

Оригинальная статья

DOI: <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2025.4/13>

УДК 630*581.1:582.632.2:582.686.2



Влияние засухи на интенсивность видимого фотосинтеза и водный режим ювенильных растений генотипов дуба черешчатого, березы повислой и березы пушистой в контролируемых условиях открытого грунта

Анна А. Попова¹ ✉ logachevaa@rambler.ru, <http://orcid.org/0000-00034711-5377>

Петр М. Евлаков¹, peter.evlakov@yandex.ru, <http://orcid.org/0000-0003-0138-2410>

Валентина Т. Попова¹, bot-fiz.rast@yandex.ru, <http://orcid.org/0000-0003-3765-7164>

Владлена С. Рыжкова¹, vladlena.r11@yandex.ru, <http://orcid.org/0009-0000-9727-3088>

Ирина М. Нартова¹, irinka.m2015@yandex.ru, <https://orcid.org/0009-0008-3629-2101>

Вадим Г. Лебедев², vglebedev@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8891-1719>

Константин А. Шестибратов², schestibratov.k@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1996-6433>

¹ ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г. Ф. Морозова», ул. Тимирязева, 8, Воронеж, 394087, Российская Федерация

² Филиал института биорганической химии им. академиков М. М. Шемякина и Ю. А. Овчинникова РАН (ФИБХ), Проспект науки, 6, Пущино, 142290, Российская Федерация

Изучение физиологических реакций ювенильных растений на засуху имеет ключевое значение для селекции лесных древесных пород на продуктивность и устойчивость. Целью исследования была оценка влияния почвенной засухи, смоделированной с помощью дождезащитных укрытий, на параметры газообмена и водного режима у трёхлетних контейнерных растений контрастных генотипов. В исследовании использовали 4 семьи дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), 3 генотипа березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), 1 генотип березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и одну трансгенную линию березы пушистой (F14GS8b). Измеряли интенсивность видимого фотосинтеза (P_n), транспирации (E), устьичной проводимости (g_s) и рассчитывали эффективность использования воды (WUE). У всех растений засуха вызвала достоверное снижение P_n, E и g_s. Установлена сильная прямая корреляция между устьичной проводимостью и интенсивностью фотосинтеза (r = 0,8). Выявлена значительная межиндивидуальная изменчивость реакции на стресс. Среди изученных генотипов выделены потенциально устойчивые, характеризующиеся наименьшим снижением P_n в условиях засухи (например, семья дуба 233.57 и 339.57, генотип березы БП4а), а также генотипы с высокой продуктивностью в оптимальных условиях (семья дуба 63.12, генотип березы ББ4б). Растения дуба в условиях засухи достигали более высокой эффективности использования воды (до 10.4 мкмоль CO₂/моль H₂O), чем береза. **Полученные нами результаты свидетельствуют об индивидуальной генотипической реакции древесных растений на уменьшение их влагообеспеченности**, что открывает возможности для целенаправленного отбора перспективных генотипов в селекционных программах.

Ключевые слова: интенсивность видимого фотосинтеза, интенсивность транспирации, эффективность использования воды, семьи, дуб черешчатый, береза пушистая, береза повислая, адаптивный потенциал

Финансирование: Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-64-00036, <https://rscf.ru/project/22-64-00036/>.

Благодарности: авторы благодарят рецензентов за вклад в экспертную оценку статьи.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Влияние засухи на интенсивность видимого фотосинтеза и водный режим ювенильных растений генотипов дуба черешчатого, березы повислой и березы пушистой в контролируемых условиях открытого грунта / А. А. Попова, П. М. Евлаков, В. Т. Попова, В. С. Рыжкова, И. М. Нартова, В. Г. Лебедев, К. А. Шестибратов // Лесотехнический журнал. – 2025. – Т. 15 – № 4 (60). – С. 215-233. – Библиогр.: с. 228-232 (35 назв.). – DOI: <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2025.4/13>.

Поступила 15.08.2025. *Пересмотрена* 15.10.2025. *Принята* 30.11.2025. *Опубликована онлайн* 26.12.2025.

Article

The effect of drought on the intensity of visible photosynthesis and the water regime of juvenile plants of the genotypes of Quaking Oak, Downy Birch and Downy White Birch under controlled conditions in open ground

Anna A. Popova¹ ✉, logachevaaa@rambler.ru, <http://orcid.org/0000-00034711-5377>

Peter M. Evlakov¹, peter.evlakov@yandex.ru, <http://orcid.org/0000-0003-0138-2410>

Valentina T. Popova¹, bot-fiz.rast@yandex.ru, <http://orcid.org/0000-0003-3765-7164>

Vladlen S. Ryzhkova¹, vladlena.r11@yandex.ru, <http://orcid.org/0009-0000-9727-3088>

Irina M. Nartova¹, irinka.m2015@yandex.ru, <https://orcid.org/0009-0008-3629-2101>

Vadim G. Lebedev², vglebedev@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8891-1719>

Konstantin A. Shestibratov², schestibratov.k@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1996-6433>

¹Voronezh State Forestry Engineering University named after G. F. Morozov, 8 Timiryazeva St., Voronezh, 394087, Russian Federation

²File of the M. M. Shemyakin and Yu. A. Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, 142290, Russian Federation

Abstract

The study of physiological responses of juvenile plants to drought is importance for the forest tree selection for productivity and sustainability. The aim of the study was to assess the effect of soil drought, simulated by rain shelters, on the parameters of gas exchange and water regime in three-year-old container plants different genotypes. The study used 4 families of oak (*Quercus robur* L.), 4 genotypes of birch at *Betula pubescens* Ehrh. and *Betula pendula* Roth. and one transgenic line of *Betula pendula* (F14GS8b). The intensity of visible photosynthesis (Pn), transpiration (E), stomatal conductance (gs), and water use efficiency (WUE) were measured. In all plants, drought caused a significant decrease in Pn, E, and gs. A strong direct correlation was established between stomatal conductance and photosynthesis intensity ($r = 0.8$). Significant interindividual variability in response to stress was observed. Among the studied genotypes, there are potentially stable ones that have the lowest decrease in Pn under drought conditions (e.g., oak family 233.57 and 339.57, birch genotype BP4a), as well as genotypes with high productivity under optimal conditions (oak family 63.12, birch genotype BB4b). Under drought conditions, oak plants achieved higher water use efficiency (up to 10.4 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$) than birch plants. The results we obtained indicate the individual genotypic response of woody plants to a decrease in their moisture supply, which opens up opportunities for targeted selection of promising genotypes in breeding programs.

Keywords: *intensity of visible photosynthesis, intensity of transpiration, efficiency of water use, families, oak petiolate, birch fluffy, birch hanging, adaptive potential*

Financing: The research was carried out at the expense of the grant of the Russian Science Foundation № 22-64-00036, <https://rscf.ru/project/22-64-00036/>.

Acknowledgements: The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of the article.

Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest.

For citation: Popova A. A., Evlakov P. M., Popova V. T., Ryzhkova V. S., Nartova I. M., Lebedev V. G., Shestibratov K. A. (2025) The effect of drought on the intensity of visible photosynthesis and the water regime of juvenile plants of the genotypes of Quaking Oak, Downy Birch and Downy White Birch under controlled conditions in open ground. Forestry Engineering journal. Vol. 15, No. 4 (60), pp. 215-233 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2025.4/13>.

Received 15.08.2025.

Revised 15.10.2025.

Accepted 30.11.2025. *Published online* 16.12.2025.

Введение

Климатические изменения последних десятилетий сопровождаются учащением периодов засухи, что особенно заметно в умеренной зоне России, [1] где засушливые годы чередуются с экстремально жаркими сезонами. Это ведёт к снижению прироста, усыханию насаждений и изменению видовой структуры лесов.

Одним из наиболее чувствительных физиологических процессов к дефициту влаги является фотосинтез, определяющий рост и углеродный баланс растений. Под действием засухи снижаются устьичная проводимость, скорость поглощения CO₂ и фотохимическая активность хлоропластов, что приводит к накоплению активных форм кислорода и нарушению целостности мембран [2]. Аналогичные реакции наблюдаются и у травянистых культур. В частности, у пшеницы засуха вызывала снижение содержания фотосинтетических пигментов и биомассы побегов, накопление пролина, а также повышение активности антиоксидантных ферментов — супероксиддисмутазы, каталазы и аскорбатпероксидазы, что отражает активацию защитных механизмов при водном дефиците [3]. Однако устойчивость к засухе варьирует между видами, популяциями и даже генотипами, что подчёркивает значение сравнительных исследований физиологических механизмов адаптации [4,5].

