

УДК 582.475:58.032(292.471)

Особенности водного обмена *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* в условиях прогрессирующей почвенной засухи Южного берега Крыма

Ильницкий О. А., Паштецкий А. В., Плугатарь Ю. В.

Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Ялта, Республика Крым, Россия
pashteckiy@gmail.com

Изучена экофизиологическая реакция *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmbое на воздействие прогрессирующей почвенной засухи, определены зоны оптимума и пороговые значения влажности почвы, температуры и освещенности, ограничивающие фотосинтез и транспирацию данного вида в условиях Южного берега Крыма. Выявлены генотипические особенности *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* для поддержания оптимального в соответствии с условиями среды водного баланса. Найдены оптимумы исследуемых параметров: влажности почвы 55–70 % НВ, освещенности 500–1000 мкмоль/(м²с), видимого фотосинтеза 10–12 мкмоль/(м²с). Изучен экофизиологический ответ растений на водный дефицит, получена информация о влиянии его интенсивности и длительности. В результате глубокой засухи видимый фотосинтез снижается от 10–12 мкмоль/(м²с) при влажности почвы 56–58 % НВ до 0,31 мкмоль/(м²с), и равен суммарному дыханию при влажности почвы 21–22 % НВ. Доля суммарного дыхания от гроссфотосинтеза при сильном водном стрессе составляет 64–65 %, в отсутствие стресс-факторов – 25–30 %. После жесткой засухи и двух поливов для восстановления исследуемых параметров до исходных значений потребовалось примерно двое суток. Начало восстановления тургора после полива наступает через 1,5–2 ч. Найден температурный максимум нетто-фотосинтеза, который можно рассматривать как тепловую точку компенсации, и он равен 37 °С. При интродукции данного вида в разные регионы, результаты проведенных исследований позволяют сравнить полученные нами гидротермальные характеристики с климатическими условиями конкретного региона и оценить возможности его выращивания.

Ключевые слова: *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*, интенсивность видимого фотосинтеза, температурно-световые оптимумы, эколого-физиологическая характеристика.

ВВЕДЕНИЕ

Особенности климата Южного берега Крыма (ЮБК), являющимся регионом сухих субтропиков, позволяют сохранять естественную растительность, закладывать новые и реконструировать существующие зеленые насаждения, находящиеся в условиях микроклимата, формируемого окружающей средой (Анненков и др., 1984).

При подборе таких видов растений необходимо изучение различных процессов жизнедеятельности в условиях их произрастания.

Целью работы было исследование зависимостей интенсивности фотосинтеза *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmbое от основных факторов внешней среды при воздействии прогрессирующей почвенной засухи, позволяющих определить оптимальные и ограничивающие условия их произрастания (Плугатарь и др., 2015).

Скорость фотосинтеза быстро реагирует на изменение внешних условий и отражает состояние растения на всех стадиях онтогенеза. Считается, что максимально возможная величина скорости фотосинтеза генетически детерминирована (Meletiου-Christou, Rhizoroulou, 2017). Полученные результаты исследований позволяют интерпретировать их как потенциальную эколого-физиологическую характеристику изучаемого вида.

Известно мало работ по изучению реакции данного вида на сезонные изменения климата в условиях Крыма и юга Украины (Korshikov et al., 2004; Korshikov et al., 2011) и толерантности их к летней засухе, а также у растений произрастающих в Средиземноморском

регионе сухих субтропиков, в том числе и на различных видах и подвидах сосны черной *Pinus nigra* subsp.

Сосна чёрная *Pinus nigra* subsp. *laricio* занимают собой значительную часть площади лесов ($3,5 \times 10^6$ га) в Средиземноморском регионе, от Марокко до Турции. Для исследования сезонного функционирования и толерантности к летней засухе (университет Корсики – Франция), провели полевые исследования на данном виде в естественном горном сосновом лесу (Lara et al., 2017). В ответ на летнюю засуху, наблюдается снижение газообмена и ксилемного потока, которое регулируется устьичной проводимостью. В то же время увеличивается эффективность использования воды и снижение ограничения проводимости мезофилла. Такая реакция на летнюю засуху показывает, возможности *Pinus nigra* subsp. *laricio* пройти физиологическую адаптацию к изменению климата. В бассейне Средиземного моря, количество осадков, как ожидается, снизится более чем на 25–30 % к концу 21-го века, вероятно, сопровождаясь повышением на 4–5 °С среднегодовых температур (Giorgi, Lionello, 2008).

