protette*. 2003, vol. 4, pp. 75–80.
7. Initsky O.A., Plugatar YU.V., Korsakova S.P., Kovalyov M.S., Pashtetsky A.V. Correlation between drought resistance of *Nerium Oleander* L. and environmental factors under conditions of South coast of the Crimea. In: *Sbornik nauchnykh trudov GNBS* [Works of the State Nikita Botanical Gardens]. Yalta, 2016, vol. 142, pp. 139–149. (In Russian)
8. Meletiou-Christou M.-S., Rhizopoulou S. Leaf functional traits of four evergreen species growing in Mediterranean environmental conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2017, vol. 39, no. 1, pp. 34–46. DOI: 10.1007/s11738-016-2330-4
9. Molisch H., Fulling E. H. The longevity of plants (*Die Lebensdauer der Pflanze*). Translator, New York. The Science Press Printing Company. Lancaster, Pennsylvania, USA, 1938, 226 p.
10. Vasilov S.P. Influence of photosynthetic parameters on leaf longevity. *Zhurnal Obshchei Biologii* [Biology Bulletin Reviews]. 2015, vol. 76, iss. 3, pp. 225–243. (In Russian)
11. Chaves M.M., Maroco J.P., Pereira J.S. Understanding plant response to drought: from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 2003, vol. 30, iss. 3, pp. 239–264. doi: 10.1071/FP02076
12. Gollan T., Turner N.C., Schulze E.D. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. III. In the sclerophyllous woody species *Nerium oleander* L. *Oecologia*. 1985, vol. 65, iss. 3, pp. 356–62.
13. Genkel P.A. *Fiziologiya zharo- i zasukhoustoychivosti rasteniy* [Physiology of plant high temperature and drought resistance]. Moscow, Nauka Publ., 1982, 280 p. (In Russian)
14. Mao Z., Jiang H., Wang Yu., Zu Yu., Voronin P.Yu. Water Balance of Birch and Larch Leaves and Their Resistance to Short and Progressive Soil Drought. *Fiziologiya Rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2004, vol. 51, no. 5, pp. 773–777. (In Russian)
15. Balaur N.S., Vorontsov V.A., Kleiman E.I., Ton Yu.D., Novel technique for component monitoring of CO₂ exchange in plants. *Fiziologiya Rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2009, vol. 56, no. 3, pp. 466–470. (In Russian)
16. Drozdov S.N., Kholoptseva E.S. Possibility of using multifactor experiments in study of plants' ecological and physiological characteristics. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2013, no. 2 (131), pp. 11–15. (In Russian)
17. Badger M.R., Björkman O., Armond P.A. An analysis of photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants: temperature acclimation in the desert evergreen. *Nerium oleander* L. *Plant, Cell & Environ*, 1982, vol. 5, iss. 1, pp. 85–99. doi: 10.1111/1365-3040.ep11587620
18. Yamori W., Noguchi K., Kashino Y., Terashima I. The Role of Electron Transport in Determining the Temperature Dependence of the Photosynthetic Rate in Spinach Leaves Grown at Contrasting Temperatures. *Plant Cell Physiol*, 2008, vol. 49, no. 4, pp. 583–591. doi: 10.1093/pcp/pcn030
19. Medrano H., Escalona J.M., Bota J., Gulias J., Flexas J. Regulation of Photosynthesis of C3 Plants in Response to Progressive Drought: Stomatal Conductance as a Reference Parameter. *Annals of Botany*, 2002, vol. 89, iss. 7, pp. 895–905. doi: 10.1093/aob/mcf079
20. Larcher W. *Ekologiya rasteniy* [Plant ecology]. Moscow, Mir Publ., 1978, 184 p. (In Russian)
21. Garmash E.V. Mitochondrial respiration of the photosynthesizing cell. *Fiziologiya Rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2016, vol. 63, no. 1, pp. 17–30. DOI: 10.7868/S001533031506007X (In Russian)
22. Rahmankulova Z.F. Levels of energy metabolism regulation in plants. *Vestnik Bashkirskogo universiteta* [Bulletin of Bashkir University]. 2009, vol. 14, no. 3-1, pp. 1141–1154. (In Russian)
23. Hurry V., Igamberdiev A.U., Keerberg O., Parnik T., Atkin O., Zaragoza-Castells J., Gardestrom P. Respiration in Photosynthetic Cells: Gas Exchange Components, Interactions with Photorespiration and the Operation of Mitochondria in the Light. In *Plant Respiration: From Cell to Ecosystem* (eds. H. Lambers and M. Ribas-Carbo). Berlin, Springer-Verlag, 2005. pp. 43–61.
24. Betti M., Bauwe H., Busch F.A., Fernie A.R., Keech O., Levey M., Ort D.R., Parry M.A.J., Sage R., Timm S., Walker B., Weber A.P.M. Manipulating photorespiration to increase plant productivity: recent advances and



perspectives for crop improvement. *Journal of Experimental Botany*, 2016, vol. 67, no. 10, pp. 2977–2988. doi: 10.1093/jxb/erw076

