УДК 634.37:58.032.3:581.132

DOI: 10.36305/2019-2-151-109-119

ВЛИЯНИЕ ЗАСУХИ НА СОСТОЯНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА НЕКОТОРЫХ СОРТОВ *FICUS CARICA*

Татьяна Борисовна Губанова, Руслана Адольфовна Пилькевич,
Антон Александрович Харченко, Игорь Валерьевич Бернацкий

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН,
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита
E-mail: gubanova-65@list.ru

Представлены результаты исследования засухоустойчивости сортов *Ficus carica* различного происхождения в полевых и лабораторных условиях. Установлено, что в климате ЮБК высокой засухоустойчивостью характеризуется сорт Сабруция Розовая. Низкая устойчивость к обезвоживанию отмечена у сортов Владимирска Крупна, Поморийский 6, Франциана Биела. Выявлено, что в августе у всех генотипов происходит снижение водоудерживающих сил. С помощью метода ИФХ дана интегральная оценка работы фотосинтетического аппарата в листьях сортов *Ficus carica* в условиях искусственного увядания. Показано, что засуха является причиной снижения эффективности световой фазы фотосинтеза, доли хлорофилла, принимающего участие в передаче энергии от светособирающих антенных комплексов к реакционным центрам, и усиления нефотохимического фототушения. При нормализации водообеспеченности листьев у стойкого сорта Сабруция Розовая и среднестойкого сорта Июльский наблюдалось восстановление фотосинтетической активности. У сортов с низким уровнем засухоустойчивости - Владимирска Крупна, Поморийский 6 и Ранний из Созополя восстановление водного статуса листьев сопровождалось дальнейшим снижением вариабельной флуоресценции и фотохимической активности ФС2, что свидетельствует о дальнейшем развитии стрессового состояния у этих сортов и высокой чувствительности их фотосинтетического аппарата к обезвоживанию.

В период созревания плодов на фоне снижения водоудерживающих сил водный дефицит тканей листа в пределах 20-25% приводит к необратимым нарушениям в работе фотосинтетического аппарата у сортов *Ficus carica*, что подтверждается снижением индекса жизнеспособности ниже нормы витальности, и может отрицательно сказаться на подготовке растений к переходу в состояние покоя.

Ключевые слова: *Ficus carica*; засухоустойчивость; водоудерживающая способность; фотосинтез; индукция флуоресценции хлорофилла

Введение

Засуха является одним из основных факторов, нарушающих процессы роста растений и препятствующих реализации их потенциальной продуктивности (Yin et al., 2006; Oukarroum et al., 2007). Недостаточная водообеспеченность в сочетании с высокой температурой воздуха и инсоляцией оказывают значительное негативное влияние на работу фотосинтетического аппарата, несмотря на относительно высокую устойчивость к действию засухи фотосистемы 2 (ФС2). Нарушения в работе ФС2 отмечены при достаточно высоком уровне водного дефицита в растениях. Снижение интенсивности фотосинтеза в условиях засухи связано с закрытием устьиц и нарушением газообмена, что в свою очередь вызывает дисбаланс между фотохимической активностью ФС2 и необходимостью от НАДФН. Это способствует увеличению образования активных форм кислорода и, следовательно, к развитию окислительного стресса и фотодеструкции (Zhibo, et al., 2018).

В районах естественного и культигенного ареалов *Ficus carica* L. наступление засухи обычно сопровождается повышением температуры воздуха и интенсивности инсоляции. В таких условиях светособирающие антенные комплексы могут обеспечивать слишком много энергии, что способствует перепроизводству триплетных состояний хлорофилла, участвующих в образовании синглетного кислорода. В результате может происходить фотоокисление хлорофилла, необратимая деградация

некоторых белковых компонентов фотосинтетического аппарата, и активизироваться перекисное окисление мембранных липидов. В исследованиях влияния засухи на состояние фотосинтетического аппарата растений особое внимание уделяется анализу изменений в кинетике флуоресценции хлорофилла, поскольку позволяет получить подробную информацию об изменениях, вызванных стрессом в структуре и функции фотосинтетического аппарата, особенно ФС2 (Oukarroum et al., 2007; Longenberger et al., 2009; Wójcik-Jagła et al., 2013). Изучение влияния недостатка водообеспеченности на изменения параметров индукции флуоресценции хлорофилла в ряде случаев позволило выявить видовые различия в реализации механизмов устойчивости и реакциях на повторный полив.