Кроме того, эти результаты служат важной основой для дальнейшего понимания экофизиологических ответов на изменяющиеся факторы окружающей среды.

Исследования по изучению потоков углерода от листовой поверхности до ландшафтного уровня в условиях засухи (Sperlich et al., 2015) проводились в парке Коллсерола, (Барселона, Испания) на различных видах, в том числе и на сосне алеппской (*Pinus halepensis* Mill.). Авторы изучали зависимость сезонной акклиматизации фотосинтеза и морфологии в освещенных солнцем и затененных листьях в естественных условиях. Сильная засуха индуцировала раннее старение листьев и при этом значительно увеличилась масса листа на единицу площади. Затемненные листья (хвоя) имели более низкие фотосинтезирующие потенциалы и не смогли смягчить негативные последствия в периоды стресса. Проведенные исследования объясняют реакцию растительности на абиотические стрессы и обладают большим потенциалом для снижения неопределенности в наземных биосферных моделях, особенно в условиях засухи.

Для разработки научных основ выращивания саженцев и изучения влияния интенсивности светового излучения на фотосинтетические характеристики и эффективность водопользования *Pinus tabulaeformis* (родина – бассейн Средиземного моря, Китай) была проведена серия опытов в полузасушливой области на опытной станции Пекинского лесотехнического университета (Zhang et al., 2007).

Результаты исследований показали, что интенсивность видимого фотосинтеза и транспирации при возрастании освещенности увеличивались, однако из-за нехватки воды в почве, устьичная проводимость уменьшается и может создать защитный механизм для предотвращения большего потребления воды и газообмена листьев.

Показано, что саженцы *Pinus tabulaeformis* особенно страдают от сильного света, приводящего к сдерживанию роста. Полученные результаты исследований позволили разработать научные основы выращивания саженцев для регионов с экстремальными факторами внешней среды.

Цель настоящей работы – изучение экофизиологической реакции *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* на воздействие прогрессирующей почвенной засухи, определение зоны оптимума и пороговых значений влажности почвы, температуры и освещенности, лимитирующих фотосинтез вида на ЮБК.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сосна крымская (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana*) Средиземноморский горный, доминирующий вид. Ареал растения включает Крым, главным образом южный склон Яйлы, юг Украины и Кавказ (Korshikov et al., 2004, 2011). Дерево высотой 20–30 (до 45) м. Крона широкая, пирамидальная, у более старых деревьев плоская, зонтикообразная. Ветви горизонтальные, с загнутыми вверх побегами. Кора чёрная или тёмно-бурая, глубоко-бороздчатая, в верхней части ствола красноватая. Молодые побеги жёлто-бурые, блестящие.

Почки крупные с прямыми, не отогнутыми чешуями, хвоя тёмно-зелёная, плотная, несколько изогнутая, длиной 8–12 см, шириной 1,6–2,1 мм. «Пылит» сосна крымская в начале мая. Шишки крупные, с коричневыми лоснящимися щитками. Семена темно-серые, крапчатые, матовые, крупнее, чем у сосны обыкновенной. Шишки созревают в августе – сентябре на третьем году вегетации. В ареале, в основном, произрастает на каменистых почвах, содержащих известь. Хорошо растёт на суглинистых и глинисто-известняковых почвах. Сосна крымская очень светолюбива и относительно влаголюбива. Хорошо развивается как в нижнем, так и среднегорном и верхнем лесном поясе на высотах 500–900 м над уровнем моря. На высотах выше 700 м, в условиях, с повышенной влажностью и более частыми осадками в виде дождя и снега, крымская сосна имеет наиболее интенсивный прирост, и формирует сомкнутые древостои (Korshikov et al., 2011).

