

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 634.22:631.526.3:581.132
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-39-50



Особенности водного режима и фотосинтеза гибридных форм алычи в условиях суховея

А. В. Григорьев, Р. А. Пилькевич, Л. А. Лукичева, Т. Б. Губанова, В. М. Горина

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, Ялта, Россия

Автор, ответственный за переписку: Александр Викторович Григорьев, alex_grigoriev_1994@mail.ru

Актуальность. В статье представлены результаты изучения засухоустойчивости гибридных форм алычи. В ходе исследований определяли водоудерживающую способность листьев и флуоресценцию хлорофилла при имитации условий, близких к суховею.

Материалы и методы. Изучение параметров водного режима пяти генотипов алычи проводили в 2021 и 2022 г. Для эксперимента брали листья четырех гибридных форм алычи селекции Никитского ботанического сада и контрольного сорта алычи гибридной 'Румяная Зорька' (*Prunus rossica* Erem.). Согласно методике Г. Н. Еремеева и А. И. Лищука, для оценки функционального состояния фотосинтетического аппарата при развитии водного стресса в условиях суховея у алычи была проведена серия экспериментов по контролируемому увяданию листьев при температуре воздуха +27°C, относительной влажности 30%. Опыты проводили в климатической камере Binder. Определение флуоресценции хлорофилла осуществляли на портативном флуориметре «Флоратест». Основой измерений явились показатели кривой индукции флуоресценции хлорофилла (ИФХ), полученной на нативных листьях. Контролем служили листья сорта 'Румяная Зорька' в состоянии полного оводнения.

Результаты и обсуждение. У исследуемых образцов прослеживается зависимость показателей флуоресценции хлорофилла листьев от содержания влаги. Выявлено, что гибриды реагируют на засуху по-разному. С относительно повышенной способностью удерживать влагу в процессе обезвоживания выделяется форма 12/26, листья которой медленнее отдают влагу и лучше восстанавливают тургор. Она является перспективной для выращивания в районах с недостаточным водообеспечением. Самой низкой потенциальной засухоустойчивостью отличается форма 99/36. Формы 99/14 и 9/28 заняли промежуточное положение.

Ключевые слова: *Prunus cerasifera* Ehrh., устойчивость к засухе, индукция флуоресценции хлорофилла, водоудерживающая способность

Благодарности: исследования проводили в рамках государственного задания № FNNS-2022-0008 «Пополнить, изучить генофонд южных плодовых, орехоплодных и ягодных культур и на его базе создать новые сорта с комплексом хозяйственно ценных признаков для промышленного садоводства», порученного Никитскому ботаническому саду – Национальному научному центру РАН.

Исследования выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования «Физиолого-биохимические методы исследования растительных объектов» Никитского ботанического сада – Национального научного центра РАН (Ялта, Россия).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Григорьев А.В., Пилькевич Р.А., Лукичева Л.А., Губанова Т.Б., Горина В.М. Особенности водного режима и фотосинтеза гибридных форм алычи в условиях суховея. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(1):39-50. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-39-50

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-39-50

Features of the water regime and photosynthesis in hybrid forms of cherry plum under the dry wind season conditions

Alexander V. Grigoriev, Ruslana A. Pilkevich, Lyubov A. Lukicheva, Tatyana B. Gubanova, Valentina M. Gorina

Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, Yalta, Russia

Corresponding author: Alexander V. Grigoriev, alex_grigoriev_1994@mail.ru

Background. The results of a study on the drought resistance of cherry plum hybrid forms are presented. Water retention capacity of leaves and chlorophyll fluorescence were measured under the simulated conditions close to the dry wind season.

Materials and methods. The water regime parameters were studied for five cherry plum genotypes in 2021 and 2022. Leaves of four hybrid forms developed at the Nikita Botanical Gardens and the reference cherry plum hybrid cultivar 'Rumyanaya Zorka' (*Prunus rossica* Erem.) were taken into the experiments. Using the guidelines by G. N. Ereemeev and A. I. Lishchuk, a series of experiments on controlled leaf wilt at the air temperature of +27°C and relative humidity of 30% were conducted on cherry plum to assess the functional state of the photosynthetic apparatus during the development of water stress under dry wind conditions. The experiments were carried out in a Binder climate chamber. Chlorophyll fluorescence was measured using a portable Floratest fluorometer. The measurements were based on the parameters of the chlorophyll fluorescence induction curve (CFI) obtained on native leaves. The leaves of cv. 'Rumyanaya Zorka' in the state of complete watering served as the reference.

Results and discussion. Dependence was identified between chlorophyll fluorescence and moisture content in the leaves of the studied samples. The hybrids were found to respond to drought in different ways. A relatively increased ability to retain moisture during dehydration was observed in form 12/26 whose leaves gave off moisture more slowly and restored their turgor better. It is promising for cultivation in areas with insufficient water supply. Form 99/36 had the lowest potential drought resistance. Forms 99/14 and 9/28 occupied an intermediate position.

Keywords: *Prunus cerasifera* Ehrh., drought resistance, chlorophyll fluorescence induction, water retention capacity

Acknowledgements: the research was carried out within the framework of State Task No. FNNS-2022-0008 "Replenish and study the genetic diversity of southern fruit, nut and berry crops, and develop on its basis new cultivars with a set of valuable agronomic traits for industrial horticulture" assigned to the Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the RAS. The studies were carried out on the equipment of the Center for Collective Use "Physiological and Biochemical Methods for Studying Plant Objects", Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the RAS (Yalta, Russia). The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Grigoriev A.V., Pilkevich R.A., Lukicheva L.A., Gubanova T.B., Gorina V.M. Features of the water regime and photosynthesis in hybrid forms of cherry plum under the dry wind season conditions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(1):39-50. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-39-50

Список сокращений

ФС-2 – фотосистема 2;

F_0 – базовый уровень флуоресценции, зависящий от потерь энергии возбуждения во время миграции по пигментной матрице, а также от содержания молекул хлорофилла, не имеющих функциональной связи с реакционными центрами (РЦ);

FpI – уровень флуоресценции в момент достижения ее временного замедления;

Fm – максимальное значение флуоресценции;

Fst – стационарный уровень флуоресценции (показатель количества хлорофиллов, не принимающих участие в передаче энергии на РЦ);

$Fv = Fm - F_0$ – варибельная флуоресценция (индикатор фотохимических окислительно-восстановительных процессов);

$(Fm - Fst)/Fm$ – относительная фотосинтетическая активность;

Fv/Fst – коэффициент спада флуоресценции, эффективность квантового выхода фотосинтеза (индекс жизнеспособности);

Fv/Fm – эффективность световой фазы фотосинтеза;

$(FpI - F_0)/Fv$ – количество невосстановленных Q_A в реакционных центрах ФС II;

Fv/F_0 – соотношение констант скоростей первичной фотохимической реакции и общей скорости нефотохимических потерь энергии возбуждения в ФС II (Romanov et al., 2010; Goltsev et al., 2014).