Для хвойных пород показано, что сеянцы сосны и ели способны поддерживать водный статус даже при низком водном потенциале среды за счёт развитого осмотического процесса и регуляции клеточной стенки [2]. Однако для лиственных, таких как дуб и берёза, аналогичные данные о фотосинтезе и водообмене в контролируемых условиях отсутствуют, что и определяет новизну данной

работы. Закрытие устьиц представляет собой основную адаптационную реакцию растений на засуху, поскольку это предотвращает чрезмерную потерю воды, снижает температуру поверхности листьев и повышает эффективность водопользования [6]. Устьичные отверстия играют важную роль не только в регуляции водного обмена, но и в контроле поступления углекислого газа [7]. При длительном и интенсивном водном стрессе уровень углекислого газа в листьях и его транспортировка уменьшаются, что приводит к снижению концентрации CO₂ в хлоропластах и угнетению фотосинтетической активности. Уменьшение CO₂ ограничивает работу ключевых ферментов, таких как сахарозофосфатсинтаза и нитратредуктаза, а также затрудняет регенерацию рибулозы бисфосфата RuBP и ингибирует Рубиско [8]. В условиях водного стресса также наблюдается повреждение тилакоидной мембраны хлоропластов, что нарушает стабильность фотосинтетических пигментов и снижает скорость фотосинтеза [9]. Современные исследования акцентируют внимание на методах оценки эффективности использования воды растениями, что позволяет интерпретировать физиологические процессы в условиях водного стресса [10,11]. Важная роль в поддержании фотосинтетической активности при водном стрессе принадлежит сигнальным молекулам, таким как абсцизовая кислота (ABA) и оксид азота (NO). NO участвует в ABA-зависимом закрытии устьиц, активации антиоксидантных ферментов и снижении фотодеструкции пигментов [12]. Эти молекулярные механизмы позволяют растениям поддерживать баланс между интенсивностью фотосинтеза и потерей воды, предотвращая развитие окислительного стресса. Таким образом, в качестве индикаторов для оценки чувствительности ювенильных растений были выбраны параметры

газообмена и транспирации листа, интенсивности фотосинтеза, эффективности использования воды.

Различия по устойчивости обнаруживаются как между отдельными видами, так и их генотипами. Представляется возможным поиск этих признаков у молодых растений, полученных в результате размножения материнских деревьев [13]. Выбор объектов исследования обусловлен их экологической и хозяйственной значимостью для лесоразведения в Центральной лесостепи. Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), берёза повислая (*Betula pendula* Roth.) и берёза пушистая (*B. pubescens* Ehrh.) — основные лесообразующие породы европейской части России, важные для лесовосстановления и защитного лесоразведения [14]. Дуб характеризуется умеренной засухоустойчивостью и высокой продуктивностью в условиях лесостепи [15], а берёзы отличаются способностью приспосабливаться к разным условиям произрастания, но остаются чувствительными к длительному дефициту влаги [16].

Селекционные исследования выявили внутривидовую изменчивость по водопотреблению и устойчивости у форм березы [17]. В сравнительных исследованиях видов рода *Quercus* показано, что дуб черешчатый сохраняет стабильное содержание воды в листьях и умеренную интенсивность транспирации при колебаниях водного режима [18], что отражает его способность поддерживать водный баланс в засушливых условиях. Эти данные подтверждают перспективность изучения физиологических механизмов засухоустойчивости дуба черешчатого для отбора устойчивых форм и создания адаптированных лесных насаждений.

Мы предполагаем, что чувствительность параметров фотосинтеза и водного режима генотипов F2 потомства ранее изучаемых материнских деревьев (семей), анализируемых в ходе исследования дуба и березы по продуктивности, будет различной. Установление особенностей изменений интенсивности фотосинтеза, транспирации и эффективности использования воды и выявление генотипов с различной чувствительностью данных

физиологических параметров необходимо для селекции древесных растений с применением генетических и омикс-технологий.

Целью исследования является оценка чувствительности трехлетних растений контрастных семей дуба черешчатого и генотипов березы двух видов (б. повислая и б. пушистая) и трансгенной линии б. повислой к засухе на основе анализа параметров газообмена и водного режима в контролируемых условиях дождезащитных укрытий.

Объекты и методика исследования

В ходе исследования по оценке чувствительности растений дуба и березы к засухе эксперимент проводился на контейнерных растениях 4 генотипов дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), 4 генотипов берез: генотипы березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) и б. повислой (*Betula pendula* Roth), а также трансгенная линия б. пушистой F14GS8b. Все экспериментальные растения одновозрастные (трехлетние). В эксперименте использовали растения, выращенные в условиях открытого грунта с использованием дождезащитных укрытий в течение вегетационного периода 2024 года.

Трехлетние растения дуба были выращены из желудей, собранных в 2022 году с деревьев F1 потомства плюсовых деревьев Шипова леса. Лесосеменная плантация (расположение: Воронежская область, Семилукский лесной селекционный опытно-показательный питомник (51°42'47' с. ш., 38°57'08' в. д.) является научным объектом, создана в 1976 году посевом желудей, заготовленных под кронами плюсовых деревьев позднораспускающейся и промежуточной формы дуба в Шиповом лесу. Материнские деревья известного происхождения объединены в семьи, возраст материнских деревьев составляет 49 лет, расположение деревьев на плантации - 5 на 5 метров.

Ювенильные растения березы представлены потомствами деревьев *B. pendula* и *B. pubescens*, а также трансгенной линией *B. pubescens* F14GS8b, созданной в лаборатории лесной биотехнологии ФИБХ РАН. Ювенильные растения, полученные посевом семян анализируемых

популяций берез, переданы ФИБХ РАН в ВГЛТУ для проведения эксперимента в дождезащитных укрытиях весной 2024 г. Семена собраны в локальных популяциях Воронежской области, различающихся по происхождению и физиологическим характеристикам. Все растения выращивались в контейнерах, с единым субстратом и контролируемым поливом, что обеспечило единые стартовые условия перед проведением эксперимента по засухе. Саженьцы дуба черешчатого выращивали в контейнерах объемом 4 л и высотой 22 см. Одновозрастные растения березы были высажены в 2-х литровые контейнеры высотой 17 см. Субстрат - торфяная смесь VELTORF (производитель – ООО «Велторф», Псковская область).

Засушливые условия для роста растений в эксперименте моделировали с использованием дождезащитных укрытий в течении 7 недель.

Климатические условия г. Воронежа в период проведения эксперимента представлены на рисунке 1. Влажность воздуха в августе варьировала от 22% (1.08) до 100% (28.08) 31 °С, в сентябре - от 22% (17.09) до 100% (1.09). Средняя температура воздуха днем в июле составила +29°С, ночью +19°, влажность воздуха - 57%; в августе: +27° / +17°, 58%; в сентябре +25° / +14°, 41%. Регулярный полив с поддержанием определенного уровня влажности почвы проводился в двух вариантах:

1 – опыт – полив 30–40 % от полной влагоемкости субстрата;

2 – контроль – нормальный полив 70 %.

Для поддержания необходимых значений определяли влагоемкость почвы до начала эксперимента. Почву просеивали и насыпали в цилиндр диаметром 3-4 см и высотой 10-20 см (по высоте сосуда для выращивания), нижний конец обвязывали марлей, удерживающей фильтровальную бумагу.

Параллельно отбирали дополнительный образец почвы для определения влажности (высушивание при 105°С). Насыпали почву, уплотняя ее легким постукиванием, до уровня на 1-2 см ниже верхнего края. Цилиндр ставили в воду (уровень на 5-7 мм выше нижнего уровня почвы), накрывали и выдерживали до полного насыщения.

Лесотехнический журнал 4/2025

Затем вынимали из воды, обсушивали снаружи и ставили на фильтровальную бумагу. Как только вода перестала стекать, цилиндр взвешивали на технических весах и на 1-2 ч помещали в кристаллизатор под колпак и вновь взвешивали. Эту операцию повторяли до постоянного веса цилиндра с почвой, поглотившей воду. Расчет полной влагоемкости проводили по следующей схеме: рассчитывали навеску воздушно-сухой почвы, взятой в цилиндр, затем рассчитывали вес абсолютно сухой почвы, определяли вес пустого цилиндра с весом абсолютно сухой почвы.



Рисунок 1 – Динамика дневных и ночных температур в г. Воронеже в период проведения эксперимента

Figure 1 – Average monthly temperature in Voronezh during the experiment

Источник:

<https://www.timeanddate.com/weather/russia/voronezh/historic?month=9&year=2025> Weather in сентябрь 2025 in Voronezh, Russia

По разности между весом цилиндра с почвой, насыщенной водой, и весом пустого цилиндра с весом абсолютно сухой почвы рассчитывали количество воды, удерживаемой данной навеской. Количество удерживаемой воды рассчитывали в процентах от абсолютно сухой почвы.

Общее количество растений в опыте – 151 шт. Из них: дуба черешчатого 45 шт. – контрольный вариант, 50 шт. – засуха; березы пушистой по 28 шт. контроль и опыт соответственно.

Для измерения газообмена отбирали одновозрастные, полностью сформированные, не отделенные от растения листья верхушечных побегов текущего года дуба и березы. Определение параметров устьичной проводимости, процессов транспирации и видимого фотосинтеза, температуры листа и контроль за уровнем освещения ФАР при снятии показателей проводили с помощью портативной системы измерения газообмена растений CI-340 (CID Bioscience, США).