Исследования проводились в условиях теплицы на территории центрального отделения Никитского ботанического сада (участок «Лавровое»). Растения – саженцы 3–4 лет, выращенные из черенков. Время проведения опытов: апрель – ноябрь 2017–2018 годы.

Для непрерывной автоматической регистрации газообмена интактных листьев (хвои), роста растений и водного баланса использовали монитор фотосинтеза РТМ-48А и фитомонитор РМ-11z (Ильницкий и др., 2018). Система монитора РТМ-48А оснащена четырьмя листовыми камерами, подключенными к монитору. Рабочая зона стандартной камеры LC-4В составляет 20 см² и применима для самых разных листьев. Датчик температуры дополнительно установлен в камере LC-4В для измерения устьичной проводимости листа. Измерение суммарной скорости фотосинтеза в верхней части побега на хвое первого года вегетации проводили каждые 15–20 минут. Естественная концентрация CO₂ в воздухе равнялась, примерно, 0,04 %. Для характеристики газообмена листьев использовали значения видимого фотосинтеза (P_n, мкмоль/(м²с)) и устьичной проводимости (g_s, мм/с) в диапазоне фотосинтетического активного излучения (I) от 0 до 2000 мкмоль/(м²с). Фотосинтетически активную радиацию и другие параметры окружающей среды: температуру и влажность воздуха измеряли датчиками метео-модуля РТН-48, подключенными к цифровому входу системы РТМ-48А. Температуру хвои – датчиком LT-1P, влажность почвы – датчиком SMS-5P, подключенными к аналоговым входам РТМ-48А.

Статистическую обработку 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 уровне значимости P ≤ 0,05.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для изучения динамики интенсивности нетто фотосинтеза – *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* и основных факторов внешней среды была проведена серия опытов в тепличных условиях, что позволило определить оптимальные и ограничивающие условия произрастания данного вида. Результаты исследований позволяют получить ряд экологических и физиологических характеристик жизнедеятельности данного вида в условиях его произрастания.

В наших исследованиях в начале опыта при влажности почвы (W_п) в сосудах 20–22 % (56–58 % НВ) наблюдали стабильный суточный газообмен (рис. 1а), и различия между опытными и контрольными растениями видимым фотосинтезом были незначительными P_{n1}, P_{n2}=10–12 мкмоль/(м²с). После прекращения полива опытных растений вследствие интенсивной эвапотранспирации содержание влаги в почве быстро уменьшалось. При снижении влажности почвы до значения 17–18 % (48–50 % НВ) значения видимого фотосинтеза между опытными и контрольными растениями составляли соответственно 9,5 и 10,5 мкмоль/м²с и почти не различались (рис. 1б). Дальнейшее снижение влажности почвы до 7–9 % (18–20 % НВ) привело к резкому уменьшению скорости видимого фотосинтеза – практически до нуля (рис. 1б).

