

## ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО ОБМЕНА *Prunus laurocerasus* L. В УСЛОВИЯХ ПРОГРЕССИРУЮЩЕЙ ПОЧВЕННОЙ ЗАСУХИ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА\*

О.А. Ильницкий, доктор биологических наук, А.В. Паштецкий, кандидат экономических наук,  
Ю.В. Плугатарь, член-корреспондент РАН, С.П. Корсакова, кандидат биологических наук

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН,  
298648, Республика Крым, Ялта  
E-mail: pashteckiy@gmail.com

*Изучена экофизиологическая реакция лавровишни лекарственной на воздействие прогрессирующей почвенной засухи, определены зоны оптимума и пороговые значения влажности почвы, температуры и освещенности, лимитирующие фотосинтез и транспирацию культуры в летний период активной вегетации на Южном берегу Крыма. Показано, что началом развития в растении водного дефицита и ингибирования фотосинтеза служит снижение влажности почвы до 30% ПВ. Температурный оптимум фотосинтеза, превышение которого приводит к ингибированию ферментативной активности и уменьшению интенсивности фотосинтеза – температура листа 35°C. Ингибирование роста, снижение тургора верхушечных молодых листьев происходят при влажности почвы 25-20% ПВ и ниже. Снижение влажности почвы до 18% ПВ и ниже способствует резкому уменьшению интенсивности транспирации на 92,3%, скорости видимого фотосинтеза – на 95,1%, устьичной проводимости – на 94,7%. Доля суммарного темного дыхания от grossфотосинтеза при сильном водном стрессе составляет 78%, в отсутствие стресс-факторов – 25-30%. Начало восстановления тургора после полива наступает через 1,5-2 ч, полное восстановление интенсивности фотосинтетического газообмена после полива – через 24 ч. При сильном водном стрессе визуальна потеря хлорофилла у листовых пластинок: центральная жилка приобретает желто-зеленую окраску, на листе появляются коричневатые пятна. В условиях культуры это приводит к потере декоративных качеств растения. Раскрытие механизмов функционирования листьев в зависимости от воздействия окружающей среды создает основу для экологической оценки физиологии вечнозеленых видов и возможности выбора агротехники.*

## WATER RELATION FEATURES OF *Prunus laurocerasus* L. UNDER PROGRESSIVE SOIL DROUGHT STRESS OF SOUTHERN COAST OF THE CRIMEA

Ilitskiy O.A., Pashtetskiy A.V., Plugatar Yu.V., Korsakova S.P.

Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center RAS,  
298648, the Republic of Crimea, Yalta  
E-mail: pashteckiy@gmail.com

*Study the Ecophysiological reaction *Prunus laurocerasus* L. effect of progressive soil drought determined optimum thresholds and zones of soil moisture, temperature and light, photosynthesis and transpiration limiting *Prunus laurocerasus* L. in summer active vegetation on southern coast. Start of development of the plant water stress and inhibition of photosynthesis - the soil moisture reduction to 30% of FC.; Temperature optimum photosynthesis whose exceeding leads to inhibition of the enzyme activity and reduce the rate of photosynthesis - metal temperature 35 °C; Growth inhibition, reduction turgor apical young leaves - soil moisture content decrease to 25-20% FC. and Reduced soil moisture to 18% FC and below results in a sharp decrease transpiration rate - 92.3%, visible photosynthesis rate at 95.1% and stomatal conductance by 94.7%. The proportion of the total dark respiration grossphotosynthetic under strong water stress - 78%, in the absence of stress factors - 25-30%; The beginning of the recovery after watering turgor - 1.5-2 hours, the full restoration of the intensity of photosynthetic gas exchange after watering - after 24 hours. Under strong water stress visually noticeable loss of chlorophyll in leaf: Central vein acquired a yellow-green color to leaf- brownish stains. The culture conditions, this leads to loss of decorative qualities of plants. Disclosure mechanisms of functioning of leaves, depending on the environmental impact, provides the basis for the environmental assessment of the physiology of the evergreen species and the possibility of agricultural technology of choice.*

**Ключевые слова:** *Prunus laurocerasus* L., водный режим, фотосинтез, засухоустойчивость, факторы среды

**Key words:** *Prunus laurocerasus* L., water regime, photosynthesis, drought, environmental factors

Для сохранения естественной растительности, закладки новых и реконструкции существующих зеленых насаждений в условиях Южного берега Крыма особое внимание необходимо уделять растениям различных видов, которые находятся в условиях микроклимата, формируемого окружающей средой [1]. При подборе таких видов растений следует изучать различ-

ные процессы их жизнедеятельности в условиях произрастания.

