

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ

УДК 631.432:582.734.6

**ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
PRUNUS ARMENIACA L. В УСЛОВИЯХ ВОДНОГО СТРЕССА****Татьяна Борисовна Губанова, Руслана Адольфовна Пилькевич,
Иван Николаевич Палий, Анфиса Евгеньевна Палий**

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр,
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, спуск Никитский, 52
E-mail: gubanova-65@list.ru

Представлены результаты исследований, параметров водного режима, активности окислительно-восстановительных ферментов, концентрации пролина и состояния фотосинтетического аппарата у сортов абрикоса в связи с их засухоустойчивостью. Установлено, что сорта Nagycorosi Ogias и Казачок обладают высокой степенью устойчивости к засухе. Сорт Крымский Амур характеризуется стабильно низкой засухоустойчивостью. У всех сортов отмечено возрастание концентрации пролина в листьях в процессе увядания, и снижение – при восстановлении водоснабжения. Изменение полифенолоксидазной активности носили сортоспецифичный характер. В период максимальной вероятности наступления засухи на ЮБК (июль-август), в процессе обезвоживания активность пероксидазы возрастала у устойчивых сортов, а у слабостойкого сорта Казачок и сорта с лабильной устойчивостью Хурмаи – снижалась.

Установлено, что развитие водного дефицита было причиной обратимого снижения максимальной и вариабельной флуоресценции у сортов Хурмаи и Nagycorosi Ogias. У сорта с низкой устойчивостью в процессе восстановления тургесценции была зафиксирована необратимая инактивация фотосинтеза. Сделан вывод о возможности использования метода ИФХ для объективной диагностики засухоустойчивости абрикоса в условиях ЮБК.

Ключевые слова: *Prunus armeniaca* L.; засухоустойчивость; водный режим; активность ферментов; пролин; фотосинтез

Введение

Влияние засухи на состояние растений затрагивает все аспекты их жизнедеятельности. В настоящее время актуальность этой проблемы значительно возросла в связи с аридизацией климата в ряде южных регионов и дефицитом водных ресурсов (Ефимов, Володин и др., 2015). В этом отношении исследование устойчивости многолетних видов растений (в частности, плодовых культур) к недостаточному водоснабжению чрезвычайно важно, поскольку влияет на процессы формирования генеративных структур и следовательно – на качество и количество урожая (Воробейков, Бредихин, 2015). Для получения объективной информации как о степени развития стресса у растения, так и его резистентности к действию неблагоприятных факторов необходимы комплексные исследования различных аспектов жизнедеятельности. В научной литературе имеются данные о негативном влиянии засухи на пигментный состав листьев и состояние фотосинтетического аппарата яблони, связи концентрации пролина в листьях с её засухоустойчивостью (Пимкин 2011; Bassett, 2013). В ряде работ установлена связь между активностью окислительно-восстановительных ферментов, концентрацией низкомолекулярных биологически активных веществ и устойчивостью многолетних растений к абиотическим стрессорам (Pessarakli, Haghghi, et all. 2015; Perez-Sarmiento, Miras-Avalos, et all., 2016). Метод индукции флуоресценции хлорофилла также используется для быстрой оценки состояния фотосинтетического аппарата растений при действии стрессовых факторов различной природы (Strasser, Tsimilli-Michael, et all., 2010). Однако, анализ

литературных источников показал, что культура абрикоса в рамках физиолого-биохимических механизмов засухоустойчивости изучена недостаточно. Имеется небольшое количество работ, посвящённых этой проблеме (Gorina, Mesiats, 2019; Палий, Пилькевич, 2019). В связи с этим в течение 3-х лет нами были проведены исследования параметров водного режима листьев некоторых сортов абрикоса с целью выявления взаимосвязи физиолого-биохимических параметров листьев абрикоса со степенью их засухоустойчивости.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследований были выбраны сорта абрикоса (*Prunus armeniaca* L.) местной и иностранной селекции, произрастающие в коллекции Никитского ботанического сада: 'Nagycorosi Orias', 'Казачок', 'Хурмаи', 'Крымский Амур'. Все деревья находились в стадии полного плодоношения. Особенности водного режима (водоудерживающую и восстановительную способности, реальный водный дефицит) анализировали в течение летних сезонов 2017-2019 гг. согласно методическим рекомендациям М.Д. Кушнirenко (1967) и А.И. Лищука (1991). Для изучения влияния глубокого обезвоживания на физиолого-биохимические параметры была проведена серия экспериментов по контролируемому увяданию листьев в течение 15 часов (потеря воды в пределах 25-30%), с последующим восстановлением водоснабжения. Перед началом обезвоживания листья исследуемых сортов подвергали полному насыщению водой в течение 12 часов. Биохимические параметры определяли в листьях при следующих условиях: 1. Полевая обводнёность; 2. Полное обводнение; 3. Увядание в течение 15 часов; 4. Восстановление тургора тканей. Эксперименты проводили в начале летнего сезона (1-декада мая), в период максимальной вероятности наступления суховеино-засушливой погоды (3 декада июля-1 декада августа), и в конце летнего сезона (2 декада сентября).

Таблица 1

Метеорологические характеристики летних сезонов 2017-2019 гг.

Table 1

Meteorological characteristics of summer seasons 2017-2019

Годы /Years	Месяцы /Months	Температура, °C Temperature, °C				Количество осадков, мм. Precipitation, mm	
		t _{mean}	t _{max}	t _{min}	t _{norm}	Sum	Climate norm
2017	Май/May	15.8	27.0	7.0	15.4	21.2	33.0
	июнь / June	20.9	27.6	12.5	19.9	45.7	42.0
	Июль / July	23.9	33.0	19.4	22.8	0.6	31.0
	Август / August	26.3	37.0	14.9	22.6	7.8	31.0
	Сентябрь / September	21.0	33.4	10.6	18.4	58.4	51.0
2018	Май/May	18.8	28.7	10.0	15.4	45.3	33.0
	июнь / June	22.8	31.0	13.1	19.9	6.7	42.0
	Июль / July	24.6	33.2	17.1	22.8	53.4	31.0
	Август / August	26.6	35.5	20.3	22.6	2.3	31.0
	Сентябрь / September	20.4	31.0	8.5	18.4	83	51.0
2019	Май/May	17.2	28.0	7.7	15.4	0.9	33.0
	июнь / June	24.8	34.7	20.0	19.9	72.5	42.0
	Июль / July	23.2	32.7	15.0	22.8	21.3	31.0
	Август / August	24.9	36.8	20.5	22.6	22.3	31.0
	Сентябрь / September	19.9	30.6	9.2	18.4	51.2	51.0

По данным агрометеостанции «Никитский сад», погодные условия летних сезонов 2017 и 2018 гг. были типичными для ЮБК, а в 2019 отмечено наступление

засухи в начале лета, при этом кратковременные ливни (июнь и июль) не способствовали необходимому накоплению влаги в почве (табл. 1).