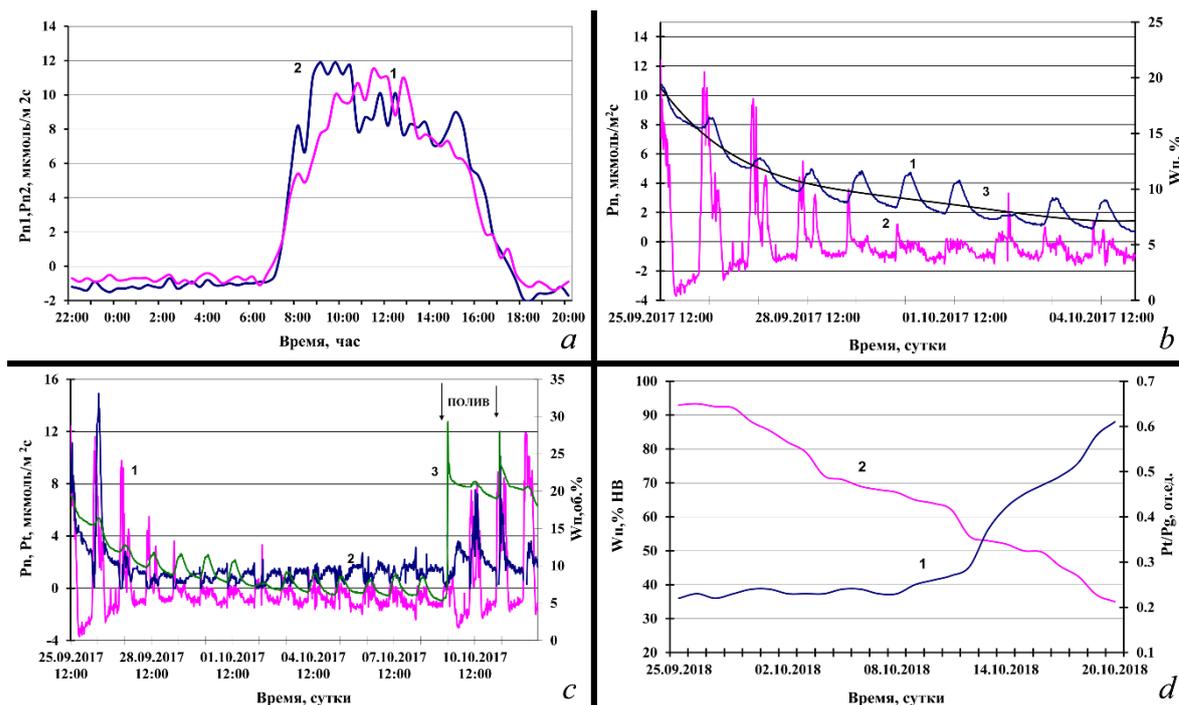


Рис. 1. Зависимость фотосинтетической активности и водного режима хвои от влагообеспеченности растения в условиях почвенной засухи

a – между скоростью видимого фотосинтеза опытного (1) и контрольного (2) растений; b – скоростью видимого фотосинтеза (2) и влажностью почвы (1), линия тренда (3); c – скоростью видимого фотосинтеза (1), суммарного дыхания листа (2) и влажностью почвы (3); d – соотношением R_t / P_g (2) и влажностью почвы (1).

Важную роль в клетках фотосинтезирующих органов растений на свету играет дыхание, а поддержание энергетического баланса между двумя основополагающими процессами – фотосинтезом и дыханием – основа адаптации растений в ответ на воздействие стрессовых факторов (Гармаш, 2016). Основная цель механизма регуляции энергетического баланса – установление при стрессе нового равновесного состояния основных энерготрансформирующих процессов и, соответственно, нового соотношения дыхания и фотосинтеза. Суммарное дыхание (R_t) включает фотодыхание (R_{PR}), реакции Мелера, темновое (R_D) или митохондриальное дыхание (цикл Кребса, гликолиз, дыхательная цепь) (Рахманкулова, 2009).

Эти соотношения процессов фотосинтеза и дыхания (рис. 1c) отражают состояние оптимального энергетического баланса растений, когда приход (ассимиляция в процессе фотосинтеза) максимизирован, а расход (окисление в процессе дыхания) является минимальным (Рахманкулова, 2009). По мнению некоторых авторов, фотодыханию принадлежит особая координирующая роль в регуляции энергетического баланса (Дроздов, 1995).

В условиях прогрессирующей почвенной засухи от умеренной к жесткой (до 18–20 % НВ) комплексное воздействие водного дефицита и высоких температур приводило к ингибированию фотосинтеза и дыхания (рис. 1c).

