



УДК 581.1:582.632.2(478)

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.4.187

ОЦЕНКА ТЕРМОУСТОЙЧИВОСТИ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО И ДУБА СКАЛЬНОГО И СТЕПЕНИ ИХ АДАПТАЦИИ К ВЛИЯНИЮ ТЕПЛОВОГО ШОКА*

П.А. Куза, д-р биол. наук, проф.

Государственный университет Республики Молдова, ул. А. Метеевич, д. 60, г. Кишинев, Республика Молдова; e-mail: petrucuza@mail.ru

Листья дуба скального (*Quercus petraea* Liebl.) и дуба черешчатого (*Q. robur* L.) подвергались тепловому шоку разными высокими температурами. Повреждения клеточных структур листьев, вызванные термическим шоком, определяли методом утечки электролитов. У исследованных видов дуба наблюдалось сигмоидальное увеличение утечки электролитов из тканей листьев в зависимости от применяемых высоких температур. Листья дуба черешчатого по сравнению с дубом скальным проявили повышенную устойчивость к высоким температурам. Это позволяет заключить, что термотолерантность дуба черешчатого выше, чем у дуба скального. Полученные результаты свидетельствуют, что метод утечки электролитов может быть применен для определения термоустойчивости видов дуба, которые произрастают в разных условиях местообитания, а также в аналогичных экологических условиях. Эксперименты фракционирования дозы термического шока позволили оценить эффект влияния первой дозы на процесс адаптации листьев дуба скального после разных временных интервалов от ее применения. Состояние листьев зависело от трех составляющих, которые характеризовали эффект фракционирования: значение первой фракции дозы, значение второй фракции дозы, промежуток времени между двумя термическими фракциями. Суммарный эффект фракционирования термической дозы зависит от баланса между протеканием деградационных и восстановительных процессов. После обработки проб умеренными дозами термического шока доминировали адаптационные процессы, вследствие чего возросла термоустойчивость листьев после применения первой термической дозы. После применения высоких доз превалировали деградационные процессы, что приводило к уменьшению термоустойчивости листьев. Полученные результаты позволили сделать заключение, что метод фракционирования дозы термического шока позволяет оценить начальную термоустойчивость и степень адаптации листьев. Специфическое проявление процессов, которые выявляют начальную и адаптивную термоустойчивость вследствие сезонной вариации температур, определяют выживание растений в аридных условиях. **Для цитирования:** Куза П.А. Оценка термоустойчивости дуба черешчатого и дуба скального и степени их адаптации к влиянию теплового шока // Лесн. журн. 2019. № 4. С. 187–199. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.4.187

Ключевые слова: *Quercus robur* L., *Q. petraea* Liebl., термоустойчивость, листья, тепловой шок.

*Статья опубликована в рамках реализации программы развития научных журналов в 2019 г.

Введение

В ходе эволюции растения с помощью различных генетических и физиологических механизмов адаптировались к определенным специфическим условиям среды обитания, в которой они обитают [7]. Виды растений не распространяются на земной поверхности случайным образом, но образуют растительные сообщества с хорошо выраженными структурой и составом, которые развили совместные адаптационные возможности для выживания в сходных условиях окружающей среды. В то же время растения выработали ряд защитных механизмов и систему адаптационных приспособлений, необходимых для выживания в различных условиях. У растений эти приспособления проявляются как реакция на вредное воздействие факторов стресса посредством ряда механизмов морфологической адаптации, а также начальной биохимической и физиологической защиты и ответной реакции, вызванной стрессом [14, 19].

В период активной вегетации растения могут подвергаться воздействию температурного стресса различной интенсивности. Поэтому в процессе эволюции у растений сформировалось несколько механизмов защиты от негативного влияния неблагоприятных температур [15, 19]. Приспособление растений к этому воздействию включает в себя стратегии предотвращения (уменьшения) влияния стрессового фактора (ксероморфная структура и опушенность листьев, разные сроки распускания листьев, глубоко проникающие корни) [4, 11, 17], а также функциональные факторы адаптации (биохимические) [10, 13]. Среди них можно отметить механизмы репарации поврежденных клеточных структур и адаптации клеточного генома, т. е. способность растений повышать термостойчивость в ответ на воздействие высоких температур [1, 5].

Для уточнения механизма адаптации растений к неблагоприятным воздействиям факторов окружающей среды в настоящее время изучаются их реакции на различном иерархическом уровне, начиная с исследований на популяционном и заканчивая исследованиями на молекулярном уровне. Для определения устойчивости растений к влиянию температурного шока посредством теплового шока исследователи уделяют особое внимание биохимическим, физиологическим и генетико-молекулярным аспектам стресса [18, 25]. Эффективным и быстрым способом определения способности растений восстанавливать вызванные стрессом поврежденные клеточные структуры и акклиматизироваться (быстро адаптироваться посредством компенсаторных механизмов и активации метаболических процессов [19] к новым условиям) является метод фракционирования дозы теплового шока [12], когда посредством разделенного (фракционированного) применения дозы теплового шока, т. е. через определенные временные промежутки инкубации проб температурой первой дозы, используют вторую дозу. После сравнения эффекта однократной дозы с эффектом, полученным при применении второй фракции, определяют кинетику процесса адаптации растений (которая проявляется в увеличении устойчивости в период после применения первой дозы) или усиление повреждений (когда после применения первой дозы повреждения возрастают) [10, 12].