Известно, что засуха вызывает обезвоживание и одновременно перегрев растений [2]. Несмотря на то, что природа сигнала для «запуска» у них защитных реакций до конца неясна, момент этого процесса, несомненно, определяется водным балансом листа [3]–

\*Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФ № 14-50-00079. (50%) и по плану НИР № 1009-2015-00014 (50%).

наиболее чувствительного органа к изменению условий окружающей среды. В связи с этим более глубокое понимание особенностей функционирования листьев в зависимости от внешнего воздействия обеспечивает основу для экологической оценки физиологии вечнозеленых видов, а также возможности выбора агротехнических приемов их выращивания [4].

Цель настоящей работы – изучение экофизиологической реакции лавровишни лекарственной на воздействие прогрессирующей почвенной засухи; определение зоны оптимума и пороговых значений влажности почвы, температуры и освещенности, лимитирующих фотосинтез культуры в летний период активной вегетации на Южном берегу Крыма.

**Методика.** Объект исследований – *Prunus laurocerasus* L., произрастающий в регионе в условиях сухих субтропиков. Это вечнозеленый кустарник или дерево высотой 2-6 м, принадлежит к семейству Розоцветные. Отношение к воде – мезофит, к питанию – мезотроф. Фотосинтез типа  $C_3$ , растение теневыносливое. Период цветения – апрель-май, плодоношения – август. Плоды, как и цветки, собраны в кисть. Растет главным образом в теплых и умеренных областях Евразии и Америки, в России – на Черноморском побережье Кавказа и Крыма.

Исследования проводили в тепличных условиях на территории центрального отделения Никитского ботанического сада – Национального научного центра, участок Лавровое. Время проведения опытов – апрель-ноябрь 2016 г. Исследовали четырехлетние саженцы, выращенные из черенков в вегетационных сосудах объемом 10 л. Датчики для изучения различных процессов жизнедеятельности растения были установлены на молодых листьях верхнего яруса. Влажность почвы в сосудах с контрольными растениями поддерживали на уровне 19-27 об.%, что соответствовало увлажнению около 55-80% полной влагоемкости почвы (ПВ). Опытные растения подвергали почвенной засухе путем прекращения полива.

Максимальная температура воздуха во время эксперимента в дневное время достигала  $39^{\circ}\text{C}$ , минимальная снижалась до  $12,5^{\circ}\text{C}$ ; относительная влажность воздуха изменялась от 25 до 87%.

Интенсивность  $\text{CO}_2$ -газообмена листьев с 3-кратной повторностью определяли на сформированных молодых интактных листьях верхней части побега каждые 15-20 мин с помощью автоматической 4-канальной системы открытого типа для мониторинга  $\text{CO}_2$  обмена и транспирации листьев «Монитор фотосинтеза РТМ-48А» (Bioinstruments S.R.L., Молдова) [5] при естественной концентрации  $\text{CO}_2$  в воздухе около 0,04%. Фотосинтетически активную радиацию (ФАР) и другие параметры окружающей среды: температуру ( $^{\circ}\text{C}$ ) и влажность воздуха (%) измеряли датчиками Метео-модуля РТН-48, подключенными к цифровому входу системы РТМ-48А; температуру листа ( $^{\circ}\text{C}$ ) – датчиком LT-1P, влажность почвы (%) – SMS-5P, относительную скорость сокодвижения в стебле (от. ед.) – датчиком сокодвижения sf-5P, подключенными к аналоговым входам РТМ-48А. Для характеристики  $\text{CO}_2$ -газообмена листа использовали

значения скорости видимого фотосинтеза ( $P_N$ , мкмоль  $\text{CO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{c})$ ), суммарного дыхания ( $R_{\text{total}}$ , мкмоль  $\text{CO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{c})$ ), темнового дыхания ( $R_D$ , мкмоль  $\text{CO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{c})$ ), фотодыхания ( $R_{\text{PD}}$ , мкмоль  $\text{CO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{c})$ ), транспирации ( $E$ , мг  $\text{H}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{c})$ ), устьичной проводимости ( $g_s$ , мм/с) листа в диапазоне ФАР от 0 до 2000 мкмоль/( $\text{m}^2\cdot\text{c}$ ) при светопотоке ФАР выше 600 мкмоль/( $\text{m}^2\cdot\text{c}$ ).