На протяжении опыта (25 сентября – 13 октября) наблюдалось синхронное снижение этих параметров и перед поливом – световой фотосинтез (P_n) и суммарное дыхание (P_t) до величины 0,31 мкмоль/(м²с) при влажности почвы 8–9 % (21–22 % НВ). Полив был проведен 9 октября в 11:40, а через сутки после полива $P_n = P_t = 7,5$ мкмоль/(м²с). Начало восстановления тургора после полива наступает через 1,5–2 ч. Перед повторным поливом (11 октября в 10:00) наблюдалось увеличение исследуемых параметров до $P_n = 8,9$ мкмоль/(м²с). Спустя сутки

после полива (12 октября в 13:00) наблюдалось восстановление видимого фотосинтеза до $P_n=11-12$ мкмоль/(м²с) при $W_p=58-60$ % НВ. Таким образом, для восстановления исследуемых параметров поле глубокой засухи до исходных значений потребовалось примерно двое суток. Засуха и высокие температуры вызывают закрытие устьиц, что ограничивает поступление CO₂ в хлоропласт, тем самым активируя оксигеназную функцию Рубиско и впоследствии фотодыхание. Для многих растений была найдена прямая зависимость между активизацией фотодыхания и толерантностью к абиотическим стрессам – засухе, солевому стрессу, высоким интенсивностям освещения, высоким температурам и другим (Рахманкулова, 2009).

Для оценки адаптационных затрат растений при водном стрессе использовали интенсивность гроссфотосинтеза (истинного фотосинтеза) и суммарного дыхания (рис. 1d). Доля дыхательных затрат (R_i) от истинного фотосинтеза (P_g) служит интегральным показателем энергетического баланса целого растения (R_i / P_g) и согласованности основных физиологических процессов – фотосинтеза, дыхания, транспорта ассимилятов, роста и других. Показано, что при выращивании растения в оптимальных условиях это соотношение достаточно консервативно и видонеспецифично. Известно, что даже небольшое отклонение внешних условий от оптимальных, приводит к изменению соотношения R_i / P_g , как правило, в сторону увеличения в результате возникновения дополнительных дыхательных затрат на адаптацию растений (R_a), возрастания диссипативных процессов или снижения гроссфотосинтеза. Именно фотосинтез и дыхание – главные продуценты АФК, которые, накапливаясь в избыточном количестве, сигнализируют о дисбалансе R_i / P_g , запускают процессы антиоксидантной защиты, что способствует установлению баланса между ними. При стрессе, как правило, это соотношение возрастает за счет увеличения суммарного дыхания на величину R_a (адаптационная составляющая дыхания), которая более значительна у менее устойчивых к конкретному стрессу вида растений (Larcher, 2003). Согласно принципу энергетического минимума, новое соотношение R_i / P_g , имеет минимально возможное в данных условиях значение.

Установлено, что при отсутствии прогрессирующей почвенной засухи при влажности почвы с 56–58% НВ доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза по сравнению с контролем составляла примерно 30 %. При снижении влажности почвы до 18–20 % НВ доля дыхательных затрат R_i / P_g увеличилась до 65 % по сравнению с контролем (рис. 1d), что, на наш взгляд, служит защитной реакцией на обезвоживание. 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 (Дроздов, Курец, 2003).

Для различных видов растений (засухоустойчивых или влаголюбивых) оптимальное значение влажности почвы может варьировать в широких пределах и этот показатель также может сильно различаться. Интенсивность факторов, обеспечивающих достижение оптимума видимого фотосинтеза, позволяет определить экологические оптимумы исследуемого генотипа (Meletiou-Christou, Rhizopoulou, 2017). Мы определили зоны эколого-физиологического оптимума изучаемого вида как функцию $P_n=f(I, W_s)$ (рис. 2a). Вверху графика приведены уравнения нелинейных регрессий зависимостей между этими параметрами. За зону оптимума принимали условия среды, обеспечивающие интенсивность газообмена или другого зависящего параметра выше 90 % максимального (Рахманкулова, 2009). Найдены оптимумы исследуемых параметров и уравнения нелинейной регрессии (рис. 2a): $W_p=55-70$ % НВ, $I=500-1000$ мкмоль/(м²с), $P_n=10-12$ мкмоль/(м²с).

Определена зависимость ширины открывания устьиц от увеличения уровня углекислого газа в листьях при повышении температуры и низкой влажности почвы и воздуха (усиление дыхания и фотодыхания), а также водного дефицита в тканях при высоких температурах (рис. 2b).