Таким образом, при фракционировании дозы теплового шока кинетику процесса адаптации можно анализировать исходя из величины первой дозы, при которой начальная устойчивость растений определяется значением дозы,

после которой процессы репарации/адаптации клеточных структур преобладают над теми, которые вызывают повреждения. Также выявление процессов, при которых способность растений к адаптации не проявляется в период после применения губительной первой фракции дозы фактора стресса.

Объекты и методы исследования

Первый эксперимент был проведен для того, чтобы оценить влияние температуры на начальную устойчивость листьев изучаемых видов дуба.

Сбор побегов с листьями проводили в первой декаде июля (в 4-кратной повторности) на территории Ботанического сада Академии наук Республики Молдова (г. Кишенев) с одного дерева, взятого для дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и дуба скального (*Q. petraea* Liebl.). Листья с побегов отбирали методом случайной выборки, промывали в дистиллированной воде, после чего на апикальной части листовой пластинки делали круглые высечки диаметром 9 мм.

Испытывали 15 градаций температур в диапазоне от 25 до 100 °С. Для каждой температурной градации брали по 3 пробирки с 3 мл деионизированной воды и помещали в водный ультратермостат (Universal ultrathermostat UTU-4, Венгрия) для их нагрева до заданной температуры. Затем в каждую пробирку закладывали по 6 круглых высечек листьев дуба и вновь подвергали ее нагреву в термостате при той же температуре в течение 5 мин, после чего нагрев быстро прерывали и перемещали пробирки в воду комнатной температуры (25 °С). Сразу после охлаждения пробирки переносили в мешалку (Wstrzasarka uniwersalna typ WU-4, Польша), где в течение 2 ч их содержимое перемешивали для обеспечения одинаковой концентрации электролитов в симпластах круглых высечек листовых пластинок и в водном растворе. В ходе эксперимента были предусмотрены две контрольные манипуляции. В первом случае 3 пробирки с высечками не подвергали тепловому шоку и постоянно перемешивали в течение 2 ч при температуре 25 °С, во втором пробирки с пробами листьев подвергали воздействию температуры 100 °С в течение 10 мин, чтобы добиться полного распада клеток листьев. Проводимость водного раствора определяли на кондуктометре (N5721, Польша) во всех вариантах (контрольных и экспериментальных) после 2-часовой утечки электролитов.

Для каждого вида дуба побеги собирали в 4-кратной повторности, лабораторные опыты проводили в 3-кратной повторности и из них для каждой градации температуры вычисляли среднее значение и его стандартное отклонение.

Воздействие теплового шока определялось путем сравнения показателей проводимости раствора в экспериментальных вариантах (подвергнутые тепловому воздействию в пределах указанных температур) с показаниями контроля (который не подвергался высоким температурам). Значения относительной утечки электролитов ($УЭО_1$) вычислялись с использованием следующего уравнения:

$$УЭО_1 = (\mu_1 - \mu_{25}) / (\mu_{100} - \mu_{25}), \quad (1)$$

где $УЭО_1$ – относительная утечка электролитов в первом эксперименте, доли единицы; μ – проводимость экспериментальных вариантов (подверженных

тепловому шоку при температуре t), мкС/м; μ_{25} – проводимость контрольного варианта (пробирки с высечками листьев помещены в комнатные условия), мкС/м; μ_{100} – общая проводимость (измеренная после обработки проб листьев при температуре 100 °С), мкС/м.

Второй эксперимент имел целью анализ процесса адаптации листьев дуба скального в зависимости от заданной температуры и продолжительности теплового шока.

Изначально собранные листья были разделены на несколько частей. Одна часть листьев была помещена в эксикаторы, где им были обеспечены благоприятные условия хранения (температура 25...27 °С, относительная влажность около 90...100 %, ФАР около 20 люкс), другая – в ультратермостат UTU-4, где они подвергались первой дозе теплового шока при температуре 50 °С в течение 10 и 40 мин. После завершения теплового шока листья вынимали из термостата, охлаждали до комнатной температуры и переносили в эксикаторы для хранения в условиях, описанных выше.

Через интервалы, равные 0, 2, 4, 6, 8, 12 и 24 ч от применения первой дозы теплового шока, из эксикаторов вынимали несколько листьев, не обработанных и обработанных первой дозой теплового шока. С апикальной части листьев брали круглые высечки диаметром 9 мм. Для каждого временного промежутка заранее были приготовлены по 3 пробирки с 3 мл деионизированной воды, предназначенные для двух экспериментальных вариантов (листья ранее были подвержены первой дозе теплового шока при температуре 50 °С в течение 10 и 40 мин) и контрольного варианта (листья не были подвержены тепловому шоку). Каждый набор из 3 пробирок для перечисленных вариантов помещали в термостат, после их нагревания до температуры воды туда закладывали по 6 круглых высечек листьев дуба скального. Образцы листьев обрабатывали второй дозой теплового шока при температуре 55 °С в течение 10 мин. Тепловой шок прерывали путем погружения пробирок в холодную воду. Далее пробирки всех вариантов выдерживали 2 ч при комнатной температуре для обеспечения утечки электролитов из тканей листьев в водную среду.

После завершения анализов все экспериментальные и контрольные варианты подвергали тепловому шоку при температуре 100 °С в течение 10 мин, чтобы вызвать тотальное разрушение клеточных структур листьев и полную утечку электролитов в водную среду.