Статистическая обработка данных выполнена с использованием прикладных компьютерных программ Statistica 10 (“Statsoft Inc.”, США) и Microsoft Excel 2010. Для моделирования и сглаживания двумерных данных использованы методы наименьших квадратов и робастной локально-взвешенной регрессии (Statistica 10). Все расчеты осуществляли при заданном уровне значимости  $P \leq 0,05$ .

**Результаты и обсуждение.** Известны работы по изучению влияния различной интенсивности освещения на скорость фотосинтеза [6], а также взаимосвязи между водным стрессом, водным потенциалом и гидравлической проводимостью различных органов лавровишни лекарственной [7, 8]. В наших исследованиях в начале опыта (10.07.2016 г.) при влажности почвы в сосудах 20-25 об.% (около 60-70% ПВ) наблюдали стабильный газообмен, и различия по средним величинам транспирации, устьичной проводимости, нетто-фотосинтеза, суммарного дыхания и температуры листа между опытными и контрольными растениями были незначительными. После прекращения полива опытных растений вследствие интенсивной эвапотранспирации содержание влаги в почве быстро уменьшалось. На 4-й день после полива (14.07) при снижении влажности почвы до 14,2 об.% (41% ПВ) значения нетто-фотосинтеза между опытными и контрольными растениями составляли соответственно 9,9 и 10,1 мкмоль/м<sup>2</sup>с и почти не различались (рис.1 Д), при этом интенсивность транспирации (14.07) достигала 35,2 и 35,5 мг/м<sup>2</sup>с (рис.1 Е). Таким образом, опытные растения еще не реагировали на почвенную засуху. Реакция растений на влияние факторов внешней среды, в том числе их терморезистентность и засухоустойчивость, находятся под контролем генома и специфичны для генотипа, но изменяются в онтогенезе и под влиянием условий внешней среды [9].

На 8-е сутки засухи при увеличении интенсивности водного дефицита растений (снижение влажности почвы с 35 до 29% ПВ) резко уменьшились скорость фотосинтеза на 67,9%, устьичная проводимость на 35,6%, но при этом интенсивность транспирации – лишь на 8,63%, что связано с особенностью водного режима (рис.2 Г). Неэкономное расходование влаги способствовало появлению первых признаков потери тургора (на 10-15 %), особенно у молодых листьев.

При дальнейшем обезвоживании растений на 8-9-е сутки до 22% ПВ потеря тургора у молодых и старых листьев составляла 70-80%. Утром восстановления тургора не отмечено, нижние старые листья пожелтели. При снижении влажности почвы до 18% ПВ резко снизилась интенсивность транспирации – на 92,3%, скорость фотосинтеза – на 95,1%, устьичная проводимость – на 94,7% (рис.2 Г). Визуально потеря