Введение

На фоне меняющихся климатических условий повышение продуктивности многолетних плодовых растений за счет сортов, устойчивых к стрессам, особенно к дефициту воды, является одним из важных направлений в селекции плодовых растений. Засуха – стрессовый экологический фактор, участвующий в южных регионах и приводящий к значительному снижению урожая различных культур (Reigosa Roger, Weiss, 2001).

Метеорологические условия последнего десятилетия на территории Республики Крым в период, когда идет закладка цветковых почек и формирование плодов, значительно отличаются от средних многолетних показателей. Это выражается в недостаточном количестве осадков, длительности засушливых периодов, которые отрицательно влияют на устойчивость растений, а также и на их урожайность (Ryabov, 2011; Grigoriev et al., 2022).

Устойчивость к разным типам стрессоров – это часть адаптивного потенциала плодового растения, представляющего собой сложный комплекс физиологических процессов, связанных со спецификой негативных факторов и генотипом растений (Eremeev, Lishchuk, 1974).

Известно, что плодовые косточковые культуры значительно различаются по признаку засухоустойчивости (Eremin, 2008). При недостатке воды в почве в начале вегетационного периода у них происходят функциональные нарушения в виде уменьшения количества запасных веществ, общего прироста, снижения тургора листьев, размера плодов и ухудшения их качества, приостановки развития листового аппарата и ассимиляционной активности листьев, отмирания почек и небольших веточек. При воздействии атмосферной засухи на краях листьев сливы, черешни, персика и других косточковых культур появляются ожоги (Kushnirenko, 1975). В условиях ано-

мального недостатка влаги в почве и в воздухе начинаются нарушения в процессе метаболизма растений, что отрицательно сказывается на общей продуктивности (Ryabov, 2011). В связи с вышеизложенным очевидно, что знание механизмов устойчивости к засухе позволит выделить более засухоустойчивые сорта, минимизировать капитальные затраты на орошение и снизить негативное воздействие на продуктивность плодовых растений (Gorina et al., 2017). Поскольку изменения в первичных процессах фотосинтеза, связанные со стрессовым состоянием, появляются задолго до видимых повреждений, анализ параметров индукции флуоресценции хлорофилла является информативным способом диагностики состояния растений (Goltsev et al., 2014).

Цель работы – выявить влияние суховея на функционирование фотосинтетического аппарата гибридных форм алычи в связи с проблемой их засухоустойчивости.

Материалы и методы

Изучение параметров водного режима пяти генотипов алычи проводили в 2021 и 2022 г. Для эксперимента брали листья четырех гибридных форм алычи: 12/26 ('Румяная Зорька' × 'Пурпуровая'), 9/28 ('Награда', свободное опыление), 99/36 ('Крымская Шаровидная', свободное опыление) и 99/14 ('Оленька', свободное опыление). В создании исходных сортов принимали участие слива русская (*Prunus rossica* Erem.) – 'Румяная Зорька', 'Награда', 'Оленька' (Eremin, 2003); алыча крупноплодная типичная (*P. cerasifera* Ehrh. subsp. *macrocarpa* Erem. et Garcov. var. *macrocarpa*) – 'Пурпуровая' и алыча крупноплодная таврическая (*Prunus cerasifera* Ehrh. subsp. *macrocarpa* Erem. et Garcov. var. *taurica* (Kost.) Erem. et Garcov. – 'Крымская Шаровидная' (Eremin, 2002; Vitkovskiy, 2003). В качестве контроля использовали сорт селекции Никитского ботанического сада 'Румяная Зорька' (*P. rossica*). Исследования осуществляли в первых декадах июля, августа и сентября соответственно. Листья отбирали из средней части кроны с четырех сторон в утренние часы.

Для выявления особенностей водного режима и оценки функционального состояния фотосинтетического аппарата при развитии водного стресса в условиях суховея провели серию экспериментов по контролируемому увяданию гибридных форм и контрольного сорта при температуре воздуха +27°C, относительной влажности 30%. Контролем служили листья в состоянии полного оводнения. Количество листьев в одной пробе не менее 10 шт. Опыты проводили в климатической камере Binder. Определение флуоресценции хлорофилла осуществляли на портативном флуориметре «Флоратест». Основой измерений явились показатели кривой индукции флуоресценции хлорофилла (ИФХ), полученной на нативных листьях.

Показатели потерь влаги в процессе завядания определяли по общепринятой методике (Falkova, 1980). Повторность опытов 3-кратная. Цифровой материал обработан с использованием программы MS Excel 2007. Сбор метеоданных осуществляли на метеостанции Степного отделения (Симферопольский район, с. Новый Сад) (табл. 1).

Результаты и обсуждение

В начале исследований листья всех образцов находились в состоянии полного оводнения. В дальнейшем они подвергались завяданию в лабораторных условиях, ими-

Таблица 1. Агрометеорологические показатели условий проведения эксперимента: июль – сентябрь, Симферопольский район, 2021–2022 гг.**Table 1.** Agrometeorological indicators of the experimental conditions: July–September, Simferopol District, 2021–2022

Агрометеорологические показатели / Agrometeorological indicators	Июль / July		Август / August		Сентябрь / September	
	2021	2022	2021	2022	2021	2022
Средняя температура воздуха, °С	22,4	24,7	23,9	23,5	17,3	15,3
	21,9*		21,1*		16,7*	
Максимальная температура воздуха, °С	30,7	32,2	32,0	31,5	26,2	22,7
	28,1*		27,5*		23,2*	
Сумма осадков, мм	14,0	55,4	20,6	25,0	14,7	51,8
	49*		43*		35*	
Минимальная влажность воздуха, %	45,5	56,5	22,2	23,8	24,0	26,0
	36,5*		26,4*		37,8*	
Максимальная температура на почве, °С	26,1	31,9	25,8	28,2	26,0	24,5
	29,8*		28,0*		25,3*	
Запас продуктивной влаги в метровом слое почвы, мм	30 (10% НВ)		26 (17% НВ)		19 (11% НВ)	

Примечание: * – средние многолетние климатические показатели Степного отделения НБС – ННЦ РАН (1961–1986 гг.)