Количественные изменения параметров флуоресценции нарастают по мере усиления стрессового воздействия. Ряд авторов отмечают высокую информативность таких характеристик, как снижение соотношения варибельной и максимальной флуоресценции, уменьшение параметра выхода, указывающего на снижение эффективности преобразования энергии фотонов фотосинтетически активной радиации в процессе фотосинтеза в адаптированных к свету листьях (Yin et al., 2006; Pavlovic et al., 2018).

Климат Южного берега Крыма характеризуется высокими температурами воздуха и продолжительными безосадочными периодами летом. Кроме того, в июле и августе существует высокая вероятность наступления суховейно-засушливой погоды. Такие условия являются причиной развития стрессового состояния у растений. Проблема устойчивости сортов *F. carica* к почвенной и атмосферной засухе весьма актуальна, поскольку, с одной стороны, в условиях ЮБК инжир нуждается в поливе, а с другой – в период созревания плодов избыток воды приводит к растрескиванию плодов и снижению качества урожая. Исследования влияния засухи на состояние фотосинтетического аппарата сортов *F. carica* различного происхождения позволят не только получить объективные данные о критическом уровне обезвоживания листьев и оценить их репарационные возможности после восстановления водообеспеченности, но и выявить перспективные для ЮБК сорта.

В связи с этим цель наших исследований заключалась в определении степени засухоустойчивости местных и интродукционных сортов *F. carica*, выявлении изменений в работе фотосинтетического аппарата при нарастающем действии обезвоживания до его летальных границ.

Объекты и методы исследований

В качестве объектов исследований были выбраны сорта *Ficus carica* различного происхождения, произрастающие в коллекции Никитского ботанического сада. Все растения находились в стадии полного плодоношения.

Сорта, интродуцированные из Югославии: 'Владимирска Крупна'. Получен в 1986 г. Дает один урожай плодов. Созревает в I декаде сентября. Деревья сильнорослые, с плоскоокруглой, широко раскидистой кроной. Листья пятилопастные средней величины. 'Франциана Биела'. Получен в 1986 г. Дает один урожай плодов. Созревает в I декаде сентября. Деревья средней силы роста, с округлой, раскидистой кроной. Листья пятилопастные, крупные.

Сорта, интродуцированные из Болгарии: 'Поморийский 6'. Получен в 1960 г. Самоплодный с двумя урожаями. Первая генерация плодов созревает во второй декаде июля. Плоды второй генерации созревают во II-III декаде августа. Деревья сильнорослые, с округлой редкой кроной. Листья пятилопастные. 'Ранний из Созополя'. Получен в 1965 г. Самобесплодный с одним урожаем, созревающим в I декаде

сентября. Деревья сильнорослые, с округлой кроной. Листья варьируют от цельных до 3-5-лопастных.

Сорта Никитского ботанического сада: 'Сабруция Розовая'. Сорт селекции НБС-ННЦ. Выведен в 1955 г. Н.К. Арендт. Самобесплодный с одним урожаем. Время созревания - I декада сентября. Деревья невысокие, с сильными толстыми ветвями, крона широкоокруглая, раскидистая. Листья пятилопастные. 'Июльский' (Castle Kennedy). Найден в Мисхоре в 1927 г. Частично самоплодный с двумя урожаями. Плоды первой генерации созревают во второй декаде июля. Плоды второй генерации созревают во II-III декаде августа. Деревья сильнорослые, с округлой редкой кроной. Листья пяти-, реже трёхлопастные.

Характеристика сортов *F. carica* приведена в соответствии с "Атласом сортов плодовых культур Никитского ботанического Сада" (2018).

Устойчивость к засухе изучали в наиболее засушливый на ЮБК (Южный берег Крыма) период лета (июль-август) с 2016 по 2018 гг. Путём визуальных наблюдений оценивали состояние листового аппарата (степень тургесцентности, наличие ожогов), учитывали количество пожелтевших и опавших листьев. Исследования динамики параметров водного режима в связи со степенью засухоустойчивости проводили в условиях контролируемого увядания листьев. Водоудерживающую способность тканей листьев определяли по интенсивности потери воды за определённый период времени. О степени репарационных возможностей судили по площади повреждённых тканей листовых пластинок (образование некротических и инфильтрационных пятен) после восстановления водного статуса листьев (Физиологические и биофизические методы..., 1991).