По истечении времени, предназначенного для утечки электролитов, при помощи кондуктометра N5721 у всех контрольных и экспериментальных вариантов определяли проводимость водного раствора. Далее рассчитывали влияние периода инкубации проб листьев при температуре первой дозы в случае фракционирования дозы, а также отдельное влияние первой и второй доз теплового шока:

$$УЭО_{II} = (\mu_T - \mu_{25}) / (\mu_{100} - \mu_{25}), \quad (2)$$

где $УЭО_{II}$ – относительная утечка электролитов во втором эксперименте, доли единицы; μ_T – проводимость, определенная после второй дозы через временные промежутки T после применения первой дозы теплового шока, мкС/м.

Результаты исследования и их обсуждение

Кривые ответа видов дуба на применение разных температур (рис. 1) свидетельствуют о том, что приведенные графики описываются сигмоидальными кривыми. Очевидно, что эффекты, вызванные тепловым шоком, качественно сходны для листьев обоих видов дуба, но количественно они существенно отличаются. Так, температуры до 50 °С вызвали незначительный уровень утечки электролитов у листьев дуба скального (фаза I; латентная фаза). Обработка листьев более высокими температурами теплового шока приводила к значительному увеличению концентрации электролитов. На рис. 1 (кривая А) отчетливо выделяется область, где наблюдается всплеск электролитов с ростом температуры термического шока. Эта область лежит в диапазоне температур от 50 до 62 °С (фаза II; логарифмическая фаза). Более высокие температуры являются сверхкритическими. Они вызывают небольшие изменения уровня электролитов при повышении температуры и приводят кривую (процесс) в стационарное состояние (фаза III; стационарная фаза).

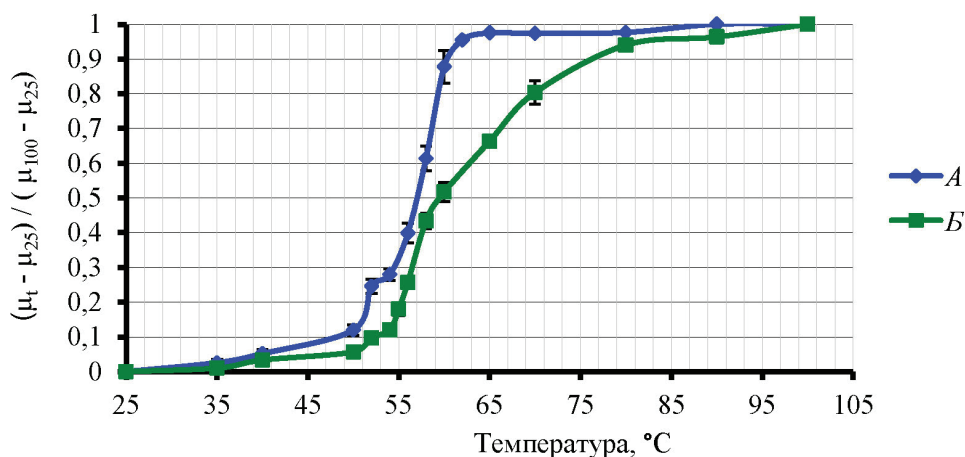


Рис. 1. Утечка электролитов из листьев дуба скального (А) и дуба черешчатого (Б), подверженных тепловому шоку при различных температурах в течение 5 мин (здесь и далее, на рис. 2 и 3, отметки I означают средние квадратические отклонения)

Fig. 1. Leakage of the electrolytes from the leaves of Rock Oak (A) and English Oak (B), subjected to heat shock at various high temperatures during 5 min (the marks I denote the mean square deviations)

У дуба черешчатого температурный диапазон, который вызывал высокую утечку электролитов из проб листьев, значительно шире, чем у дуба скального. Обработка листьев дуба черешчатого температурами до 54 °С приводила к небольшому нарастанию утечки электролитов (фаза I; латентная фаза). Это свидетельствует о том, что температуры относительной толерантности клеточных структур листьев дуба черешчатого на 4 °С выше, чем у дуба скального. Обработка листьев дуба черешчатого температурами теплового шока выше 54 °С вызывала бурное повышение концентрации электролитов. Ее диапазон находился в пределах 54...70 °С (фаза II; логарифмическая фаза), в котором процессы повреждения клеточных структур становились угрожающими.

Пороговыми параметрами, описывающими сигмоидальную кривую, являются температуры, которые вызывают 17, 50 и 83 % утечки электролитов. Для дуба скального температуры 51,0; 57,0 и 59,6 °С, которые соответствуют приведенным выше процентам утечки электролитов, являются критическими. Данные, приведенные на рис. 1 (кривая *Б*), показывают, что у листьев дуба черешчатого эти температуры выше и составляют 54,8; 59,2 и 72,3 °С соответственно. В этом диапазоне температур клеточные мембраны угрожающим образом теряют возможность сохранять электролиты с увеличением температуры термического шока.