25. Rahmankulova Z.F. Energy balance of a plant under normal and unfavourable conditions. *Zhurnal obshchey biologii* [Biology Bulletin Reviews]. 2002, vol. 63, no. 3, pp. 239–248. (In Russian)

26. Li J., Hu J. Using Co-Expression Analysis and Stress-Based Screens to Uncover Arabidopsis Peroxisomal Proteins Involved in Drought Response. *PLoS*

One, 2015, vol. 10, no. 9, e0137762. doi:10.1371/journal.pone.0137762. Available at: <http://journals.plos.org/plosone/article/file?id=10.1371/journal.pone.0137762&type=printable>. (accessed 20.06.2017).

27. Agius S.C., Bykova N.V., Igamberdiev A.U., Moller I.M. The internal rotenone-insensitive NADPH dehydrogenase contributes to malate oxidation by potato tuber and pea leaf mitochondria. *Physiologia Plantarum*. 1998, vol. 104, iss. 3, pp. 329–336.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Принадлежность к организации

Светлана П. Корсакова* – к.б.н., с.н.с. лаборатории фитомониторинга, ФГБУ науки «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр» РАН, тел. +7(978)0204271, 298648, пгт. Никита, г. Ялта, Республика Крым, Россия, e-mail: korsakova2002@mail.ru

Юрий В. Плугатарь – д.с.-х. наук, чл.-корр. РАН, зав. отделом дендрологии, цветоводства и ландшафтной архитектуры, ФГБУ науки «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр» РАН, г. Ялта, Россия.

Олег А. Ильницкий – д.б.н., зав. лабораторией фитомониторинга, ФГБУ науки «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр» РАН, г. Ялта, Россия.

Эмиль И. Клейман – к.б.н., Bio Instruments S.R.L., MD-2002, г. Кишинев, Республика Молдова.

Критерии авторства

Светлана П. Корсакова обработала материал, проанализировала полученные данные, написала рукопись; Юрий В. Плугатарь, Олег А. Ильницкий, Эмиль И. Клейман проанализировали полученные данные, проверили рукопись до подачи в редакцию. Все авторы в равной степени несут ответственность за плагиат и самоплагиат.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила 21.08.2017

Принята в печать 18.12.2017

AUTHORS INFORMATION

Affiliations

Svetlana P. Korsakova* – Ph.D. of biology, Senior Research Scientist of the Laboratory phytomonitoring, Nikitsky Botanical Gardens Federal State Budget Institution of Science «The Order of the Red Banner Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center RAS», +7(978)0204271, 298648, urban vil. Nikita, Yalta, The Republic of Crimea, Russia, e-mail: korsakova2002@mail.ru

Yuriy V. Plugatar – Doctor of Agricultural Sciences, Corresponding Member of RAS, Head of the Department Dendrology, Floriculture and Landscape Architecture, Nikitsky Botanical Gardens Federal State Budget Institution of Science «The Order of the Red Banner Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center RAS», Yalta, Russia.

Oleg A. Ilitsky – Doctor of Biological Sciences, Head of the Laboratory phytomonitoring, Nikitsky Botanical Gardens Federal State Budget Institution of Science «The Order of the Red Banner Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center RAS», Yalta, Russia.

Emil I. Kleiman – Ph.D. of biology (Candidate of Biological Sciences), Bio Instruments S.R.L., MD-2002, Kishinev, Republic of Moldova.

Contribution

Svetlana P. Korsakova processed material, analyzed the data obtained, wrote the manuscript; Yuriy V. Plugatar, Oleg A. Ilitsky, Emil I. Kleiman analyzed the data obtained, checked the manuscript before submission to the editor. All authors are equally responsible for avoiding the plagiarism, self-plagiarism or any other unethical issues.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Received 21.08.2017

Accepted for publication 18.12.2017