С целью выявления особенностей работы фотосинтетического аппарата у изучаемых сортов инжира при водном стрессе, а также после восстановления полноценного водоснабжения были проведены исследования индукции флуоресценции хлорофилла (ИФХ) в листьях в состоянии полной обводнённости (контроль), после 3-х часового обезвоживания (опыт) и последующего насыщения (восстановление тургесцентности). Параметры ИФХ измеряли с помощью портативного хронофлуориметра Floratest (Украина, 2010), анализировали следующие показатели фотоиндукции флуоресценции (Romanov et al., 2010):

- 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);

- F_{pl} – уровень флуоресценции в момент достижения её временного замедления;

- F_m – максимальное значение флуоресценции;

- F_{st} – стационарный уровень флуоресценции, отмечаемый через три минуты после момента освещения – показатель количества хлорофиллов, не принимающих участие в передаче энергии на РЦ.

А также расчётные параметры флуоресценции (Stirbet, 2011; Гольцев, и др., 2014):

- F_v/F_{st} – коэффициент спада флуоресценции, эффективность квантового выхода фотосинтеза (индекс жизнеспособности);

- F_v/F_m – эффективность световой фазы фотосинтеза;

- F_m/F_0 – характеристика стрессового состояния растения (в норме 4-5), снижение до 1 свидетельствует о разрушении ФС2;

-($F_{pl}-F_0$)/ F_v – количество невосстановленных Q_a в реакционных центрах ФС2.

Эксперименты проводили в 3-х кратной биологической и 3-х кратной аналитической повторностях. Каждый эксперимент был повторён 2 раза. Для статистической обработки использовали программы MS Excel 2007. Достоверность

различий между вариантами рассчитывали по t-критерию Стьюдента при 5% уровне значимости. В таблицах представлены средние значения определений и их стандартные ошибки.

Результаты и обсуждение

В результате анализа водоудерживающей способности некоторых сортов инжира из коллекции Никитского ботанического сада в наиболее засушливые на ЮБК летние месяцы было установлено, что для сорта Сабруция Розовая характерна относительно высокая способность удерживать воду. В частности, потеря влаги в первые часы увядания у этого сорта не превышала 10-12% в течение всего периода исследований, а после 5-7 часов обезвоживания потеря воды составляла 30%. Минимальный уровень водоудерживающих сил отмечен у сорта Поморийский б. В зависимости от погодных условий летнего сезона степень обезвоживания у этого сорта через 2 часа увядания колебалась в пределах 16 – 33%, что свидетельствует о низкой стабильности водного режима. Необходимо отметить, что у всех изучаемых сортов водоудерживающая способность в августе была ниже, чем в июле. Установлено, что относительно высокими устойчивостью к засухе и репарационными возможностями после возобновления водообеспеченности обладает сорт Сабруция Розовая. Низкая устойчивость к обезвоживанию выявлена у сортов Владимирска Крупна, Поморийский б', 'Франциана Биела'. Сорта Июльский и 'Ранний из Созополя' занимали промежуточное положение. Восстановление окраски листа и тургесцентности тканей после 30% потери воды у всех изучаемых генотипов находилось в пределах 80 – 100%. Появление инфильтрационных пятен и некрозов, не превысивших 20% площади листовой поверхности, наблюдалось у сорта Поморийский б.