В целом относительное положение кривых ответа на повреждения клеточных структур, вызванные тепловым шоком, у дуба скального и дуба черешчатого отличается. Кривая утечки электролитов у дуба черешчатого смещена в сторону более высоких температур по сравнению с дубом скальным. Это свидетельствует о том, что листья дуба черешчатого более устойчивы к высоким температурам, чем листья дуба скального. Следовательно, дуб черешчатый в качестве основной лесобразующей породы следует вводить в состав лесных культур в сухих местообитаниях юга Республики Молдова, где в последние десятилетия проявляется тенденция аридизации климата. В прошлом в этих лесорастительных условиях лесоводы предпочитали создавать акациевые насаждения. Однако частые и продолжительные засухи привели к тому, что акациевые насаждения стали проявлять быстрый рост в высоту лишь до 10–12-летнего возраста, после чего ростовые процессы значительно снижались, а деревья начинали постепенно усыхать [11].

Аналогичные кривые, описывающие кинетику изменения утечки электролитов в зависимости от изменения температур теплового шока, были описаны для некоторых сельскохозяйственных [16, 20] и древесных растений [9]. Также метод утечки электролитов был применен в лесокультурном деле для определения качества семян различных видов дуба при их хранении в холодных и теплых условиях [8, 21]. Утечка электролитов, вызванная хранением целого растения в холодных условиях, и уменьшение воды в ксилеме послужили индикатором для определения качества семян.

Далее, были проведены опыты для уточнения дозы теплового шока, которая позволила выявить, кроме начальной термоустойчивости изучаемых видов дуба, степень адаптации листьев дуба скального. Данные, приведенные на рис. 2, показывают, что термоустойчивость листьев дуба скального увеличивается после того, как они были подвержены действию температуры 50 °С в течение 10 мин. Наглядно прослеживается процесс постепенного повышения устойчивости листьев, обработанных первой дозой теплового шока, после их инкубации в благоприятные искусственные условия (температура 25...27 °С, относительная влажность 90...100 % и ФАР – около 20 люкс).

Когда через определенные промежутки времени после обработки проб листьев первой дозой применяли вторую дозу теплового шока (55 °С в течение 10 мин), проявился адаптивный эффект, т. е. уровень утечки электролитов в пробах листьев после применения двойной дозы (фракционирования дозы) был значительно ниже по сравнению с пробами, которые подвергались действию только второй дозы. Из рис. 2 следует, что эффект фракционирования дозы теплового шока стал выраженным только через 8 ч после применения вы-

сокой температуры первой дозы. Максимальный эффект проявился лишь после 12 ч обработки листьев температурой второй дозы, при этом температура первой дозы теплового шока постепенно снижалась.

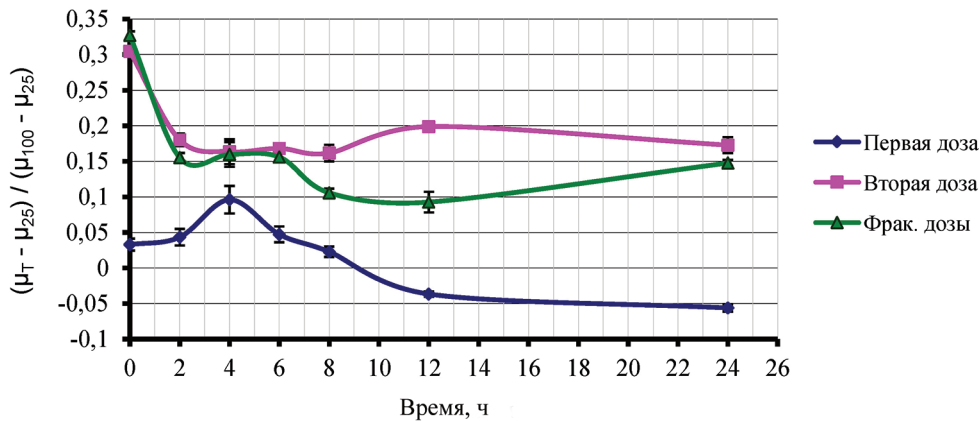


Рис. 2. Влияние промежутка времени между фракциями термического шока с применением температуры 50 °С в течение 10 мин (первая доза) и 55 °С в течение 10 мин (вторая доза) на утечку электролитов из высечек листовых пластинок дуба скального
 Fig. 2. Influence of the time interval between fractions of the heat shock at temperature 50 °С within 10 min (first dose) and 55 °С within 10 min (second dose) on the leakage of the electrolytes from the Rock Oak leaf tissues

Из вышесказанного следует, что эффект увеличения термоустойчивости листьев требует около 8 ч и этот процесс связан с биохимическими и физиологическими изменениями, которые проявляются на клеточном уровне. Результаты лабораторных экспериментов показали, что предварительная обработка тканей растений при оптимальных температурах повышает термоустойчивость клеточных структур. Более того доказано, что доза предварительного нагрева должна быть тем выше, чем выше начальная термоустойчивость клеток [3, 6, 22].

Важно отметить, что жаркая погода и длительные засухи, которые наблюдаются в Республике Молдова в последние десятилетия, привели к усыханию некоторых лесообразующих древесных растений в лесных экосистемах. В результате знойной погоды и продолжительной засухи летом 2007 г. сильно пострадал дуб скальный. В ряде лесных массивов порослевого происхождения уже в конце июля были обнаружены его деревья с признаками завядания листьев. Впоследствии у части деревьев наблюдалась сушевершинность, а затем и полное усыхание. Деревья дуба черешчатого оказались более устойчивыми и менее пострадали от высоких температур и засухи [11]. Ввиду того что в последние годы высокие температуры нанесли значительный ущерб лесным культурам, необходимо проводить научные исследования, которые позволили бы определить жароустойчивость видов дуба для их дальнейшего выращивания с учетом тенденции потепления климата.

