



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.251>

REVIEW ARTICLE

Морфологічні, фізіологічні і молекулярні складові адаптаційної відповіді представників роду *Quercus* (Fagaceae) на посуху

Ірина В. КОСАКІВСЬКА , Леся В. ВОЙТЕНКО * , Валентина А. ВАСЮК , Микола М. ЩЕРБАТЮК 

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України,
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

* Автор для листування: lesyavoytenko@gmail.com

Реферат. Рід *Quercus* нараховує до 500 видів і є одним з найчисленніших родів деревних рослин Північної півкулі. Екстремальні екологічні умови, серед яких посуха, впливають на виживання та розповсюдження видів роду *Quercus*. Рослини протидіють посусі завдяки комбінації різних адаптивних стратегій. Щоб виявити закономірності, пов'язані зі стресом, викликаним посухою, досліджуються морфологічні, фізіологічні та молекулярні адаптивні зміни. В огляді проаналізовані та узагальнені новітні відомості щодо адаптації видів роду *Quercus* до умов посухи. Зосереджено увагу на роботах з вивчення впливу посухи на ріст, продуктивність, фізіолого-біохімічні та молекулярні характеристики видів роду *Quercus*, особливо тих, що зростають на теренах України. Висвітлені відомості щодо впливу посухи на фотосинтетичну активність, антиоксидантну систему, синтез вторинних метаболітів, ендогенні фітогормони. Обговорені результати новітніх молекулярно-генетичних досліджень, зокрема на рівні геному, транскриптому, протеому та метаболому. Наголошується, що вивчення ключових процесів, які формують посухостійкість, має наукове та економічне значення, оскільки сприяє відбору і створенню фенотипів, що протистоятимуть посусі.

Ключові слова: геном, метаболізм, посухостійкість, протеом, ріст, розвиток, транскриптом, *Quercus*

Вступ

Посуха є одним із найшкідливіших абіотичних стресорів, який загрожує існуванню рослин (Wang et al., 2003). Рослини протидіють посусі завдяки комбінації різних адаптивних стратегій, серед яких уникнення стресового впливу (шляхом коригування програми розвитку і завершення репродуктивного періоду до початку посухи), запобігання стресовому впливу (внаслідок морфологічних і фізіологічних адаптаційних перебудов, які забезпечують підтримку

водного балансу) і набуття стійкості на клітинному та молекулярному рівнях (Dolferus, 2014).

Рід *Quercus* L. нараховує до 500 видів і є одним з найчисленніших родів деревних рослин Північної півкулі. Він представлений листопадними і вічнозеленими деревами і кущами, що зростають у помірних і субтропічних лісах, а також інколи у субтропічній та тропічній савані (Nixon, 1993; Manos et al., 1999; Hubert et al., 2014). За результатами морфологічних і молекулярно-філогенетичних досліджень, види роду *Quercus* можна об'єднати у два підроди: *Quercus*

ARTICLE HISTORY. Submitted 31 August 2022. Revised 13 June 2023. Published 06 July 2023

CITATION. Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Vasyuk V.A., Shcherbatiuk M.M. 2023. Morphological, physiological, and molecular components of the adaptive response to drought in the genus *Quercus* (Fagaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 80(3): 251–266. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.251>

This is an open access article under the CC BY license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

subg. *Cerris* Oerst. і *Quercus* subg. *Quercus*. У підроді *Cerris* виділяють три секції: *Cyclobalanopsis* Oerst., *Ilex* Loudon. та *Cerris*. У підроді *Quercus* — п'ять секцій: *Protobalanus* (Trel.) O. Schwarz, *Ponticae* Stef., *Virentes* Loudon, *Quercus* та *Lobatae* Loudon (Hubert et al., 2014; Denk et al., 2017).

На теренах України представлені такі таксономічні видового та підвидового рангів (Lonachevskiy, Hryn, 1952; Ivchenko, 1987):

Підрід *Quercus*

Секція *Quercus*

Quercus aurea Wierzb. (*Q. banatus* P.Kucera, *Q. dalechampii* auct. non Ten.; *Q. dalechampii* var. *aurea* (Wierzb.) Mátyás), *Q. petraea* (Matt.) Liebl. subsp. *petraea*, *Q. petraea* subsp. *polycarpa* (Schur) Soó (*Q. polycarpa* Schur), *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L. (аборигенні рослини).

Секція *Lobatae*

Quercus rubra L. (культивованій та натуралізований інвазійний вид). Відомі також поодинокі випадки спонтанного зростання в Україні ще одного чужорідного виду — *Q. palustris* Münchh. (Yavorska, Mosyakin, 2001).

Підрід *Cerris*

Секція *Ilex*

Quercus ilex L. (культивованій та інколи здичавілій)

Секція *Cerris*

Quercus cerris L. (аборигенний)

Крім того, ще декілька видів культивуються в ботанічних садах, парках, лісництвах і на присадибних ділянках (Lonachevskiy, Hryn, 1952; Ivchenko, 1987).

Quercus robur (дуб черешчатий) — одна з головних лісоутворюючих порід України. Це світлолюбний вид, для якого важливе верхнє освітлення крони при допустимості та навіть бажаності бокового затінення, особливо в молодому віці. Виділяють ранньо- та пізньоквітучі фенологічні форми *Q. robur* (Kitin, Funada 2016).

Quercus rubra (дуб червоний) — широколистяна високоросла лісова порода, здатна пристосовуватися до несприятливих екологічних умов і легко розповсюджуватися за допомогою плодів. До Європи вид був завезений у XVII столітті з Північної Америки. Поширений по всій території України. Має вищий ніж у *Q. robur* та *Q. petraea* потенціал адаптації до прогнозованих змін клімату (Nicolescu et al., 2020).

Quercus petraea (дуб скельний) росте в Карпатах, у гірському Криму, на південному заході

Лісостепу, зрідка трапляється у Поліссі. Особливості будови кореневої системи дозволяють краще забезпечувати рослину вологою (Didukh et al., 2004; Mijnsbrugge et al., 2016).

Quercus ilex (дуб кам'яний) на території України культивується на Південному березі Криму (Ivchenko, 1987; Plugatar et al., 2013). Це вічнозелені дерева, що ростуть дуже повільно та добре пристосовані до сухого жаркого клімату (David et al., 2007; Tsakaldimi et al., 2009).

Quercus pubescens (дуб пухнастий) росте на Поділлі, в Гірському Криму та на Південному березі Криму (Didukh et al., 2004). Віддає перевагу схилам, зазвичай не вище, ніж 500 м н. р. м. На Південному березі Криму верхня межа виду на північних схилах становить 560 м, на південних — 725 м (Plugatar et al., 2013). Деревя, які ростуть поодинокі, мають дуже широку та неправильну крону; у них часто розвиваються кілька стовбурів. Завдяки низькому рівню транспірації і морфологічним особливостям листових пластинок *Q. pubescens* добре пристосований до умов жаркого клімату з низьким рівнем опадів. За умов дефіциту вологи у цього виду посилюється виділення терпеноїдних і фенольних речовин (Genard-Zielinski et al., 2014).

Quercus aureus (дуб золотистий) росте на вапнякових, сухих і кам'янистих ґрунтах; у Закарпатті (рідко у передгірних лісах, 150–370 м н. р. м.) та зрідка трапляється в Криму. В українській літературі цей вид здебільшого наводився під помилковою назвою "*Q. dalechampii*", яка у вузькому розумінні насправді стосується ендемічного виду, поширеного в Італії. В Україні *Q. aureus* трапляється на північній та східній межі свого природного поширення (Ivchenko, 1987; Didukh et al., 2004).

Quercus cerris (дуб бургундський) в Україні росте в Закарпатті (Юлівські гори, Берегівське л-во, південні схили вулканічних пагорбів) та культивується на Південному березі Криму. В Україні знаходиться на північній та східній межі поширення (Ivchenko, 1987; Didukh et al., 2004).

Вивченню механізмів формування реакції-відповіді на абіотичні і біотичні стреси у представників роду *Quercus* присвячена низка досліджень. Повідомлялось, що стреси впливають на метаболізм, фотосинтез, сигналінг, ензиматичну активність, транскриптом і протеом дубів (Escandón et al., 2021). Ми зосередили увагу на роботах щодо вивчення впливу посухи, одного

з головних абіотичних стресорів, на ріст, продуктивність, фізіологічні та молекулярні характеристики видів роду *Quercus*, особливо тих видів, що зростають на теренах України.

Вплив посухи на плодоношення та проростання жолудів

Плоди дубів — жолуді є важливим компонентом в екосистемах, де поширені види *Quercus*. У жолудів так званих "білих дубів" (серед яких *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*) немає періоду спокою. Вони проростають восени, іноді навіть не впадши з дерева, і містять менше дубильних речовин, ніж жолуді "червоних дубів" (наприклад, *Q. rubra*). Після опадання жолуді червоних дубів зимують і проростають навесні. Дуби — однодомні рослини. Чоловічі квітки, зібрані у досить довгі, пониклі зеленувато-жовті сережки, з'являються приблизно за два тижні до появи набагато менших жіночих квіток, після чого відбуваються запилення і запліднення. У червоних дубів поява жіночих та чоловічих квіток і запилення проходить так само, як у білих, однак запліднення відбувається лише на третій рік, тоді й дозрівають жолуді. Процеси запилення та запліднення чутливі до температурних коливань і кількості вологи в ґрунті. Оптимальними вважаються теплі дні та прохолодні ночі. Висока температура повітря або заморозки та посуха порушують розвиток жолудів, що може призвести до раннього опадання. Несприятливі погодні умови спричиняють втрату до 55% жолудів чорного дуба (*Q. velutina*) і до 89% жолудів *Q. rubra*. Ріст і розвиток жолудів найбільше залежать від літньої посухи. Припускають, що весняні дощі в період дозрівання пилку впливають на зав'язування жолудів на другому році. Існують докази, що окремі дерева ніколи не плодоносять, або ж плодоносять дуже рідко (Finley, 2020). За даними Geburek et al. (2012), види *Q. robur* і *Q. petraea* продукують велику кількість пилку щороку і здатні за сприятливих умов давати рясний врожай жолудів.