Известно, что фотосинтетический аппарат является чрезвычайно чувствительным к действию стрессоров различной природы, а сохранение его нормальной работы в неблагоприятных условиях необходимо для получения полноценного урожая. Ряд авторов отмечают, что изменения параметров и форма кривой ИФХ под влиянием абиотических стрессоров отражают состояние фотосинтетического аппарата растений задолго до проявления визуальных признаков нарушения жизнедеятельности листа (Гольцев, и др., 2014). Поэтому с целью выявления нарушений в фотосинтетической активности листьев сортов инжира различного происхождения, связанных с засухой, а также способности восстанавливать работу фотосинтетического аппарата в после снятия стрессового воздействия была проведена серия экспериментов по анализу параметров флуоресценции хлорофилла в условиях контролируемого обезвоживания. Анализ параметров ИФХ в контрольном варианте показал, что у всех изучаемых сортов (в состоянии полного насыщения) большая часть характеристик флуоресценции имели близкие значения. Различия выявлены в величинах максимальной флуоресценции и параметра характеризующего эффективность световой фазы (F_v/F_m) (табл. 1). Максимальное значение F_m отмечено у сорта Франциана Биела, а минимальное - у сорта Ранний из Созополя. У этого же сорта установлена самая низкая эффективность световой фазы фотосинтеза.

В результате 3-х часового увядания величина максимальной флуоресценции снизилась в среднем на 20-25% у сортов Владимирска Крупна, Поморийский б' и 'Франциана Биела'.

Таблица 1

Изменение параметров ИФХ (в отн.ед.) у листьев сортов инжира под влиянием 3-х часового увядания (июль 2019)

Table 1

Changes in the CFI parameters (in relative units) in the leaves of fig cultivars after 3-hour wilting (July 2019)

Генотип / genotype	F ₀	F _{pl}	F _m	F _{st}	F _v	F _v / F _{st}	F _v /F _m	F _m / F ₀	(F _{pl} - F ₀)/F _v
	Контроль / control								
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
'Сабруция Розовая' / 'Sabrutciya Rosovaya'	464±11	832±10	1664±18	512±13	1200	2,34	0,72	3,59	0,31
'Владимирска Крупна' / 'Vladymyrcka Krupna'	479±10	760±13	1816±19	536±12	1337	2,49	0,74	3,79	0,21
'Поморийский 6' / 'Pomoriyskiy 6'	352±12	640±10	1488±16	512±11	1136	2,21	0,76	4,23	0,25
'Июльский' / 'Ijulsky'	512±11	816±11	1728±20	496±11	1216	2,45	0,70	3,75	0,25
'Ранний из Созополя' / 'Ranniye is Sozopoliya'	368±12	688±13	1584±17	624±13	1216	1,94	0,77	4,34	0,26
'Франциана Биела' / 'Franciana Biela'	432±13	928±12	2048±23	610±10	1616	2,64	0,79	4,74	0,31
Опыт / experiment									
'Сабруция Розовая' / 'Sabrutciya Rosovaya'	462±12	834±13	1808±25	608±14	1346	2,21	0,74	3,91	0,28
'Владимирска Крупна' / 'Vladymyrcka Krupna'	424±10	736±11	1296±21	406±11	872	2,14	0,67	3,05	0,36
'Поморийский 6' / 'Pomoriyskiy 6'	352±9	688±13	1264±27	576±10	912	1,58	0,72	3,59	0,39
'Сабруция Розовая' / 'Sabrutciya Rosovaya'	467±14	752±14	1616±18	656±12	1149	1,75	0,71	3,39	0,25
'Владимирска Крупна' / 'Vladymyrcka Krupna'	400±11	704±10	1480±26	792±13	1080	1,36	0,73	3,70	0,28
'Поморийский 6' / 'Pomoriyskiy 6'	437±10	848±10	1632±24	698±11	1195	1,71	0,73	3,73	0,34
Восстановление тургесцентности / Turgidity restoration									
'Сабруция Розовая' / 'Sabrutciya Rosovaya'	464±9	800±12	1694±26	576±15	1230	2,14	0,73	3,65	0,27
'Владимирска Крупна' / 'Vladymyrcka Krupna'	608±12	800±15	1568±28	496±14	960	1,94	0,61	2,59	0,20

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Поморийский б' / 'Pomoriyskiy b'	416±13	752±16	1280±35	608±11	864	1,42	0,68	3,08	0,39
Июльский' / 'Iulsky'	432±11	608±19	1648±37	704±13	121 6	1,73	0,74	3,81	0,14
Ранний из Созополя' / 'Ranni is Sozopoliya'	384±10	608±12	1376±37	512±13	992	1,94	0,72	3,58	0,23
Франциана Биела' / 'Franciana Biela'	448±13	880±14	1792±28	608±11	134 4	2,21	0,75	4,00	0,32