На основании результатов, представленных на рис. 2, в нашем более позднем эксперименте было определено, как увеличение продолжительности дозы первой фракции теплового шока влияет на процессы адаптации листьев дуба скального. Для этого продолжительность теплового шока была увеличена с 10 до 40 мин (рис. 3).

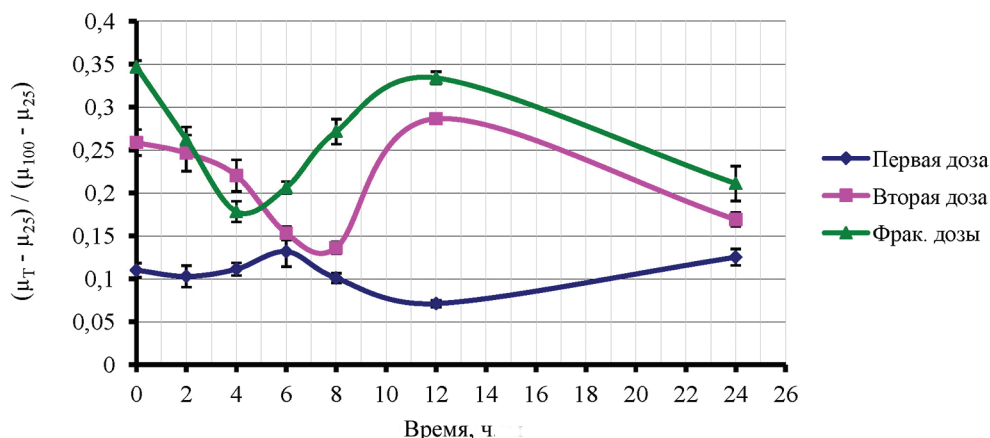


Рис. 3. Влияние промежутка времени между фракциями термического шока с применением температуры 50 °С в течение 40 мин (первая доза) и 55 °С в течение 10 мин (вторая доза) на утечку электролитов из высечек листовых пластинок дуба скального

Fig. 3. Influence of the time interval between fractions of the heat shock at temperature 50 °С within 40 min (first dose) and 55 °С within 10 min (second dose) on the leakage of the electrolytes from the Rock Oak leaf tissues

Сравнивая данные рис. 2 и 3, выявлено, что благоприятные эффекты, вызванные первой дозой теплового шока, проявляются только в том случае, когда его значения являются умеренными. Если оставить вторую дозу без изменений и увеличить продолжительность воздействия на листья первой дозы (температура 50 °С) от 10 до 40 мин, то в течение 24 ч после ее применения утечка электролитов из образцов вариантов, которые были обработаны обеими дозами, протекала более интенсивно по сравнению с теми, которые были подвержены лишь второй дозе теплового шока. Более того, в течение 24 ч уровень утечки электролитов из проб листьев изменялся параллельно в вариантах с обработкой двумя дозами (фракционирование дозы) и с обработкой лишь второй дозой. Следовательно, в этом случае (рис. 3), в отличие от данных, представленных на рис. 2, вредные эффекты обеих доз являются аддитивными, а адаптивные процессы не проявляются. Таким образом, адаптивные краткосрочные эффекты могут быть вызваны дозами теплового шока, которые не превышают 0,1 доли уровня относительной утечки электролитов. Дозы теплового шока, которые вызывают более высокую утечку электролитов из проб листьев, оказывают губительное влияние на их устойчивость, а адаптивные эффекты не проявляются. Из вышесказанного следует, что с помощью метода фракционирования дозы теплового шока можно определить уровень фактора стресса, совместимого с функционированием и выживанием отдельного генотипа (вида).

Таким образом, отдельное применение второй дозы при температуре 55 °С в течение 10 мин изначально приводило к умеренным повреждениям клеточных структур, но стрессовый эффект, вызванный этой температурой, уменьшался в течение 24 ч (рис. 2, кривая второй дозы). Минимальный уровень относительной утечки электролитов наблюдался через 12 ч от времени инкубации листьев в благоприятные условия хранения. В случае фракционирования доз минимальный уровень утечки электролитов зависит от продолжительности об-

работки листьев при температуре первой дозы и времени от ее проведения до фракционирования дозы теплового шока. Установлено, если листья дуба скального инкубировались в течение короткого времени при первой дозе, то утечка электролитов после обработки проб листьев второй дозой оставалась на более низком уровне по сравнению с эффектом, полученным с применением лишь второй дозы. Напротив, когда первая доза была продлена, способность клеточных структур удерживать электролиты после фракционирования дозы значительно снижалась по сравнению с тем, что было получено, когда вторую дозу применяли отдельно (рис. 3). В этом случае кривая, описывающая динамику изменений удерживания электролитов при фракционировании дозы, графически была расположена выше кривой, описывающей эффект, вызванный только второй дозой теплового шока.

Полученные результаты согласуются с теорией о том, что реакция растений на воздействие высоких температур имеет комплексную природу и включает в себя ряд сложных биохимических и физиологических процессов [14, 24]. Кроме того, наши исследования подтверждают специфичность реакции растений на воздействие термического шока, отмеченную другими исследователями [2, 23]. В результате воздействия высоких температур выделяется двухфазная реакция растений на высокие температуры. Сразу после воздействия теплового шока происходит физическое и функциональное нарушение клеточной целостности растений, а после некоторых доз, благодаря процессам репарации и адаптации, клеточные структуры восстанавливаются, активируются определенные метаболические процессы и экспрессия генов, которые повышают устойчивость растений к стрессовым факторам [14].