В окремих роботах наголошується, що плодоношення дубів нерівномірне в різні роки, а продукування жолудів потребує значних внутрішніх ресурсів, і тому не відбувається кожного року (Herrera et al., 1998; Koenig et al., 2003). Запропоновано декілька гіпотез щодо періодичності продукування жолудів, які базуються

на динаміці накопичення і розподілу життєвих ресурсів рослин (Nussbaumer et al., 2021). Перша — *гіпотеза зберігання ресурсів*, вона передбачає накопичення ресурсів для найбільш рясного продукування жолудів і наступне їхнє вичерпання після активного плодоношення; друга — *гіпотеза перерозподілу ресурсів* базується на переміщенні ресурсів із вегетативних у генеративні органи і третя — *гіпотеза відповідності ресурсів* передбачає інвестування ресурсів одночасно у вегетативний і генеративний розвиток (рис. 1).

Дослідження генеративного та вегетативного розвитку *Q. robur* і *Q. petraea* показало, що, залежно від географічного регіону, квітання цих видів триває з початку квітня до початку травня. Жолуді розвиваються впродовж літа того ж року. Опадання плодів починається приблизно в кінці вересня і триває до кінця жовтня. Ріст стовбура починається на початку квітня і триває до жовтня. Виснаження ресурсів спостерігається після активного плодоношення, під час якого концентрація вуглецю у листках не зростає, а вміст азоту і фосфору знижується. Виявлено, що дуби розподіляють ресурси для генеративного та вегетативного росту одночасно (Nussbaumer et al., 2016, 2021; Caignard et al., 2017).

Посуха негативно впливає на врожайність, розмноження та відтворення деревних рослин. Так, за посухи зменшується розмір жолудів (Long, Joned, 1996) і посилюється ураження їх комахами (Espelta et al., 2008), змінюється фенологія продукування насіння (Peñuelas et al., 2002). Літня посуха негативно впливає на розвиток та дозрівання жолудів *Q. ilex*, урожайність котрого зменшується на 59% (Espelta et al., 2008). За умов тривалої помірної посухи (зменшення кількості опадів до 15%) зменшувались численність репродуктивних дерев *Q. ilex*, середня кількість утворених на них жіночих квіток, врожай жолудів (Ogaya, Penuels, 2007; Sánchez-Humanes, Espelta, 2011) та суттєво зростала абсцисія (Espelta et al., 2008).

Плодоношення у найбільш поширених видів дубів починається, коли дерева досягають віку, за різними даними, від 20 до 80 років. Дерева, які ростуть поодинокі, починають плодоносити раніше, ніж дерева у насадженнях. З віком урожайність підвищується, що пов'язано не лише зі зміною фізіологічного стану дерев, а й

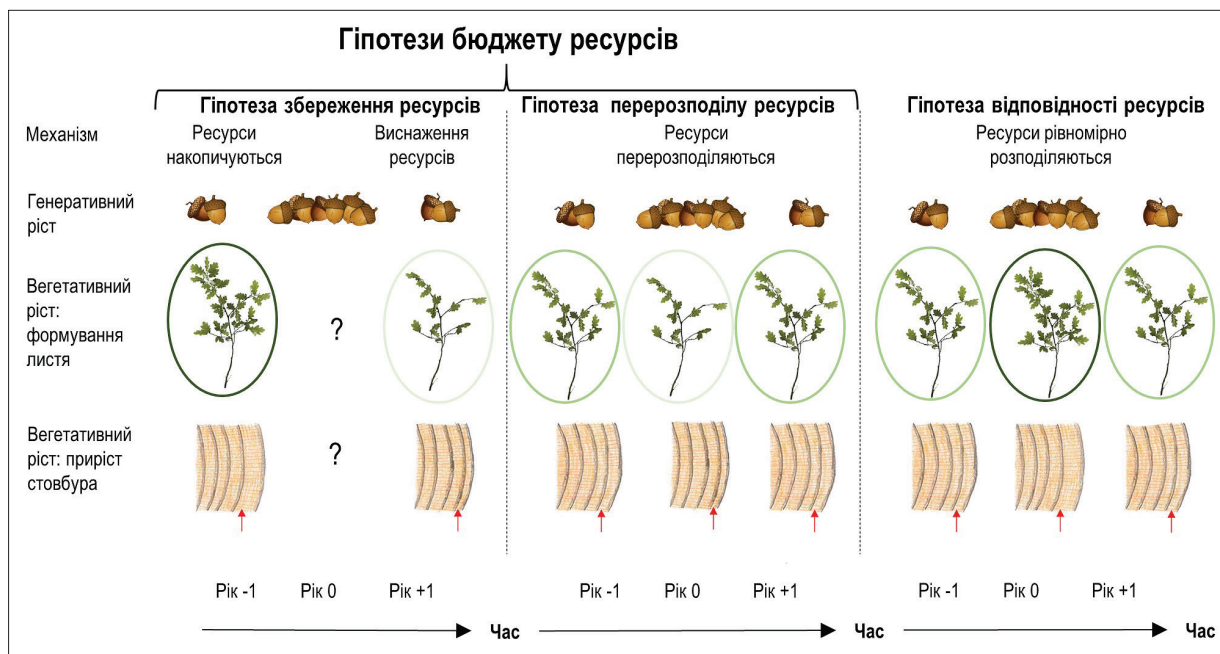


Рис. 1. Схематичне зображення гіпотез, згідно з якими відбувається продукування жолудів відповідно до динаміки внутрішніх ресурсів. *Гіпотеза збереження ресурсів*: ресурси накопичуються для продукування значної кількості жолудів. *Гіпотеза перерозподілу ресурсів*: спрямування ресурсів від вегетативного на генеративний ріст і розвиток. *Гіпотеза відповідності ресурсів*: ресурси рівномірно розподіляються між вегетативним і генеративним ростом і розвитком. Позначки: "?" — динаміка ресурсів може змінюватися в рік (роки) рясного врожаю; червоні стрілки — приріст стовбура поточного року; "-1" — рік до рясного продукування жолудів; "0" — рік рясного врожаю жолудів; "+1" — рік після рясного врожаю жолудів (адаптовано за Nussbaumer et al., 2021)

Fig. 1. Hypotheses of acorn production. *Resource storage hypothesis*: resources are accumulated to support the production of a significant number of acorns. *Resource switching hypothesis*: allocation of resources shifts from vegetative to generative growth and development. *Resource matching hypothesis*: resources are distributed evenly between vegetative and generative growth and development. "?" — indicates that resources dynamics may vary in the year(s) of abundant harvest; red arrows represent trunk growth in the current year; "-1" — refers to the year before abundant acorn production, "0" — represents the year of abundant acorn harvest; "+1" denotes the year following abundant acorn harvest (adapted from Nussbaumer et al., 2021)

зі збільшенням розміру крон і кількості плодоносних пагонів. Плодоношення стає помітним у середньовікових насадженнях, залишаючись на високому рівні до віку фізіологічної старості, коли воно поступово припиняється. Ріст дубів у висоту продовжується 120–200 років, а приріст у ширину — протягом всього життя (Kovalenko, 2018; Musiyenko, 2018).

На формування жолудів впливають сильні весняні дощі, повені у вегетаційний період, високі та низькі температури, а ранні заморозки серйозно пошкоджують квітки дубів, що призводить до поганого запилення. Червоні дуби рясно плодоносять кожні 3–5 років, тоді як білі — один раз у 4–7 років. Пошкодження жолудів шкідниками або патогенами також

пов'язано з екологічними умовами. У роки активного плодоношення ріст стовбура та загальна біомаса листків не зменшуються навіть за рахунок утворення нових листків, що вказує на здатність компенсувати зниження біомаси окремих листків (Nussbaumer et al., 2016; Caignard et al., 2017).

При проростанні жолудів *Q. ilex* має місце типова трифазна крива поглинання води, знижується вміст сахарози та збільшується глюкози і фруктози. Для зрілих жолудів характерні низькі рівні абсцизової (АБК) і високі гіберелової (ГК₃) кислот. Після проростання за високого вмісту ГК₃ збільшуються кількість індоліл-3-оцтової кислоти (ІОК) та цитокінінів, що зазвичай спостерігається під час росту та розвитку.

Показано, що у жолудях експресія генів, відповідальних за посухостійкість, зменшується зі збільшенням вмісту води. Одразу після абсцизії активізуються гени, задіяні в метаболізмі, а важливість активних форм кисню (АФК) під час проростання проявляється у високих рівнях транскриптів генів *Sod* і *Gst*, що містяться в зрілих жолудях (Romero-Rodríguez et al., 2018). Чутливість жолудів *Q. ilex* до посухи спостерігається на тлі низького рівня АБК (Ali-Rachedi et al., 2004). Вміст гормону у зрілих осях ембріонів *Q. ilex* становить $6,4 \pm 1,0$ нг/г сирової речовини (Romero-Rodríguez et al., 2018).

За морфологічними та фізіологічними ознаками виділяють чотири стадії розвитку зародків *Q. robur*. Максимальне накопичення АБК відповідає проміжній стадії дозрівання (стадія III), після чого вміст гормону знижується наприкінці пізньої фази дозрівання (стадія IV). Високі рівні ІОК притаманні початку росту ембріона, коли відбувається експоненційний ріст (стадія II), проте знижуються під час подальшого розвитку. Крохмаль накопичується поступово в процесі дозрівання. На IV стадії (напередодні осипання), вміст його значно зростає. На I та II стадіях суттєво збільшується рівень проліну. Експресія проростання вища на безгормональному середовищі, зокрема серед зародків II та III стадій. Варіації рівнів фітогормонів (АБК) у поєднанні зі змінами вмісту води в тканинах є важливими факторами розвитку зародків *Q. robur* (Prewein et al., 2006). Зміни вмісту води розглядаються як відносно ефективний показник розвитку насіння і використовуються для визначення фізіологічної зрілості. Вміст води в ньому після запліднення зазвичай високий і зменшується з розвитком насіння до фізіологічної зрілості. Вважається, що десикація покращує частоту проростання за рахунок зниження вмісту АБК, або зміни чутливості до гормону (Prewein et al., 2006).