Note: * – mean long-term climate indicators of the Steppe Department of the NBG – NSC RAS (1961–1986)

тирующих сухостей (температура воздуха +27°C и относительная влажность 30%).

Флуоресценция при физиологически оптимальных температурах испускается преимущественно реакционными центрами хлорофилла *a* фотосистемы-2 (ФС-2) в области длин волн 670–750 нм. Известно, что флуоресценция является неизменным спутником фотосинтеза и ее уровень зависит от интенсивности фотохимических процессов в обратной пропорции: чем меньше фотохимическая работа, тем выше флуоресценция. Слабая флуоресценция типична для жизнеспособности ФС-2, сильная – для ослабленной или ингибированной ФС-2 (Brion et al., 2000).

Проведенные измерения показали, что в июле 2021–2022 гг. оводненность тканей листьев составила от 62,57

до 66,79%, в августе ее показатели снизились на 6–7%. За весь период исследования сравнительно повышенным содержанием воды в листьях отличалась гибридная форма 12/26 (60–67%) (табл. 2).

В эксперименте с контролируемым завяданием в климатической камере листья доводили до потери их тканями 30% влаги. Относительно быстро в июле теряли воду ткани листьев двух форм – 99/36 и 9/28, что не помешало процессам репарации осуществиться на достаточном уровне, то есть после возобновления водообеспечения восстановление тургорности тканей у них проходило с минимальными нарушениями. Практически все исследуемые формы восстановили нормальный тургор тканей до удовлетворительного состояния (82–94%), за исключением гибридной формы 12/26. Несмотря на вы-

Таблица 2. Вододерживающая способность и восстановление тургора листьев алычи, июль (2021–2022 гг.)**Table 2.** Water retention capacity and turgor restoration in cherry plum leaves, July (2021–2022)

Генотип / Genotype	Содержание воды в листьях, % от сырой массы / Water content in leaves, % wet weight	Утрачено воды в процессе увядания, % / Water loss during wilting, %			Листья, восстановившие тургор, % / Leaves that restored turgor, %
		2 часа / 2 hours	3 часа / 3 hours	4 часа / 4 hours	
‘Румяная Зорька’ (контроль)	64,47	13,65	–	29,75	94
12/26	66,79	19,75	–	30,07	68–70
9/28	62,57	24,53	30,00	–	92
99/36	64,17	30,15	–	–	82
99/14	63,26	20,12	–	28,83	83

сокий уровень восстановления, выявленный при визуальной оценке, изменения в работе ФС-2 были значительными и зависели от генотипа. Так, у контрольного сорта 'Румяная Зорька' и гибридных форм 12/26, 99/36 отмечено снижение вариабельной флуоресценции при достижении 30% водного дефицита и сохранение ее низкого уровня после восстановления водообеспеченности (табл. 3).

Такая ситуация может быть связана с продолжающимся рассеиванием энергии возбуждения в виде тепла и, как следствие, сохранением низкой фотосинтетической активности исследуемых генотипов (Lishchuk, 1991). В процессе завядания у гибридных форм 12/26, 99/36, 9/28 отмечено снижение эффективности квантового выхода фотосинтеза (индекса жизнеспособности) до критических значений и его восстановление до уровня

контроля после снятия стресса. Это может быть связано с низкой водоудерживающей способностью гибридных форм 99/36 и 9/28, а также с генетическими особенностями роста и развития листьев растений. Выявлено, что у гибридных форм 99/14 и 99/36 потеря листьями 30% воды вызвала увеличение количества невосстановленных Q_o в реакционных центрах ФС-2. Однако после возобновления водообеспеченности значения этих параметров были близки к контрольным (рис. 1).

В августе динамика водоудерживающей способности в основном оставалась приблизительно на уровне июля. У гибридной формы 99/36 наблюдали небольшое увеличение водоудерживающих сил, но на фоне остальных генотипов именно эта гибридная форма характеризовалась самыми низкими значениями данного параметра.

Таблица 3. Параметры индукционной кривой хлорофилла при развитии водного стресса в листьях гибридных форм алычи, июль (2021–2022 гг.)

Table 3. Parameters of the chlorophyll induction curve during the development of water stress in the leaves of cherry plum hybrid forms, July (2021–2022)

	F_0	F_m	F_{st}	F_v	F_v/F_{st}	F_v/F_m	F_v/F_0	$(F_m - F_{st})/F_m$	$(F_{pl} - F_0)/F_v$
'Румяная Зорька' (контроль)									
контроль	176 ± 6	768 ± 12	256 ± 12	592	2,31	0,77	3,36	0,67	0,11
t = 27°C; RH = 30%	144 ± 5	368 ± 13	128 ± 12	224	1,75	0,61	1,56	0,65	0,14
восстановление	132 ± 7	464 ± 11	125 ± 9	332	2,66	0,72	2,51	0,73	0,22
9/28									
контроль	192 ± 12	832 ± 19	288 ± 9	640	2,22	0,77	3,33	0,65	0,22
t = 27°C; RH = 30%	195 ± 10	608 ± 21	250 ± 11	413	1,65	0,68	2,12	0,59	0,16
восстановление	189 ± 13	704 ± 18	208 ± 8	515	2,47	0,73	2,72	0,70	0,19
99/14									
контроль	208 ± 7	896 ± 12	240 ± 8	688	2,87	0,77	3,31	0,73	0,18
t = 27°C; RH = 30%	136 ± 8	432 ± 11	154 ± 6	296	1,92	0,68	2,18	0,64	0,40
восстановление	144 ± 4	576 ± 19	160 ± 8	440	2,75	0,76	3,05	0,72	0,18
99/36									
контроль	192 ± 7	854 ± 23	320 ± 21	662	2,07	0,78	3,45	0,62	0,16
t = 27°C; RH = 30%	160 ± 8	656 ± 17	192 ± 11	496	2,58	0,76	3,1	0,71	0,22
восстановление	157 ± 8	496 ± 12	160 ± 10	339	2,12	0,68	2,16	0,69	0,24
12/26									
контроль	218 ± 11	912 ± 23	240 ± 10	694	2,89	0,76	3,18	0,74	0,12
t = 27°C; RH = 30%	208 ± 8	704 ± 21	208 ± 9	496	2,38	0,70	2,38	0,70	0,21
восстановление	176 ± 5	640 ± 24	176 ± 9	464	2,64	0,72	2,64	0,72	0,10

Примечание: список сокращений приведен перед «Введением»