Выводы

1. Метод утечки электролитов может быть успешно применен в лесном хозяйстве для определения влияния высоких температур на термоустойчивость листьев разных видов растений.

2. Использование метода утечки электролитов позволило определить критические температуры для листьев дуба черешчатого и дуба скального. Для дуба черешчатого они находятся в интервале от 54,8 до 72,3 °С, а для дуба скального – от 51,0 до 59,6 °С. Обработка этими температурами вызывает значительное повреждение клеточных структур листьев.

3. Дуб скальный в сравнении с дубом черешчатым проявляет более низкую чувствительность к высоким температурам. Поэтому дуб черешчатый следует вводить в состав лесных культур в сухих местообитаниях южной части Республики Молдова, где в последние десятилетия проявляется тенденция аридизации климата.

4. Метод фракционирования дозы теплового шока дает возможность выявить адаптивную способность листьев к влиянию высоких температур в зависимости от условий (температуры и продолжительности ее действия).

5. С помощью метода утечки электролитов может быть определена кинетика восстановления функций клеточных мембран после экспозиции листьев при высоких температурах (в зависимости от их значения).

6. Сочетание метода фракционирования дозы с тестированием способности клеток удерживать электролиты обеспечивает возможность одновремен-

ного определения восстановления повреждений, вызванных тепловым шоком, и позволяет оценивать кинетику изменения устойчивости растений к высоким температурам ввиду проявления адаптивных процессов.

7. Методы, обсуждаемые в статье, дают возможность изучить влияние различных факторов стресса на устойчивость растений и риск, вызванный глобальным потеплением, на естественную растительность, характерную для различных фитоценологических областей Земли.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров В.Я. Реактивность клеток и белки. Л.: Наука, 1985. 318 с.
2. Александров В.Я., Кислюк И.М. Реакция клеток на тепловой шок: физиологический аспект // Цитология. 1994. Т. 36, № 1. С. 5–59.
3. Горбань И.С. Повышение теплоустойчивости и стимуляция репараторной способности растительных клеток после обратимого теплового повреждения, определяемые по изменению вязкости протоплазмы // Цитология. 1983. Т. 25, № 1. С. 64–71.
4. Енькова Е.И. Теллермановский лес и его восстановление: учеб. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1976. 214 с.
5. Тутов А.Ф., Акимова Т.В., Таланова В.В., Топчиева Л.В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур: моногр. М.: Наука, 2006. 143 с.
6. Alexandrov V.Ya., Lomagin A.G., Feidman N.L. The Responsive Increase in Thermostability of Plant Cells. *Protoplasma*. 1970, vol. 69, pp. 417–458.
7. Anderson J.T., Willis J.H., Mitchell-Olds T. Evolutionary Genetics of Plant Adaptation. *Trends in Genetics*, 2011, vol. 27 (7), pp. 258–266.
8. Cabral R., O'Reilly C. The Physiological Responses of Oak Seedlings to Warm Storage. *Can. Jour. For. Res.*, 2005, vol. 35. no. 10, pp. 2413–2422.
9. Cuza P. Apreciere a Rezistenței Istejarului Pufos (*Quercus Pubescens* Willd.) Șistejarul Uipedunculat (*Quercus robur* L.) La Acțiunea Temperaturilor Înalte. *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele Vieții*, 2008, no. 3 (306), pp. 48–56.
10. Cuza P. Capacitatea de Adaptare a Frunzelor Stejarului pufos (*Quercus Pubescens* Willd.) în Funcție de Doză și Durata Fraționării Idozelor Șocului Termic. *Mediulambiant*, 2008, no. 6 (42), pp. 23–26.
11. Cuza P. Instalarea și Menținerea Speciilor de Stejar (*Aspecte Teoretice și Practice*). Chișinău, Mediul Ambiant Publ. 2017. 246 p.
12. Dascaluic Al., Cuza P. Specificul adaptării frunzelor stejarului pedunculat (*Quercus Robur* L.) la Șocul Termic în Funcție de Valoarea Temperaturii și Durata de Acțiune. *Mediul ambient*, 2008, no. 3 (39), pp. 34–37.
13. Dascaluic Al., Cuza P. Capacitatea de Adaptare a Aparatului Fotosintetic al Speciilor de stejar (*Quercus Robur*, *Q. Petraea*, *Q. Pubescens*) la Acțiunea Temperaturilor Înalte. *Mediulambiant*, 2011, no. 2 (56), pp. 33–36.
14. Dascaluic A., Tate R. Systemic in Determining the Biological Role of Natural Products. *Tehnologii Biologice Avansate și Impactul lor în Economie. Produse Naturale: Tehnologii de Valorificare a lor în Agricultură, Medicină și Industria Alimentară*: Mater. Simpoz. al 2-lea. Chișinău, 2005. pp. 24–37.
15. Dascaluic A., Ivanova R., Arpentin Gh. Systemic Approach in Determining the Role of Bioactive Compounds. *Advanced Bioactive Compounds Countering the Effects of Radiological, Chemical and Biological Agents. Strategies to Counter Biological Damage. NATO Science for Peace and Security. Series A. Chemistry and Biology*. Springer, 2013, pp. 121–131.