При проростанні жолудів *Q. robur* на агарі різної концентрації за умов зниження вологості та зростання в'язкості й осмотичного потенціалу спостерігається затримка розвитку ембріонів. Проліферація ембріогенної тканини, швидкість проростання та кількість утворених ембріонів знижуються. Під час дозрівання вміст води в ембріонах поступово зменшується з 94 до 80%. На тлі зменшення осмотичного потенціалу знижується рівень АБК, яка разом

із проліном впливає на дозрівання та якість соматичних зародків (Prewein et al., 2004). Повідомлялось, що збільшення концентрації агару до 1% та подальша втрата 20–25% вологи прискорюють дозрівання та проростання соматичних зародків *Q. robur* в культурі *in vitro*. У зрілих ембріонах вміст проліну зростає майже в 16 разів, а рівень ендогенної АБК зменшується вдвічі (Sunderlikova, Wilhelm, 2002; Prewein et al., 2006). Праймування розчином ГК₃ активувало проростання жолудів, стимулювало ріст рослин *Q. robur* та уповільнювало ріст рослин *Q. rubra*. Екзогенна ГК₃ не знімала синдрому появи недружніх сходів, але покращувала життєздатність жолудів, сприяючи збільшенню кількості сходів (Kosakivska et al., 2022a). Обробка розчином сигнальної молекули-медіатора бактеріального походження N-гексаноїл-L-гомосеринлактону (C₆-ГГЛ) індукувала зростання біомаси сім'ядолей та прискорювала використання поживних речовин проростками *Q. robur*. Суха біомаса у коренях проростків *Q. robur* і пагонах *Q. rubra* зросла відповідно на 103% та 153%. Зафіксовано збільшення кількості, довжини, біомаси та загальної площі листків, а також зміни в архітектурі кореневої системи обох видів, які проявилися у формуванні численних бічних коренів (Kosakivska et al., 2022b).

Вплив посухи на ріст молодих рослин

У видів роду *Quercus* спостерігається циклічність між ростом пагонів та кореневої системи. Інтенсивний ріст у весняний період та накопичення запасів вуглецю в кореневій системі розглядаються як стратегія запобігання посузі, завдяки якій рослини отримують доступ до води в глибинних шарах ґрунту (Sanz-Pérez et al., 2009). Встановлено, що за постійних умов середовища у саджанців *Q. alba* та *Q. marilandica* синхронно з чіткою періодичністю розвиваються корені і пагони. Розвиток стрижневого і бічних коренів відбувається на тлі припинення ростових процесів надземної частини. Під час росту пагонів ріст коренів у саджанців і дорослих дерев гальмується (Reich et al., 1980; Harmer, 1990).

Корені, які першими зазнають впливу ґрунтової посухи, відіграють ключову роль у сприйнятті сигналу та формуванні реакції-відповіді. Корені забезпечують вологою та мінеральними поживними речовинами інші органи рослини і синтезують фітогормони, задіяні у трансдукції

стрессового сигналу (Ghosh, Xu, 2014). Пристосованість *Q. ilex* до сухого спекотного клімату обумовлена, зокрема, будовою кореневої системи, яка завдяки глибинному заляганню, великій площі та швидким темпам росту ефективно поглинає вологу з ґрунту. Разом із цим дрібні склерофільні листки *Q. ilex* характеризуються мінімальною транспірацією та економічним використанням води (David et al., 2007; Tsakaldimi et al., 2009).

Нестача води може стимулювати ріст коренів та пригнічувати розвиток надземної частини (Yamaguchi, Sharp, 2010). Так, за умов посухи корені саджанців *Q. petraea* розвивалися краще за пагони, що дозволило рослині отримувати вологу з глибинних горизонтів ґрунту (Broadmeadow, Jakson, 2000; Thomas, Gausling, 2000). Повідомлялось, що за дії посухи зменшувалась біомаса головного та бічних коренів дворічних рослин *Q. ilex*, *Q. pubescens* і *Q. robur*. Більш чутливою виявилася коренева система *Q. robur* (Alonso et al., 2014). Накопичення біомаси у *Q. ilex* відбувалося в коренях, де утворювалися значні запаси крохмалю і ліпідів (Sanz-Pérez et al., 2009). Очікується, що ареал *Q. ilex* не скоротиться, а навпаки — розшириться за умов прогнозованих кліматичних змін (David et al., 2007; Bussotti et al., 2014).

У низці публікацій повідомлялось, що в період відновлення після посухи у рослин *Q. petraea*, *Q. robur* та *Q. pubescens* зменшувалось накопичення біомаси (Broadmeadow, Jakson, 2000; Thomas, Gausling, 2000; Arend et al., 2011; Kuster et al., 2011). За тривалої посухи втрати біомаси пагонів у *Q. robur* були більшими, ніж у *Q. petraea* (Fonti et al., 2013). За вологості ґрунту 20–25% у дво- і трирічних рослин *Q. robur* гальмувався ріст надземної частини, проте у період відновлення впродовж вегетації відставання компенсувалось (Spieß et al., 2012). За нестачі ґрунтової вологи у проростків *Q. ilex*, *Q. cerris* і *Q. pubescens* значно зменшувалась суха біомаса, спостерігався некроз листків (Cotrozzi et al., 2016).

Після ранньої літньої посухи повторний полив значно підвищує ймовірність утворення додаткових пагонів у однорічних саджанців *Q. petraea*. Показано, що чим менші саджанці, тим більше пагонів вони утворюють. Водночас посуха значно уповільнює розвиток верхівкових бруньок. В умовах щільного вирощування (декілька саджанців на горщик) конкуренція за

воду призводить до формування додаткових пагонів. Зменшення росту пагонів у вегетаційний період і ранній перехід до стану спокою верхівкових бруньок мінімізують ризики пошкодження від морозів незалежно від ступеня обводнення ґрунту (Turcsán et al., 2016). Після тривалої посухи за відновлення поливу саджанців *Q. petraea* посилювався ріст пагонів та затримувався розвиток верхівкових бруньок (Turcsán et al., 2016). Припускають, що за умов посухи шляхом гормональної взаємодії між ендегенними ауксинами і цитокінінами регулюється перехід до стану спокою та розпускання бруньок (Cline, Harrington, 2006; Leyser, 2009; Müller, Leyser, 2011; Su et al., 2011; Vanstraelen, Benková, 2012).

Показано, що приріст стовбура *Q. robur* і *Q. petraea* відбувається більш інтенсивно в роки активного плодоношення жолудів (Lebourgeois et al., 2018). На ріст стовбура *Q. robur* і *Q. petraea* позитивно впливає велика кількість опадів попередньої осені (Michelot et al., 2012), негативно — холодна та посушлива зима (Lebourgeois et al., 2004), а також холодний або сухий травень і літо (Mérian et al., 2011). Значні опади влітку індукують інтенсивний ріст стовбура *Q. robur* і *Q. petraea* (Piovesan, Adams, 2001; Michelot et al., 2012; Scharnweber et al., 2013). За дефіциту води у коренях *Q. ilex* і *Q. robur* ростові кільця мали більш чіткі межі (Mrak et al., 2019).

Після сильної посухи старіння листків однорічних саджанців *Q. petraea* настає пізніше. За цей так званий "компенсаційний час" рослини відновлюються перед наступним фінальним етапом старіння. Однак чутливість саджанців до ранніх осінніх заморозків зростає, оскільки затримується зміцнення пагонів (Mijnsbrugge et al., 2016).

Фізіологічні та молекулярні складові адаптаційної відповіді на посуху

Стресові умови викликають зміни в фотосинтетичному апараті. Повідомлялось, що посуха впливала на стан продихового апарату видів роду *Quercus*. Так, у листках молодих рослин *Q. cerris* і дорослих дерев *Q. petraea* зневоднення індукувало закриття продихів, що допомагало зберегти рослинам водний потенціал (Vivian et al., 1993; Cochard et al., 1996; Cotrozzi et al., 2016). Досить детально досліджений пігментний комплекс видів роду *Quercus*. Показано, що у листках *Q. pubescens* та *Q. brantii* Lindl.

за недостатнього зволоження зменшувався вміст хлорофілів та каротиноїдів (Contran et al., 2013; Jafarnia et al., 2018). За умов посухи в листках середземноморського виду *Q. suber* L. спостерігалось зменшення вмісту хлорофілу, тоді як пігментний комплекс *Q. coccifera* L. і *Q. ilex* залишався незмінним (Peguero-Pina et al., 2009). Відсутність суттєвих змін у вмісті пігментів в листках *Q. ilex* вказує на незначні пошкодження фотосинтетичного апарату за дії посухи (San-Eufrasio et al., 2020). Фотозахисні механізми, залучені у формування відповіді на посуху, були проаналізовані у вічнозелених (*Q. suber*, *Q. coccifera* та *Q. ilex*) та листопадних (*Q. robur* та *Q. pubescens*) видів роду *Quercus*. Виявилось, що як у листопадних, так і вічнозелених видів, які зростають за контрастних кліматичних умов, важливу роль у фотозахисті відіграє розсіювання енергії за участі пігментів ксантофільного циклу (García-Plazaola et al., 2017). Так, за умови посухи зростає вміст каротиноїдів у листках *Q. ilex* та *Q. pubescens* (Alonso et al., 2014). Повідомлялось також, що за нестачі вологи значно пригнічувалася фотосинтетична активність у листках *Q. cerris* (Cotrozzi et al., 2016). За мінливих умов навколишнього середовища виживання дерев значною мірою залежить від здатності ксилеми забезпечити надходження води до крони (Zwieniecki, Secchi, 2015). За умов посухи порушується транспортування води в тканинах ксилеми, що призводить до відмирання окремих пагонів та коренів (Barigah et al., 2013).