Длительность эксперимента составила 7 недель. Фотосинтетические характеристики определяли по истечении эксперимента. Общий вид растений дуба черешчатого и березы во время исследования газообмена листа, не отделенного от растения, представлен на рисунке 2 и 3.



Рисунок 2 – Общий вид процесса исследования газообмена листа растений березы пушистой (сентябрь 2024 г.)

Figure 2 – General view of the process of studying the gas exchange of the fluffy birch leaf (September 2024)

Источник: собственная композиция авторов
Source: author's composition



Рисунок 3 – Общий вид процесса исследования газообмена листа растений дуба черешчатого (сентябрь 2024 г.)

Figure 3 – General view of the process of studying the gas exchange of the leaf of the European oak tree (September 2024)

Источник: собственная композиция авторов
Source: author's composition

Эффективность использования воды растениями (ЭИВ) оценивали делением текущих значений интенсивности фотосинтеза к интенсивности транспирации, с учетом методических рекомендаций [35,25].

Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью программы Stadia. Использовали стандартный пакет описательной статистики, однофакторный дисперсионный и корреляционный анализы.

Результаты

1.1 Результаты измерения интенсивности фотосинтеза и транспирации у генотипов дуба черешчатого

После 7 недель моделирования условий засухи была проведена регистрация показателей фотосинтетической и транспирационной активности у контрольной и опытной групп растений, результаты которой представлены в таблице 1.

Параметры газообмена листа и транспирации экспериментальных растений дуба черешчатого различного происхождения

Table 1

Parameters of leaf gas exchange and transpiration of experimental plants of the sweet cherry oak of different origin

Номер Семьи /Family No	Вариант Опыта/Treatment	Интенсивность освещения (ФАР), мкмоль/м ² /с/Light intensity (PAR), μmol/m ² /s	Температура листа, (t _л), °C/Leaf temperature (t _l), °C	Интенсивность видимого фотосинтеза (P _n), мкмоль/м ² /с/Photosynthetic rate (P _n), μmol/m ² /s	Интенсивность транспирации (E), ммоль/м ² /с/ Transpiration rate (E), mmol/m ² /s	Устьичная проводимость (C), моль/м ² /с/ Stomatal conductance (C), mol/m ² /s	Эффективность использования воды (ЭИВ), Ммоль CO ₂ / моль H ₂ O/Water use efficiency (WUE), mmol CO ₂ /mol H ₂ O
339.57	засуха/drought	1594±222	27.0±0.71*	13.6±1.32	1.4±0.25**	68±20	10.4±0.91*
	контроль/control	1434±142	28.4±0.23	14.8±0.54	2.0±0.12	86±7	7.6±0.67
63.12	засуха/drought	1275±329	31.4±0.15*	13.9±0.35**	2.3±0.45**	76±19***	6.4±1.42
	контроль/control	1337±19	29.5±0.34	21.2±3.19	3.6±0.32	177±19	5.8±0.4
233.57	засуха/drought	1639±179	29.4±0.2*	16.8±0.19*	2.5±0.15**	101±7**	6.9±0.35**
	контроль/control	1133±182	28.4±0.11	18.2±0.38	3.2±0.1	170±6	5.6±0.11
151.1	засуха/drought	1354±47	30.8±0.72	9.3±1.71**	2.0±0.27**	70±15**	4.8±0.82
	контроль/control	1785±124	30.8±0.7	14.9±1.16	3.1±0.61	131±37	5.0±0.86
Средние значения/ Mean values	засуха/drought	1465±194	29.6±0.45	13.4±0.89*	2.0±0.28*	79±15*	7.1±0.88
	контроль/control	1422 ±117	29.3±0.35	17.3±1.32	3.0±0.29	141±17	6.0±0.51

Обозначение: * - различие с контролем достоверны (p ≤ 0.05); ** - различие с контролем достоверны (p ≤ 0.01); *** - различие с контролем достоверны (p ≤ 0.001)

Источник: собственные вычисления автора Source: own calculations

Интенсивность фотосинтеза является одним из главных показателей активности темновой фазы фотосинтеза. Его значения свидетельствуют, с какой активностью поглощаются из воздуха молекулы углекислоты единицей листовой поверхности в единицу времени.

По средним показателям всех генотипов дуба черешчатого засуха вызвала снижение интенсивности видимого фотосинтеза на 22,5 %. Среди изучаемых семей дуба черешчатого выявлена семья, снижение интенсивности фотосинтеза у растения которой после 7 недельной засухи не было

столь выражено – это семья 339.57 (интенсивность фотосинтеза снизилась на 8,1 %). Сопоставимые со средним снижением показателями зафиксированы для семьи 233.57 (- 8,1 %). Семьи 63.12 и 151.1 показали выраженное снижение интенсивности видимого фотосинтеза (- 34,4 % и 37,6 %, соответственно).

Для условий засухи у изученных 3-х летних растений дуба черешчатого, испытывающих засуху, максимальная интенсивность фотосинтеза листьев варьировала от 9.3 до 16.8 мкмоль/м²/с. Наибольшая величина отмечалась у растений, принадлежащих к

семье 233.57 (16.8 ± 0.19 мкмоль/ m^2/c), а наименьшая – у растений семьи 151.1 (9.3 ± 1.71 мкмоль/ m^2/c).

У растений дуба в варианте опыта без засухи максимальный уровень фотосинтетической активности листьев изменялся от 14.8 до 21.2 мкмоль/ m^2/c . Самые высокие показатели фотосинтетической активности имела семья 63.12 (21.2 ± 3.19 мкмоль/ m^2/c), самые низкие – семья 339.57 (14.8 ± 0.54 мкмоль/ m^2/c).

Уровень максимальной фотосинтетической продуктивности у изучаемых семей неодинаков, при это строгой закономерности между величиной максимальной интенсивности фотосинтеза и снижении при воздействии засухи не выявлено. Так, снижение фотосинтеза выше среднего зафиксировано как у семьи с максимальным уровнем фотосинтеза в условиях контроля 63.12, так и с семьи с минимальными значения – 151.1. Активность фотосинтетической системы древесных имеет ярко выраженную зависимость и от транспирации листьев. Транспирация является важным и необходимым физиологическим процессом, обеспечивающим приспособление растений к различным условиям произрастания – защищает надземные органы от перегрева и обезвоживания в сухую и жаркую погоду, способствуя передвижению поглощённых корнями минеральных веществ из почвы вверх по растению и, как следствие, активному протеканию фотосинтеза [19, 20, 21]. Особенности ее проявления имеют значение в адаптации фотосинтетического и продукционного процессов растений с целью определения эффективных путей регулирования.

Величина интенсивности транспирации листьев у растений дуба в условиях засухи варьировала от 1.4 до 2.5 ммоль $H_2O/m^2/c$ (при средних значениях 2.0 ± 0.28 $H_2O/m^2/c$), у растений в оптимальных условиях – от 2.0 до 3.6 ммоль $H_2O/m^2/c$ (при средних значениях 3.0 ± 0.28 $H_2O/m^2/c$). Для всех семей с уменьшением влажности почвы уровень транспирации снижается.

У растений дуба, испытывающих засуху, наибольшее значение интенсивности транспирации (2.5 ± 0.15 ммоль/ m^2/c), как и ассимиляции CO_2 , зарегистрировано у семьи 233.57, а наименьшее – у семьи 339.57 (1.4 ± 0.25 ммоль/ m^2/c). У контрольных

растений наибольшее значение интенсивности транспирации было зарегистрировано у растений семьи 63.12 и составляло 3.6 ± 0.32 ммоль/ m^2/c , наименьшее – у растений семьи 339.57 (2.0 ± 0.12 ммоль/ m^2/c). Снижение интенсивности транспирации в среднем у растений дуба черешчатого в условиях засухи составило 33,3 %. Согласно полученным экспериментальным данным, опытные растения разных семей существенно различаются не только по интенсивности фотосинтеза, но и способностью испарять воду. Наименьший процент снижения интенсивности транспирации составил 20,9 % (семья 339.57). Максимальное падение испарения зафиксировано для семьи 63.12 (на 57,1 %).

Устьичная проводимость листьев является важным механизмом регулирования и обеспечения эффективности процессов фотосинтеза и транспирации [22, 23], и в следствие этого существенно может влиять на интенсивность роста растений и продуктивность.

В варианте с засухой устьичная проводимость менялась от 68 до 101 ммоль/ m^2/c , в контроле – от 86 до 177 ммоль/ m^2/c . Среди растений, подвергавшихся засухе, максимальное значение устьичной проводимости было отмечено у семьи 233.57 значение интенсивности фотосинтеза которой было максимально, минимальное – у семьи 339.57. Среди контрольных растений самые высокие показатели интенсивности транспирации были зафиксированы у представителей семьи 63.12, самые низкие – у представителей семьи 339.57. Обнаруженные варианты соотношения интенсивности фотосинтеза дополняют данные об эффективности использования воды.