16. Ingram D.L Modeling High Temperature and Exposure Time Interactions on *Pittosporum Tobira* Root Cell Membrane Thermostability. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1985, vol. 110, no. 4, pp. 470–473.
17. Kuster T.M., Bleuler P., Arend M., Günthardt-Goerg M.S., Schulin R. Soil Water, Temperature Regime and Growth of Young Oak Stands Grown in Lysimeters Subjected to Drought Stress and Air Warming. *Bulletin BGS*, 2011, vol. 32, pp. 7–12.
18. Larkindale J., Hall J.D., Knight M.R., Vierling E. Heat Stress Phenotypes of Arabidopsis Mutants Implicate Multiple Signaling Pathways in the Acquisition of Thermotolerance. *Plant Physiol*, 2005, vol. 138, pp. 882–897.
19. Levitt J. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. New York, Academic Press Publ., 1980, vol. 1. 568 p.
20. Martineau J.R., Specht J.E., Williams J.H., Sullivan C.Y. Temperature Tolerance in Soybeans. I. Evaluation of a Technique for Assessing Cellular Membrane Thermostability. *Crop Science*, 1979, vol. 19, pp. 75–78.
21. Mortazavi M., O'Reilly C., Keane M. Stress Resistance Levels Change Little During Dormancy in Ash, Sessile Oak and Sycamore Seedlings. *Ann. For. Sci.*, 2004, vol. 61, pp. 455–463.
22. Santarius K.A., Müller M. Investigation on Heat Resistance of Spinach Leaves. / *Planta*, 1979, vol. 146, pp. 529–538.
23. Stocker O. Morphologische und Physiologische der Dürresistenz. *Bern: Kalli-Inst.*, 1958, pp. 79–93.
24. Sullivan C.Y. Mechanisms of Heat and Drought Resistance in Grain Sorghum and Methods of Measurement. // N.G. Rao and L.R. House (eds.). *Sorghum in the Seventies*. Oxford & I.B.H., New Delhi, 1972, India, pp. 267–274.
25. Suzuki N., Mittler R. Reactive Oxygen Species and Temperature Stresses: A Delicate Balance Between Signaling and Destruction. *Physiologia Plantarum*, 2006, vol. 126, pp. 45–51.

Поступила 16.04.19

УДК 581.1:582.632.2(478)

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.4.187

Evaluation of the Thermostability of English Oak and Rock Oak and Their Degree of Adaptation to the Effects of Heat Shock*

P. A. Cuza, Doctor of Biol. Sciences, prof.

State University of Moldova, 60 A.Mateevici St., Chisinau, Republic of Moldova;

e-mail: petrucuza@mail.ru

The leaves of sessile oak (*Quercuspetraea* Liebl.) and pedunculate oak (*Quercusrobur* L.) were subjected to heat shock at various high temperatures. The damage caused by the heat shock to the cellular structures of the leaves was determined using the electrolyte leakage technique. In the investigated species, a sigmoidal increase of electrolyte leakage from leaf tissues, depending of the applied temperatures, was observed. Pedunculate oak leaves, as compared with sessile oak ones, have shown increased resistance to high temperatures, suggesting that heat tolerance in pedunculate oak is higher than in sessile oak. Experiments with fractionation of heat shock doses allowed the estimation of the influence of the first dose value

*The article was published in the framework of implementation the development program of scientific journals in 2019.

on induction of the lives adaptive capacity of the sessile oak leaves during different periods of time after their application. If the first fraction of dose was moderate, the thermotolerance of leaves grew rapidly. So, the functional status of leaves depended on three components that characterized the fractionation of dose: the value of the first part of dose (1), the value of the second part of dose two (2), the duration of the period that has passed between two fractions of dose (3). Summary effect of fractionated dose of heat shock is the result of balance between processes of degradation, recovery of damages, and adaptation. After application of moderate fractions of heat shock dose. the processes of the induction of adaptation dominated. Because of this the thermotolerance of leaves after application of the first dose of heat shock increased. After the application of higher fractions of dose, the processes of degradation prevailed under those of the recovery and adaptation. In combination they lead to the reduction leaves thermotolerance. The obtained results suggest that the method of fractional heat shock doses make possible determination of the initial thermotolerance and the adaptive capacity of leaves. Pooling of the processes that determine the initial leaves thermotolerance and their adaptive potential under variation of seasonal temperatures is important for plants survival in arid conditions.

For citation: Cuza P. A. Evaluation of the thermostability of english oak and rock oak and their degree of adaptation to the effects of heat shock. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2019, no. 4, pp. 187–199. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.4.187

Keywords: *Quercus robur* L., *Q. petraea* Liebl., thermotolerance, leaves, heat shock.