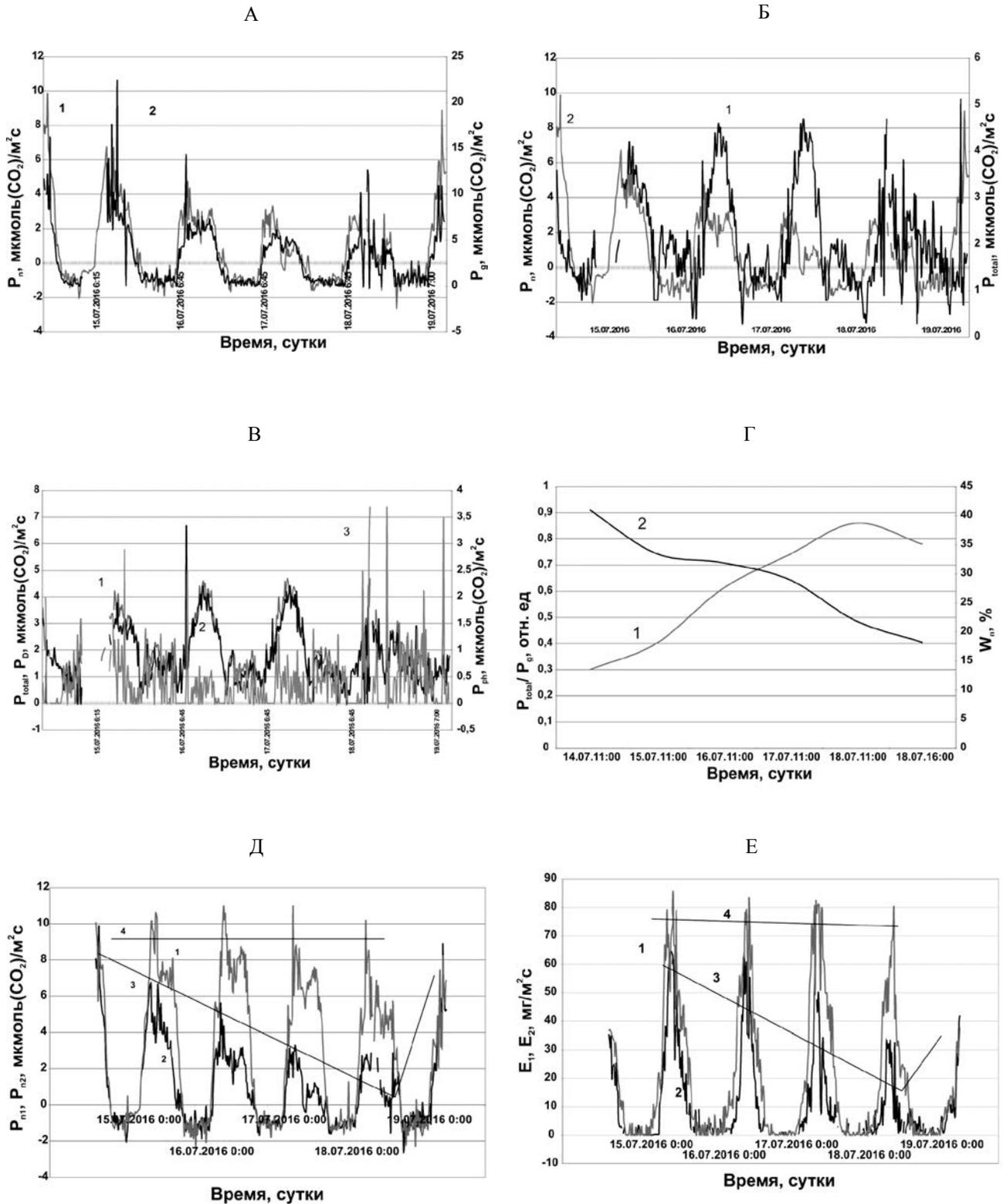


Рис. 1. Зависимость фотосинтетической активности и водного обмена листьев *Prunus laurocerasus* L. от влагообеспеченности растения в условиях почвенной засухи: А – взаимосвязь между видимым фотосинтезом ( $P_n$ ) и grossфотосинтезом ( $P_g$ ); Б – между скоростью видимого фотосинтеза ( $P_n$ ) и скоростью суммарного дыхания листа ( $R_{total}$ ); В – между скоростью суммарного дыхания ( $R_{total}$ ), темного дыхания ( $R_d$ ) и фотодыхания ( $R_{pr}$ ); Г – между соотношением  $R_{total}/P_g$  (1) и влажностью почвы (2); Д – между скоростью видимого фотосинтеза опытного ( $P_{n1}$ ) и контрольного ( $P_{n2}$ ) растений; Е – между интенсивностью транспирации контрольного ( $E_1$ ) и опытного ( $E_2$ ) растений.