Значения ЭИВ у исследуемых растений дуба, подвергавшихся засухе, изменялись в диапазоне от 4.8 до 10.4 Ммоль CO_2 /моль H_2O , что в среднем в 1,2 раза выше, чем у контрольных растений – 5.0–7.6 Ммоль CO_2 /моль H_2O . У семьи 339.57 с наименьшими потерями как интенсивности фотосинтеза, так и интенсивности транспирации в условиях засухи зафиксирована максимальные значения показателя ЭИВ как в засухе, так и в контроле, превышающие средние показатели по семьям. Растения этой семьи не обладают

максимальной продуктивностью в контроле, однако не показывают выраженного стресса, то есть могут обладать потенциальной устойчивостью к данному фактору.

Рассчитанное значение ЭИВ для растений семьи с высоким потенциалом продуктивности в контроле (63.12) показывают значения ниже средних (5.8 ± 0.40 в контроле; 6.4 ± 1.42). Схожие значения зафиксированы для растений семьи 233.57 с высоким потенциалом продуктивности в контроле, но с низким падением интенсивности фотосинтеза в условиях засухи (5.6 ± 0.11 в контроле; 6.9 ± 0.35).

Эффективность использования воды у растений дуба, особенно в условиях засухи, у растений при отсутствии снижения интенсивности транспирации представляет собой важный аспект адаптации этих генотипов к изменяющимся климатическим условиям. Однако эти механизмы имеют свои ограничения, и долговременное воздействие засухи при резком подавлении транспирации (например, как у семьи 339.57) может в конечном итоге привести к снижению их продуктивности, ограничению роста.

Таким образом, воздействие засухи на ювенильном этапе онтогенеза дуба черешчатого вызывает снижение интенсивности фотосинтеза, транспирации и устьичной проводимости. Разброс минимальных и максимальных значений говорит о наличии изменчивости и индивидуальной реакции особей изученных семей и возможности проведения отбора на устойчивость к засухе с одной стороны, с другой стороны проводить отбор генотипов с максимальной продуктивностью в оптимальных условиях.

Так, семьи 63.12 и 233.57 в условиях контроля, не подвергавшегося засухе, демонстрируют максимальные показатели фотосинтетической активности, что указывает на их высокую потенциальную продуктивность фотосинтеза. В отличие от них, семья 151.1 показывает значения ниже средних, свидетельствуя о низком уровне фотосинтетического потенциала.

Некоторые семьи проявляют относительную устойчивость к стрессу, характеризуясь меньшим снижением фотосинтетической активности - семья 233.57.

Высокие темпы ассимиляции углекислого газа даже в условиях стресса могут быть связаны с генетическими особенностями и адаптивными реакциями, такими как оптимизация устьичной проводимости и накопление осмолитов. Семья 339.57 также демонстрирует низкую степень снижения интенсивности фотосинтеза в условиях засухи (8,1%) и самую высокую эффективность использования транспирационной воды. Эти результаты подтверждают полученные в 2023 году в ходе измерения фотосинтетической активности у 2-х летних растений дуба данные о преимуществах рассматриваемых семей [24].

В ходе анализа выявлены семейства растений, демонстрирующие значительное снижение устьичной проводимости и фотосинтетической активности в условиях стресса (63.12 и 151.1). Такая физиологическая реакция на дефицит влаги может рассматриваться как адаптационное преимущество, позволяющее растениям более эффективно управлять потерей влаги. Однако следует отметить, что такая стратегия адаптации сопряжена с сопутствующим снижением продуктивности, обусловленным уменьшением ассимиляционной активности листового аппарата. Таким образом, данные результаты подчеркивают двусторонний характер текущих физиологических реакций, в которых компромисс между вододержанием и фотосинтетической продуктивностью становится особенно актуальным в контексте изменения климатических условий.

1.2 Результаты измерения интенсивности фотосинтеза и транспирации у генотипов березы

Берёза, относящаяся к категории устойчивых и высокопродуктивных древесных растений, выделяется ускоренными темпами роста и высокой интенсивностью фотосинтетических процессов. Она обладает активной устьичной проводимостью и эффективностью использования транспирационной влаги, что оптимизирует фотосинтетические процессы. Листья березы отличаются "экономичным" функционированием: на их построение расходуется меньшее количество веществ из запасов, при этом в благоприятные годы они экспортируют ассимилятов почти в 70 раз больше, чем в неблагоприятные условия. Это можно

объяснить тем, что береза образует в пять раз больше ассимилятов на единицу площади листа, что делает ее менее зависимой от запасов ассимилятов по сравнению с другими породами [25].

Полученные данные об интенсивности видимого фотосинтеза и транспирации у опытных и контрольных растений после 7 недельного эксперимента представлены в таблице 2.

Таблица 2

Параметры газообмена листа и транспирации экспериментальных растений березы различного происхождения

Table 2

Parameters of leaf gas exchange and transpiration of experimental birch plants of different origins

Номер Семьи /Family No	Вариант Опыта/Treatment	Интенсивность освещения (ФАР), мкмоль/м ² /с/Light intensity (PAR), μmol/m ² /s	Темпера-тура листа, (t _l), °C/Leaf temperature (t _l), °C	Интенсивность видимого фотосинтеза (Pn), мкмоль/м ² /с/Photosynthetic rate (Pn), μmol/m ² /s	Интенсивность транспирации (E), ммоль/м ² /с/Transpiration rate (E), mmol/m ² /s	Устьичная проводимость (C), моль/м ² /с/Stomatal conductance (C), mol/m ² /s	Эффективность использования воды (ЭИВ), Ммоль CO ₂ / моль H ₂ O/Water use efficiency (WUE), mmol CO ₂ /mol H ₂ O
БПЗF1	засуха/drought	1571±66	29.7±0.38**	11.3±0.97** *	2.0±0.19**	72±7.8	5.8±0.17
	контроль/control	1606±136	31.4±0.59	15.2±0.83	2.7±0.21	92±12.1	5.8±0.5
F14GS8b	засуха/drought	1475 ±71	31.9±0.22*	9.2±1.25***	1.9±0.32***	58±12.4** *	4.9±0.19
	контроль/control	1036±184	29.2±0.89	16.5±1.43	3.5±0.22	182±27.6	4.8±0.59
БП4a	засуха/drought	1629±182	30.7±0.2	15.0±2.16	2.7±0.38	96±22.9**	5.6±0.47**
	контроль/control	1609±221	31.7±0.65	15.1±0.86	3.6±0.59	154±36.5	4.2±0.09
ББ4б	засуха/drought	1267.07±186	30.8±0.32	17.1±1.28*	3.3±0.19*	134±14.7*	5.2±0.5
	контроль/control	1254±146	30.2±0.15	21.0±1.42	3.9±0.19	185±15.5	5.4±0.48
Средние значения/ Mean values	засуха/drought	1485±126	30.8±0.28	13.1±1.42*	2.7±0.32*	105±17.85	5.0±0.24*
	контроль/control	1376±172	30.6±0.57	16.9±1.14	3.2±0.25	139±19.54	5.4±0.51

Обозначение: * - различие с контролем достоверны (p ≤ 0.05); ** - различие с контролем достоверны (p ≤ 0.01); *** - различие с контролем достоверны (p ≤ 0.001)

Источник: собственные вычисления автора Source: own calculations

Так как условия и продолжительность эксперимента, возраст исследуемых растений генотипов дуба и березы, а также сроки фиксации фотосинтетической активности и водного режима растений были одинаковыми было проведено

сравнение изучаемых показателей. Выявлено, что ювенильные растения обладают сопоставимым уровнем фотосинтетической и транспирационной активности в контролируемых условиях выращивания (средние значения представлены в

таблицах 1,2). Различия заключаются в расчётном значении ЭИВ, которое у растений дуба черешчатого выше.

У растений берёзы, испытывающих засуху, максимальная интенсивность видимого фотосинтеза варьировала от 9.2 до 17.1 мкмоль/м²/с. Самый высокий показатель был зафиксирован у генотипа берёзы повислой ББ46 (17.1±1.28 мкмоль/м²/с), самый низкий – у трансгенного генотипа берёзы пушистой F14GS8b (9.2±1.25 мкмоль/м²/с).

У контрольных растений берёзы в варианте без засухи максимальный уровень фотосинтетической активности листьев изменялся от 15.1 до 21.0 мкмоль/м²/с (при средних значениях 16,9±1.14 мкмоль/м²/с). Наибольшая величина отмечалась у растений генотипа ББ46 (21.0±1.42 мкмоль/м²/с), наименьшая – у растений берёзы пушистой генотипа БП4а (15.1±0.86). Снижение ассимиляционной активности после 7 недельной засухи среди всех изучаемых генотипов берёзы составило 22,5 %.