REFERENCES

1. Alexandrov V.Ya. *Reactivity of Cells and Proteins*. Leningrad, Nauka Publ., 1985. 318 p.
2. Alexandrov V.Ya., Kislyuk I.M. Reaction of Cells to Heat Shock: Physiological Aspect. *Cytology*. 1994, vol. 3, no.1, pp. 5–59.
3. Gorban I.S. Increase of Heat Resistance and Stimulation of the Reparative Ability of Plant Cells After Reversible Heat Damage, Determined by the Change in the Viscosity of the Protoplasm. *Cytology*. 1983, vol. 25, no. 1. pp. 64–71.
4. Enkova E.I. *Tellerman Forest and Its Restoration*. Voronezh, Voronezh University Publ. 1976. 214 p.
5. Titov A.F., Akimova, T.V., Talanova V.V., Topchiyeva L.V. *Resistance of Plants in the Initial Period of Unfavourable Temperatures*: Monography. Moscow, Nauka Publ., 2006. 143 p.
6. Alexandrov V.Ya., Lomagin A.G., Feidman N.L. The Responsive Increase in Thermostability of Plant Cells. *Protoplasma*. 1970, vol. 69, pp. 417–458.
7. Anderson J.T., Willis J.H., Mitchell-Olds T. Evolutionary Genetics of Plant Adaptation. *Trends in Genetics*, 2011, vol. 27 (7), pp. 258–266.
8. Cabral R., O'Reilly C. The Physiological Responses of Oak Seedlings to Warm Storage. *Can. Jour. For. Res.*, 2005, vol. 35. no. 10, pp. 2413–2422.
9. Cuza P. Apreciere a Rezistențe Istejarului Pufos (*Quercus Pubescens* Willd.) Ștejarul Uipedunculat (*Quercus robur* L.) La Acțiunea Temperaturilor Înalte. *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele Vieții*, 2008, no. 3 (306), pp. 48–56.
10. Cuza P. Capacitatea de Adaptare a Frunzelor Ștejarului pufos (*Quercus Pubescens* Willd.) în Funcție de Doză și Durata Fraționării Idozelor Șocului Termic. *Mediulambiant*, 2008, no. 6 (42), pp. 23–26.
11. Cuza P. *Instalarea și Menținerea Speciilor de Ștejar (Aspecte Teoretice și Practice)*. Chișinău, Mediul Ambiant Publ. 2017. 246 p.
12. Dascaluic Al., Cuza P. Specificul adaptării frunzelor ștejarului pedunculat (*Quercus Robur* L.) la Șocul Termic în Funcție de Valoarea Temperaturii și Durata de Acțiune. *Mediul ambient*, 2008, no. 3 (39), pp. 34–37.

13. Dascaluic Al., Cuza P. Capacitatea de Adaptare a Aparatului Fotosintetic al Speciei-*lor de stejar (Quercus Robur, Q. Petraea, Q. Pubescens) la Acțiunea Temperaturilor Înalte. Mediulambiant*, 2011, no. 2 (56), pp. 33–36.
14. Dascaluic A., Tate R. Systemic in Determining the Biological Role of Natural Products. *Tehnologii Biologice Avansate și Impactul lor în Economie. Produse Naturale: Tehnologii de Valorificare a lor în Agricultură, Medicină și Industria Alimentară*: Mater. Simpoz. al 2-lea. Chișinău, 2005. pp. 24–37.
15. Dascaluic A., Ivanova R., Arpentin Gh. Systemic Approach in Determining the Role of Bioactive Compounds. *Advanced Bioactive Compounds Countering the Effects of Radiological, Chemical and Biological Agents. Strategies to Counter Biological Damage. NATO Science for Peace and Security. Series A. Chemistry and Biology*. Springer, 2013, pp. 121–131.
16. Ingram D.L Modeling High Temperature and Exposure Time Interactions on *Pittosporum Tobira* Root Cell Membrane Thermostability. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1985, vol. 110. no. 4, pp. 470–473.
17. Kuster T.M., Bleuler P., Arend M., Günthardt-Goerg M.S., Schulin R. Soil Water, Temperature Regime and Growth of Young Oak Stands Grown in Lysimeters Subjected to Drought Stress and Air Warming. *Bulletin BGS*, 2011, vol. 32, pp. 7–12.
18. Larkindale J., Hall J.D., Knight M.R., Vierling E. Heat Stress Phenotypes of *Arabidopsis* Mutants Implicate Multiple Signaling Pathways in the Acquisition of Thermotolerance. *Plant Physiol*, 2005, vol. 138, pp. 882–897.
19. Levitt J. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. New York, Academic Press Publ., 1980, vol. 1. 568 p.
20. Martineau J.R., Specht J.E., Williams J.H., Sullivan C.Y. Temperature Tolerance in Soybeans. I. Evaluation of a Technique for Assessing Cellular Membrane Thermostability. *Crop Science*, 1979, vol. 19, pp. 75–78.
21. Mortazavi M., O'Reilly C., Keane M. Stress Resistance Levels Change Little During Dormancy in Ash, Sessile Oak and Sycamore Seedlings. *Ann. For. Sci.*, 2004, vol. 61, pp. 455–463.
22. Santarius K.A., Müller M. Investigation on Heat Resistance of Spinach Leaves. / *Planta*, 1979, vol. 146, pp. 529–538.
23. Stocker O. Morphologische und Physiologische der Dürresistenz. *Bern: Kalli-Inst.*, 1958, pp. 79–93.
24. Sullivan C.Y. Mechanisms of Heat and Drought Resistance in Grain Sorghum and Methods of Measurement. // N.G. Rao and L.R. House (eds.). *Sorghum in the Seventies*. Oxford & I.B.H., New Delhi, 1972, India, pp. 267–274.
25. Suzuki N., Mittler R. Reactive Oxygen Species and Temperature Stresses: A Delicate Balance Between Signaling and Destruction. *Physiologia Plantarum*, 2006, vol. 126, pp. 45–51.

Received on April 14, 2019