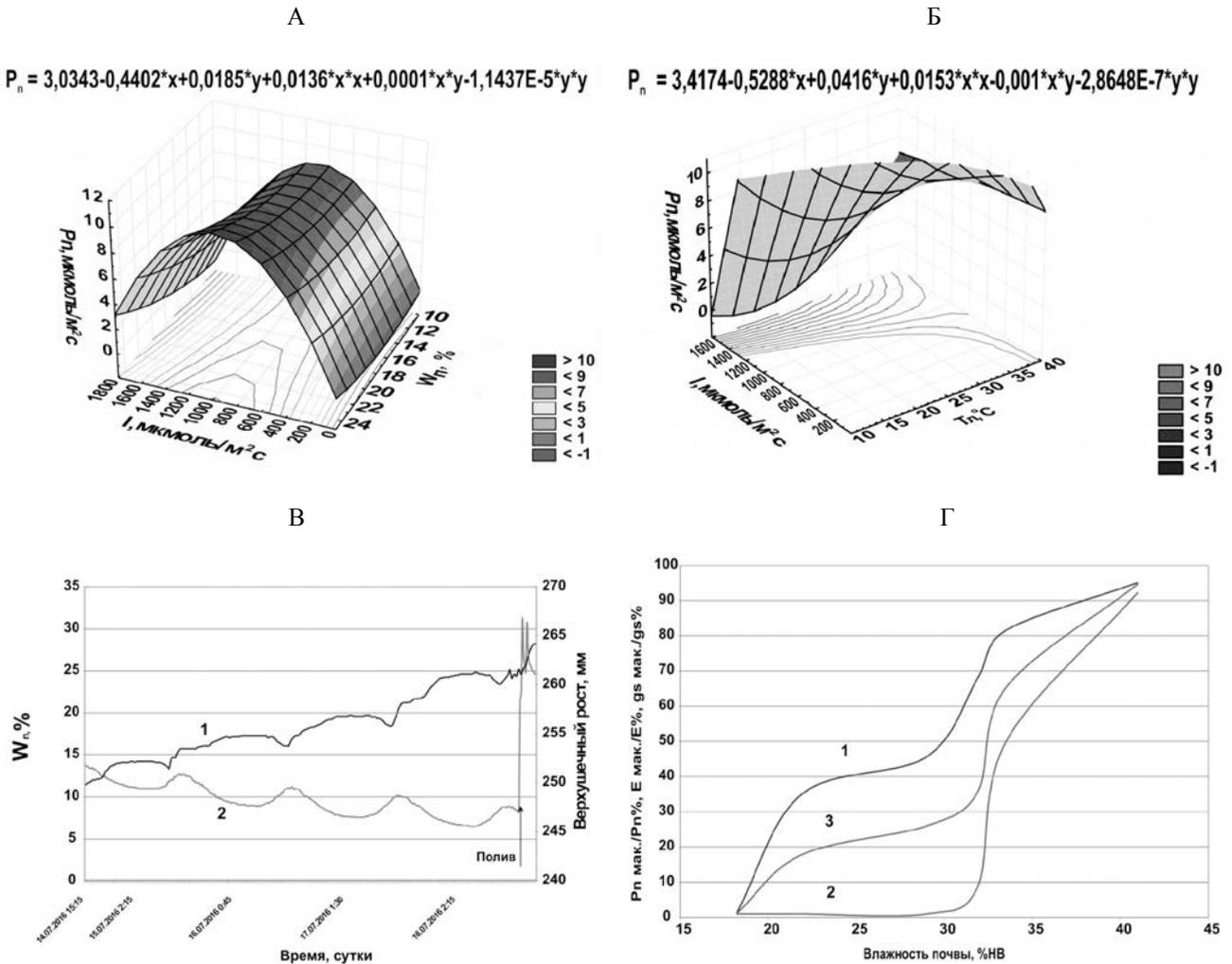


Рис. 2. Зависимость различных процессов жизнедеятельности *Prunus laurocerasus* L.: А – скорости нетто-фотосинтеза ( $P_n$ ) от увлажнения почвы и освещенности, Б – скорости нетто-фотосинтеза от освещенности и температуры листа; В – верхушечного роста (1) растения от влажности почвы (2); Г – интенсивности нетто-фотосинтеза ( $Pn_{\max}/Pn$ )% от влажности почвы (1), транспирации ( $E_{p \max}/E_p$ )% от влажности почвы (2), устьичной проводимости ( $gs_{\max}/gs$ )% от влажности почвы (3).

хлорофилла у измеряемой листовой пластинки заметна следующим образом: центральная жилка приобрела желто-зеленую окраску, на листе появились коричневые пятна.