Листья берёзы, согласно имеющимся исследованиям, демонстрируют менее активные процессы фотосинтеза, дыхания и транспирации в условиях водного дефицита [26]. Это, вероятно, связано с тем, что вклад текущего фотосинтеза в рост листьев берёзы значительно выше, чем у дуба [25].

В условиях контроля, не подвергавшегося засухе, высокие показатели фотосинтеза были зафиксированы у генотипа берёзы повислой ББ46 и трансгенного генотипа берёзы пушистой F14GS8b. Значения ниже средних имели генотипы берёзы пушистой БП3F1 и БП4а.

В условиях стресса наименьшее снижение фотосинтетической активности продемонстрировал генотип БП4а (- 1%), однако сохранить активное поглощение углекислого газа примерно на том же уровне удалось растениям генотипа ББ46, интенсивность фотосинтеза у которых снизилась в условиях засухи на 18,6%. Среднее снижение составило 22.5 %.

Значения интенсивности транспирации листьев у растений берёзы в условиях засухи изменялись от 1.9 (генотип F14GS8b) до 3.6 H₂O/м²/с (генотип БП4а). У растений берёзы в оптимальных

условиях (контроль) наибольшее значение интенсивности транспирации было зарегистрировано у растений генотипа ББ46 (3.9±0.19 ммоль/м²/с), наименьшее – у растений берёзы пушистой генотипа БП3F1 (2.7±0.21 ммоль/м²/с).

Потерю воды растениями на транспирацию предлагается рассматривать как обмен ее на углерод, который необходим для роста растений. Исходя из этого, быстрорастущим растениям требуется значительно больше воды, чем содержится в самих растениях [27].

Показатели ЭИВ у исследуемых растений берёзы в среднем в условиях контроля составили 5.4±0.51; в условиях засухи 5.0±0.24, подвергавшихся засухе, изменялись в диапазоне от 4.2 (генотип БП4а) до 5.8 (генотип БП3F1) Ммоль CO₂/моль H₂O, у контрольных растений – от 4.8 (генотип F14GS8b) до 5.8 (генотип БП3F1) Ммоль CO₂/моль H₂O.

У опытных растений в варианте с засухой устьичная проводимость менялась от 58 до 154 моль/м²/с (при средних), у контрольных растений – от 92 до 185 моль/м²/с. Среди растений в условиях засухи максимальное значение устьичной проводимости было отмечено у генотипа БП4а (154±36.51 моль/м²/с), минимальное – у генотипа F14GS8b (58±12.36 моль/м²/с). Среди контрольных растений самые высокие показатели интенсивности транспирации были зафиксированы у представителей генотипа ББ46 (185±15.5 моль/м²/с), самые низкие – у представителей генотипа БП3F1 (92±12.13 моль/м²/с).

Существуют исследования, где тоже отмечено то, что показатели устьичной проводимости у растений берёзы повислой выше, чем у растений берёзы пушистой [28]. Однако, данные, полученные нами в опыте с засухой, диктуют необходимость проведения дополнительных исследований.

Таким образом, воздействие засухи на ювенильном этапе онтогенеза берёз, также как и у растений дуба, вызывает снижение интенсивности фотосинтеза, транспирации и устьичной проводимости. Генотипом с максимальной продуктивностью в оптимальных условиях можно

считать ББ4б. Высоким сопротивлением к засухе обладает генотип ББ4а.

Корреляционный анализ выявил сильную и прямую взаимосвязь между устьичной проводимостью и интенсивностью видимого фотосинтеза для обеих древесных пород ($r_s=0.8 \pm 0.12$ в обоих вариантах), а также с интенсивностью транспирации ($r_s=0.7 \pm 0.20$ в контроле).

Обнаруженные значения корреляций подтверждают данные, полученные для двухлетних растений дуба в условиях засухи [24]. В условиях засухи, происходит усиление взаимосвязи между освещенностью и температурой листьев, что напрямую связано со снижением интенсивности транспирации и невозможности регулирования температуры листьев в условиях стресса.

Обсуждение

Обнаруженные различия по анализируемым признакам среди семей дуба и березы в контролируемых условиях дождезащитных укрытий свидетельствуют о влиянии фактора «генотип» на устойчивость фотосинтетической системы ювенильных растений. Полученные результаты исследования согласуются с данными других исследований в области реакции саженцев дуба и березы на засуху разной силы и продолжительности. Общее направление таких работ показывает возможность запуска адаптивных реакций у генотипов и проведения отбора для выведения засухоустойчивых сортов.

Фотосинтетическая продуктивность и скорость роста ювенильных растений чувствительны к стрессовым факторам среды, в первую очередь к нарушениям водного обмена, что отмечается для различных групп растений [29]. Нарушения, связанные с засухой, проявляются в ухудшении оттока ассимилятов из-за сгущения цитоплазмы, а также снижения ростовых процессов. Повышение концентрации ассимилятов приводит к ингибированию реакций фотосинтеза и интенсификации клеточного дыхания [30]. Уровень свободной воды определяет активность фотосинтеза. Отмечается, что при высокой интенсивности транспирации уровень свободной воды снижается и может приводить к снижению интенсивности фотосинтеза [31].

Общая реакция саженцев на продолжительную засуху видов и сортов *Quercus robur*, *Quercus petraea* и *Quercus pubescens* проявляется в снижении роста побегов в высоту и диаметр стебля, при этом потепление воздуха без засухи стимулирует рост побегов в высоту, но снижает рост в диаметре стебля и длину корня, что приводит к изменению аллометрического соотношения роста. Реакция побегов и стеблей на засуху сильно варьировала в зависимости от происхождения, северные происхождения более чувствительны к засухе. [32].

Сеянцы дуба (*Quercus petraea*) в ответ на продолжительную засуху увеличивают резистентность устьиц, способны к восстановлению устьичной проводимости после продолжительной засухи и восстановлению полива. Несмотря на то, что восстановление устьичной проводимости после прекращения воздействия засухи проходит быстрее у меньших по размеру особей, особи более крупных размеров способны более активно наращивать биомассу в после стрессовый период. В целом засуха подавляет верхушечный рост и снижает количество дополнительных побегов, что в дальнейшем будет влиять на габитус растений в условиях дефицита влаги [33].

Взрослые деревья береза повислой (*Betula pendula* Roth.), березы пушистой (*Betula pubescens*) обладает высокой приспособляемостью, засухоустойчивостью и холодостойкостью, но засуха легко поражается на стадии рассады и приводит к гибели, поэтому во многих засушливых и полувзасушливых районах береза не интродуцирована и практически не применяется. Продолжительность стресса засухи оказывает значимое влияние на ростовые характеристики саженцев, приводит к увеличению активности антиоксидантных ферментов, концентрации осморегулирующих веществ и перекисного окисления липидов мембран. Усиление засухи и ее продолжительность приводит к снижению фотосинтетических параметров и концентрации пигментов, вплоть до изменения анатомических структур листа при продолжительном многолетнем стрессе [34, 8].

Рассмотренные примеры изменения метаболизма у дуба и березы в ответ на засуху, и как следствие снижение роста и продуктивности

ювенильных растений показывают необходимость комплексного подхода к селекции на засуху древесных пород с целью выявления механизмов адаптаций и лучших происхождений (генотипов, семей). Выявленные пределы варьирования показателей фотосинтеза и водного режима могут стать основой для выявления особей с выдающимся потенциалом засухоустойчивости с одной стороны, либо максимальной продуктивности в оптимальных условиях выращивания с другой стороны.

Таким образом, рассматриваемые физиологические особенности можно использовать в качестве основы целенаправленного селекционного отбора и разработки перспективных морфогенотипов лесобразующих пород на продуктивность и адаптивный потенциал. Это, в свою очередь, может значительно способствовать повышению экологической устойчивости в ареале обитания и производства, а также снижению уровня углекислого газа в атмосфере за счет отбора генотипов с высокой CO_2 поглощающей способностью.

Заключение

Для трехлетних растений изучаемых генотипов дуба черешчатого и березы повислой и пушистой, включая трансгенную линию, показана изменчивость реакций на дефицит влаги.

Общая физиологическая реакция листьев дуба и березы на продолжительный стресс, вызванный 7-недельной засухой, проявляется в снижении устьичной проводимости, интенсивности транспирации и интенсивности фотосинтеза.

Значение показателей в одинаковых условиях контролируемого эксперимента у одновозрастных контейнерных растений дуба и березы сопоставимы. Для показателя интенсивности видимого фотосинтеза средние значения в контроле $17 \text{ мкмоль/м}^2/\text{с}$; интенсивность транспирации – $3 \text{ ммоль/м}^2/\text{с}$; устьичная проводимость $140 \text{ моль/м}^2/\text{с}$. Для саженцев дуба и березы взаимосвязь интенсивности транспирации с интенсивностью видимого фотосинтеза в условиях засухи возрастает до 0,7.

Выявлено отличие пород по показателю ЭИВ, растения дуба в условиях засухи показывают

более высокие значения (до $10.4 \text{ Ммоль CO}_2/\text{моль H}_2\text{O}$).