У сортов Сабруция Розовая, 'Июльский' и 'Ранний из Созополя' изменения этого параметра были незначительными. Необходимо отметить, что в условиях обезвоживания наблюдалось возрастание уровня стационарной флуоресценции, характеризующей количество хлорофиллов, не принимающих участия в передаче световой энергии к реакционным центрам, что, вероятно, связано с интенсивным развитием стрессового состояния. Наиболее значительные изменения величины Fst выявлены у сортов Владимирска Крупна и 'Июльский' (на 30% и 40% соответственно). Также 3-х часовое обезвоживание листьев послужило причиной значительного снижения величины вариабельной флуоресценции (от 20 до 35%) у сортов Франциана Биела, 'Поморийский б' и 'Владимирска Крупна', что свидетельствует о снижении фотосинтетической активности и увеличении количества энергии, рассеиваемой в виде тепла. Необходимо отметить, что для этих генотипов характерна самая высокая потеря воды в течение 3-х часов увядания (17-20%). Для тех же сортов, за исключением 'Поморийского б', было установлено уменьшение соотношения максимальной и базовой флуоресценции, в среднем на 15-20%. При этом снижение потенциальной квантовой эффективности ФС2 наблюдалось только у сорта Владимирска Крупна (на 63%). Уменьшение отношения Fv/Fm может быть связано с как с индуцированной стрессом безызлучательной диссипацией энергии возбуждения в результате увеличения нефотохимического тушения, так и со снижением эффективности её захвата открытыми реакционными центрами. О развитии стрессового состояния свидетельствует изменение отношения величины базовой флуоресценции к максимальной на 15-20% практически у всех сортов. Исключение составили сорта Сабруция Розовая и 'Ранний из Созополя', у которых изменения этого параметра были незначительны. Несмотря на то, что вызванные обезвоживанием изменения параметров ИФХ были существенными, в большинстве случаев их характер был обратимым – индекс жизнеспособности оставался в границах нормы витальности.

После восстановления водного статуса нами была проведена оценка состояния фотосинтетического аппарата листьев изучаемых сортов инжира. Установлено, что восстановление водообеспеченности листа способствовало замедлению снижения уровня максимальной флуоресценции у всех сортов. При этом у сортов Июльский и 'Сабруция Розовая' после окончания действия стрессора значение максимальной, стационарной и вариабельной флуоресценции достигло контрольного уровня. Свидетельством нивелирования стрессового состояния у этих сортов является восстановление максимальной фотохимической активности ФС2 и отношения базовой флуоресценции к максимальной. Однако, у сорта Июльский отмечено увеличение уровня стационарной флуоресценции, который соотносится с количеством хлорофилла, не принимающего участия в передаче энергии к реакционным центрам, что говорит о неполном завершении восстановительных процессов. У сортов Владимирска Крупна, 'Поморийский б' и 'Ранний из Созополя' фотосинтетический аппарат обладает более

низкой степенью устойчивости, поскольку для них характерным было дальнейшее снижение вариабельной флуоресценции, что может быть связано с повреждением тилакоидов. Наиболее выраженные нарушения в работе фотосинтетического аппарата выявлены у сортов Поморийский 6 и 'Владимирска Крупна', проявившиеся в существенном снижении фотохимической активности ФС2, и увеличением части реакционных центров с невосстановленным акцептором. Выявленные изменения в работе фотосинтетического аппарата у сорта Поморийский 6 являются началом необратимых процессов, что подтверждается значением параметра F_v/F_{st} , находившегося на границе нормы витальности.

В результате исследования работы фотосинтетического аппарата в листьях сортов инжира в августе была получена несколько иная картина. Искусственное увядание листьев в течение трёх часов послужило причиной снижения эффективности передачи энергии от светособирающих комплексов к реакционным центрам в ФС2, и практически не повлияло на величину максимальной и вариабельной флуоресценции (табл. 2).