Виживання за тривалої посухи пов'язане зі стратегією набуття стійкості на клітинному рівні, а саме: із синтезом задіяних в антиоксидантному захисті сполук, захисті мембран і протеїнів від денатурації, деградації зруйнованих протеїнів і використанні їхніх структурних блоків для синтезу нових білків (Wang et al., 2003; Dolferus, 2014). Окислювальне пошкодження, викликане посухою, було досліджено на видах роду *Quercus* за допомогою низки класичних біохімічних підходів, таких як вивчення вмісту активних форм кисню (АФК) (H_2O_2 і O_2) та показників перекисного окислення ліпідів (з визначенням вмісту малонового діальдегіду (MDA) і активності антиоксидантних ферментів супероксиддисмутази (SOD), пероксидази (POD), каталази (CAT), аскорбатпероксидази (APX), глутатіонредуктази (GR), поліфенолоксидази

(PPO), дегідроаскорбатредуктази (DR) і монодегідроаскорбатредуктази (MR). У відповідь на дію посухи (так само, як і на дію інших абіотичних і біотичних стресорів) у видів роду *Quercus* значно зростає вміст АФК (переважно O_2 та H_2O_2), причому більш інтенсивні зміни відбувались за поєднання різних негативних впливів (Contran, 2013; Alonso et al., 2014; Ghanbary, 2020). Підвищення рівнів супероксидних радикалів, перекису водню та МДА спостерігалось у кількох видів роду *Quercus* у відповідь на дію посухи (Jafarnia et al., 2018) та одночасну дію посухи і високої температури (Contran et al., 2013). Так, у листках *Q. brantii* (Jafarnia et al., 2018), *Q. pubescens* (Contran et al., 2013), *Q. infectoria* G. Olivier та *Q. libani* G. Olivier (Ghanbary et al., 2020) зростає вміст антиоксидантних ферментів SOD і POD, тоді як у листках *Q. ilex* значно підвищувались рівні APX, GR і CAT (Jafarnia et al., 2018; Nogués et al., 2014).

Вміст цукрів та амінокислот — первинних метаболітів, рівень фенолів та активність ключових ферментів, залучених у шляхи вторинного метаболізму, частково досліджені у представників роду *Quercus*. Так, повідомлялось, що в умовах посухи підвищувався вміст цукрів та амінокислот (переважно проліну) у *Q. brantii*, *Q. libani*, *Q. cerris* та *Q. infectoria*, що суттєво покращувало захист від осмотичного стресу і запобігало втраті вологи (Jafarnia et al., 2018; Ghanbary et al., 2020). Водночас у *Q. ilex* і *Q. suber* вміст цукрів та амінокислот не змінювався (San-Eufrasio et al., 2020). Стимулювання вторинного метаболізму під час стресу у видів роду *Quercus* проявлялось у збільшенні вмісту фенольних сполук і флавоноїдів та зростанні активності фенілаланін-аміак-ліази (PAL) (Nogués et al., 2014; Jafarnia et al., 2018; Ghanbary et al., 2020; San-Eufrasio et al., 2020). Разом із цим у *Q. suber* не зафіксовано збільшення вмісту цих сполук під час посухи (Díaz-Guerra et al., 2019), тоді як у рослин *Q. ilex* та *Q. pubescens* вміст флавоноїдів зменшувався (Alonso et al., 2014).

Фрагментарно досліджено фітогормональну систему та участь її компонентів у трансдукції сигналів за дії посухи у представників роду *Quercus*. Зокрема повідомлялось, що за нестачі вологи у листках рослин *Q. cerris* та *Q. ilex* зростає вміст ендогенних абсцизової (АБК), жасмонової (ЖК), саліцилової (СК) кислот, етилену та проліну (Cotrozzi et al., 2016, 2017a).

Таблиця 1. Узагальненні відомості про фізіолого-біохімічні та молекулярні дослідження видів роду *Quercus*, що ростуть на території УкраїниTable 1. Generalized information on physiological, biochemical, and molecular studies of the species of *Quercus* occurring in Ukraine

Вид	Наявні дослідження	Посилання
<i>Quercus robur</i>	Секвеновано повний геном Визначені ДНК маркери посухостійкості Вплив посухи на транскриптом	Plomion et al., 2016, 2018 Truffaut et al., 2017 Le Provost et al., 2016 Kotrade et al., 2019 Madritsch et al., 2019
<i>Quercus rubra</i>	Секвеновано хлоропластний геном Визначені ДНК маркери посухостійкості Вплив посухи на метаболом	Pang et al., 2019 Khodwekar, Gailing, 2017 Lind-Riehl, Gailing, 2017 Top et al., 2017 Suseela et al., 2020
<i>Quercus ilex</i>	Визначені ДНК маркери посухостійкості Вплив посухи на вміст фотосинтетичних пігментів, проліну; перекисне окислення ліпідів Вплив посухи на вміст фотосинтетичних пігментів Вплив посухи на вміст АФК, проліну та баланс ендогенних фітогормонів Вплив посухи на вміст АБК Вплив посухи на вміст фотосинтетичних пігментів, цукрів, фенолів та амінокислот Вплив посухи на транскриптом Вплив посухи на протеом Вплив посухи на метаболом	Sork et al., 2016 Fernandez i Marti et al., 2018 Cotrozzi et al., 2016 García-Plazaola et al., 2017 Cotrozzi et al., 2017b Peguero-Pina et al., 2018 San-Eufrasio et al., 2020 Guerrero-Sánchez et al., 2017, 2019 Kotrade et al., 2019 Madritsch et al., 2019 Simova-Stoilova et al., 2018 Gargallo-Garriga et al., 2018 Mu et al., 2018 Rodríguez-Calcerrada et al., 2018
<i>Quercus petraea</i>	Визначені ДНК маркери посухостійкості	Rellstab et al., 2016 Truffaut et al., 2017
<i>Quercus pubescens</i>	Вплив посухи на транскриптом Вплив посухи на вміст фотосинтетичних пігментів, проліну та перекисне окислення ліпідів Вплив посухи на метаболом	Le Provost et al., 2016 Cotrozzi et al., 2016 García-Plazaola et al., 2017 Genard-Zielinski et al., 2018

Посуха індукує відбір ознак, які забезпечують ріст і виживання рослин за нестачі вологи. На вивченні генів, залучених до місцевої адаптації, сфокусована ландшафтна геноміка. Гени, пов'язані з адаптацією до умов середовища, ідентифіковані у рослин *Q. suber*, *Q. lobata* Née, *Q. oleoides* Schltdl. & Cham., *Q. petraea* та *Q. robur* (Rellstab et al., 2016; Sork et al., 2016; Browne et al., 2019; Escandón et al., 2021). У *Q. robur*, *Q. lobata* та *Q. suber* секвенований повний геном,

у багатьох інших видів секвеновано геном хлоропластів, у *Q. variabilis* — мітохондріальний геном (Escandón et al., 2021). Наявність секвенованих геномів забезпечує доступ до необхідної інформації про гени та їхні функції, а також характеризує нові фенотипи та зміни експресії генів, пов'язані з певними фенотиповими ознаками (Harfouche et al., 2014).

Більшість реакцій-відповідей на посуху на рівні виду постійні, тоді як окремі реакції варіюють

у популяціях залежно від умов зростання. При вивченні шести популяцій *Q. lobata*, які знаходились у контрастних кліматичних умовах, були визначені екофізіологічні ознаки реакції на зневоднення та проаналізовано експресію генів у порівнянні з рослинами контрольної групи, що росли на добре зволоженому ґрунті. Популяції мали однакове значення точки втрати тургору під час висихання ґрунту. Диференціальний аналіз виявив, що у відповідь на стрес відбувалась експресія 689 спільних для всіх популяцій генів і 470 специфічних, що засвідчило пластичність реакції на посуху (Mead et al., 2019). Визначені ядерні та хлоропластні мікросателітні маркери посухостійкості фенотипів *Q. ilex*, що зростають у різних регіонах Андалузії (Fernandez, Martí et al., 2018). У видів *Q. dentata* Thunb. та *Q. mongolica* Fisch. ex Ledeb. виявлена кореляція між ядерними мікросателітними маркерами та умовами навколишнього середовища (Nagamitsu et al., 2019).

Протеоміка та метаболоміка розглядаються як перспективні підходи для фенотипування рослин на стресостійкість (Dolferus, 2014). Разом із цим, протеоміка майже не використовувалася для вивчення деревних рослин, у тому числі видів роду *Quercus*. Більшість протеомних досліджень, присвячених вивченню участі білків у формуванні відповіді на стреси, були виконані на рослинах *Q. ilex*. У протеомі листків однорічних рослин *Q. ilex* виявлено 14 білків вуглеводного та білкового обміну, які вказують на мобілізацію запасних білків і вуглеводів та пригнічення фотосинтезу за умов посухи (Jorge et al., 2006; Echevarría-Zomeño et al., 2009). Показано, що за умов посухи у листках *Q. ilex* зменшувався біосинтез білків, задіяних у процесі фотосинтезу (Valero-Galván et al., 2013). Завдяки протеомному аналізу були відібрані посухостійкі генотипи *Q. ilex* (Echevarría-Zomeño et al., 2009; Valero-Galván et al., 2013; Simova-Stoilova et al., 2018). Повідомлялось про дослідження з молодими рослинами *Q. robur*, які піддавали впливу тривалої модельованої посухи. Порівняння морфофенологічних і протеомних результатів показало, що рослини спочатку впорались зі стресом, але тривалі періоди посухи спричинювали накопичення моно- та дисахаридів у листках, гальмували ріст і продуктивність (Sergeant et al., 2011). Аналізуючи результати вивчення впливу посухи на фенологічні,

фізіолого-біохімічні та молекулярні характеристики видів роду *Quercus*, які ростуть на теренах України, ми дійшли висновку, що вони мають фрагментарний характер і потребують подальшого розвитку (див. табл. 1).