По чувствительности изучаемых параметров фотосинтеза и водного режима среди семей можно выделить семьи, особи которых могут быть охарактеризованы как сохраняющие интенсивность фотосинтеза в условиях засухи и семьи, с выраженным его снижением.

В оптимальных условиях (контроль) выделены семьи с высокой интенсивностью фотосинтеза, а также семьи с низкими потерями интенсивности фотосинтеза и интенсивности транспирации в условиях засухи. Такие генотипы перспективны для дальнейших селекционных работ в полевых условиях по отбору устойчивых генотипов, которые в условиях стресса незначительно снижают интенсивность фотосинтеза (падение показателей менее 20%).

Такое физиологическое состояние обеспечивается активностью генов, отвечающих за антиоксидантную защиту, осмотическую регуляцию и работу устьиц, что позволяет растениям поддерживать фотосинтетическую активность при дефиците влаги.

Список литературы

1. Сергиенко В.Г., Константинов А.В. Прогноз влияния изменения климата на разнообразие природных экосистем и видов флористических и фаунистических комплексов биоты России // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. – 2016. – № 2. – С. 29–44. – EDN WDJUGJ.
2. Кузнецов В.В. Физиологические механизмы адаптации хвойных к засухе // Механизмы устойчивости растений и микроорганизмов к неблагоприятным условиям среды: материалы Всерос. конф. с междунар. участием (Иркутск, 10–15 июля 2018 г.) / Общество физиологов растений России. – Иркутск, 2018.
3. Amoah J.N., Seo Y.W. Effect of progressive drought stress on physio-biochemical responses and gene expression patterns in wheat. *3 Biotech*; 2021; 11 (10): 440. – DOI: 10.1007/s13205-021-02991-6.
4. Алиев Р.Т., Мамедова А.Д., Гусейнова Т.Н., Гаджиев Э.С. Различия в амплитуде физиологических параметров некоторых сельскохозяйственных растений при адаптации к стрессу засухи // Актуальные исследования. – 2022. – № 6 (85). – С. 6–9. – URL: <https://apni.ru/article/3711-razlichie-v-amplitude-fiziologicheskikh-param>
5. Гончарова Ю.К., Харитонов Е.М., Очкас Н.А., Гончаров С.В., Свиначев С.В. Методы анализа и механизмы устойчивости к засухе (обзор) // *Рисоводство*. – 2020. – № 4 (49). – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/metody-analiza-i-mehanizmy-ustoychivosti-k-zasuhe-obzor> (дата обращения: 12.11.2025).
6. Ashraf M., Harris P.J. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*; 2013; 51 (2): 163–190.
7. Sevanto S. Phloem transport and drought. *Journal of Experimental Botany*; 2014; 65 (7): 1751–1759.
8. Reddy K.R., Zhao D. Interactive effects of elevated CO₂ and potassium deficiency on photosynthesis, growth, and biomass partitioning of cotton. *Field Crops Research*; 2005; 94 (2–3): 201–213.
9. Bertoli D.J., Cannon S.B., Froenicke L. [et al.] The genome sequences of *Arachis duranensis* and *Arachis ipaensis*, the diploid ancestors of cultivated peanut. *Nature Genetics*; 2016; 48 (4): 438–446.
10. Polley W.H. Implications of atmospheric and climate change for crop yield and water use efficiency. *Crop Science*; 2002; 42: 131–140.
11. Sun Y., Wang C., Chen H.Y.H., Ruan H. Response of plants to water stress: a meta-analysis. *Frontiers in Plant Science*; 2020; 11: 978. – DOI: 10.3389/fpls.2020.00978.
12. Аллагулова Ч.Р., Юлдашев Р.А., Авальбаев А.М. Участие оксида азота в регуляции развития растений и их устойчивости к дефициту влаги // *Физиология растений*. – 2023. – Т. 70, № 2. – С. 134–153. – DOI: 10.31857/S0015330323020015.
13. Жукова О.И. Экологическая устойчивость популяции биотипов и форм древесных видов к почвенной засухе // *Наука. Мысль: электронный периодический журнал*. – 2014. – № 1. – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/ekologicheskaya-ustoychivost-populyatsii-biotipov-i-form-drevesnyh-vidov-k-pochvennoy-zasuhe> (дата обращения: 16.09.2025).
14. Дроздов С.Н., Холопцева Е.С., Сазонова Т.А. Свето-температурная характеристика семян березы пушистой (*Betula pubescens* Betulaceae) // *Известия вузов. Лесной журнал*. – 2014. – № 1 (337). – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/sveto-temperaturnaya-harakteristika-seyantsev-berezy-pushistoy-betula-pubescens-betulaceae> (дата обращения: 12.11.2025).
15. Бугаев В.А., Мусиевский А.Л., Царалунга В.В. Дубравы лесостепи. – Воронеж: ВГЛТУ им. Г.Ф. Морозова, 2013. – 247 с. – ISBN 978-5-7994-0559-5.
16. Гродецкая Т.А., Евлаков П.М., Исаков И.Ю. Анализ экспрессии генов стрессоустойчивости в условиях воздействия засухи на растения березы в Центрально-Черноземном регионе // *Лесотехнический журнал*. – 2020. – № 2 (38). – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/analiz-ekspressii-genov-stressoustoychivosti-v-usloviyah-vozdeystviya-zasuhi-na-rasteniya-berezy-v-tsentralno-chernozemnom-regione> (дата обращения: 10.11.2025).

17. Иозус А.П., Завьялов А.А. Селекция и гибридизация березы повислой в условиях сухой степи юго-востока европейской территории России // *Международ. журнал прикладных и фундаментальных исследований*. – 2019. – № 2. – С. 68–72.
18. Дьякова И.Н., Толстикова Т.Н. Оценка засухоустойчивости интродуцированных видов рода *Quercus* // *Вестник Адыгейского гос. ун-та. Серия: Естественно-математические и технические науки*. – 2010. – № 3. – С. 95–103.
19. Daai Z., Jinfeng G., Yiping Q. [et al.] Preliminary study on fecundity of common buckwheat under controlled conditions. *Proceedings of the 12th International Symposium on Buckwheat; Laško, Slovenia, 2013; 172–174.*
20. Evans J.R., Loreto F. Acquisition and diffusion of CO₂ in higher plant leaves. *Photosynthesis: physiology and metabolism*; ed. by R.C. Leegood, T.D. Sharkey, S. von Caemmerer. Dordrecht: Kluwer Academic, 2000; 321–351.
21. Flexas J., Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*; 2002; 89: 183–189.
22. Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю. Физиология растений. – М.: Владос, 2005. – 463 с.
23. Atkinson C.J., Policarpo M., Webster A.D., Kingswell G. Drought tolerance of clonal *Malus* determined from measurements of stomatal conductance and leaf water potential. *Tree Physiology*; 2000; 20: 557–563.
24. Евлаков П.М., Попова А.А., Рьжкова В.С. [и др.] Влияние засухи на фотосинтетические особенности, устьичную проводимость и эффективность использования воды у ювенильных растений дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) // *Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства*. – 2023. – № 4. – С. 63–74. – DOI: 10.21178/2079-6080.2023.63. – EDN PUMXPG.
25. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев: Рассчитана на физиологов растений, экологов, ботаников и лесоводов / Ю. Л. Цельникер, И. С. Малкина, А. Г. Ковалев [и др.]. – Москва: МАИК "Наука/Интерпериодика", 1993. – 256 с. – ISBN 5-02-004148-3. – EDN YRAZBJ.
26. Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б., Новичонок Е.В. Влияние водного дефицита листа на фотосинтез березы повислой // *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. – 2016. – № 10-4. – С. 595–597. – URL: <https://applied-research.ru/ru/article/view?id=10396> (дата обращения: 14.11.2025).
27. Arland A. Fiebernde Pflanzen – mehr Brot (Auf neun Wegen zur Steigerung der Kulturpflanzenenerträge). – Berlin : Acad. Verlag, 1953. – S. 81–98.
28. Structural and functional peculiarities of plants from the genus *Betula* L. at early stages of ontogenesis / V. B. Pridacha, V. K. Bolondinskii, T. A. Sazonova, A. V. Olchev // *Biology Bulletin*. 2017; 44 (2):144-149. – DOI 10.1134/S1062359017020157. – EDN YVETFV.
29. Никитин С.Н. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах и динамика ростовых процессов при применении биологических препаратов // *Успехи современного естествознания*. – 2017. – № 1. – С. 33–38. – URL: <https://natural-sciences.ru/ru/article/view?id=36338> (дата обращения: 10.11.2025).
30. Qiao M. Impacts of drought on photosynthesis in major food crops and the related mechanisms of plant responses to drought / M. Qiao, C. Hong, Y. Jiao, S. Hou, H. Gao. *Plants*; 2024; 13 (13): 1808. – DOI: 10.3390/plants13131808.
31. Хмелевская И.А. Эколого-физиологические исследования древесных пород в г. Пскове // *Вестник Псковского государственного университета. Серия: Естественные и физико-математические науки*. – 2008. – № 6. – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/ekologo-fiziologicheskie-issledovaniya-drevesnyh-porod-v-g-pskove> (дата обращения: 17.09.2025).
32. Arend M., Kuster T., Günthardt-Goerg M.S., Dobbertin M. Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*). *Tree Physiology*; 2011; 31 (3): 287–297. – DOI: 10.1093/treephys/tpr004. – PMID: 21422189.
33. Turcsán A., Steppe K., Sárközi E. [et al.] Early summer drought stress during the first growing year stimulates extra shoot growth in oak seedlings (*Quercus petraea* L.). *Frontiers in Plant Science*; 2016; 7: 193. – DOI: 10.3389/fpls.2016.00193.