Содержание пролина анализировали по модифицированной методике Чинарда с использованием нингидринового реактива (Андрющенко, Саянова, и др., 1981). Активность пероксидазы (КФ 1.11.1.7) определяли колориметрически по скорости реакции окисления бензидина (Ермаков, 1987), полифенолоксидазы (КФ 1.14.18.1) – в присутствии пирокатехина и *n*-фенилендиамина (Воскресенская, Алябышева, и др., 2006), с использованием спектрофотометра Evolution 220 UV/VIS. Интенсивность флуоресценции хлорофилла (ИФХ) измеряли с помощью портативного хронофлуориметра «Флоратест» (Romanov, Galelyuka, 2010). Использовали следующие параметры ИФХ: F_0 – базовый уровень флуоресценции; F_{pl} – уровень флуоресценции в момент достижения ее временного замедления; F_m – максимальное значение флуоресценции; F_{st} – стационарный уровень флуоресценции. А также расчетные параметры флуоресценции: $F_v = F_m - F_0$ - вариабельная флуоресценция; $(F_m - F_{st})/F_{st}$ – характеристика тепловой диссипации энергии возбужденных молекул хлорофилла; F_v/F_{st} – коэффициент спада флуоресценции (индекс жизнеспособности); F_v/F_m – эффективность световой фазы фотосинтеза; $(F_{pl} - F_0)/F_v$ – количество невосстановленных Q_a в реакционных центрах ФС II; F_v/F_0 - соотношение констант скоростей реакции фотохимической и нефотохимической дезактивации возбуждения в ФС II. Все эксперименты были проведены в 3-х кратной аналитической и биологической повторностях. Для получения достоверных результатов опыты повторяли дважды. Для статистической обработки использовали программу MS Excel 2007. Достоверность различий между вариантами оценивали по *t*-критерию Стьюдента при 5% уровне значимости. В таблицах и на графиках представлены средние значения определений и их стандартные ошибки.

Результаты и обсуждение

Изучение параметров водного режима сортов абрикоса в связи со способностью адаптироваться к дефициту влаги летнего периода на ЮБК проводились на протяжении 2017-2019 гг.

Содержание общей воды в тканях листьев исследуемых растений в мае-июне 2017-2018 гг. варьировало в пределах 64-70%, что составляло от 85,0 до 92,0% полной влагоёмкости. В июле обводнённость листьев снижалась в среднем до 58,5-65,5% (78,0-95,0% оптимального насыщения), в августе происходило уменьшение количества влаги до 57,0-64,0%. В течение летних сезонов наблюдалось нарастание водного дефицита вследствие усиления действия засушливых факторов. Относительно пониженным водным дефицитом в период вегетации отличались ткани сортов 'Nagycorosi Orias' и 'Хурмаи'. Наиболее высоких показателей уровень дефицита влаги достигал к середине августа в тканях листьев сортов 'Крымский Амур' (свыше 30,0%) и 'Казачок' (28,5%) (табл. 2).

Следует отметить, что август 2017-2018 гг. характеризовался повышенным температурным фоном, а максимальные дневные температуры воздуха значительно превысили климатическую норму. В процессе искусственного увядания во время наибольшего проявления засухи выявлено, что сравнительно быстрая потеря воды и невысокий уровень восстановления тургора тканей после обезвоживания характерны для листьев сорта 'Крымский Амур'. Листья 'Nagycorosi Orias' демонстрировали самые высокие водоудерживающие силы, и способность к полному восстановлению тургора даже после потери 50-52% влаги.

Вероятно, стратегия экономного расходования влаги листьями этого сорта позволяет избегать резкого обезвоживания тканей и образования необратимых повреждений.

Таблица 2
Водоудерживающая и репарационная способность листьев сортов абрикоса (начало летнего сезона)

Table 2

Water retaining ability and reparative capacity of leaves of apricot cultivars (beginning of the summer season)

Сорт / Cultivar	Содержание воды в листьях, % от сырой массы / Water content in leaves, % of wet weight	Полное обводнение, % от сырой массы / Full watering, % of wet weight	Водный дефицит в листьях, % / Water deficiency in leaves, %	Утрачено воды в процессе увядания, % / Lost water in the process of withering, %		Листья, восстан. тургор, % / Leaves that restored turgor, %	Потеря воды через 20 час, % / Water loss after 20 hours	Листья, восстан. тургор, % / Leaves that restored turgor, %
				3 часа / 3 hour	8 часов / 8 hours			
Май 2017-2018 гг., усреднённые показатели / May 2017-2018, averaged data								
Nagycorosi Orias	64,1±1,1	69,7±1,5	13,8	10,0±0,6	14,1±0,8	100	30,5± 1,2	100
Казачок/ Kazachok	64,6±1,2	71,7±1,4	15,0	15,8±1,1	22,0±1,0	100	40,7± 1,3	90
Крымский Амур / Krymsky Amur	66,5±1,9	74,0±2,6	11,4	16,1±1,3	23,8±1,7	86	50,3± 2,6	50
Хурмаи / Khurmai	69,6±1,3	79,7±1,7	9,2	14,4±0,9	23,2±1,2	95	3,6±1,5	88
Май 2019 г., усреднённые показатели / May 2019, averaged data								
Nagycorosi Orias	71,3±1,1	73,8±0,9	8,3	9,2±0,7	16,3±1,0	98	25,3± 1,1	55
Казачок/ Kazachok	71,9±0,6	72,9±1,0	11,4	9,4±0,9	16,0±1,2	80	42,7± 1,8	30
Крымский Амур / Krymsky Amur	73,9±1,3	76,1±2,2	10,0	11,0±1,1	18,7±1,5	44	43,9± 2,2	16
Хурмаи / Khurmai	75,5±1,5	78,1±1,7	6,5	6,2±1,0	14,0±1,2	87,5	34,2± 1,6	20