При перегреве хвои продуктивность фотосинтеза резко снижается и одновременно высвобождается большое количество CO₂ при повышении интенсивности дыхания (R_i),

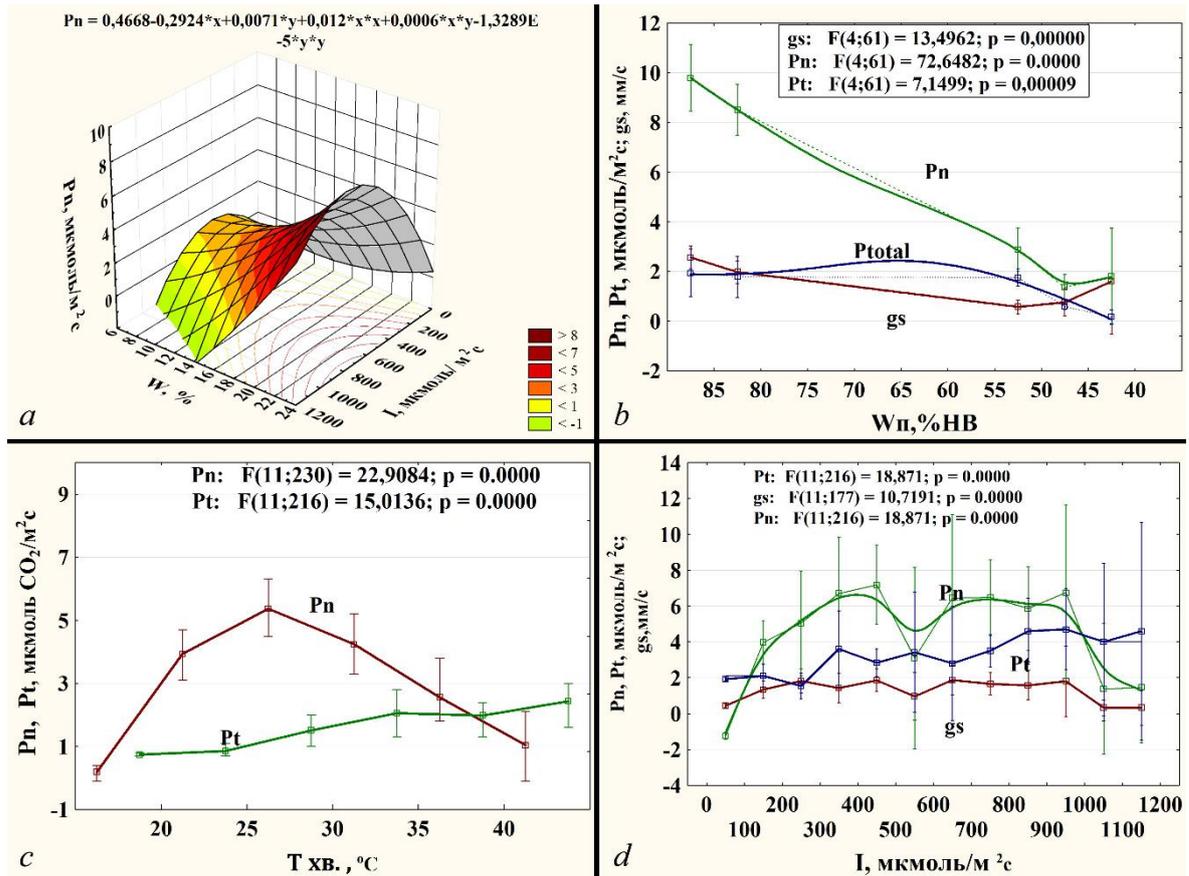


Рис. 2. Зависимость различных процессов жизнедеятельности *Pinus nigra subsp. pallasiana* а – скорости видимого фотосинтеза (P_n) от влажности почвы ($W_{\text{п}}$) и освещенности (I); б – скорости видимого фотосинтеза (P_n), суммарного дыхания (P_t), устьичной проводимости (g_s) от влажности почвы ($W_{\text{п}}$); в – скорости видимого фотосинтеза (P_n), суммарного дыхания (P_t) от температуры хвои ($T_{\text{хв.}}$); д – скорости видимого фотосинтеза (P_n), суммарного дыхания (P_t), устьичной проводимости (g_s) от освещенности (I).