34. Kou J., Yan D., Qin B. [et al.] Physiological response mechanism of European birch (*Betula pendula* Roth) to PEG-induced drought stress and hydration. *Frontiers in Plant Science*; 2023; 14: 1226456. – DOI: 10.3389/fpls.2023.1226456.
35. Савельева Е.М., Тараканов И.Г. К проблеме регуляции фотосинтеза и водного обмена у растений рапса (*Brassica napus* L.) в онтогенезе // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2014. – С. 36–51.

References

1. Sergienko V. G., Konstantinov A. V. Prognoz vliyaniya izmeneniya klimata na raznoobrazie prirodnykh ekosistem i vidov floristicheskikh i faunisticheskikh kompleksov bioty Rossii. [Forecast of the impact of climate change on the diversity of natural ecosystems and species of floristic and faunistic complexes of Russian biota]. *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaystva* = Proceedings of the Saint Petersburg Forestry Research Institute. 2016; (2): 29–44. (In Russ.). EDN WDJUGJ.
2. Kuznetsov V. V. Fiziologicheskie mekhanizmy adaptatsii khvoynykh k zasukhe. [Physiological mechanisms of conifer adaptation to drought]. *Mekhanizmy ustoychivosti rasteniy i mikroorganizmov k neblagopriyatnym usloviyam sredy: materialy Vseros. konf. s mezhdunar. uchastiem (Irkutsk, 10–15 iyulya 2018 g.)* = Mechanisms of plant and microorganism resistance to unfavorable environmental conditions: proceedings of the All-Russian conference with international participation (Irkutsk, July 10–15, 2018). Irkutsk: Obshchestvo fiziologov rasteniy Rossii; 2018. (In Russ.).
3. Amoah J.N., Seo Y.W. Effect of progressive drought stress on physio-biochemical responses and gene expression patterns in wheat. *3 Biotech*. 2021; 11 (10): 440. DOI: 10.1007/s13205-021-02991-6.
4. Aliev R. T., Mamedova A. D., Guseinova T. N., Gadzhiev E. S. Razlichie v amplitude fiziologicheskikh parametrov nekotorykh sel'skokhozyaystvennykh rasteniy pri adaptatsii k stressu zasukhi. [Difference in the amplitude of physiological parameters of some agricultural plants during adaptation to drought stress]. *Aktual'nye issledovaniya* = Actual Research. 2022; (6) 85: 6–9. (In Russ.). URL: <https://apni.ru/article/3711-razlichie-v-amplitude-fiziologicheskikh-param>
5. Goncharova Yu. K., Kharitonov E. M., Ochkas N. A., Goncharov S. V., Svinarev S. V. Metody analiza i mekhanizmy ustoychivosti k zasukhe (obzor). [Methods of analysis and mechanisms of drought resistance (review)]. *Risovodstvo* = Rice Growing. 2020; (4) 49. (In Russ.). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/metody-analiza-i-mekhanizmy-ustoychivosti-k-zasuhe-obzor> (accessed: 12.11.2025).
6. Ashraf M., Harris P.J. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*. 2013; 51 (2): 163–190.
7. Sevanto S. Phloem transport and drought. *Journal of Experimental Botany*. 2014; 65 (7): 1751–1759.
8. Reddy K.R., Zhao D. Interactive effects of elevated CO₂ and potassium deficiency on photosynthesis, growth, and biomass partitioning of cotton. *Field Crops Research*. 2005; 94 (2–3): 201–213.
9. Bertioli D.J., Cannon S.B., Froenicke L. [et al.] The genome sequences of *Arachis duranensis* and *Arachis ipaensis*, the diploid ancestors of cultivated peanut. *Nature Genetics*. 2016; 48 (4): 438–446.
10. Polley W.H. Implications of atmospheric and climate change for crop yield and water use efficiency. *Crop Science*. 2002; 42: 131–140.
11. Sun Y., Wang C., Chen H.Y.H., Ruan H. Response of plants to water stress: a meta-analysis. *Frontiers in Plant Science*. 2020; 11: 978. DOI: 10.3389/fpls.2020.00978.
12. Allagulova Ch. R., Yuldashev R. A., Avalbaev A. M. Uchastie oksida azota v regulyatsii razvitiya rasteniy i ikh ustoychivosti k defitsitu vlagi. [Involvement of nitric oxide in the regulation of plant development and their resistance to water deficit]. *Fiziologiya rasteniy* = Russian Journal of Plant Physiology. 2023; 70 (2): 134–153. (In Russ.). DOI: 10.31857/S0015330323020015.
13. Zhukova O. I. Ekologicheskaya ustoichivost' populyatsii biotipov i form drevesnykh vidov k pochvennoy zasukhe. [Ecological stability of the population of biotypes and forms of tree species to soil drought]. *Nauka. Mysl': elektronnyy periodicheskiy zhurnal* = Science. Thought: electronic periodic journal. 2014; (1). (In Russ.). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/ekologicheskaya-ustoychivost-populyatsii-biotipov-i-form-drevesnykh-vidov-k-pochvennoy-zasuhe> (accessed: 16.09.2025).

14. Drozdov S. N., Kholoptseva E. S., Sazonova T. A. Sveto-temperaturnaya kharakteristika seyantsev berezy pushistoy (*Betula pubescens* Betulaceae). [Light and temperature characteristic of downy birch (*Betula pubescens* Betulaceae) seedlings]. *Izvestiya vuzov. Lesnoy zhurnal = Russian Forestry Journal*. 2014; (1) 337. (In Russ.). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/sveto-temperaturnaya-harakteristika-seyantsev-berezy-pushistoy-betula-pubescens-betulaceae> (accessed: 12.11.2025).
15. Bugaev V. A., Musievskiy A. L., Tsaralunga V. V. Dubravy lesostepi. [Oak forests of the forest-steppe]. Voronezh: VGLTU im. G.F. Morozova; 2013. 247 p. (In Russ.). ISBN 978-5-7994-0559-5.
16. Grodetzkaya T. A., Evlakov P. M., Isakov I. Yu. Analiz ekspressii genov stressoustoychivosti v usloviyakh vozdeystviya zasukhi na rasteniya berezy v Tsentral'no-Chernozemnom regione. [Analysis of stress resistance gene expression under drought influence on birch plants in the Central Black Earth region]. *Lesotekhnicheskii zhurnal = Forestry Engineering Journal*. 2020; (2) 38. (In Russ.). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/analiz-ekspressii-genov-stressoustoychivosti-v-usloviyah-vozdeystviya-zasuhi-na-rasteniya-berezy-v-tsentralno-chernozemnom-regione> (accessed: 10.11.2025).
17. Iozus A. P., Zav'yalov A. A. Seleksiya i gibridizatsiya berezy povisloy v usloviyakh sukhoy stepi yugo-vostoka evropeyskoy territorii Rossii. [Selection and hybridization of silver birch in the conditions of the dry steppe of the south-east of the European part of Russia]. *Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy = International Journal of Applied and Fundamental Research*. 2019; (2): 68–72. (In Russ.).
18. D'yakova I. N., Tolstikova T. N. Otsenka zasukhoustoychivosti introducirovannykh vidov roda *Quercus*. [Assessment of drought resistance of introduced species of the genus *Quercus*]. *Vestnik Adygeyskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Estestvenno-matematicheskie i tekhnicheskie nauki = Bulletin of the Adyghe State University. The series "Natural-Mathematical and Technical Sciences"*. 2010; (3): 95–103. (In Russ.).
19. Daai Z., Jinfeng G., Yiping Q. [et al.] Preliminary study on fecundity of common buckwheat under controlled conditions. *Proceedings of the 12th International Symposium on Buckwheat*. Laško, Slovenia, 2013: 172–174.
20. Evans J.R., Loreto F. Acquisition and diffusion of CO₂ in higher plant leaves. In: Leegood R.C., Sharkey T.D., von Caemmerer S., editors. *Photosynthesis: physiology and metabolism*. Dordrecht: Kluwer Academic; 2000. p. 321–351.
21. Flexas J., Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*. 2002; 89: 183–189.
22. Yakushkina N. I., Bakhtenko E. Yu. Fiziologiya rasteniy. [Plant physiology]. Moscow: Vldos; 2005. 463 p. (In Russ.).
23. Atkinson C.J., Polcarpo M., Webster A.D., Kingswell G. Drought tolerance of clonal *Malus* determined from measurements of stomatal conductance and leaf water potential. *Tree Physiology*. 2000; 20: 557–563.
24. Evlakov P. M., Popova A. A., Ryzhkova V. S. [i dr.]. Vliyanie zasukhi na fotosinteticheskie osobennosti, ust'ichnuyu provodimost' i effektivnost' ispol'zovaniya vody u yuvenil'nykh rasteniy duba chershchatogo (*Quercus robur* L.). [Influence of drought on photosynthetic traits, stomatal conductance and water use efficiency in juvenile pedunculate oak (*Quercus robur* L.) plants]. *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaystva = Proceedings of the Saint Petersburg Forestry Research Institute*. 2023; (4): 63–74. (In Russ.). DOI: 10.21178/2079-6080.2023.63. EDN PUMXPG.
25. Tsel'niker Yu. L., Malkina I. S., Kovalev A. G. [i dr.]. Rost i gazoobmen CO₂ u lesnykh derev'ev: Rasschitana na fiziologov rasteniy, ehkologov, botanikov i lesovodov [Growth and CO₂ gas exchange in forest trees: For plant physiologists, ecologists, botanists and foresters]. Moscow: MAIK "Nauka/Interperiodika"; 1993. 256 p. (In Russ.). ISBN 5-02-004148-3. EDN YRAZBJ.
26. Sazonova T. A., Bolondinskiy V. K., Pridacha V. B., Novichonok E. V. Vliyanie vodnogo defitsita lista na fotosintez berezy povisloy. [Influence of leaf water deficit on photosynthesis of silver birch]. *Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy = International Journal of Applied and Fundamental Research*. 2016; (10-4): 595–597. (In Russ.). URL: <https://applied-research.ru/ru/article/view?id=10396> (accessed: 14.11.2025).
27. Arland A. Fiebernde Pflanzen – mehr Brot (Auf neun Wegen zur Steigerung der Kulturpflanzenenerträge). Berlin: Acad. Verlag; 1953. p. 81–98. (In German).
28. Structural and functional peculiarities of plants from the genus *Betula* L. at early stages of ontogenesis / V. B. Pridacha, V. K. Bolondinskii, T. A. Sazonova, A. V. Olchev // *Biology Bulletin*. 2017; 44 (2): 144-149. – DOI 10.1134/S1062359017020157. – EDN YVETfV.