Найбільш досліджено вид *Q. ilex*. Натомість здебільшого лишається поза увагою *Q. robur* — головний лісоутворюючий вид, що зростає в Україні. Не вивчено вплив посухи на ключові метаболічні процеси, антиоксидантний захист, фітогормональну систему *Q. robur*. За допомогою системної біології можливо отримати більш повну картину реакції рослин на стрес, виявити взаємозв'язок між різними молекулярними рівнями, біохімічними, фізіологічними та морфологічними характеристиками (Breitling, 2010). Певні позитивні наробки у цьому напрямку відомі. Так, завдяки інтеграції даних транскриптоміки, протеоміки та метаболоміки була реконструйована мережа метаболічних шляхів *Q. ilex*, яка об'єднала вуглеводний та енергетичний обмін, метаболізм амінокислот, ліпідів, нуклеотидів і біосинтез вторинних метаболітів (López-Hidalgo et al., 2018). Інтеграція даних, отриманих при вивченні метаболому та фізіолого-біохімічних показників, сприяла більш глибокому аналізу реакції на посуху та реабілітації проростків *Q. suber* (Almeida et al., 2020).

Висновки

Аридизація клімату, збільшення тривалості літньої посухи, зневоднення ґрунтів є серйозною загрозою для європейських лісів, зокрема для представників роду *Quercus*. Стійкість до посухи є складним багаторівневим процесом, що включає велику кількість реакцій та індукує морфологічні, фізіологічні та молекулярні адаптаційні зміни. Синтез фенологічних, біохімічних і молекулярних методичних підходів для вивчення реакції видів роду *Quercus* на посуху сприяє розумінню того, як формується посухостійкість і в подальшому допоможе отримати нові толерантні або резистентні фенотипи. На сьогодні розроблені методології вивчення геному, транскриптому, протеому та метаболому, які разом із класичними морфологічними, фізіологічними, біохімічними дослідженнями поглиблюють наші знання щодо формування посухостійкості видів роду *Quercus*. Однак, інформація про цей рід є розрізною та

фрагментарною, а подальше вивчення потребує координації та співпраці екологів, екофізіологів, генетиків, інженерів лісового господарства та молекулярних біологів.

Подяки

Автори публікації висловлюють щирі подяку Ігорю Г. Ольшанському та Ганні В. Бойко за надання консультацій та доброзичливе обговорення матеріалів.

Публікація містить результати досліджень, проведених у рамках проекту, що фінансується Національною Академією наук України (договір № 8-22 від 04.01.2022 р.) "Визначення

структурно-функціональних та молекулярних ознак стійкості дубу звичайного (*Quercus robur* L.) до аридизації клімату України" (2022-2023 рр.).

Дотримання етичних норм

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

I.B. Косаківська: [ID https://orcid.org/0000-0002-2173-8341](https://orcid.org/0000-0002-2173-8341)

Л.В. Войтенко: [ID https://orcid.org/0000-0003-0380-0807](https://orcid.org/0000-0003-0380-0807)

В.А. Васюк: [ID https://orcid.org/0000-0003-1069-9698](https://orcid.org/0000-0003-1069-9698)

М.М. Щербатюк: [ID https://orcid.org/0000-0002-6453-228X](https://orcid.org/0000-0002-6453-228X)

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Ali-Rachedi S., Bouinot D., Wagner M. H., Bonnet M., Sotta B., Grappin P., Jullien M. 2004. Changes in endogenous abscisic acid levels during dormancy release and maintenance of mature seeds: studies with the Cape Verde Islands ecotype, the dormant model of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 219(3): 479–488. <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1251-4>
- Almeida T., Pinto G., Correia B., Goncalves S., Meijon M., Escandon M. 2020. In-depth analysis of the *Quercus suber* metabolome under drought stress and recovery reveals potential key metabolic players. *Plant Science*, 299: 110606. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110606>
- Alonso R., Elvira S., González-Fernández I., Calvete H., García-Gómez H., Bermejo V. 2014. Drought stress does not protect from ozone effects: results from a comparative study of two subspecies differing in ozone sensitivity. *Plant Biology (Stuttgart, Germany)*, 16(2): 375–384. <https://doi.org/10.1111/plb.12073>
- Arend M., Kuster T., Günthardt-Goerg M.S., Dobbertin M. 2011. Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*). *Tree Physiology*, 31: 287–297. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq004>
- Barigah T.S., Charrier O., Douris M., Bonhomme M., Herbette S., Ameglio T., Cochard H. 2013. Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Annals of Botany*, 112: 1431–1437. <https://doi.org/10.1093/aob/mct204>
- Breitling R. 2010. What is systems biology? *Frontiers in Physiology*, 1-2010: Article 9, 1–5. <https://doi.org/10.3389/fphys.2010.00009>
- Broadmeadow M.S.J., Jakson S.B. 2000. Growth responses of *Quercus petraea*, *Fraxinus excelsior* and *Pinus sylvestris* to elevated carbon dioxide, ozone and water supply. *New Phytologist*, 146: 437–452. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00665.x>
- Browne L., Wright J.W., Fitz-Gibbon S., Gugger P.F., Sork V.L. 2019. Adaptational lag to temperature in valley oak (*Quercus lobata*) can be mitigated by genome-informed assisted gene flow. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 116(50): 25179–25185. <https://doi.org/10.1073/pnas.190877111>
- Brus R. 2011. *Dendrology for Foresters*. Ljubljana: Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, 408 pp.
- Bussotti F., Ferrini F., Pollastrini M., Fini A. 2014. The challenge of Mediterranean sclerophyllous vegetation under climate change: from acclimation to adaptation. *Environmental and Experimental Botany*, 103: 80–98. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.013>
- Caignard T., Kremer A., Firmat C., Nicolas M., Venner S., Delzon S. 2017. Increasing spring temperatures favor oak seed production in temperate areas. *Scientific Reports*, 7(1): 8555. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09172-7>
- Cline M.G., Harrington C.A. 2006. Apical dominance and apical control in multiple flushing of temperate woody species. *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 74–83. <https://doi.org/10.1139/x06-218>
- Cochard H., Bréda N., Granier A. 1996. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism? *Annals of Forest Science*, 53: 197–206. <https://doi.org/10.1051/forest:19960203>
- Contran N., Günthardt-Goerg M.S., Kuster T.M., Cerana R., Crosti P., Paoletti E. 2013. Physiological and biochemical responses of *Quercus pubescens* to air warming and drought on acidic and calcareous soils. *Plant Biology (Stuttgart, Germany)*, 15(Suppl. 1): 157–168. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00627.x>

- Cotrozzi L., Remorini D., Pellegrini E., Landi M., Massai R., Nali C., Guidi L., Lorenzini G. 2016. Variations in physiological and biochemical traits of oak seedlings grown under drought and ozone stress. *Physiologia Plantarum*, 157(1): 69–84. <https://doi.org/10.1111/ppl.12402>
- Cotrozzi L., Remorini D., Pellegrini E., Guidi L., Lorenzini G., Massai R., Nali C., Landi M. 2017a. Cross-talk between physiological and metabolic adjustments adopted by *Quercus cerris* to mitigate the effects of severe drought and realistic future ozone concentrations. *Forests*, 8: 148. <https://doi.org/10.3390/f8050148>
- Cotrozzi L., Pellegrini E., Guidi L., Landi M., Lorenzini G., Massai R., Remorini D., Tonelli M., Trivellini A., Vernieri P., Vernieri P., Nali C. 2017b. Losing the warning signal: Drought compromises the cross-talk of signaling molecules in *Quercus ilex* exposed to ozone. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1020. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01020>
- David T.S., Henriques M.O., Kurz-Besson C., Nunes J., Valente F., Vaz M., Pereira J.S., Siegwolf R., Chaves M.M., Gazariani L.C., David J.S. 2007. Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. *Tree Physiology*, 27: 793–803. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.6.793>
- Denk T., Grimm G.W., Manos P.S., Deng M., Hipp A.L. 2017. An updated infrageneric classification of the oaks: Review of previous taxonomic schemes and synthesis of evolutionary patterns. In: E. Gil-Pelegrín, J. Peguero-Pina, D. Sancho-Knapik (eds). *Oaks physiological ecology. Exploring the functional diversity of genus Quercus L. Tree Physiology*. Vol 7. Cham: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-69099-5_2
- Díaz-Guerra L., Llorens L., Bell T.L., Font J., González J.A., Verdaguer D. 2019. Physiological, growth and root biochemical responses of *Arbutus unedo* and *Quercus suber* seedlings to UV radiation and water availability before and after aboveground biomass removal. *Environmental and Experimental Botany*, 168: 103861. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103861>
- Didukh Ya.P., Burda R.I., Zyman S.M., Korotchenko I.A., Fedoronchuk M.M., Fitsaylo T.V. 2004. *Екофлора України*. Vol. 2. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Phytosociocentre, 480 pp. [Дідух Я.П., Бурда Р.І., Зиман С.М., Коротченко І.А., Федорончук М.М., Фіцайло Т.В. 2004. *Екофлора України*. Т. 2. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 480 с.]
- Dolferus R. 2014. To grow or not to grow: a stressful decision for plants. *Plant Science*, 229: 247–261. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.10.002>
- Echevarría-Zomeño S., Ariza D., Jorge I., Lenz C., Del Campo A., Jorrín J.V., Navarro R.M. 2009. Changes in the protein profile of *Quercus ilex* leaves in response to drought stress and recovery. *Journal of Plant Physiology*, 166(3): 233–245. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.05.008>
- Escandón M., Castillejo M.Á., Jorrín-Novo J.V., Rey M.-D. 2021. Molecular Research on Stress Responses in *Quercus* spp.: From Classical Biochemistry to Systems Biology through Omics Analysis. *Forests*, 12(3): 364. <https://doi.org/10.3390/f12030364>
- Espelta J.M., Cortés P., Molowny-Horas R., Sánchez-Humanes B., Retana J. 2008. Masting mediated by summer drought reduces acorn predation in Mediterranean oak forests. *Ecology*, 89(3):805–817. <https://doi.org/10.1890/07-0217.1>
- Espelta J.M., Cortés P., Molowny-Horas R., Sánchez-Humanes B., Retana J. 2008. Masting mediated by summer drought reduces acorn predation in Mediterranean oak forests. *Ecology*, 89(3): 805–817. <https://doi.org/10.1890/07-0217.1>
- Fernández i Martí A., Romero-Rodríguez C., Navarro-Cerrillo R., Abril N., Jorrín-Novo J., Dodd R. 2018. Population genetic diversity of *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp. reveals divergence in recent and evolutionary migration rates in the Spanish dehesas. *Forests*, 9: 337. <https://doi.org/10.3390/f9060337>
- Finley J. 2020. Acorns: A Fickle Crop? <https://ecosystems.psu.edu/research/centers/private-forests/news/acorns-a-fickle-crop>
- Fonti P., Heller O., Cherubini P., Rigling A., Arend M. 2013. Wood anatomical responses of oak saplings exposed to air warming and soil drought. *Plant Biology*, 15: 210–219. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677>
- García-Plazaola J.L., Hernández A., Fernández-Marín B., Esteban R., Peguero-Pina J.J., Verhoeven A., Cavender-Bares J. 2017. Photoprotective mechanisms in the Genus *Quercus* in response to winter cold and summer drought in oaks physiological ecology. In: *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L.* In: *Tree Physiology*. Vol. 7. Eds E. Gil-Pelegrín, J. Peguero-Pina, D. Sancho-Knapik. Springer Cham, pp. 361–391. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-69099-5>
- Gargallo-Garriga A., Preece C., Sardans J., Oravec M., Urban O., Peñuelas J. 2018. Root exudate metabolomes change under drought and show limited capacity for recovery. *Scientific Reports*, 8(1): 12696. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30150-0>
- Geburek T., Hiess K., Litschauer R., Milasowsky N. 2012. Temporal pollen pattern in temperate trees: expedience or fate? *Oikos*, 121: 1603–1612. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20140.x>
- Genard-Zielinski A.-C., Boissard C., Ormeño E., Lathièrre J., Reiter I.M., Wortham H., Orts J.-P., Temime-Roussel B., Guenet B., Bartsch S., Gauquelin T., Fernandez C. 2018. Seasonal variations of *Quercus pubescens* isoprene emissions from an in natura forest under drought stress and sensitivity to future climate change in the Mediterranean area. *Biogeosciences* 15: 4711–4730. <https://doi.org/10.5194/bg-15-4711-2018>
- Genard-Zielinski A.-C., Ormeño E., Boissard C., Fernandez C. 2014. Isoprene Emissions from Downy Oak under Water Limitation during an Entire Growing Season: What Cost for Growth? *PLoS One*, 9(11): e112418. <https://doi.org/doi:10.1371/journal.pone.0112418>
- Ghanbary E., Tabari Kouchaksaraei M., Zarafshar M., Bader K.-F.M., Mirabolfathy M., Ziaei M. 2020. Differential physiological and biochemical responses of *Quercus infectoria* and *Q. libani* to drought and charcoal disease. *Physiologia Plantarum*, 168(4): 876–892. <https://doi.org/10.1111/ppl.13027>