Таблица 2

Изменение параметров ИФХ (в отн.ед.) у листьев сортов инжира под влиянием 3-часового увядания (август 2019)

Table 2

Changes in the CFI parameters (in relative units) in the leaves of fig cultivars after 3-hour wilting (August 2019)

Генотип /genotype	F_0	F_{pl}	F_m	F_{st}	F_v	F_v/F_{st}	F_v/F_m	F_m/F_0	$(F_{pl}-F_0)/F_v$
	Контроль / control								
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
'Сабруция Розовая' / 'Sabrutciya Rosovaya'	464±11	832±10	1664±18	512±13	1200	2,34	0,72	3,59	0,31
'Владимирска Крупна' / 'Vladymyrcka Krupna'	479±10	760±13	1816±19	536±12	1337	2,49	0,74	3,79	0,21
'Поморийский 6' / 'Pomoriyskiy 6'	352±12	640±10	1488±16	512±11	1136	2,21	0,76	4,23	0,25
'Июльский' / 'Ijulsky'	512±11	816±11	1728±20	496±11	1216	2,45	0,70	3,75	0,25
'Ранний из Созополя' / 'Ranniy is Sozopoliya'	368±12	688±13	1584±17	624±13	1216	1,94	0,77	4,34	0,26
'Франциана Биела' / 'Franciana Biela'	432±13	928±12	2048±23	610±10	1616	2,64	0,79	4,74	0,31
	Опыт / experiment								
'Сабруция Розовая' / 'Sabrutciya Rosovaya'	462±12	834±13	1808±25	608±14	1346	2,21	0,74	3,91	0,28
'Владимирска Крупна' / 'Vladymyrcka Krupna'	424±10	736±11	1296±21	406±11	872	2,14	0,67	3,05	0,36

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Поморийский 6' / 'Pomoriyskiy 6'	352±9	688±13	1264±27	576±10	912	1,58	0,72	3,59	0,39
'Июльский' / 'Ijulsky'	467±14	752±14	1616±18	656±12	1149	1,75	0,71	3,39	0,25
'Ранний из Созополя' / 'Ranniy is Sozopoliya'	400±11	704±10	1480±26	792±13	1080	1,36	0,73	3,70	0,28
'Франциана Биела' / 'Franciana Biela'	437±10	848±10	1632±24	698±11	1195	1,71	0,73	3,73	0,34
Восстановление тургоресцентности / Turgidity restoration									
'Сабруция Розовая' / 'Sabrutciya Rosovaya'	464±9	800±12	1694±26	576±15	1230	2,14	0,73	3,65	0,27
'Владимирска Крупна' / 'Vladymyrcka Krupna'	608±12	800±15	1568±28	496±14	960	1,94	0,61	2,59	0,20
Поморийский 6' / 'Pomoriyskiy 6'	416±13	752±16	1280±35	608±11	864	1,42	0,68	3,08	0,39
'Июльский' / 'Ijulsky'	432±11	608±19	1648±37	704±13	1216	1,73	0,74	3,81	0,14
'Ранний из Созополя' / 'Ranniy is Sozopoliya'	384±10	608±12	1376±37	512±13	992	1,94	0,72	3,58	0,23
'Франциана Биела' / 'Franciana Biela'	448±13	880±14	1792±28	608±11	1344	2,21	0,75	4,00	0,32

Обезвоживание листьев изучаемых сортов инжира в указанный период способствовало увеличению уровня стационарной флуоресценции, и было наиболее ярко выражено у сортов 'Июльский' и 'Поморийский 6'. В условиях искусственной засухи количество реакционных центров с невозстановленным акцептором значительно возросло у сортов 'Ранний из Созополя', 'Июльский' и 'Сабруция Розовая'. При этом максимальная фотосинтетическая активность ФС2 изменилась слабо. Выявленные изменения в целом оказали значительное влияние на индекс жизнеспособности у сортов 'Франциана Биела', 'Сабруция Розовая', 'Владимирска Крупна' и 'Поморийский 6' - его значение достигло критической границы. Существенные отличия, в сравнении с предыдущим экспериментом, в реакции сортов инжира на 3-х часовое обезвоживание выявлены при анализе параметров ИФХ после восстановления водообеспеченности листьев. В частности, у всех изучаемых сортов продолжилось падение уровня максимальной и вариабельной флуоресценции. При этом эффективность световой фазы фотосинтеза на уровне контроля сохранилась только у генотипов 'Июльский' и 'Ранний из Созополя'. Анализ изменений индекса жизнеспособности показал наличие необратимых нарушений в работе фотосинтетического аппарата у сортов 'Сабруция Розовая', 'Владимирска Крупна', 'Поморийский 6' и 'Франциана Биела'.