После глубокого обезвоживания (утрата 30-35% влаги) репарация площади листовой поверхности в рамках сублетального водного дефицита (не менее 95%) осуществлялась у сорта 'Казачок'. Для остальных исследуемых генотипов такой уровень обезвоживания часто становился критическим и даже летальным, что проявлялось в развитии инфильтрационных пятен, занимавших более 60% поверхности листа. У листьев 'Хурмаи' в течение 2017-2018 гг. показатели параметров водного режима варьировали, что позволило сделать вывод о лабильной устойчивости этого сорта к засухе. Потеря 30-35% влаги листьями не приводила к повреждениям листовых пластинок, и репарационные процессы осуществлялись на достаточно высоком уровне. После обезвоживания до 40% восстанавливалось не более 80% тканей.

Несмотря на то, что начало летнего сезона (май) 2019 г. характеризовалось нетипичными погодными условиями, показатели обводнённости тканей листьев абрикоса были максимально близки к оптимальным (96-99% от полного насыщения),

что на 9-10% выше значений в этом месяце за два предыдущих года. Дефицит влаги в листьях варьировал в пределах 6,5-10,5%, и был меньше показателей 2017-2018 гг.: на 1,5-3,0% у менее стойких генотипов, и на 5,5-7,0% у сортов, обладающих повышенной устойчивостью (табл. 3).

Таблица 3
Водоудерживающая и репарационная способность листьев сортов абрикоса (июнь 2019 г.)

Table 3

Water retaining ability and reparative capacity of leaves of apricot cultivars (June 2019)

Сорт / Cultivar	Содержание воды в листьях, % от сырой массы / Water content in leaves, % of wet weight	Полное обводнение , % от сырой массы / Full watering, % of wet weight	Водный дефицит в листьях, % / Water deficiency in leaves, %	Утрачено воды в процессе увядания, % / Lost water in the process of withering, %			Листья, восстан. тургор, % / Leaves that restored turgor, %	Потеря воды через 15 час, % / Water loss after 15 hours	Листья, восстан. тургор, % / Leaves that restored turgor, %
				3 часа / 3 hour	6 часов / 6 hours	9 часов / 9 hours			
Nagycorosi Orias	65,3±0,8	69,4±1,4	19,5	8,8±0,5	17,0±1,0	20,2±1,5	99-100	30,6±1,1	80
Казачок / Kazachok	65,4±1,5	71,2±1,8	24,0	11,5±0,8	22,5±1,1	26,4±1,3	85-90	36,5±1,2	50
Крымский Амур / Krymsky Amur	63,2±1,7	69,3±2,3	24,7	9,8±1,2	21,3±1,6	27,0±2,1	32	41,9±1,9	15
Хурмаи / Khurmai	66,2±1,2	71,8±2,0	18,6	6,0±0,9	14,2±1,2	20,2±1,4	90-92	30,3±1,4	35-40

Искусственное увядание в течение 8 часов привело к потере воды от 14% ('Хурмаи') до 19% ('Крымский Амур'), но уровень восстановленного листьями тургора также оказался значительно ниже значений прошлых лет. Сорт Хурмаи показал удовлетворительные восстановительные возможности – 87,5%, и только у 'Nagycorosi Orias' утрата 16,0% воды не превысила границу сублетального водного дефицита. В июне, на фоне необычно жаркой для этого месяца погоды содержание общей воды в листьях уменьшилось на 6,5-10%. Сравнительно больше влаги содержалось в тканях устойчивых сортов Nagycorosi Orias и Казачок, наиболее низкой обводненность была у слабо устойчивого сорта Крымский Амур. Уровень водного дефицита в тканях возрос в 2-3 раза, приближаясь к показателям, более характерным для конца июля-начала августа. Спустя 9 часов увядания листьями было утрачено от 18 до 27% влаги, что не является типичным для этого месяца. Последующее восстановление тургора показало высокую репарацию, с минимальными повреждениями листьев только у сорта Nagycorosi Orias. Не восстановился тургор у 'Крымского Амура', остальные сорта сумели репарировать 85-92% площади листовой поверхности (табл. 4).

Обезвоживание, продлившееся 15 часов, завершилось гибелью подавляющего количества тканей листьев сортов Хурмаи, Казачок, и только самый засухоустойчивый 'Nagycorosi Orias' восстановил тургор на уровне 80-85%. Следует отметить, что за годы изучения такой быстрой потери влаги и нехарактерно низкой репарации в этом летнем месяце у исследуемых генотипов не наблюдалось. В июле содержание воды в листьях составляло 88,0-95,5% от полной обводненности. Дефицит влаги незначительно уменьшился у 'Крымского Амура' и 'Хурмаи' (на 5-6%), у сортов Nagycorosi Orias и Казачок показатели оставались практически на прежнем уровне. Как и ранее, наименьшим водным дефицитом выделялся сорт Хурмаи.

У ослабленных непривычно жаркими погодными условиями мая-июня растений абрикоса потеря влаги происходила интенсивнее, что привело практически к полной гибели листьев сортов Крымский Амур и Хурмаи через 9 часов увядания, а потенциально устойчивые 'Nagycorosi Orias' и 'Казачок' смогли восстановить только 70-80% площади листовой поверхности. Сорта Крымский Амур и Казачок при различном водном дефиците в листьях показали схожую динамику отдачи влаги, однако после утраты одинакового её количества степень репарации их тканей существенно отличалась.

Таблица 4

Водоудерживающая и репарационная способность листьев абрикоса (август 2018-2019 гг.)