- Ghosh D., Xu J. 2014. Abiotic stress responses in plant roots: a proteomics perspective. *Frontiers in Plant Science*, 5: 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00006>
- Grantham H.S., Duncan A., Evans T.D., Jones K.R., Beyer H.L., Schuster R., Walston J., Ray J.C., Robinson J.G., Callow M., Clements T., Costa H.M., DeGemma A., Elsen P.R., Ervin J., Franco P., Goldman E., Goetz S., Hansen A., Hofsvang E., Jantz P., Jupiter S., Kang A., Langhammer P., Laurance W.F., Lieberman S., Linkie M., Malhi Y., Maxwell S., Mendez M., Mittermeier R., Murray N.J., Possingham H., Radachowsky J., Saatchi S., Samper C., Silverman J., Shapiro A., Strassburg B., Stevens T., Stokes E., Taylor R., Tear T., Tizard R., Venter O., Visconti P., Wang S., Watson J.E.M. 2020. Anthropogenic modification of forests means only 40% of remaining forests have high ecosystem integrity. *Nature Communications*, 11(1): 5978. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19493-3>
- Guerrero-Sanchez V.M., Maldonado-Alconada A.M., Amil-Ruiz F., Jorrin-Novo J.V. 2017. Holm Oak (*Quercus ilex*) transcriptome. *De novo* sequencing and assembly analysis. *Frontiers in Molecular Biosciences*, 4: 70. <https://doi.org/10.3389/fmolb.2017.00070>
- Guerrero-Sanchez V.M., Maldonado-Alconada A.M., Amil-Ruiz F., Verardi A., Jorrin-Novo J.V., Rey M.D. 2019. Ion Torrent and Illumina, two complementary RNA-seq platforms for constructing the holm oak (*Quercus ilex*) transcriptome. *PLoS One*, 14(1): e0210356. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210356>
- Harfouche A., Meilan R., Altman A. 2014. Molecular and physiological responses to abiotic stress in forest trees and their relevance to tree improvement. *Tree Physiology*, 34(11): 1181–1198. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu012>
- Harmer R. 1990. Relation of shoot growth phases in seedling oak to development of the tap root, lateral roots and fine root tips. *New Phytologist*, 115: 23–27. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00917.x>
- Herrera C.M., Jordano P., Guitián J., Traveset A. 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist*, 152: 576–594. <https://doi.org/10.2307/2463358>
- Hubert F., Grimm G.W., Jousset E., Berry V., Franc A., Kremer A. 2014. Multiple nuclear genes stabilize the phylogenetic backbone of the genus *Quercus*. *Systematics and Biodiversity*, 12(4): 405–423. <https://doi.org/10.1080/14772000.2014.941037>
- Ivchenko I.S. 1987. *Genus Quercus*. In: *Определитель высших растений Украины*. Київ: Naukova Dumka, pp. 60–61. [Ивченко И.С. 1987. Род дуб — *Quercus*. В кн.: *Определитель высших растений Украины*. Киев: Наукова думка, с. 60–61].
- Jafarnia S., Akbarinia M., Hosseinpour B., Sanavi S.A.M.M., Salami S.A. 2018. Effect of drought stress on some growth, morphological, physiological, and biochemical parameters of two different populations of *Quercus brantii*. *iForest — Biogeosciences and Forestry*, 11: 212–220. <https://doi.org/10.3832/ifer2496-010>
- Jorge I., Navarro R.M., Lenz C., Ariza D., Jorrin J. 2006. Variation in the holm oak leaf proteome at different plant developmental stages, between provenances and in response to drought stress. *Proteomics*, 6: 207–214. <https://doi.org/10.1002/pmic.200500364>
- Khodwekar S., Gailing O. 2017. Evidence for environment-dependent introgression of adaptive genes between two red oak species with different drought adaptations. *American Journal of Botany*, 104(7): 1088–1098. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700060>
- Kitin P., Funada R. 2016. Earlywood vessels in ring-porous trees become functional for water transport after bud burst and before the maturation of the current-year leaves. *IAWA Journal*, 37(2): 315–331. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160136>
- Koenig W.D., Kelly D., Sork V.L., Duncan R.P., Elkinton J.S., Peltonen M. S., Westfall R.D. 2003. Dissecting components of population-level variation in seed production and the evolution of masting behavior. *Oikos*, 102: 581–591. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12272.x>
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Vasyuk V.A., Shcherbatiuk M.M. 2022a. Effect of priming with gibberellic acid on acorn germination and growth of plants of *Quercus robur* and *Q. rubra* (Fagaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 79(4): 253–266. [Косаківська І.В., Войтенко Л.В., Васюк В.А., Щербатюк М.М. 2022а. Вплив праймування гіберелловою кислотою на проростання жолудів та ріст рослин *Quercus robur* і *Q. rubra* (Fagaceae). *Український ботанічний журнал*, 79(4): 253–266]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.04.254>
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Babenko L.M., Romanenko K.O. 2022b. Effects of exogenous bacterial quorum-sensing signal molecule/messenger N-hexanoyl-L-homoserine lactone (C-HSL) on acorn germination and plant growth of *Quercus robur* and *Q. rubra* (Fagaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 79(5): 329–338. [Косаківська І.В., Васюк В.А., Войтенко Л.В., Щербатюк М.М., Бабенко Л.М., Романенко К.О. 2022б. Вплив екзогенної обробки водним розчином сигнальної молекули-медіатора бактеріального походження N-гексаноїл-L-гомосеринлактону (С6-ГГЛ) на проростання жолудів і ріст рослин *Quercus robur* і *Q. rubra* (Fagaceae) *Український ботанічний журнал*, 79(5): 329–338]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.05.329>
- Kotrade P., Sehr E.M., Wischnitzki E., Brüggemann W. 2019. Comparative transcriptomics-based selection of suitable reference genes for normalization of RT-qPCR experiments in drought-stressed leaves of three European *Quercus* species. *Tree Genetics & Genomes*, 15(3): 38. <https://doi.org/10.1007/s11295-019-1347-4>
- Kovalenko I.M. 2018. *Lisova ekologiya z osnovamy lisovidnolennya ta lisorozvedennya*. Sumy: Vydavnytstvo Universytetska knyga, 240 pp. [Коваленко І.М. 2018. *Лісова екологія з основами лісовідновлення та лісорозведення*. Суми: ПФ Видавництво "Університетська книга", 240 с.].
- Kuster T.M., Bleuler P., Arend M., Günthardt-Goerg M.S., Schulin R. 2011. Soil water, temperature regime and growth of young oak stands grown in lysimeters subjected to drought stress and air warming. *Bulletin der Bodenkundlichen Gesellschaft der Schweiz*, 32: 7–12.