Заключение

Результаты оценки засухоустойчивости сортов инжира различного происхождения в полевых и контролируемых условиях позволили сделать вывод об относительно высокой устойчивости к гидротермическому стрессу в летний период на ЮБК у сорта Сабруция Розовая. Низкой степенью резистентности к обезвоживанию характеризуются сорта Владимирска Крупна, 'Поморийский 6' и 'Франциана Биела'. Установлено, что со второй декады августа устойчивость к обезвоживанию снижалась у всех изучаемых генотипов, что может быть связано с длительным действием высоких температур на фоне недостаточной водообеспеченности и возросшей нагрузкой на листовую аппарат, сопряжённой с началом созревания плодов.

Анализ параметров ИФХ после 3-х часового увядания показал, что в условиях засухи у сортов инжира снижаются эффективность световой фазы фотосинтеза, доля хлорофилла, принимающего участие в передаче энергии от ССК к реакционным центрам, и усиливается нефотохимическое тушение. В июле наиболее выраженные нарушения в работе фотосинтетического аппарата были выявлены у сортов с низкой водоудерживающей способностью – 'Владимирска Крупна', 'Поморийский 6' и 'Франциана Биела'. Однако, эти изменения были обратимыми у большинства сортов, поскольку индекс жизнеспособности находился в границах нормы витальности. Исключение составил сорт Поморийский 6, у которого значение Fv/Fst оказалось на пределе нормы. При восстановлении водообеспеченности листьев нормализация фотосинтетической активности отмечена у сортов Сабруция Розовая и 'Июльский'. У сортов Владимирска Крупна, 'Поморийский 6' и 'Ранний из Созополя' после восстановления водного статуса листьев наблюдалось дальнейшее снижение вариабельной флуоресценции и фотохимической активности ФС2, что свидетельствует о сохранении стрессового состояния у этих сортов и высокой чувствительности их фотосинтетического аппарата к обезвоживанию.

В период массового созревания плодов (вторая декада августа) на фоне снижения водоудерживающих сил и, соответственно, засухоустойчивости была получена иная картина влияния 3-х часового обезвоживания на процессы ИФХ. Выявлено, что у сортов Франциана Биела, 'Владимирска Крупна' и 'Поморийский 6', а также засухоустойчивого 'Сабруция Розовая' изменения параметров ИФХ достигли критических значений, что особенно ярко проявилось в увеличении количества реакционных центров с невосстановленным акцептором. Анализ индекса жизнеспособности у изучаемых сортов после восстановления водообеспеченности листьев показал, что в данном случае изменения в работе фотосинтетического аппарата были летальными у 'Сабруция Розовой', 'Владимирска Крупна', 'Поморийского 6' и 'Франциана Биела'.

Таким образом, можно заключить, что потеря воды тканями листьев инжира в пределах 20-30% в период массового созревания плодов соответствует уровню сублетального водного дефицита, и приводит к необратимым нарушениям в работе фотосинтетического аппарата, что в дальнейшем может негативно отразиться на подготовке растений к переходу в состояние покоя. Использование метода определения изменений параметров ИФХ под влиянием засухи позволяет выявить критический и летальный уровни обезвоживания листьев инжира до проявления визуальных повреждений тканей листа.

Благодарности

Исследования проведены в рамках Госзадания № 0829-2019-0020 и № 0829-2015-0015

Литература / References

Атлас сортов плодовых культур Никитского ботанического Сада / Под. ред. Ю.В. Плугатаря. Симферополь: ИТ “Ариал”. 2018. 318 с.

[Atlas of fruit crops cultivars in the Nikita Botanical Gardens / Under. ed. Yu.V. Plugatar. Simferopol: IT "Arial". 2018. 318 p.]

Гольцев В.Н., Каладжи М.Х., Кузманова М.А., Аллахвердиев С.И. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла а – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений. М. – Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2014. 220 с.

[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. – 220 c.]

Физиологические и биофизические методы в селекции плодовых культур. Методические рекомендации / под ред. А.И. Лищука. М., 1991. 67 с.