Поскольку почвенная засуха, как правило, сопряжена с температурным стрессом, при изучении адаптации растения к засухе необходимо учитывать и температурный фактор. Известно, что некоторые растения способны компенсировать влияние температуры на скорость биохимических реакций, таких как фотосинтез и дыхание, изменением содержания в листьях фермента фруктозо-1,6-бисфосфатазы, количество которого возрастает при низких температурах и снижается при высоких [10]. При отсутствии водного стресса и достаточном освещении поглощение и восстановление  $CO_2$  на единицу листовой поверхности *Prunus laurocerasus* L. ускоряются с повышением температуры листа вплоть до 34 °С (рис. 1 Д). Пороговым значением температурного оптимума фотосинтеза, превышение которого приводит к ингибированию

ферментативной активности и снижению интенсивности фотосинтеза, для лавровишни лекарственной служит температура листа 35 °С (рис. 2 Б).

Через 8 суток после начала опыта в 16 ч опытные растения полили до полного насыщения почвы, а в 16.45 провели дополнительный полив. В 17.30 началось восстановление тургора листьев (на 20-25 %), одновременно молодых и старых, в 17.45 после дополнительного полива этот процесс продолжился на 30-40% листьев, а на следующий день опытные растения полностью восстановили тургор.

Следует отметить зависимость ширины открывания устьиц от увеличения уровня углекислого газа в листьях при повышении температуры воздуха (усиление дыхания и фотодыхания) (рис. 1 Б), а также возможный водный дефицит в тканях при высоких температурах и низкой влажности воздуха. При перегреве продуктивность фотосинтеза резко снижается и одновременно высвобождается большое количество  $CO_2$  при повышении интенсивности дыхания

( $R_{total}$ ), оптимальные температуры которого выше, чем у фотосинтеза. В этих условиях дыхание служит поставщиком энергии для репарации поврежденных органелл и клеточных функций. Восходящая кривая дыхания и нисходящая – фотосинтеза пересекаются в определенной точке, в которой отмечается равновесие между ингибированием нетто-фотосинтеза и повышением скорости дыхания. Данный температурный максимум нетто-фотосинтеза можно рассматривать как тепловую точку компенсации [12]. Верхняя температурная граница нетто-фотосинтеза подвержена сезонным и адаптивным изменениям, вызываемым жарой и засухой.

Важную роль в клетках фотосинтезирующих органов растений на свету играет дыхание, а поддержание энергетического баланса между двумя основополагающими процессами – фотосинтезом и дыханием – основа адаптации растений в ответ на воздействие стрессовых факторов [13]. Главная цель механизма регуляции энергетического баланса – установление при стрессе нового равновесного состояния основных энерготрансформирующих процессов и соответственно нового соотношения дыхания и фотосинтеза [14]. Суммарное дыхание ( $R_{total}$ ) включает фотодыхание ( $R_{PR}$ ), реакции Мелера, темновое ( $R_D$ ) или митохондриальное дыхание (гликолиз, цикл Кребса, дыхательная цепь) [12]. На рис. 2 В изображен ход интенсивности суммарного дыхания ( $R_{total}$ ) листьев растений и его составляющих (темнового дыхания ( $R_D$ ) и фотодыхания ( $R_{PR}$ )) при различных условиях влагообеспеченности. Эти соотношения процессов фотосинтеза и дыхания (рис. 1 Б) отражают состояние оптимального энергетического баланса растений, когда приход (ассимиляция в процессе фотосинтеза) максимизирован, а расход (окисление в процессе дыхания) минимизирован [12]. По мнению некоторых авторов, фотодыханию принадлежит особая координирующая роль в регуляции энергетического баланса [11-13].

В условиях прогрессирующей почвенной засухи от умеренной к жесткой (с 35 до 18% ПВ) комплексное воздействие водного дефицита и высоких температур приводило к ингибированию как фотосинтеза, так и дыхания (рис. 1 Б). При этом рост  $R_{total}$  происходил за счет увеличения величины фотодыхания (рис. 1В). На основании исследований был сделан вывод, что фотодыхание является одним из уровней защиты хлоропластов от активных форм кислорода (АФК) [12, 14]. Засуха и высокие температуры вызывают закрытие устьиц, что ограничивает поступление  $CO_2$  в хлоропласт, тем самым активируя оксигеназную функцию Рубиско и впоследствии фотодыхание. Для многих растений была описана прямая зависимость между активизацией фотодыхания и толерантностью к абiotическому стрессу (засухе, солевому стрессу, высоким интенсивностям освещения, высоким температурам и др.) [11, 13, 14, 22].