- Le Provost G., Lesur I., Lalanne C., Da Silva C., Labadie K., Aury J.M., Leple J.C., Plomion C. 2016. Implication of the suberin pathway in adaptation to waterlogging and hypertrophied lenticels formation in pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Tree Physiology*, 36: 1330–1342. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw056>
- Lebourgeois F., Cousseau G., Ducos Y. 2004. Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Bercé ("Futaie des Clos", Sarthe, France). *Annals of Forest Science, Springer Nature*, (since 2011)/EDP Science (until 2010), 61: 361–372. <https://doi.org/10.1051/forest:2004029>
- Lebourgeois F.F., Delpierre N., Dufrière E., Cecchini S., Macé S., Croisé L., Nicolas M. 2018. Assessing the roles of temperature, carbon inputs and airborne pollen as drivers of fructification in European temperate deciduous forests. *European Journal of Forest Research, Springer Verlag*, 137: 249–365. <https://doi.org/10.1007/s10342-018-1108-1>
- Lind-Riehl J.F., Gailing O. 2017. Adaptive variation and introgression of a CONSTANS-like gene in North American red oaks. *Forests*, 8(1): 3. <https://doi.org/10.3390/f8010003>
- Leyser O. 2009. The control of shoot branching: an example of plant information processing. *Plant, Cell and Environment*, 32: 694–703. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01930.x>
- Lonachevskiy O.O., Hryn F.O. 1952. *Quercus*. In: *Flora URSS*. Vol. 4. Ed. M.I. Kotov. Kyiv: Vydavnytstvo AN URSS, pp. 123–138. [Лоначевський О.О., Гринь Ф.О. 1952. Рід дуб — *Quercus*. В кн.: *Флора УРСР*. Т. 4. Ред. М.І. Котов. Київ: Видавництво АН УРСР, с. 123–138].
- Long T.J., Jones R.H. 1996. Seedling growth strategies and seed size effects in fourteen oak species native to different soil moisture habitats. *Trees*, 1(11): 1–8. <https://doi.org/10.1007/s004680050051>
- López-Hidalgo C., Guerrero-Sánchez V.M., Gómez-Gálvez I., Sánchez-Lucas R., Castillejo-Sánchez M.A., Maldonado-Alconada A.M., Valledor L., Jorrín-Novo J.V. 2018. A Multi-Omics Analysis Pipeline for the Metabolic Pathway Reconstruction in the Orphan Species *Quercus ilex*. *Frontiers in Plant Science*, 9: 935. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00935>
- Madritsch S., Wischnitzki E., Kotrade P., Ashoub A., Burg A., Fluch S., Brüggemann W., Sehr E.M. 2019. Elucidating drought stress tolerance in European oaks through cross-species transcriptomics. G3: *Genes, Genomes, Genetics (Bethesda)*, 9(10): 3181–3199. <https://doi.org/10.1534/g3.119.400456>
- Manos P.S., Doyle J.J., Nixon K.C. 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12(3): 333–349. <https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0614>
- Mead A., Peñalosa Ramirez J., Bartlett M.K., Wright J.W., Sack L., Sork V.L. 2019. Seedling response to water stress in valley oak (*Quercus lobata*) is shaped by different gene networks across populations. *Molecular Ecology*, 28(24): 5248–5264. <https://doi.org/10.1111/mec.15289>
- Mérian P., Bontemps J. D., Bergès L., Lebourgeois F. 2011. Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) under temperate conditions. *Plant Ecology*, 212: 1855–1871. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9959-2>
- Michelot A., Bréda N., Damesin C., Dufrière E. 2012. Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 265: 161–171. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.024>
- Mijnsbrugge K.V., Turcsán A., Maes J., Duchêne N., Meeus S., Steppe K., Steenackers M. 2016. Repeated summer drought and re-watering during the first growing year of oak (*Quercus petraea*) delay autumn senescence and bud burst in the following spring. *Frontiers in Plant Science*, 7: 419. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00419>
- Mrak T., Štraus I., Grebenc T., Gričar J., Hoshika Y., Carriero G., Paoletti E., Kraigher H. 2019. Different belowground responses to elevated ozone and soil water deficit in three European oak species (*Quercus ilex*, *Q. pubescens* and *Q. robur*). *The Science of the Total Environment*, 651(Pt 1): 1310–1320. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.246>
- Mu Z., Llusà J., Liu D., Ogaya R., Asensio D., Zhang C., Peñuelas J. 2018. Seasonal and diurnal variations of plant isoprenoid emissions from two dominant species in Mediterranean shrubland and forest submitted to experimental drought. *Atmospheric Environment*, 191: 105–115. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2018.08.010>
- Müller D., Leyser O. 2011. Auxin, cytokinin and the control of shoot branching. *Annals of Botany*, 107(7): 1203–1212. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr069>
- Musiyenko S.I. 2018. *Lisovidnovlennyya ta lisorozvedennyya*. Kharkiv: KhNUMH im. O.M. Beketova, 131 pp. [Мусієнко С.І. 2018. *Лісовідновлення та лісорозведення*. Харків: ХНУМГ ім. О.М. Бекетова, 131 с.].
- Nagamitsu T., Shimizu H., Aizawa M., Nakanishi A. 2019. An admixture of *Quercus dentata* in the coastal ecotype of *Q. mongolica* var. *crispula* in northern Hokkaido and genetic and environmental effects on their traits. *Journal of Plant Research*, 132(2): 211–222. <https://doi.org/10.1007/s10265-018-01079-2>
- Nicolescu V.N., Vor T., Mason W.L., Bastien J.-C., Brus R., Henin J.-M., Kupka I., Lavnyy V., La Porta N., Mohren F., Petkova K., Rédei K., Štefančík I., Wasik R., Perić S., Hernea C. 2020. Ecology and management of northern red oak (*Quercus rubra* L. syn. *Q. borealis* F. Michx.) in Europe: a review. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 93(4): 481–494. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpy032>
- Nixon K.C. 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annals of Forest Science*, 50 (Supplement): 25–34. <https://doi.org/10.1051/forest:19930701>

- Nogués I., Llusà J., Ogaya R., Munné-Bosch S., Sardans J., Peñuelas J., Loreto F. 2014. Physiological and antioxidant responses of *Quercus ilex* to drought in two different seasons. *Plant Biosystems — An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 148(2): 268–278. <https://doi.org/10.1080/11263504.2013.768557>
- Nussbaumer A., Gessler A., Benham S., de Cinti B., Etzold S., Ingerslev M., Jacob F., Lebourgeois F., Levanic T., Marjanović H., Nicolas M., Ostrogović Sever M.Z., Priwitzer T., Rautio P., Roskams P., Sanders T.G.M., Schmitt M., Šrámek V., Thimonier A., Ukonmaanaho L., Verstraeten A., Vesterdal L., Wagner M., Waldner P., Rigling A. 2021. Contrasting Resource Dynamics in Mast Years for European Beech and Oak — A Continental Scale Analysis. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4: 689836. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.689836>
- Nussbaumer A., Waldner P., Etzold S., Gessler A., Benham S., Thomsen I.M., Jorgensen B.B., Timmermann V., Verstraeten A., Sioen G., Rautio P., Ukonmaanaho L., Skudnik M., Apuhtin V., Braun S., Wauer A. 2016. Patterns of mast fruiting of common beech, sessile and common oak, Norway spruce and Scots pine in Central and Northern Europe. *Forest Ecology and Management*, 363: 237–251. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.033>
- Ogaya R., Penuels J. 2007. Species-specific drought effects on flower and fruit production in a Mediterranean holm oak forest. *Forestry*, 80(3): 351–357. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpm009>
- Pang X., Liu H., Wu S., Yuan Y., Li H., Dong J., Liu Z., An C., Su Z., Li B. 2019. Species identification of oaks (*Quercus* L., Fagaceae) from gene to genome. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(23): 5940. <https://doi.org/10.3390/ijms20235940>
- Peguero-Pina J.J., Mendoza-Herrer O., Gil-Pelegrín E., Sancho-Knapik D. 2018. Cavitation limits the recovery of gas exchange after severe drought stress in Holm Oak (*Quercus ilex* L.). *Forest*, 9(8): 443. <https://doi.org/10.3390/f9080443>
- Peguero-Pina J.J., Sancho-Knapik D., Morales F., Flexas J., Gil-Pelegrín E. 2009. Differential photosynthetic performance and photoprotection mechanisms of three Mediterranean evergreen oaks under severe drought stress. *Functional Plant Biology: FPB*, 36(5): 453–462. <https://doi.org/10.1071/FP08297>
- Peñuelas J., Filella I., Comas P. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, 8: 531–544. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00489.x>
- Piovesan G., Adams J.M. 2001. Mastling behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation. *Canadian Journal of Botany*, 79: 1039–1047. <https://doi.org/10.1139/cjb-79-9-1039>
- Plomion C., Aury J.M., Amselem J., Alaeitabar T., Barbe V., Belsler C., Bergès H., Bodénès C., Boudet N., Boury C., Canaguier A., Couloux A., Da Silva C., Duplessis S., Ehrenmann F., Estrada-Mairey B., Fouteau S., Francillon N., Gaspin C., Guichard C., Klopp C., Labadie K., Lalanne C., Le Clainche I., Leplé J.C., Le Provost G., Leroy T., Lesur I., Martin F., Mercier J., Michotey C., Murat F., Salin F., Steinbach D., Faivre-Rampant P., Wincker P., Salse J., Quesneville H., Kremer A. 2016. Decoding the oak genome: public release of sequence data, assembly, annotation and publication strategies. *Molecular Ecology Resource*, 16 (1): 254–265. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12425>
- Plomion C., Aury J.M., Amselem J., Leroy T., Murat F., Duplessis S., Faye S., Francillon N., Labadie K., Le Provost G., Lesur I., Bartholomé J., Faivre-Rampant P., Kohler A., Leplé J.C., Chantret N., Chen J., Diévarat A., Alaeitabar T., Barbe V., Belsler C., Bergès H., Bodénès C., Bogeat-Triboulot M.B., Bouffaud M.L., Brachi B., Chancerel E., Cohen D., Couloux A., Da Silva C., Dossat C., Ehrenmann F., Gaspin C., Grima-Pettenati J., Guichoux E., Hecker A., Herrmann S., Huguency P., Hummel I., Klopp C., Lalanne C., Lascoux M., Lasserre E., Lemainque A., Desprez-Loustau M.L., Luyten I., Madoui M.A., Manganot S., Marchal C., Maumus F., Mercier J., Michotey C., Panaud O., Picault N., Rouhier N., Rué O., Rustenholz C., Salin F., Soler M., Tarkka M., Velt A., Zanne A.E., Martin F., Wincker P., Quesneville H., Kremer A., Salse J. 2018. Oak genome reveals facets of long lifespan. *Nature Plants*, 4(7): 440–452. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0172-3>
- Plugatar Yu.V., Kovalov M.S., Plugatar S.O. 2013. Dubovi lisy hirsokoho Krymu: poshyrennya, typolohichna struktura, produktyvnist. *Naukovi pratsi Lisivnychoi akademii nauk Ukrainy*, 11: 1–13. [Плугатар Ю.В., Ковальов М.С., Плугатар С.О. 2013. Дубові ліси гірського Криму: поширення, типологічна структура, продуктивність. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, 11: 1–13].
- Prewein C., Endemann, M., Reinöh V., Salaj J., Sunderlikova V., Wilhelm E. 2005. Physiological and morphological characteristics during development of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) zygotic embryos. *Trees*, 20: 53–60 (2006). <https://doi.org/10.1007/s00468-005-0012-8>
- Prewein C., Vagner M., Wilhelm E. 2004. Changes in water status and proline and abscisic acid concentrations in developing somatic embryos of pedunculate oak (*Quercus robur*) during maturation and germination. *Tree Physiology*, 24(11): 1251–1257. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.11.1251>
- Reich P., Teskey R., Johnson P., Hinckley T. 1980. Periodic root and shoot growth in oak. *Forest Science*, 26(4): 590–598.
- Rellstab C., Zoller S., Walthert L., Lesur I., Pluess A.R., Graf R., Bodénès C., Sperisen C., Kremer A., Gugerli F. 2016. Signatures of local adaptation in candidate genes of oaks (*Quercus* spp.) with respect to present and future climatic conditions. *Molecular Ecology*, 25(23): 5907–5924. <https://doi.org/10.1111/mec.13889>
- Rodríguez-Calcerrada J., Rodrigues A.M., Perdiguero P., António C., Atkin O.K., Li M., Collada C., Gil L. 2018. A molecular approach to drought-induced reduction in leaf CO₂ exchange in drought-resistant *Quercus ilex*. *Physiologia Plantarum*, 162(4): 394–408. <https://doi.org/10.1111/ppl.12649>
- Romero-Rodríguez M.C., Archidona-Yuste A., Abril N., Gil-Serrano A.M., Meijón M., Jorrín-Novo J.V. 2018. Germination and Early Seedling Development in *Quercus ilex* Recalcitrant and Non-dormant Seeds: Targeted Transcriptional, Hormonal, and Sugar Analysis. *Frontiers in Plant Science*, 9: 1508. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01508>