Table 4

Water retaining ability and reparative capacity of leaves of apricot cultivars (August 2018-2019)

Сорт / Cultivar	Содержание воды в листьях, % от сырой массы / Water content in leaves, % of wet weight	Полное обвод- нение, % от сырой массы / Full watering, % of wet weight	Водный дефицит в листьях, % / Water deficiency in leaves, %	Потеря воды через 18 час, % / Water loss after 18 hours	Листья, восстан. тургор, % / Leaves that restored turgor, %	Период потери листьями 40% воды / Period of leaves losing 40% water	Листья, восстан. тургор, % / Leaves that restored turgor, %
август 2018 г. / August 2018							
Nagycorosi Orias	58,0±1,1	65,9±1,1	25,2	27,4±1,0	100	25 час 10 мин	100
Казачок / Kazachok	59,3±2,7	67,2±1,4	26,6	32,8±1,1	95	19 час 55 мин	90
Крымский Амур / Krymsky Amur	58,8±1,8	67,8±1,9	30,5	37,2±1,8	55	18 час 15 мин	50
Хурмаи / Khurmai	64,0±1,6	68,1±1,7	18,2	35,3±1,2	99.5	19 час 50 мин	80
август 2019 г. / August 2019							
Nagycorosi Orias	61,3±0,7	65,3±1,2	8,3	34,2±1,7	90	22 час 35 мин	80
Казачок / Kazachok	64,4±0,9	66,9±1,6	1,9	42,5±1,5	78	18 час 45 мин	75
Крымский Амур / Krymsky Amur	61,4±1,4	67,3±2,1	2,3	48,0±2,4	15	*	
Хурмаи / Khurmai	64,1±1,1	67,2±1,5	11,4	45,6±1,8	40	*	

*– исследования не проводились в связи с гибелью листа / research was not carried out due to the death of the leaf

В августе обводнённость листьев изучаемых сортов снизилась ещё на 5-9% (но не превышала 65%, как и в 2017-2018 гг.). Исключение составлял 'Казачок', в тканях которого содержание влаги не изменилось. Наименьший водный дефицит отмечен у 'Nagycorosi Orias', сравнительно повышенный – в листьях сорта Крымский Амур. Потеря тканями листьев влаги в количестве 19,0-24,5% не превысила границу сублетальности у стойких генотипов 'Казачок', 'Nagycorosi Orias'. Сорта Крымский

Амур, Хурмаи утратили 29,5 и 23,0%, показав соответственно низкий и средний уровень репарации.

После 18 часов увядания листья изучаемых растений утратили от 34% влаги ('Nagycorosi Orias') до 48% ('Крымский Амур'), тогда как в 2017-2018 гг. в этот же период за аналогичное время потери воды были меньшими в среднем на 8%. После регидратации высокая степень тургесцентности тканей наблюдалась только у 'Nagycorosi Orias' – 90% площади листовой поверхности, удовлетворительно восстановился 'Казачок' – 78%; а у сортов Крымский Амур и Хурмаи отмечалась гибель листьев. В рамках изучения физиолого-биохимических механизмов устойчивости к водному стрессу различных генотипов *P. armeniaca* определены биохимические параметры (содержание пролина, активность каталазы и пероксидазы) в течение летнего сезона на ЮБК (табл. 5). Выявлено, что содержание пролина и ферментативная активность в листьях абрикоса обусловлены сортовыми различиями и степенью их репарационной способности (табл. 5).

В начале летнего сезона (май) максимальными значениями активности пероксидазы в полевых условиях отличались: неустойчивый к засухе сорт Крымский Амур и лабильный 'Хурмаи', а минимальной – засухоустойчивый сорт 'Казачок'. В контролируемых условиях при полном обводнении листьев наблюдалась аналогичная картина.

Таблица 5

Биохимические параметры листьев сортов абрикоса (летний сезон 2019 г.)

Table 5

Biochemical parameters of leaves of apricot cultivars (summer season 2019)

Сорт /Cultivar	Вариант опыта / Experience Option	Активность пероксидазы, усл. ед/г·с / Peroxidase activity, c.u./g. sec	Активность полифенолоксидазы, усл. ед/г·с / Polyphenol oxidase activity, c.u./g. sec	Содержание пролина, мкг/г / Proline content / mcg/g
начало летнего сезона, май 2019 г. / beginning of the summer season, May 2019				
Nagycorosi Orias	1	0,50±0,02	0,117±0,003	72,76±2,18
	2	0,66±0,02	0,142±0,004	57,08±1,41
	3	0,70±0,03	0,141±0,004	406,6±12,10
	4	0,71±0,03	0,267±0,008	107,0±3,10
Крымский Амур / Krymsky Amur	1	0,83±0,03	0,217±0,006	64,20±1,86
	2	0,91±0,04	0,284±0,009	29,96±0,89
	3	1,49±0,05	0,285±0,009	552,9±16,6
	4	*	*	*
Казачок / Kazachok	1	0,25±0,01	0,251±0,007	85,60±2,56
	2	0,62±0,02	0,284±0,009	74,24±1,02
	3	0,62±0,02	0,167±0,005	556,4±16,4
	4	0,37±0,01	0,200±0,006	106,0±3,1
Хурмаи / Khurmai	1	0,83±0,03	0,251±0,007	64,20±1,92
	2	0,91±0,04	0,184±0,005	42,80±1,28
	3	0,99±0,04	0,250±0,007	410,8±12,3
	4	*	*	*
период максимальной вероятности наступления засушливо-засушливой погоды, июль 2019 г. / period of maximum probability of dry weather, July 2019				
Nagycorosi Orias	1	0,54±0,02	0,267±0,008	17,12±0,51
	2	0,58±0,02	0,251±0,008	62,80±1,28
	3	1,58±0,05	0,217±0,007	265,3±7,9
	4	1,16±0,03	0,267±0,008	162,6±4,8