оптимальные температуры которого выше, чем у фотосинтеза. В этих условиях дыхание служит поставщиком энергии для репарации поврежденных органелл и клеточных функций. Кривые фотосинтеза и дыхания в определенной точке пересекаются, и отмечается равновесие между повышением скорости дыхания и ингибированием нетто-фотосинтеза (рис. 2с). Для данного вида температурный максимум нетто-фотосинтеза (так называемая, тепловая точка компенсации) равен 37°C (Larcher, 2003).

Определена взаимосвязь между устьичной проводимостью, видимым фотосинтезом, дыханием и интенсивностью освещенности (рис. 2д). Между P_n и g_s существует положительная корреляционная зависимость, между P_t и g_s – отрицательная. Для P_n оптимальный диапазон освещенности находится при $I=500\text{--}1000$ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{c})$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлены генотипические особенности *Pinus nigra subsp. pallasiana* для поддержания оптимального в соответствии с условиями среды водного баланса. Найдены оптимумы исследуемых параметров: $W_{\text{п}}=55\text{--}70\%$ HB, $I=500\text{--}1000$ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{c})$, $P_n=10\text{--}12$ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{c})$.

Экофизиологическая реакция растений на водный дефицит позволила получить информацию о влиянии длительности и интенсивности и водного стресса.

В результате глубокой засухи P_n снижается от $P_n=10-12$ мкмоль/(м²с) при $W_p=56-58$ % НВ до $P_n=P_t=0,31$ мкмоль/(м²с) при $W_p=21-22$ % НВ.

Доля суммарного дыхания от гроссфотосинтеза при сильном водном стрессе составляет 64–65 %, в отсутствие стресс-факторов – 25–30 %.

После жестокой засухи и двух поливов для восстановления исследуемых параметров до исходных значений потребовалось примерно двое суток. Начало восстановления тургора после полива наступает через 1,5–2 ч.

Найден температурный максимум нетто-фотосинтеза, который можно рассматривать как тепловую точку компенсации, и он равен 37 °С.

При интродукции данного вида в разные регионы, результаты проведенных исследований позволяют сравнить полученные нами экофизиологические характеристики с климатическими условиями конкретного региона и оценить возможности его выращивания.