Note: the list of abbreviations is given before the Introduction

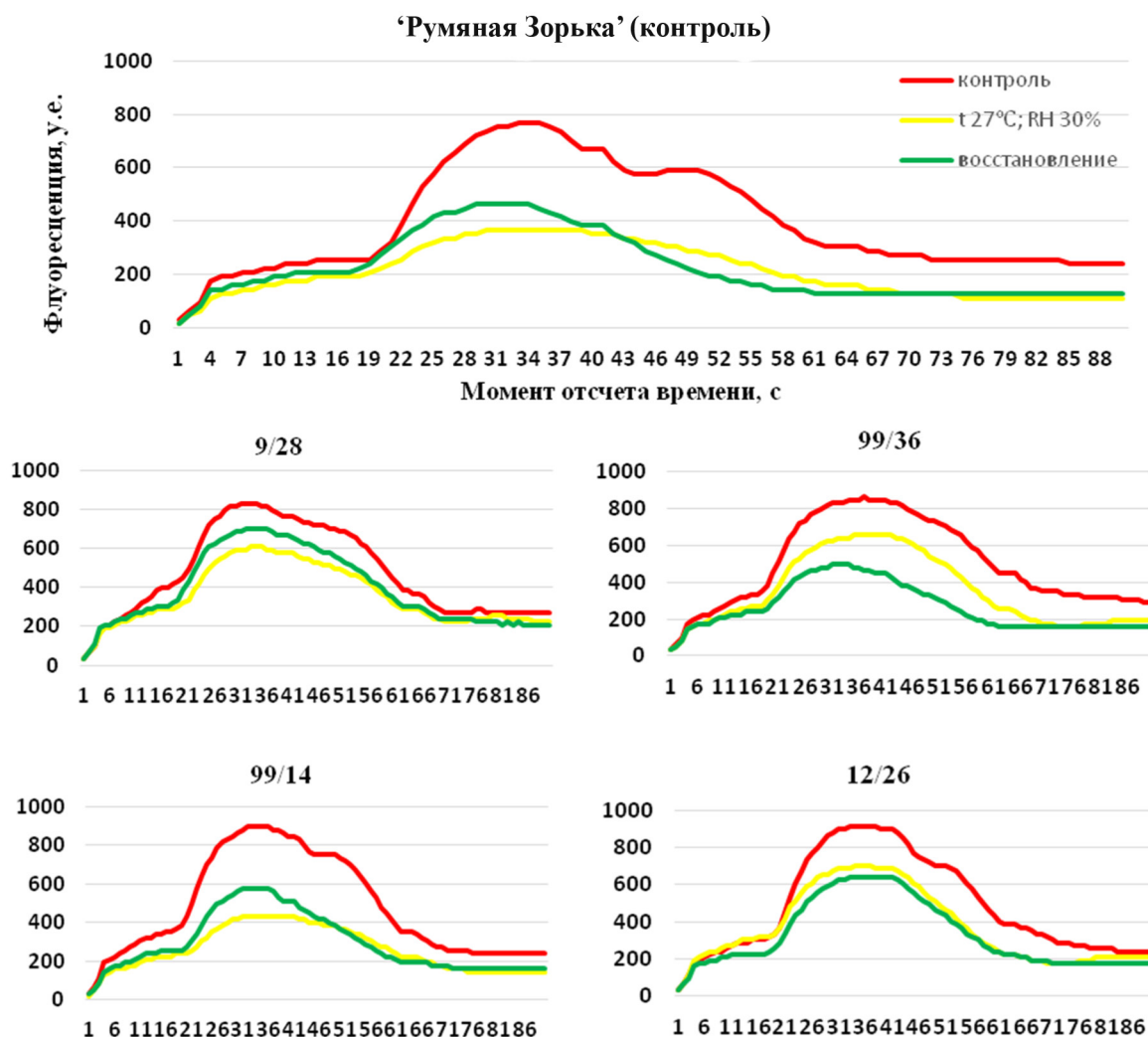


Рис. 1. Индукционные кривые флуоресценции хлорофилла листьев гибридных форм алычи в условиях имитации засухи, июль

Fig. 1. Induction curves of chlorophyll fluorescence in the leaves of cherry plum hybrid forms under the simulated dry wind season conditions, July

Репарационные возможности исследуемых объектов значительно снизились, и в большинстве случаев результат оказался неудовлетворительным. С максимальной полнотой тургор восстановился в листьях исследуемой формы 12/26, на уровне с контрольным сортом отмечена форма 99/14. У генотипа 9/28 выявили значительную гибель тканей (табл. 4).

Результаты анализа параметров ИФХ в августе показали, что фотосинтетическая активность у всех изучаемых гибридных форм алычи снизилась из-за повышенной температуры во время плодоношения и высокой урожайности. Вследствие имитации условий, близких к суховейным, у всех изучаемых объектов в эксперименте, за исключением контрольного сорта 'Румяная Зорька', произошло снижение максимальной и вариабельной флуоресценции, а также эффективности квантового выхода фотосинтеза и световой фазы (табл. 5).

Необходимо отметить, что у гибридных форм 9/28 и 99/14 спустя 24 часа после окончания стрессового воздействия индекс жизнеспособности и показатель эффективности световой фазы фотосинтеза восстановились до контрольных значений. Однако у формы 9/28 сохранился высокий уровень стресса, что подтверждается низким

уровнем максимальной и вариабельной флуоресценции. Несмотря на визуально определенную высокую репарационную способность у гибридной формы 12/26 достижение листьями 30-процентного водного дефицита в условиях имитации засухи стало причиной разрушения структур ФС-2, о чем свидетельствует отсутствие характерных пиков на кривой ИФХ (рис. 2).

В сентябре оводненность листьев у исследуемых гибридных форм и контрольного сорта 'Румяная Зорька' варьировала в пределах 53,78–60,87%, что существенно не отличалось от показателей предыдущего месяца. Тем не менее отдача воды при завядании происходила гораздо интенсивнее: уже через 2 часа потери составили от 26 до 33%. При этом уровень восстановленного впоследствии тургора (кроме гибридной формы 99/36) выявился вполне достаточным и был значительно выше, чем в августе (табл. 6).