[Physiological and biophysical methods in fruit crops breeding. Guidelines / ed. A.I. Lishchuk. M., 1991. 67 p.]

Longenberger P.S., Smith C.W., Duke S.E., McMichael B.L. Evaluation of chlorophyll fluorescence as a tool for the identification of drought tolerance in upland cotton // *Euphytica*. 2009. № 166. P. 25–33. DOI 10.1007/s10681-008-9820-4

Oukarroum A., Madidi S.E., Schansker G., Strasser R.J. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and rewatering // *Environmental and Experimental Botany*. 2007. V. 60. P. 438–446. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2007.01.002

Pavlovic I., Petrík I., Tarkowská D., Lepeduš H., Vujić Bok V., Radic S., Novák O., Salopek-Sondi B. Correlations between Phytohormones and Drought Tolerance in Selected *Brassica* Crops: Chinese Cabbage, White Cabbage and Kale // *International Journal of Molecular Sciences*. 2018. V. 19(2286). P. 2-23. DOI:10.3390/ijms19102866

Romanov V.A., Galelyuka I.B., Sarakhan Ie.V. Portable fluorometer Floratest and specifics of its application // *Sensor Electronics and Microsystem Technol.* 2010. V. 1 (7). № 3. P. 39-44.

Stirbet A., Govindjee J. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll *a* fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. 2011. V.104. P. 236-343. DOI: 10.1007/978-1-4939-7786-46

Zhibo W., Guofang L., Hanqing S., Li M., Yanping G., Zhengyang Z., Hua G., Lixin M. Effects of drought stress on photosynthesis and photosynthetic electron transport chain in young apple tree leaves // *Biology Open*. 2018. V. 7. P.1-9 DOI:10.1242/bio.035279

Wójcik-Jagła M., Marcin R., Tyrka M., Kos J., Cielniak., Crissy K., Muda K. Comparative QTL analysis of early short-time drought tolerance in Polish fodder and malting spring barleys // *Theor Appl Genet*. 2013. V. 126. P. 3021–3034. DOI 10.1007/s00122-013-2190-x

Yin C.Y., Berninger F., Li C.Y. Photosynthetic responses of *Populus przewalski* subjected to drought stress // *Photosynthetica*. 2006. V. 44. P. 62–68. DOI: 10.1007/s11099-005-0159-y

Статья поступила в редакцию 04.10.2019 г.

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. № 2(151). P. 109-119.

The results of field and laboratory studies of drought tolerance in some *Ficus carica* cultivars of various origins are presented. It has been found out that under the conditions of the Southern Coast of the Crimea, the cultivar Sabrutsiya Rozovaya is characterized by high drought tolerance. Low resistance to dehydration was noted in the cultivars Vladimirskaya Krupnaya, Pomoriyskiy 6, Franziana Biella. It was revealed that in August, a decrease in water holding capacity occurs in all the studied cultivars. Using Chlorophyll Fluorescence Induction (CFI) method, an integrated assessment of the photosynthetic apparatus in the leaves of *Ficus carica* cultivars under conditions of simulated wilting is given. It has been demonstrated that drought is the cause of decrease in the photosynthesis light phase efficiency, the part of chlorophyll involved in the transfer of energy from light harvesting antenna complexes to reaction centers and the enhancement of non-photochemical photo quenching. A resumption of photosynthetic activity was observed with the normalization of leaf water supply in the resistant cultivar Sabrutsiya Rozovaya and the medium-resistant cultivar Iyulskiy. In the cultivars characterized with low drought tolerance, Vladimirskaya Krupnaya, Pomoriyskiy 6 and Ranniy iz Sozopol, the resumption of the water content in leaves was followed by a decrease in the variable fluorescence and photochemical activity of PS 2, which indicates further stress development in these cultivars and high sensitivity of their photosynthetic apparatus to dehydration.

During the fruit ripening, on the background of water holding capacity decrease, water deficit in leaf tissues within 20–25% results in irreversible disturbances in the photosynthetic apparatus activity in *Ficus carica* cultivars that is proved by a decrease in the viability index below the vitality norm and may adversely affect the preparation of plants for transition to a state of rest.

Keywords: *Ficus carica*; drought tolerance; water holding capacity; photosynthesis; chlorophyll fluorescence induction