Список литературы

- Анненков А. А., Иванов В. Ф., Хохрин А. В., Акимов Ю. А. Методические рекомендации по изыскательским работам для проектирования объектов озеленения в Крыму. – Ялта, 1984. – 26 с.
- Гармаш Е. В. Митохондриальное дыхание фотосинтезирующей клетки // Физиология растений. – 2016. – Т. 63, № 1. – С. 17–30.
- Дроздов С. Н. Влияние света и температуры на нетто-фотосинтез и дыхание *Betula pendula* var. *pendula* и *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) / С. Н. Дроздов, Э. Г. Попов, В. К. Курец и др. // Ботанический журнал. – 1995. – Т. 80, № 3. – С. 60–64.
- Дроздов С. Н., Курец В. К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. – Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. – 172 с.
- Ильницкий О. А., Плугатарь Ю. В., Корсакова С. П. Методология, приборная база и практика проведения фитомониторинга. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – 233 с.
- Плугатарь Ю. В., Корсакова С. П., Ильницкий О. А. Экологический мониторинг Южного берега Крыма. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2015. – 162 с.
- Рахманкулова З. Ф. Уровни регуляции энергетического обмена в растении // Вестник Башкирского университета. – 2009. – Т. 14, № 3 (I). – С. 1141–1154.
- Рахманкулова З. Ф. Энергетический баланс целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях // Журнал общей биологии. – 2002. – Т. 63. – С. 239–248.
- Giorgi F., Lionello P. Climate change projections for the Mediterranean region // Global and Planetary Change. – 2008. – Vol. 63, P. 90–104. DOI:10.1016/j.gloplacha.2007.09.005.
- Korshikov I. I., Ducci F., Terliga N. S., Bychkov S. A., Gorlova E. M. Allozyme variation of *Pinus pallasiana* D. Don in Natural Crimean populations and in plantations in technogenously-polluted areas of the Ukraine steppes // Annals of Forest Science. – 2004. – Vol. 61. – P. 389–396. DOI: 10.1051/forest:2004032.
- Korshikov I. I., Mudrik E. A., Krasnoshtan O. V., Velikorid'ko T. I., Kalafat L. A., Podgornii D. Yu. Age Dynamics of the Population Gene Pool of the Crimean Pine (*Pinus pallasiana* D. Don) in Crimea // Cytology and Genetics. – 2011. – Vol. 45, N. 1. – P. 33–37.
- Lapa G., Morandini F., Ferrat L. Sap flow and photosynthetic response to climate and drought of *Pinus nigra* in a Mediterranean natural forest // Trees. – 2017. – Vol. 31, issue 5. – P. 1711–1721. DOI 10.1007/s00468-017-1580-0.
- Larcher W. Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. – Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. – 506 p.
- Meletiου-Christou M. S., Rhizopoulou S. Leaf functional traits of four evergreen species growing in Mediterranean environmental conditions // Acta Physiologiae Plantarum. – 2017. – V. 39, N 1. – P. 34–46. DOI: 10.1007/s11738-016-2330-4.
- Sperlich D., Chang C. T., Peñuelas J., Gracia C., Sabaté S. Seasonal variability of foliar photosynthetic and morphological traits and drought impacts in a Mediterranean mixed forest // Tree Physiology. – 2015. – Vol. 35. – P. 501–520. DOI:10.1093/treephys/tpv017.
- Zhang W. Q., He K. N., Wang Y. Q., Wang B. T., Deng J. T., Zhou Y., Zhong X. J., Li Z. Q. Effects of light radiation intensity on photosynthetic characteristics and water use efficiency of *Platycladus orientalis* and *Pinus tabulaeformis* seedlings // Frontiers of Forestry in China. – 2007. – Vol. 2, issue 2. – P. 192–197. DOI: 10.1007/s11461-007-0031-2.

Ilitsky O. A., Pashtetsky A. V., Plugatar Yu. V. Water relation features of *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* under progressive soil drought stress of the Southern Coast of Crimea // Ekosistemy. 2020. Iss. P. 93–100.

The ecophysiological reaction of *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe on the effects of progressive soil drought, the zones of optimum and threshold values of soil moisture, temperature and illumination, limiting photosynthesis and transpiration of this species in the conditions of the Southern Coast of Crimea were determined. The genotypic features of *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* for maintainance of optimal water balance in accordance with the environmental conditions were identified. The optimum values of the studied parameters were found: $W_s = 55\text{--}70\%$ FC, $I = 500\text{--}1000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$, $P_n = 10\text{--}12\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$. The ecophysiological response of plants to water deficiency was studied, information was obtained on the effect of the intensity and duration of water stress. In result of deep drought, P_n decreases from $P_n = 10\text{--}12\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$ at $W_s = 56\text{--}58\%$ FC to $P_n = P_{\text{total}} = 0.311\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$ at $W_s = 21\text{--}22\%$ FC and was equal to dark respiration with soil humidity of 21–22 % HB. The share of total respiration from gross-photosynthesis influenced by strong water stress is 64–65 %, in the absence of stress-factors it was 25–30 %. The restoration of the studied parameters to their original values after a severe drought and two irrigations took about two days. The restoration of turgor after watering began in 1.5–2 hours. The maximum temperature of the net photosynthesis, which can be considered a thermal compensation point was found and it was equal to 38 °C. When this species was introduced to different regions, the results of the conducted studies allowed to compare the obtained hydrothermal characteristics with the climatic conditions of a particular region and evaluate the possibilities of its cultivation.

Key words: *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*, intensity of visible photosynthesis, temperature and light optimum, ecological and physiological characteristics.

Поступила в редакцию 31.08.20