Характер изменений в работе фотосинтетического аппарата у гибридных форм алычи под влиянием высокой температуры и низкой влажности воздуха в сентябре был иным. У большинства генотипов наиболее ярко действие стрессовых факторов проявилось спустя 24 часа после окончания завядания. В частности, у фор-

Таблица 4. Водоудерживающая способность и восстановление тургора листьев алычи, август (2021–2022 гг.)**Table 4.** Water retention capacity and turgor restoration in cherry plum leaves, August (2021–2022)

Генотип / Genotype	Содержание воды в листьях, % от сырой массы / Water content in leaves, % wet weight	Содержание воды в листьях при полном оводнении, % от сырой массы / Water content in leaves at full watering, % wet weight	Утрачено воды в процессе увядания, % / Water loss during wilting, %			Листья, восстановившие тургор, % / Leaves that restored turgor, %
			2 часа / 2 hours	3 часа / 3 hours	4 часа / 4 hours	
‘Румяная Зорька’ (контроль)	57,86	65,68	20,12	-	28,99	62,5
12/26	60,51	68,51	19,75	-	30,07	77-80
9/28	58,53	63,41	22,26	-	29,88	36-40
99/36	57,35	69,62	25,52	30,03	-	60-62
99/14	57,25	65,82	21,45	-	29,82	65

Таблица 5. Параметры индукционной кривой хлорофилла при развитии водного стресса в листьях гибридных форм алычи, август (2021–2022 гг.)**Table 5.** Parameters of the chlorophyll induction curve during the development of water stress in the leaves of cherry plum hybrid forms, August (2021–2022)

	F ₀	F _m	F _{st}	F _v	F _v /F _{st}	F _v /F _m	F _v /F ₀	(F _m – F _{st})/F _m	(F _{pl} – F ₀)/F _v
‘Румяная Зорька’ (контроль)									
контроль	160 ± 11	544 ± 23	176 ± 8	384	2,18	0,71	2,40	0,69	0,23
завядание	175 ± 17	544 ± 21	176 ± 6	369	2,10	0,69	2,11	0,69	0,35
восстановление	160 ± 16	576 ± 25	192 ± 12	416	2,17	0,72	2,60	0,67	0,19
9/28									
контроль	192 ± 9	736 ± 10	240 ± 18	544	2,26	0,73	2,83	0,67	0,18
завядание	127 ± 5	368 ± 21	134 ± 15	241	1,80	0,65	1,90	0,63	0,16
восстановление	112 ± 6	432 ± 24	128 ± 11	320	2,5	0,74	2,86	0,70	0,20
99/14									
контроль	176 ± 15	648 ± 19	208 ± 15	472	2,26	0,73	2,68	0,68	0,41
завядание	178 ± 13	576 ± 23	208 ± 14	398	1,91	0,69	2,23	0,64	0,27
восстановление	174 ± 13	640 ± 21	192 ± 12	466	2,43	0,73	2,68	0,70	0,23
99/36									
контроль	160 ± 18	544 ± 21	192 ± 18	384	2,00	0,71	2,40	0,65	0,29
завядание	176 ± 18	464 ± 20	180 ± 16	288	1,60	0,62	1,64	0,61	0,28
восстановление	144 ± 13	480 ± 23	176 ± 12	336	1,90	0,70	2,33	0,63	0,14
12/26									
контроль	176 ± 8	768 ± 24	224 ± 18	592	2,64	0,77	3,36	0,71	2,43
завядание	176 ± 7	496 ± 20	304 ± 15	320	1,05	0,65	1,81	0,39	0,62
восстановление	208 ± 9	432 ± 23	272 ± 17	224	0,82	x	x	x	x

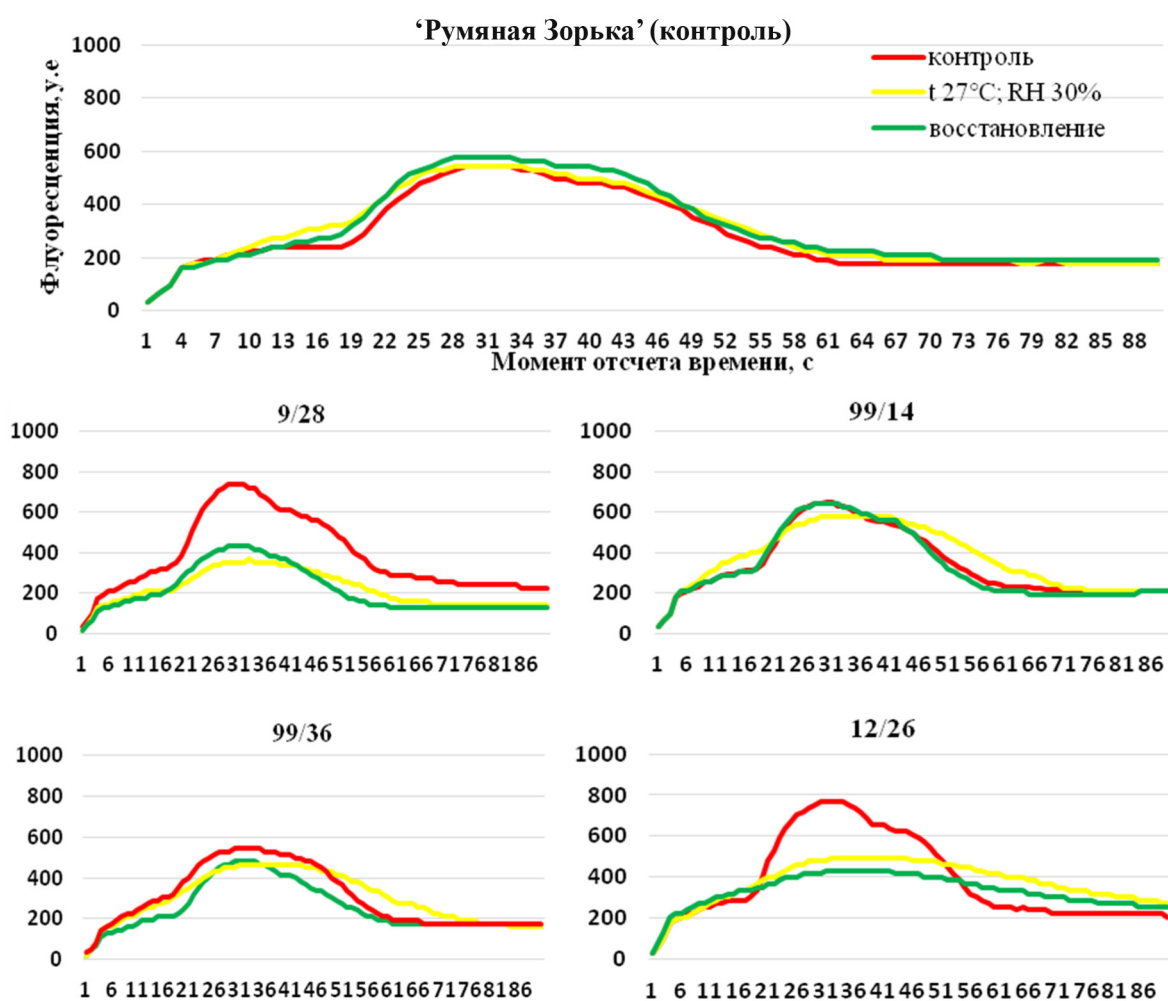


Рис. 2. Индукционные кривые флуоресценции хлорофилла листьев гибридных форм алычи в условиях имитации суховея, август

Fig. 2. Induction curves of chlorophyll fluorescence in the leaves of cherry plum hybrid forms under the simulated dry wind season conditions, August

Таблица 6. Водоудерживающая способность и восстановление тургора листьев алычи, сентябрь (2021–2022 гг.)