Окончание таблицы 5

Крымский Амур / Krymsky Amur	1	1,08±0,03	0,434±0,013	47,08±1,41
	2	12,49±0,37	0,267±0,008	29,96±0,89
	3	10,00±0,28	0,484±0,014	239,6±7,1
	4	16,66±0,49	0,510±0,015	105,2±3,2
Казачок / Kazachok	1	0,79±0,02	0,367±0,010	75,68±0,77
	2	0,81±0,02	0,401±0,012	95,64±1,66
	3	1,74±0,05	0,284±0,008	363,8±10,9
	4	1,41±0,04	0,301±0,009	128,4±3,8
Хурмаи / Khurmai	1	1,24±0,03	0,401±0,012	47,08±1,41
	2	17,50±0,52	0,267±0,008	27,82±0,82
	3	15,00±0,42	0,501±0,015	188,3±5,6
	4	25,00±0,74	0,508±0,015	68,50±2,05
Окончание летнего сезона, сентябрь 2019 г. / End of the summer season, September 2019				
Nagycorosi Orias	1	0,54±0,02	0,067±0,002	62,10±0,96
	2	0,50±0,01	0,058±0,002	78,52±1,16
	3	0,46±0,01	0,033±0,001	239,68±7,19
	4	0,71±0,03	0,033±0,001	684,80±19,40
Крымский Амур / Krymsky Amur	1	1,75±0,05	0,251±0,008	39,96±0,90
	2	2,00±0,07	0,084±0,003	55,64±1,67
	3	2,33±0,08	0,142±0,005	291,04±8,73
	4	*	*	*
Казачок / Kazachok	1	0,50±0,01	0,150±0,005	48,4±0,85
	2	0,46±0,01	0,117±0,004	79,92±1,80
	3	0,92±0,04	0,067±0,002	346,68±10,25
	4	0,83±0,03	0,075±0,003	684,80±20,50
Хурмаи / Khurmai	1	1,75±0,06	0,250±0,008	77,04±2,31
	2	1,67±0,05	0,401±0,012	40,66±1,22
	3	2,92±0,09	0,434±0,013	385,2±11,56
	4	1,83±0,06	0,267±0,008	385,2±10,92

* – исследования не проводились в связи с гибелью листа / research was not carried out due to the death of the leaf

В процессе увядания происходил значительный рост активности фермента у сорта Крымский Амур, у остальных сортов активность оставалась неизменной. Потеря воды в пределах 30% была летальной для листьев сортов Крымский Амур и Хурмаи. В листьях сортов с высокой восстановительной способностью – 'Nagycorosi Orias' и 'Казачок' – активность пероксидазы либо оставалась неизменной ('Nagycorosi Orias'), либо снижалась ('Казачок').

Активность полифенолоксидазы при полном обводнении листьев возрастала относительно полевых условий для всех сортов, за исключением сорта Хурмаи. Последующее увядание сопровождалось снижением активности фермента в листьях сорта Казачок, ростом в листьях сорта Хурмаи, а у сортов 'Nagycorosi Orias' и 'Крымский Амур' она оставалась неизменной. Восстановление тургора приводило к увеличению полифенолоксидазной активности в листьях засухоустойчивых сортов. Содержание пролина снижалось у всех без исключения сортов при полном обводнении листьев, при увядании значительно (в 10-15 раз) возрастало, а при восстановлении тургора снижалось у засухоустойчивых сортов в 4-5 раз.

В период максимальной вероятности наступления суховеино-засушливой погоды (июль) при полном обводнении листьев активность пероксидазы у сорта с лабильной устойчивостью 'Хурмаи' и слабостойкого – 'Крымский Амур' значительно возрастала относительно полевых условий. На этапе обезвоживания листьев у засухоустойчивых сортов Nagycorosi Orias и Казачок активность фермента возрастала в

2-3 раза, а у сортов Хурмаи и Крымский Амур, наоборот, снижалась. Восстановление тургесцентности сопровождалось снижением активности пероксидазы у засухоустойчивых сортов, а у слабостойкого сорта Крымский Амур – ростом ферментативной активности. Пероксидазная активность у сорта Хурмаи в данных условиях также уменьшалась. Полифенолоксидазная активность изменялась разнонаправленно. При полном обводнении листьев активность данного фермента у сорта Казачок возрастала, оставалась неизменной у 'Nagycorosi Orias', и снижалась у сортов Крымский Амур и Хурмаи. В процессе увядания происходил рост активности в листьях сортов с невысокой устойчивостью, у засухоустойчивых активность снижалась. При восстановлении тургора наблюдалось увеличение активности полифенолоксидазы в листьях сортов Nagycorosi Orias, Крымский Амур и Казачок. В условиях нарастания гидротермического стресса при полном обводнении листьев содержание пролина снижалось у сортов Крымский Амур и Хурмаи, и возрастало у остальных сортов. Увядание сопровождалось увеличением концентрации пролина в 7-10 раз, а восстановление тургора – снижением его содержания в 1,5-3 раза у всех исследуемых сортов.

В сентябре значения активности пероксидазы в полевых условиях и при полном обводнении практически не отличались у сортов Nagycorosi Orias, Казачок и Хурмаи, а у неустойчивого к засухе сорта Крымский Амур активность фермента была выше на 25% в обводнённых листьях. На этапе увядания листьев активность пероксидазы росла, а при восстановлении тургора снижалась у сортов Казачок и Хурмаи. В листьях 'Nagycorosi Orias' происходили противоположные процессы. Полифенолоксидазная активность в конце летнего сезона снижалась на всех этапах эксперимента у засухоустойчивых сортов, и изменялась разнонаправленно у сортов Казачок и Хурмаи. Содержание пролина изменялось аналогично периоду максимальной вероятности наступления засухи, за исключением этапа восстановления тургора листьев. У засухоустойчивых сортов в это время наблюдался значительный рост концентрации данной аминокислоты.

Таким образом, нарастающее действие гидротермического стресса (середина и окончание летнего сезона) приводило к значительному увеличению активности пероксидазы как в полевых, так и в экспериментальных условиях у всех исследуемых сортов, за исключением засухоустойчивого сорта Nagycorosi Orias. Следует также отметить, что у сорта Казачок колебания активности данного фермента были менее выражены по сравнению с менее стойким 'Хурмаи' и неустойчивым сортом Крымский Амур. Полевая активность полифенолоксидазы возрастала в середине летнего сезона и снижалась в конце сезона у всех без исключения сортов. Аналогично активность фермента изменялась и при полном обводнении листьев. Значительные различия в изменении полифенолоксидазной активности отмечались при увядании листьев. Так, у засухоустойчивых сортов активность фермента либо оставалась неизменной, либо снижалась, тогда как у слабостойких сортов активность практически всегда возрастала, причём самый высокий рост активности данного фермента наблюдался в середине летнего сезона, т.е. в период максимальной вероятности наступления засухи. Содержание пролина в начале летнего сезона было в 2-3 раза выше, а воздействие гидротермического стресса в середине лета приводило к снижению уровня аминокислоты в полевых и экспериментальных условиях. Однако, в конце летнего сезона у засухоустойчивых сортов был выявлен значительный рост концентрации данной аминокислоты.