- San-Eufrazio B., Sánchez-Lucas R., López-Hidalgo C., Guerrero-Sanchez V.M., Castillejo M., Maldonado-Alconada A.M., Jorrín-Novo J.V., Rey M.-D. 2020. Responses and differences in tolerance to water shortage under climatic dryness conditions in seedlings from *Quercus* spp. and Andalusian *Q. ilex* populations. *Forests*, 11(6): 707. <https://doi.org/10.3390/f11060707>
- Sánchez-Humanes B., Espelta J.M. 2011. Increased drought reduces acorn production in *Quercus ilex* coppices: thinning mitigates this effect but only in the short term. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 84(1): 73–82. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpq045>
- Sanz-Pérez V., Castro-Díez P., Joffre R. 2009. Seasonal carbon storage and growth in Mediterranean tree seedlings under different water conditions. *Tree Physiology*, 29: 1105–1116. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp045>
- Scharnweber T., Manthey M., Wilmking M. 2013. Differential radial growth patterns between beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on periodically water logged soils. *Tree Physiology*, 33: 425–437. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt020>
- Sergeant K., Spiess N., Renaut J., Wilhelm E., Hausman J.F. 2011. One dry summer: a leaf proteome study on the response of oak to drought exposure. *Journal of Proteomics*, 74(8): 1385–1395. <https://doi.org/10.1016/j.jpro.2011.03.011>
- Simova-Stoilova L.P., López-Hidalgo C., Sanchez-Lucas R., Valero-Galvan J., Romero-Rodríguez C., Jorrin-Novo J.V. 2018. Holm oak proteomic response to water limitation at seedling establishment stage reveals specific changes in different plant parts as well as interaction between roots and cotyledons. *Plant Science*, 276: 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.07.007>
- Sork V.L., Squire K., Gugger P.F., Steele S.E., Levy E.D., Eckert A.J. 2016. Landscape genomic analysis of candidate genes for climate adaptation in a California endemic oak, *Quercus lobata*. *American Journal of Botany*, 103(1): 33–46. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500162>
- Spieß N., Oufir M., Matušíková I., Stierschneider M., Kopecky D., Homolka A., Burg K., Fluch S., Hausman L.-F., Wilhelm E. 2012. Ecophysiological and transcriptomic responses of oak (*Quercus robur*) to long-term drought exposure and rewatering. *Environmental and Experimental Botany*, 77: 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.11.010>
- Su Y.-H., Liu Y.-B., Zhang, X.-S. 2011. Auxin-cytokinin interaction regulates meristem development. *Molecular Plant*, 4(4): 616–625. <https://doi.org/10.1093/mp/ssr007>
- Sunderlikova V., Wilhelm E. 2002. High accumulation of legumin and Lea-like mRNAs during maturation is associated with increased conversion frequency of somatic embryos from pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Protoplasma*, 220: 97–103. <https://doi.org/10.1007/s00709-002-0025-8>
- Suseela V., Tharayil N., Orr G., Hu D. 2020. Chemical plasticity in the fine root construct of *Quercus* spp. varies with root order and drought. *New Phytologist*, 228(6): 1835–1851. <https://doi.org/10.1111/nph.16841>
- Thomas F.M., Gausling T. 2000. Morphological and physiological responses of oak seedlings (*Quercus petraea* and *Q. robur*) to moderate drought. *Annals of Forest Science*, 57: 325–333. <https://doi.org/10.1051/forest:2000123>
- Timbal J., Dreyer E. 1994. Water consumption and drought resistance. In: Timbal J., Kremer A., Le Goff N. and Nepveu G. (eds). *Le chêne rouge d'Amérique*. INRA editions: 85–90.
- Top S.M., Preston C.M., Dukes J.S., Tharayil N. 2017. Climate influences the content and chemical composition of foliar tannins in green and senesced tissues of *Quercus rubra*. *Frontiers in Plant Science*, 8: 423. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00423>
- Truffaut L., Chancerel E., Ducousso A., Dupouey J.L., Badeau V., Ehrenmann F., Kremer A. 2017. Fine-scale species distribution changes in a mixed oak stand over two successive generations. *New Phytologist*, 215: 126–139. <https://doi.org/10.1111/nph.14561>
- Tsakaldimi M., Tsitsoni T., Ganatsas P., Zagas T. 2009. A comparison of root architecture and shoot morphology between naturally regenerated and container-grown seedlings of *Quercus ilex*. *Plant Soil*, 324: 103–113. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9974-4>
- Turcsán A., Steppe K., Sárközi E., Erdélyi É., Missoorten M., Mees G., Mijnsbrugge K.V. 2016. Early summer drought stress during the first growing year stimulates extra shoot growth in oak seedlings (*Quercus petraea*). *Frontiers in Plant Science*, 7: 193. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00193>
- Valero-Galván J., González-Fernández R., Navarro-Cerrillo R., Gil-Pelegrin E., Jorrín-Novo J. 2013. Physiological and proteomic analyses of drought stress response in Holm oak provenances. *Journal of Proteome Research*, 12(11): 5110–5123. <https://doi.org/10.1021/pr400591n5110-5123>
- Vanstraelen M., Benková E. 2012. Hormonal interactions in the regulation of plant development. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 28: 463–487. <https://doi.org/10.1146/annurev-cellbio-101011-155741>
- Vivin P., Aussenac G., Levy G. 1993. Differences in drought resistance among 3 deciduous oak species grown in large boxes. *Annals of Forest Science*, 50(3): 221–233. <https://doi.org/10.1051/forest:19930301>
- Wang W., Vinocur B., Altman A. 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218: 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1105-5>
- Yamaguchi M., Sharp R.E. 2010. Complexity and coordination of root growth at low water potentials: recent advances from transcriptomic and proteomic analyses. *Plant, Cell & Environment*, 33: 590–603. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02064.x>

- Yavorska O.G., Mosyakin S.L. 2001. The alien fraction of the urban flora of the Kiev Region. *NaUKMA research papers. Biology and Ecology*, 19: 55–68. [Яворська О.Г., Мосякін С.Л. 2001. Адвентивна фракція синантропної флори Київської агломерації. *Наукові записки НаУКМА. Біологія та екологія*, 19: 55–68].
- Zwieniecki M.A., Secchi F. 2015. Threats to xylem hydraulic function of trees under 'new climate normal' conditions. *Plant, Cell & Environment*, 38(9): 1713–1724. <https://doi.org/10.1111/pce.12412>

Morphological, physiological, and molecular components of the adaptive response to drought in the genus *Quercus* (Fagaceae)

Iryna V. KOSAKIVSKA, Lesya V. VOYTENKO, Valentyna A. VASYUK, Mykola M. SHCHERBATIUK
M. G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
Kyiv, Ukraine, 2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. The genus *Quercus* consisting of approximately 500 species is one of the dominant genera of woody plants in the Northern Hemisphere. The survival and distribution of *Quercus* species are profoundly influenced by extreme environmental conditions, including drought. To withstand drought stress, plants employ various adaptive strategies encompassing morphological, physiological, and molecular adaptive changes. This review aims to analyze and summarize the latest research on the adaptation of *Quercus* species to drought conditions, with a special focus on the species growing in Ukraine. The review explores the effects of drought on growth, productivity, physiological processes, biochemical responses, and molecular characteristics within the genus *Quercus*. Special attention is given to the impact of drought on photosynthetic activity, antioxidant system, synthesis of secondary metabolites, and accumulation of endogenous phytohormones. Furthermore, the review discusses recent findings from molecular genetic studies, specifically those concerning the genome, transcriptome, proteome, and metabolome. Emphasis is placed on the scientific and economic significance of understanding the fundamental processes underlying drought resistance, as it contributes to the selection and development of phenotypes capable of withstanding drought conditions.

Keywords: drought resistance, genome, germination, growth, metabolism, proteome, *Quercus*, transcriptome