Table 6. Water retention capacity and turgor restoration in cherry plum leaves, September (2021–2022)

Генотип / Genotype	Содержание воды в листьях, % от сырой массы / Water content in leaves, % wet weight	Утрачено воды в процессе увядания, % / Water loss during wilting, %		Листья, восстановившие тургор, % / Leaves that restored turgor, %
		1 час / 1 hour	2 часа / 2 hours	
'Румяная Зорька' (контроль)	57,68	17,38	27,44	75–80
12/26	60,87	17,66	26,21	90
9/28	54,57	23,12	32,21	94
99/36	56,07	22,59	33,05	65
99/14	53,78	20,29	29,71	78–80

мы 99/36 при достижении листьями водного дефицита 33% наблюдали снижение вариательной флуоресценции на 27%, значения индекса витальности (F_v/F_{st}) при этом практически не изменились (табл. 7).

у гибридных форм 99/36 и 12/26 ФС-2 была наиболее чувствительна к условиям эксперимента. Имитация засухи в середине летнего сезона оказывала наиболее значимое влияние на течение процессов фотосинтеза.

Таблица 7. Параметры индукционной кривой хлорофилла при развитии водного стресса в листьях различных гибридных форм алычи, сентябрь (2021–2022 гг.)

Table 7. Parameters of the chlorophyll induction curve during the development of water stress in the leaves of cherry plum hybrid forms, September (2021–2022)

	F_0	F_m	F_{st}	F_v	F_v/F_{st}	F_v/F_m	F_v/F_0	$(F_m - F_{st})/F_m$	$(F_{pl} - F_0)/F_v$
‘Румяная Зорька’ (контроль)									
контроль	144 ± 11	640 ± 26	208 ± 14	496	2,38	0,77	3,44	0,67	0,23
завядание	128 ± 6	400 ± 21	130 ± 12	272	2,09	0,68	2,12	0,67	0,65
восстановление	144 ± 9	480 ± 18	160 ± 12	336	2,10	0,70	2,33	0,67	0,24
9/28									
контроль	147 ± 7	544 ± 22	192 ± 10	397	2,06	0,73	2,07	0,65	0,23
завядание	125 ± 10	352 ± 17	144 ± 9	227	1,58	0,64	1,82	0,59	0,29
восстановление	120 ± 5	432 ± 20	176 ± 10	312	1,77	0,72	2,60	0,59	0,54
99/14									
контроль	160 ± 13	608 ± 27	208 ± 9	448	2,15	0,74	2,80	0,66	0,36
завядание	176 ± 19	784 ± 29	240 ± 13	608	2,53	0,77	3,45	0,69	0,56
восстановление	112 ± 10	384 ± 19	144 ± 12	272	1,88	0,71	2,43	0,62	0,41
99/36									
контроль	224 ± 15	864 ± 27	240 ± 20	640	2,67	0,74	2,86	0,71	0,33
завядание	192 ± 10	656 ± 29	176 ± 17	464	2,64	0,71	2,42	0,73	0,15
восстановление	128 ± 12	495 ± 21	288 ± 19	367	1,27	x	x	x	x
12/26									
контроль	160 ± 13	560 ± 29	176 ± 14	400	2,27	0,71	2,50	0,69	0,20
завядание	112 ± 9	448 ± 21	144 ± 14	304	2,11	0,68	2,71	0,69	0,37
восстановление	112 ± 7	512 ± 27	160 ± 16	400	2,50	0,78	3,57	0,69	0,20

Относительно стабильной работой фотосинтетического аппарата в условиях имитации засухи в конце летнего периода отличались контрольный сорт ‘Румяная Зорька’ и гибридная форма 12/26 (рис. 3). Выявленные различия могут быть связаны как с индивидуальными особенностями гибридных форм (сроки жизни листа, его морфофизиологические характеристики), так и с реализацией физиолого-биохимических защитных механизмов (Yakovleva et al., 2005; Gubanova et al., 2019).

Таким образом, имитация условий, близких к засухе, в начале июля при достижении листьями уровня водного дефицита в пределах 30% привела к изменению основных параметров ИФХ у всех изучаемых гибридных форм.

Выявленные изменения имели специфический для исследуемых гибридных форм характер; у большинства из них наиболее высокая устойчивость фотосинтетического аппарата к действию высокой температуры и низкой влажности воздуха отмечена в начале июля. В целом

У формы 12/26 в период после снятия стрессового воздействия высокой температуры и низкой относительной влажности воздуха наблюдали снижение соотношения констант скоростей фотохимической и нефотохимической дезактивации энергии возбуждения и коэффициента спада флуоресценции ниже критической границы жизнеспособности.

Полученные данные свидетельствуют о необратимых изменениях в кислород-выделяющем комплексе и вероятных нарушениях целостности мембранных структур тилакоидов. У формы 99/36 в начале сентября развитие 30-процентного уровня водного дефицита в тканях листьев вызывает значительное снижение вариательной и максимальной флуоресценции и резкое увеличение количества невозстановленных Q_a в реакционных центрах ФС-2, что после окончания стрессового воздействия и восстановления водообеспеченности листьев приводит к полной инактивации фотосинтетических процессов.