Анализ изменений параметров ИФХ у листьев сортов абрикоса в течение летнего сезона в связи с разной степенью водообеспеченности показал, что сорта имеют существенные различия в работе фотосинтетического аппарата – как в условиях

полного обводнения листьев, так и при их глубоком обезвоживании. Отмечено, что в конце летнего сезона у сорта Nagycorosi Orias происходило значительное увеличение уровня базовой флуоресценции (на 140%), а также уменьшение вариабельной – в среднем на 30%.

Наиболее значительные изменения в течение летнего сезона выявлены в соотношении F_v/F_0 , определяющего эффективность использования энергии возбуждения в ФС II. Максимальное снижение этого параметра к концу летнего сезона наблюдалось у сорта Nagycorosi Orias (на 65%), а у сорта Крымский Амур оставалось неизменным. В результате экспериментов по глубокому обезвоживанию листьев изучаемых сортов абрикоса в начале летнего сезона существенные изменения в характеристиках ИФХ были отмечены у засухоустойчивого сорта Nagycorosi Orias, и сорта с лабильной устойчивостью 'Хурмаи'. При этом индекс жизнеспособности у всех сортов оставался в пределах витальной нормы. Сорта Казачок и Крымский Амур характеризовались стабильной работой фотосинтетического аппарата. После снятия стрессового воздействия наблюдалась полная инактивация фотосинтетических процессов у сорта Крымский Амур, а у сорта Хурмаи отмечено значительное снижение вариабельной флуоресценции, относительной фотосинтетической активности и возрастание величины F_{st} . У устойчивого сорта Nagycorosi Orias в процессе восстановления тургесцентности наблюдалось возрастание базовой флуоресценции, что свидетельствует о увеличении трат при миграции энергии возбуждения по пигментной матрице, а также возрастание F_{pl} , вероятно, связанное с процессами реокисления первичного акцептора. Необходимо отметить, что большая часть параметров ИФХ у засухоустойчивых сортов Казачок и Nagycorosi Orias в данных условиях приблизились к контрольным значениям.

В результате серии аналогичных экспериментов в середине летнего сезона получена несколько иная картина. Выявлены более значительные изменения параметров ИФХ у всех изучаемых сортов, независимо от степени их засухоустойчивости (табл. 6). В процессе глубокого обезвоживания у всех сортов возрастал уровень базовой флуоресценции. Максимальное и минимальное изменение F_0 отмечено у устойчивых сортов: 'Nagycorosi Orias' – на 53% и 'Казачок' – на 13%, что, вероятно, связано с сортовыми особенностями, но не со степенью засухоустойчивости.

Таблица 6

Изменение параметров ИФХ листьев сортов абрикоса при различных условиях водообеспеченности
(летний сезон 2019 г.)

Table 6

Changes in the ICF parameters of leaves of apricot cultivar under different water supply conditions
(summer season 2019)

Начало летнего сезона, май 2019 г / Beginning of the summer season, May 2019										
Сорт / cultivar	F_0	F_{pl}	F_m	F_{st}	F_v	F_v/F_{st}	F_v/F_m	F_v/F_0	$(F_{pl}-F_0)/F_v$	$(F_m-F_{st})/F_{st}$
Контроль / Control										
Крымский Амур / Krymsky Amur	325±9	586±12	1456± 39	416±12	1131	2,71	0,78	3,48	0,23	2,5
Казачок/ Kazachok	309±8	581±10	1712± 44	421±11	1403	3,33	0,82	4,54	0,19	3,07
Nagycorosi Orias	165±6	501±9	1536± 45	474±14	1371	2,89	0,89	8,31	0,24	2,24
Хурмаи / Khurmaï	282±9	592±13	1477± 42	480±17	1195	2,49	0,81	4,24	0,23	2,08
Завядание 15 часов / Withering 15 hours										
Крымский Амур / Krymsky Amur	360±1 1	632±16	1512± 48	392±12	1155	2,94	0,76	3,21	0,23	2,86

[illegible]

Окончание таблицы 6

Казачок/ Kazachok	408±12	600±21	1048±3 8	336±12	640	1,90	0,61	1,56	0,30	2,12
Nagycorosi Orias	336±9	512±14	1568±4 2	496±11	1232	2,48	0,76	3,67	0,14	2,16
Хурмаи / Khurmaï	472±12	680±21	1016±3 5	576±23	544	0,94	0,53	1,15	0,38	0,76
Восстановление тургесцентности / Restoration of turgidity										
Крымский Амур / Krymsky Amur	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Казачок/ Kazachok	581±21	874±31	1290±4 4	544±27	709	1,30	0,54	1,22	0,41	1,37
Nagycorosi Orias	416±24	568±36	1368±4 9	424±22	952	2,24	0,69	2,28	0,15	2,23
Хурмаи / Khurmaï	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

* – исследования не проводились в связи с гибелью листа / research was not carried out due to the death of the leaf

Однако, в целом у засухоустойчивых сортов Казачок и Nagycorosi Orias изменения параметров ИФХ были менее критичными по сравнению с сортами Крымский Амур и Хурмаи. У сорта с высокой чувствительностью к обезвоживанию 'Крымский Амур' отмечено чрезвычайное возрастание $(F_{pl}-F_0)/F_v$ (на 214%), что свидетельствует о глубоких нарушениях процессов восстановления Q_a в реакционных центрах ФС II. После восстановления тургесцентности при проведении экспериментов в середине летнего сезона формы кривых ИФХ и её характеристики свидетельствовали о необратимости выявленных изменений в листьях сортов абрикоса.

Было установлено, что конце летнего сезона длительное обезвоживание вызывало разрушение ФС II у сортов Крымский Амур и Хурмаи. Это подтверждается крайне низкими значениями F_v/F_{st} и $(F_m-F_{st})/F_{st}$, а также соотношения F_v/F_0 , связанного с состоянием кислород-выделяющего комплекса.

В процессе восстановления водоснабжения практически полностью нормализовалась работа фотосинтетического аппарата у сорта Nagycorosi Orias – большая часть параметров ИФХ приблизилась к контрольным значениям. У сорта Казачок индекс жизнеспособности был близок к нижней границе нормы витальности, а также наблюдалось возрастание уровня стационарной флюоресценции и параметра $(F_{pl}-F_0)/F_v$, определяющего количество невосстановленных Q_a в реакционных центрах ФС II. Выявленные изменения характеристик ИФХ свидетельствуют о нарастании стрессового состояния у сорта Казачок после восстановления тургесцентности.