29. Nikitin S. N. Fotosinteticheskaya deyatel'nost' rasteniy v posevakh i dinamika rostovykh protsessov pri primeneni biologicheskikh preparatov. [Photosynthetic activity of plants in crops and the dynamics of growth processes when using biological products]. Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya = Advances in Current Natural Sciences. 2017; (1): 33–38. (In Russ.). URL: <https://natural-sciences.ru/ru/article/view?id=36338> (accessed: 10.11.2025).
30. Qiao M., Hong C., Jiao Y., Hou S., Gao H. Impacts of drought on photosynthesis in major food crops and the related mechanisms of plant responses to drought. Plants. 2024; 13 (13): 1808. DOI: 10.3390/plants13131808.
31. Khmylevskaya I. A. Ekologo-fiziologicheskie issledovaniya drevesnykh porod v g. Pskove. [Ecological and physiological studies of tree species in the city of Pskov]. Vestnik Pskovskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Estestvennye i fiziko-matematicheskie nauki = Pskov State University Bulletin. Series: Natural and Physical-Mathematical Sciences. 2008; (6). (In Russ.). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/ekologo-fiziologicheskie-issledovaniya-drevesnyh-porod-v-g-pskove> (accessed: 17.09.2025).
32. Arend M., Kuster T., Günthardt-Goerg M.S., Dobbertin M. Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*). Tree Physiology. 2011; 31 (3): 287–297. DOI: 10.1093/treephys/tpr004. PMID: 21422189.
33. Turcsán A., Steppe K., Sárközi E. [et al.] Early summer drought stress during the first growing year stimulates extra shoot growth in oak seedlings (*Quercus petraea* L.). Frontiers in Plant Science. 2016; 7: 193. DOI: 10.3389/fpls.2016.00193.
34. Kou J., Yan D., Qin B. [et al.] Physiological response mechanism of European birch (*Betula pendula* Roth) to PEG-induced drought stress and hydration. Frontiers in Plant Science. 2023; 14: 1226456. DOI: 10.3389/fpls.2023.1226456.
35. Savel'eva E. M., Tarakanov I. G. K probleme regulyatsii fotosinteza i vodnogo obmena u rasteniy rapsa (*Brassica napus* L.) v ontogeneze. [On the problem of regulation of photosynthesis and water exchange in rapeseed plants (*Brassica napus* L.) during ontogenesis]. Izvestiya Timiryazevskoy sel'skokhozyaystvennoy akademii = Bulletin of the Timiryazev Agricultural Academy. 2014: 36–51. (In Russ.).

Сведения об авторах

✉ *Попова Анна Александровна* – доктор с.-х. наук, и.о. зав. кафедрой Лесной генетики, биотехнологии и физиологии растений, ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», г. Воронеж, Российская Федерация, ORCID: <http://orcid.org/0000-00034711-5377>, e-mail: logachevaaa@rambler.ru.

Евлаков Петр Михайлович – канд. биол. наук, заведующий лабораторией, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова» г. Воронеж, Российская Федерация, ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-0138-2410>, e-mail: peter.evlafov@yandex.ru.

Попова Валентина Трофимовна – канд. биол. наук, заведующий кафедрой ботаники и дендрологии, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова» г. Воронеж, Российская Федерация, ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-3765-7164>, e-mail: bot-fiz.rast@yandex.ru.

Рыжкова Владлена Сергеевна – младший научный сотрудник, аспирант Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова» г. Воронеж, Российская Федерация, ORCID: <http://orcid.org/0009-0000-9727-3088>, e-mail: vladlena.r11@yandex.ru.

Нартова Ирина Михайловна – ассистент, аспирант Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова» г. Воронеж, Российская Федерация, ORCID: <https://orcid.org/0009-0008-3629-2101>, e-mail: irinka.m2015@yandex.ru.

Лебедев Вадим Георгиевич – канд. биол. наук, старший научный сотрудник Филиал Института биоорганической химии имени акад. М. М. Шемякина и Ю. А. Овчинникова РАН, г. Пушино, Российская Федерация, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8891-1719>, e-mail: vglebedev@mail.ru.

Шестибратов Константин Александрович – канд. биол. наук, старший научный сотрудник, руководитель группы лесной биотехнологии Филиал Института биоорганической химии имени акад. М. М. Шемякина и Ю. А. Овчинникова РАН г. Пущино, Российская Федерация, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1996-6433>, e-mail: schestibratov.k@yandex.ru.

Information about the authors

✉ *Anna A. Popova* – Doctor of Agricultural Sciences, Acting Head of the Department of Forest Genetics, Biotechnology, and Plant Physiology, Voronezh State Forest Engineering University named after G.F. Morozov, Voronezh, Russian Federation, ORCID: <http://orcid.org/0000-00034711-5377>, e-mail: logachevaa@rambler.ru.

Petr M. Evlakov – PhD in Biology, Head of Laboratory, Voronezh State Forest Engineering University named after G.F. Morozov" Voronezh, Russian Federation, ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-0138-2410>, e-mail: peter.evlakov@yandex.ru.

Valentina T. Popova – PhD in Biology, Head of the Department of Botany and Dendrology, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education "Voronezh State Forest Engineering University named after G.F. Morozov" Voronezh, Russian Federation, ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-3765-7164>, e-mail: bot-fiz.rast@yandex.ru.

Vladlena S. Ryzhkova – Junior Researcher, Postgraduate Student, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education "Voronezh State Forest Engineering University named after G.F. Morozov" Voronezh, Russian Federation, ORCID: <http://orcid.org/0009-0000-9727-3088>, e-mail: vladlena.r11@yandex.ru.

Irina M. Nartova – Assistant, Postgraduate Student Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education "Voronezh State Forest Engineering University named after G.F. Morozov" Voronezh, Russian Federation, ORCID: <https://orcid.org/0009-0008-3629-2101>, e-mail: irinka.m2015@yandex.ru.

Vadim G. Lebedev – Ph.D. in Biology, Senior Researcher Branch of the Institute of Bioorganic Chemistry named after Acad. M. M. Shemyakin and Yu. A. Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russian Federation, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8891-1719>, e-mail: vglebedev@mail.ru.

Konstantin A. Shestibratov – PhD in Biology, Senior Researcher, Head of the Forest Biotechnology Group, Branch of the M. M. Shemyakin and Yu. A. Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russian Federation, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1996-6433>, e-mail: schestibratov.k@yandex.ru.

✉ Для контактов | Corresponding author