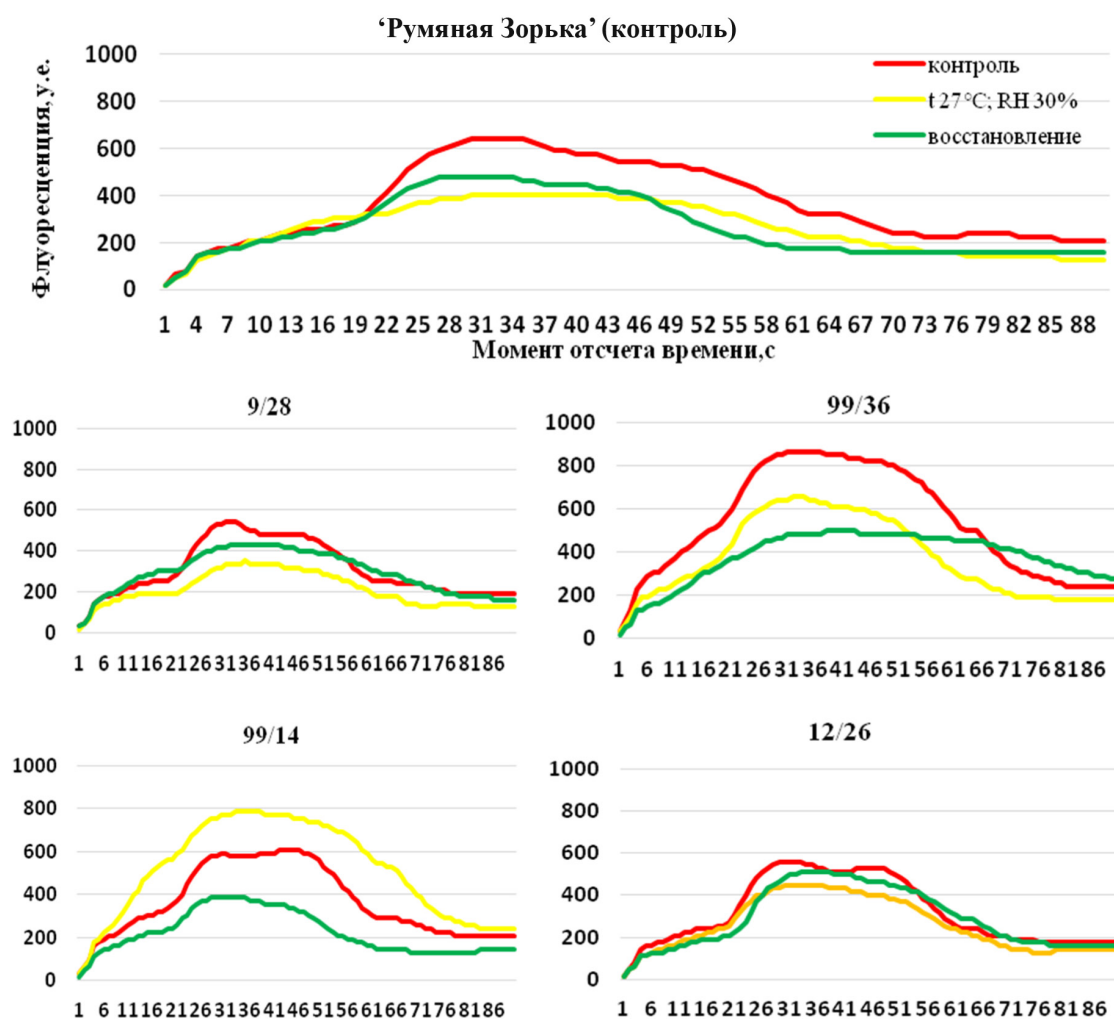


Рис. 3. Индукционные кривые флуоресценции хлорофилла листьев гибридных форм алычи в условиях имитации суховея, сентябрь

Fig. 3. Induction curves of chlorophyll fluorescence in the leaves of cherry plum hybrid forms under the simulated dry wind season conditions, September

Закключение

Установлено, что сорт 'Румяная Зорька' и гибридная форма 99/14 характеризуются достаточно стабильным течением фотосинтетических процессов в течение летнего сезона и способностью фотосистемы-2 восстанавливать работу после действия высокой температуры и низкой влажности воздуха.

В ходе исследований определено, что критическим периодом вегетации для культуры алычи в условиях степного Крыма являются июль и август. Относительно повышенной способностью листьев удерживать влагу в процессе обезвоживания обладают растения сорта 'Румяная Зорька' и формы 12/26. У гибридной формы 99/14 выявлена средняя устойчивость к засушливым факторам. Низкие показатели водного режима демонстрирует гибридная форма 99/36. Потеря 30% влаги превышает границу сублетального водного дефицита у всех изученных объектов (ни в одном случае не было отмечено высокой репарации тканей листьев – более 95%). Для нормального протекания физиологических процессов и сохранения урожайности утрата воды, очевидно, не должна составлять более 20–25%, в зависимости от степени засухоустойчивости генотипа.

References / Литература

- Brion O.V., Korneev D.Yu., Snegur O.O., Kitaev O.I. Instrumental study of the photosynthetic apparatus using chlorophyll fluorescence induction. Guidelines (Instrumentalnoye izucheniye fotosinteticheskogo apparata s pomoshchyu induktsii fluorestsentsii khlorofilla. Metodicheskiye ukazaniya). Kiev; 2000. [in Russian] (Брайон О.В., Корнеев Д.Ю., Снегур О.О., Китаев О.И. Инструментальное изучение фотосинтетического аппарата с помощью индукции флуоресценции хлорофилла. Методические указания. Киев; 2000).
- Eremeev G.N., Lishchuk A.I. Selection of drought-resistant cultivars and rootstocks of fruit plants. Guidelines (Otbor zasukhoustoychivyykh so rtov i podvoyev plodovykh rasteniy. Metodicheskiye ukazaniya). Yalta: Nikita State Botanical Gardens; 1974. [in Russian] (Еремеев Г.Н., Лищук А.И. Отбор засухоустойчивых сортов и подвоев плодовых растений. Методические указания. Ялта: Государственный Никитский ботанический сад; 1974).
- Eremine G.V. Plum and cherry plum (Sliva i alycha). Kharkov: AST; 2003. [in Russian] (Еремине Г.В. Слива и алыча. Харьков: АСТ; 2003).