Для оценки адаптационных затрат растений при водном стрессе использовали интенсивность гроссфотосинтеза (истинного фотосинтеза) и суммарного темнового дыхания (рис. 1 Г). Доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза ( $R_{total}/Pg$ ) служит интеграль-

ным показателем энергетического баланса целого растения и согласованности основных физиологических процессов – фотосинтеза, дыхания, транспорта ассимилятов, роста и др. [12]. Показано, что при выращивании растений в оптимальных условиях это соотношение достаточно консервативно и видонеспецифично [16]. Известно, что даже небольшое отклонение внешних условий от оптимальных приводит к изменению соотношения  $R_{total}/Pg$ , как правило, в сторону увеличения в результате возникновения дополнительных дыхательных затрат на адаптацию растений ( $Ra$ ), возрастания диссипативных процессов или снижения гроссфотосинтеза. Именно фотосинтез и дыхание – главные продуценты АФК, которые, накапливаясь в избыточном количестве, сигнализируют о дисбалансе  $R_{total}/Pg$ , запускают процессы антиоксидантной защиты, что способствует установлению баланса между ними [16]. При стрессе, как правило, это соотношение возрастает за счет увеличения суммарного дыхания на величину  $Ra$  (адаптационная составляющая дыхания), которая более значительна у менее устойчивых к конкретному стрессу вида растений [14, 17]. Новое соотношение  $R_{total}/Pg$ , согласно принципу энергетического минимума, имеет минимально возможное в данных условиях значение [16].

В наших экспериментах установлено, что на первом этапе стрессового воздействия прогрессирующей почвенной засухи при снижении влажности почвы с 70 до 40% ПВ в листьях сохранялась сбалансированность физиологических процессов фотосинтеза и дыхания. По мере нарастания комплексного воздействия водного и теплового стресса доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза возрастала по сравнению с контролем и на 5-е сутки составляла 30%, на 7-е – 61% (рис. Г.) при параллельном снижении нетто-фотосинтеза и транспирации вследствие закрытия устьиц. На 8-е сутки  $R_{total}/Pg$  увеличилось до 74%, что, на наш взгляд, служит защитной реакцией на обезвоживание. Энергетические процессы стали поддерживать целостность растения и репарацию повреждений. На 9-е сутки при влажности почвы  $Wp=21,9\%$  это значение возросло до 86%, а перед поливом растений при влажности почвы 18,2% составляло 78% (рис. 1 Г.). Полученные соотношения процессов фотосинтеза и дыхания, определяющих материальный и энергетический баланс системы, отражают закономерности количественной организации целого растения в оптимальных условиях и под воздействием данного стресса [16].

Для различных видов растений (засухоустойчивых или влаголюбивых) оптимальное значение влажности почвы может варьировать в достаточно широких пределах. Кроме того для одного и того же вида растения в разные фазы его развития этот показатель также может различаться. Таким образом, интенсивность факторов, обеспечивающих достижение оптимума нетто-фотосинтеза интактных растений, можно рассматривать как экологический оптимум исследуемого генотипа [9]. Учитывая широкое распространение лавровишни лекарственной в культуре в качестве декоративного растения мы определили и зоны эколого-

физиологического оптимума CO<sub>2</sub>-газообмена (рис. 2 А, Б). Вверху графиков приведены уравнения нелинейных регрессий зависимостей между этими параметрами. Зону оптимума принимали условия среды, обеспечивающие интенсивность газообмена или другого зависящего параметра выше 90% максимального [12].

Важная эколого-физиологическая характеристика растения – его верхушечный рост. На рис. 2 В представлена зависимость этого параметра от влажности почвы. Почвенная засуха приводит к снижению скорости верхушечного роста, а перед поливом он практически прекращался. Среднесуточный верхушечный рост составлял примерно 2,81 мм. После полива растений потребовалось около суток для восстановления его исходного значения.

Таким образом, выявлены генотипические особенности растений *Prunus laurocerasus* L. для поддержания оптимального в соответствии с условиями среды водного баланса. Изучен экофизиологический ответ растений на водный дефицит, получена информация о влиянии интенсивности и длительности водного стресса на декоративные качества. Выявлены количественные величины оптимальных и пороговых значений экологических факторов, лимитирующих скорость нетто-фотосинтеза лавровишни лекарственной в период летнего активного роста. Эти результаты могут быть полезны для оптимизации управления орошением, особенно при выращивании саженцев и высадке их в открытый грунт, когда важно знать, сколько времени растение в состоянии сохранять декоративные качества без полива.