Заключение

Анализ результатов комплексных исследований степени засухоустойчивости разных сортов *P. armeniaca* показал, что реакция сортов абрикоса на недостаток воды и последующее водоснабжение носит сортоспецифичный характер, и сопровождается изменениями в работе некоторых окислительно-восстановительных ферментов, концентрации пролина и фотосинтетического аппарата. С помощью традиционного метода определения параметров водного режима установлено, что степень засухоустойчивости может варьировать в соответствии с конкретными погодными условиями летнего сезона. В результате исследований выделен сорт, обладающий высокими водоудерживающими и репарационными характеристиками в условиях водного стресса на ЮБК – 'Nagycorosi Orias'. Листья сорта Казачок отличались сравнительно повышенным водным дефицитом, не демонстрировали высоких водоудерживающих сил, однако обладали повышенной репарационной способностью после глубокого увядания. Сорт Хурмаи характеризовался лабильной устойчивостью. Низкая стойкость к обезвоживанию и нестабильность показателей водного режима

была присуща сорту Крымский Амур, что согласуется с результатами исследований других авторов (Корзин, Горина, и др.). Показатели водного дефицита возрастают в периоды максимальной вероятности наступления засухи на ЮБК в 2-3 раза, достигая 28-30% у сортов Крымский Амур и Казачок. Эти сорта при существенных отличиях дефицита влаги в листьях, могут показывать практически идентичную динамику водоотдачи, однако, утратив равное количество воды за одинаковое время, восстановление тургора осуществляют на уровне 20 и 80% соответственно.

Детализация физиолого-биохимических процессов, протекающих в листьях исследуемых сортов как при глубоком обезвоживании, так и при восстановлении тургесцентности позволила выявить индивидуальные параметры реализации защитных механизмов и определить критические моменты развития стрессового состояния. Установлено, что засухоустойчивость сортов абрикоса связана с активностью пероксидазы и концентрацией пролина. У сортов с низкой устойчивостью воздействие стресса приводило к увеличению этих параметров, в то время как в листьях устойчивых сортов пероксидазная активность оставалась неизменной или снижалась, а уровень пролина оставались изменяться менее выражено. Кроме того, полученные данные показали, что сорт Хурмаи, характеристики водного режима которого в отдельные годы приближались к таковым у устойчивых сортов, по реакции фотосинтетического аппарата и изменению активности пероксидазы и концентрации пролина при развитии водного стресса ближе к сорту с низкой устойчивостью. Изменения полифенолоксидазной активности в большей степени являются сортоспецифичным ответом на стрессовое воздействие, однозначной зависимости активности полифенолоксидазы от степени устойчивости к гидротермическому стрессу изученных сортов абрикоса не выявлено.

При исследовании работы фотосинтетического аппарата у сортов абрикоса выявлено, в условиях контролируемого обезвоживания была выявлена связь нарушений в работе фотосинтетического аппарата со степенью устойчивости сортов к глубокому обезвоживанию, а также особенности их стресс-реакций с течением времени. В частности, в начале летнего сезона у устойчивых сортов наблюдалось возрастание диссипации энергии при ее передаче от ССК II, также снижение величин максимальной, вариабельной флуоресценции и F_v/F_0 . Выявленные изменения параметров ИФХ, свидетельствуют о нарастании стрессового состояния, и связаны с нарушениями в процессах реокисления акцепторов и возрастанием нефотохимических потерь энергии возбуждения (Basu, Sharma, 1998; Stirbet, Govindjee, 2011). В рамках использования метода ИФХ для диагностики засухоустойчивости абрикоса показана необходимость проведения серии экспериментов в течении вегетации, что согласуется с результатами ряда исследований по оценке стресс-устойчивости растений, в том числе и многолетних (Fracheboud, Leipner, et al., 2011; Нестеренко, Тихомиров, 2007). Установлено, что в конце летнего сезона обезвоживание листьев стало причиной как увеличения потерь энергии при её транспорте от ССК II к реакционным центрам, так и с возрастанием количества молекул хлорофилла, не имеющего функциональной связи с РЦ у всех сортов. Таким образом, развитие водного стресса в конце летнего сезона оказывает негативное влияние на состояние фотосинтетического аппарата сортов абрикоса, что в дальнейшем может отрицательно сказаться на подготовке растений к переходу в состояние покоя.

Литература

Андрющенко В.К., Саянова В.В., Жученко А.А. Модификация метода определения пролина для выявления засухоустойчивых форм *Lycopersicon Tourn* // Изв. АН МССР. 1981. № 4. С. 55-64.

[*Andryushchenko V.K., Sayanova V.V., Zhuchenko A.A.* Modification of the method for determining proline to identify drought-resistant forms of *Lycopersicon tournefortii* // *Izv. Academy of Sciences of the MSSR*, 1981. 4:55-64 (In Russian)]

Воробейков Г.А., Бредихин В.Н., Лебедев В.Н., Юргина В.С. Биология критического периода растений в условиях нарушения влажности почвы // *Известия РГПУ им. А.И. Герцена*. 2015. Т. 173. С. 109-121

[*Vorobeykov G.A., Bredikhin V.N., Lebedev V.N., Yurgina V.S.* Biology of the critical period of plants in conditions of disturbance of soil moisture // *Izvestia Russian State Pedagogical University named after. A.I. Herzen*, 2015. 173:109-121. (In Russian)]

Воскресенская О.Л., Алябьевская Е.А., Половникова М.Г. Большой практикум по биоэкологии. Ч.1. Йошкар-Ола. 2006. С 43-46.

[*Voskresenskaya O.L., Alyabyshcheva E.A., Polovnikova M.G.* Large workshop on bioecology. Part 1. Yoshkar-Ola. 2006. pp. 43-46. (In Russian)]

Ермаков А.И. Методы биохимического исследования растений. Ленинград: Колос, 1987. 456 с.

[*Ermakov A.I.* Methods of biochemical research of plants. Leningrad: Kolos, 1987. 456 p.