- Eremin G.V. Russian plum (*Sliva russkaya*). *Horticulture and Viticulture*. 2002;(6):20-22. [in Russian] (Еремин Г.В. Слива русская. *Садоводство и виноградарство*. 2002;(6):20-22).
- Eremin G.V., Semenova L.G., Gasanova T.A. Physiological features of the formation of adaptability, productivity and quality of fruits in stone fruit crops in the foothill zone of the North-West Caucasus (Fiziologicheskiye osobennosti formirovaniya adaptivnosti, produktivnosti i kachestva plodov u kostochkovykh kultur v predgornoy zone Severo-Zapadnogo Kavkaza). Maikop; 2008. [in Russian] (Еремин Г.В., Семенова Л.Г., Гасанова Т.А. Физиологические особенности формирования адаптивности, продуктивности и качества плодов у косточковых культур в предгорной зоне Северо-Западного Кавказа. Майкоп; 2008).
- Falkova T.V. Determination of sublethal water deficiency in plants (Opredeleniye subletalnogo vodnogo defitsita v rasteniyakh). In: E.A. Yablonsky (ed.). *Guidelines for physiological assessment of plant resistance to adverse environmental conditions (Metodicheskiye ukazaniya po fiziologicheskoy otsenke ustoychivosti rasteniy k neblagopriyatnym usloviyam sredy)*. Yalta; 1980. p.28-34. [in Russian] (Фалькова Т.В. Определение сублетального водного дефицита в растениях. В кн.: *Методические указания по физиологической оценке устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды* / под. ред. Е.А. Яблонского. Ялта; 1980. С.28-34).
- Goltsev V.N., Kalaji M.H., Kouzmanova M.A., Allakhverdiev S.I. Variable and delayed chlorophyll *a* fluorescence – basics and application in plant sciences. Moscow; Izhevsk: Institute of Computer Sciences; 2014. [in Russian] (Гольцев В.Н., Каладжи М.Х., Кузманова М.А., Аллахвердиев С.И. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла *a* – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений. Москва; Ижевск: Институт компьютерных исследований; 2014).
- Gorina V.M., Korzin V.V., Mesyats N.V. Peculiarities of water regime of apricot genotypes under the conditions of Southern Crimea. *IZVESTIA Orenburg State Agrarian University*. 2017;2(64):215-217. [in Russian] (Горина В.М., Корзин В.В., Месяц Н.В. Особенности водного режима генотипов абрикоса в условиях южного берега Крыма. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2017;2(64):215-217).
- Grigoriev A.V., Lukicheva L.A., Gorina V.M. Assessment of drought resistance of some hybrid forms of cherry plum (*Prunus cerasifera* Ehrh.) in the steppe zone of Crimea. *Proceedings of the Kuban State Agrarian University*. 2022;(98):70-75. [in Russian] (Григорьев А.В., Лукичева Л.А., Горина В.М. Оценка засухоустойчивости некоторых гибридных форм алычи (*Prunus cerasifera* Ehrh.) в степной зоне Крыма. *Труды Кубанского государственного аграрного университета*. 2022;(98):70-75). DOI: 10.21515/1999-1703-98-70-75
- Gubanova T.B., Pilkevich R.A., Kharchenko A.A., Bernatsky I.V. The effect of drought on the photosynthetic apparatus condition in some *Ficus carica* cultivars. *Plant Biology and Horticulture: Theory, Innovation*. 2019;(151):109-119. [in Russian] (Губанова Т.Б., Пилькевич Р.А., Харченко А.А., Бернацкий И.В. Влияние засухи на состояние фотосинтетического аппарата некоторых сортов *Ficus carica*. *Биология растений и садоводство: теория, инновации*. 2019;(151):109-119). DOI: 10.36305/2019-2-151-109-119
- Kushnirenko M.D. Physiology of water exchange and drought resistance of fruit plants (Fiziologiya vodoobmena i zasukhoustoychivosti plodovykh rasteniy). Chisinau: Stiinta; 1975. [in Russian] (Кушниренко М.Д. Физиология водообмена и засухоустойчивости плодовых растений. Кишинев: Штиинца; 1975).
- Lishchuk A.I. Physiological and biophysical methods in fruit crop breeding. Guidelines (Fiziologicheskiye i biofizicheskiye metody v selektsii plodovykh kultur. Metodicheskiye rekomendatsii). Moscow; 1991. [in Russian] (Лищук А.И. Физиологические и биофизические методы в селекции плодовых культур. Методические рекомендации. Москва; 1991).
- Reigosa Roger M.J., Weiss O. Fluorescence techniques. In: M.J. Reigosa Roger (ed.). *Handbook of Plant Ecophysiology Techniques*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers; 2001. p.155-171.
- Romanov V., Galelyuka I., Babenko YV. Portable fluorometer Floratest and specifics of its application. *Sensor Electronics and Microsystem Technologies*. 2010;7(3):39-44. DOI: 10.18524/1815-7459.2010.3.114470
- Ryabov V.A. Influence of global warming on local climate and possible consequences for fruit crops. *Scientific Works of the PF NUBIP of Ukraine "KATU". Agricultural Sciences*. 2011;(137):127-137. [in Russian] (Рябов В.А. Влияние глобального потепления на местный климат и возможные последствия для плодовых культур. *Наукові праці ПФ НУБІП України «КАТУ». Сільськогосподарські науки*. 2011;(137):127-137).
- Vitkovskiy V.L. Fruit plants of the world (Plodovye rasteniya mira). St. Petersburg; Moscow; Krasnodar: Lan; 2003. [in Russian] (Витковский В.Л. Плодовые растения мира. Санкт-Петербург; Москва; Краснодар: Лань; 2003).
- Yakovleva O.V., Kukarskikh G.P., Krendeleva T.E., Rubin A.B., Talipova E.V. Parameters of chlorophyll fluorescence in leaves of herbaceous plants in different environmental conditions. *Biophysics*. 2005;50(6):959-965.

Информация об авторах

Александр Викторович Григорьев, аспирант, младший научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, alex_grigoriev_1994@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8619-4031>

Руслана Адольфовна Пилькевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, pilkevich-r@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4079-4514>

Любовь Алексеевна Лукичева, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующая лабораторией, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, luk-lubov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7982-885X>

Татьяна Борисовна Губанова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, gubanova-65@list.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6096-7211>

Валентина Милентьевна Горина, доктор сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, valgorina@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1279-8959>

Information about the authors

Alexander V. Grigoriev, Postgraduate Student, Associate Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta 298648, Republic of Crimea, Russia, alex_grigoriev_1994@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8619-4031>

Ruslana A. Pilkevich, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta 298648, Republic of Crimea, Russia, pilkevich-r@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4079-4514>

Lyubov A. Lukicheva, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Head of a Laboratory, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta 298648, Republic of Crimea, Russia, luk-lubov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7982-885X>

Tatyana B. Gubanova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta 298648, Republic of Crimea, Russia, gubanova-65@list.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6096-7211>

Valentina M. Gorina, Dr. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta 298648, Republic of Crimea, Russia, valgorina@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1279-8959>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 17.01.2024; одобрена после рецензирования 08.02.2024; принята к публикации 04.03.2024
The article was submitted on 17.01.2024; approved after reviewing on 08.02.2024; accepted for publication on 04.03.2024.