#### Литература.

1. Анненков А.А., Иванов В.Ф., Хохрин А.В., Акимов Ю.А. Методические рекомендации по изыскательским работам для проектирования объектов озеленения в Крыму. – Ялта, 1984. – 26 с.
2. Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. – М.: Наука, 1982. – 280 с.
3. Мао Ц., Дзьян Х., Ванг Ю., Цзу Ю., Воронин П.Ю. Водный обмен листа березы и лиственницы и их устойчивость к кратковременной и длительной почвенной засухе // Физиология растений. – 2004. – Т. 51. – N5. – С. 773-777.
4. Meletioui-Christou MS., Rhizopoulou S. Leaf functional traits of four evergreen species growing in Mediterranean environmental conditions // Acta Physiol. Plant. – 2017. – V. 39. – N1. – P. 34-46. DOI: 10.1007/s11738-016-2330-4.
5. Балаур Н.С., Воронцов В.А., Клейман Э.И., Тон Ю.Д. Новая технология мониторинга CO<sub>2</sub>-обмена у растений // Физиология растений. – 2009. – Т. 56. – N.3. – С. 466-470.
6. Halis L. The Effect of Age on the Photosynthetic Rate in *Prunus laurocerasus* L. Leaf Discs // Biologia Plantarum (Praha). – 1974. – V.16 (5). – P.348-354.
7. Nardini A., Melvin T. Tyree, Sebastiano Salleo Xylem Cavitation in the Leaf of *Prunus laurocerasus* and Its Impact on Leaf Hydraulics // Plant Physiology. – 2001. – V. – 125 (4). – P.1541-1542.
8. Ильницкий О.А., Ушкаренко В.А., Федорчук М.И., Радченко С.С., Бондарчук С.В. Методология и приборная база фитомониторинга. // – Учебное пособие. – Херсонский государственный аграрный университет. – Херсон, 2012. – 124 с.
9. Дроздов С. Н., Холопцева Е. С. Возможности использования многофакторного эксперимента в исследовании эколого-физиологических характеристик растений // Ученые записки Петрозаводского государственного университета, 2013. – N2 (131). – С. 11-15.
10. Yamori W., Noguchi K., Kashino Y., Terashima I. The Role of Electron Transport in Determining the Temperature Dependence of the Photosynthetic Rate in Spinach Leaves Grown at Contrasting Temperatures // Plant Cell Physiol. – 2008. – V. 49. – N4. – P. 583-591.
11. Medrano H., J. M. Escalona J.M., Bota J., Gulias J., Flexas J. Regulation of Photosynthesis of C3 Plants in Response to Progressive Drought: Stomatal Conductance as a Reference Parameter. // Annals of Botany. – 2002. – V. 89. – pp. 895-905.
12. Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. – 184 с.
13. Гармаи Е.В. Митохондриальное дыхание фотосинтезирующей клетки // Физиология растений. – 2016. – Т. 63. – N1. – С. 17-30.
14. Рахманкулова З.Ф. Уровни регуляции энергетического обмена в растении // Вестник Башкирского университета. – 2009. – Т. 14. – N3(1). – С. 1141-1154.
15. Hurry V., Igamberdiev A. U., Keerberg O., Parnik T., Atkin O., Zaragoza-Castells J., Gardestrom P. Respiration in Photosynthetic Cells: Gas Exchange Components, Interactions with Photorespiration and the Operation of Mitochondria in the Light. In Plant Respiration: From Cell to Ecosystem (eds. H. Lambers and M. Ribas-Carbo). Berlin: Springer-Verlag, 200. – P. 43-61.
16. Рахманкулова З. Ф. Энергетический баланс целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях // Журнал общей биологии. – 2002. – Т. 63. – С. 239-248.
17. Agius S. C., Bykova N. V., Igamberdiev A. U., Moller I. M. The internal rotenone-insensitivae NADPH dehydrogenase contributes to malate oxidation by potato tuber and pea leaf mitochondria // Physiologia Plantarum. – 1998. – V. 104. – P. 329-336.

Поступила в редакцию 24.04.18  
После доработки 07.09.18  
Принята к публикации 28.11.18