Ефимов В.В., Володин Е.М., Анисимов А.Е. Моделирование изменений климата в Черноморском регионе в XXI столетии // *Морской гидрофизический журнал*. 2015. № 2 (182). С. 3-14.

[*Efimov V.V., Volodin E.M., Anisimov A.E.* Modeling of climate change in the Black Sea region in the 21-st century // *Marine Hydrophysical Journal*. 2015. No. 2 (182):3-14.

Корзин В.В., Горина В.М., Ильницкий О.А., Одинцова В.А. Засухоустойчивость интродуцированных растений абрикоса (*Prunus armeniaca* L.) и её связь с толщиной листовой пластинки // *Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин*. 2008. № 2(8). С. 51-57.

[*Korzin V.V., Gorina V.M., Ilnitsky O.A., Odintsova V.A.* Drought resistance of introduced apricot plants (*Prunus armeniaca* L.) and its connection with the thickness of the leaf blade. 2008. 2(8):51-57 (In Russian)]

Кушниренко М.Д., Медведева Т.Н. Изменение пигментной системы листьев растений в зависимости от их водного режима // *Известия АН СССР*. 1967. № 9. С.69-81.

[*Kushnirenko M.D., Medvedeva T.N.* Changes in the pigment system of plant leaves depending on their water regime // *Izvestia of the USSR Academy of Sciences*, 1967. 9:69-81 (In Russian)]

Лищук А.И. Физиологические и биофизические методы в селекции плодовых культур: методические рекомендации. М., 1991. 58с.

[*Lishchuk A.I.* Physiological and biophysical methods in the selection of fruit crops: methodological recommendations. M., 1991. 58 p (In Russian)]

Нестеренко Т.В., Тихомиров А.А., Шихов В.Н. Индукция флуоресценции хлорофилла как оценка устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям // *Журнал общей биологии*. 2007. Т. 68. № 6. С.444-458.

[*Nesterenko T.V., Tikhomirov A.A., Shikhov V.N.* Induction of chlorophyll fluorescence as an assessment of plant resistance to adverse effects // *Journal of General Biology*, 2007. 68(6): 444-458 (In Russian)]

Палий И.Н., Пилькевич Р.А., Палий А.Е., Горина В.М. Сравнительная характеристика физиолого-биохимических показателей растений абрикоса в условиях летнего дефицита влаги на Южном берегу Крыма // *Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского Биология. Химия*. Том 5 (71). 2019. N 3. С. 65-75.

[*Paliy I.N., Pilkevich R.A., Paliy A.E., Gorina V.M.* Comparative characteristics of the physiological and biochemical parameters of apricot plants under conditions of summer

moisture deficiency on the southern coast of Crimea // Scientific notes of the Crimean Federal University named after V.I. Vernadsky Biology. Chemistry, 2019. 5(71),3:65-75 (In Russian)]

Пимкин М.Ю. Использование индуцированной хлорофилл флуоресценции для диагностики засухоустойчивости яблони // Плодоводство и ягодоводство России. 2011. Т. XXVIII. Ч. 2. С. 145-152.

[*Pimkin M.Yu.* Using chlorophyll-induced fluorescence to diagnose drought resistance of apple trees // Fruit growing and berry growing in Russia, 2011. Т. XXVIII(2):145-152.

Bassett C. L. Water Use and Drought Response in Cultivated and Wild Apples // Abiotic Stress – Plant Responses and Applications in Agriculture: Edited by K. Vahdati and C. Leslie. 2013. P. 249-262.

Basu P.S., Sharma A., Sukumaran N.P. Changes in net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in potato leaves induced by water stress // Photosynthetica. 1998. Vol. 35. P. 13-19.

Gorina V., Mesiats N., Korzin V., Ivashchenko Y. Studies of chlorophyll fluorescence intensity in apricot leaves during wilting processes // Acta Horticulturae. 2019. Т. 1242. С. 633.

Fracheboud Y., Leipner J. The application of chlorophyll fluorescence to study light, temperature, and drought stress // Practical applications of chlorophyll fluorescence in plant biology / Eds. DeEll J., Toivonen P.A. United States: Springer. 2003. P. 125-131.

Pessarakli M., Haghighi M., Sheibanirad A. Plant responses under environmental stress conditions. Advances in Plants & Agriculture Research, 2015. Vol. 2 (6). P. 276-294.

Romanov V.A., Galelyuka I.B., Sarakhan Ie.V. Portable fluorometer Floratest and specifics of its application // Sensor Electronics and Microsystem Technol. 2010. Vol. 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. Vol. 104. P. 236-248.

Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Qiang S., Goltsev V. Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis* // Biochim. Biophys. Acta. 2010. Vol. 1797. P. 1313-1320.

Статья поступила в редакцию: 23.05.2024 г.

Gubanova T.B., Pilkevich R.A., Paliy I.N., Paliy A.E. Physiological and biochemical features of *Prunus armeniaca* plants under the water stress // Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. 2024. Vol. 2 (171) P. 7-21

The results of the research on the water regime, redox enzymes activity, proline concentration and the state of the photosynthetic apparatus parameters in apricot cultivars in the connection with their drought resistance are presented. It has been revealed that the cultivars Nagycorosi Orias and Kazachok demonstrated a high degree of drought resistance. The cultivar “Krymsky Amur” was characterized by consistently low drought resistance. In all the studied cultivars, an increase in the proline concentration in leaves was observed during the wilting process, and a decrease was noted when the water supply was restored. Changes in polyphenoloxidase activity were cultivar-specific. During the period of maximum probability of drought on the Southern Coast of the Crimea (July-August), under the dehydration process, peroxidase activity increased in resistant cultivars, while in the low resistant cultivar “Kazachok” and the cultivar with labile resistance “Khurmai” it decreased.

It was found out that the development of water deficiency was the cause of a reversible decrease in the maximum and variable fluorescence in the cultivars “Khurmai” and “Nagycorosi Orias”. In the cultivar with low resistance, irreversible inactivation of photosynthesis was recorded during the restoration of turgidity. It was concluded that it is possible to use the chlorophyll fluorescence induction (CFI) method for objective diagnostics of apricot plants' drought resistance under the conditions of the Southern Coast of the Crimea.

Key words: *Prunus armeniaca* L.; drought resistance; water regime; enzyme activity; proline; photosynthesis.