

УДК 581: 576.5: 634.224

UDC 581: 576.5: 634.224

DOI 10.30679/2219-5335-2021-3-69-123-137

DOI 10.30679/2219-5335-2021-3-69-123-137

**ВОДНЫЙ ОБМЕН
И ПИГМЕНТНЫЙ СОСТАВ
ЛИСТЬЕВ ЯБЛОНИ
В СВЯЗИ С ЗАСУХОЙ**

**WATER METABOLISM
AND PIGMENTAL COMPLEX
OF APPLE LEAVES
IN CONNECTION WITH DROUGHT**

Ненько Наталия Ивановна
д-р с.-х. наук, профессор
главный научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений
e-mail: nenko.nataliya@yandex.ru

Nenko Nataliya Ivanovna
Dr. Sci. Agr., Professor
Chief Research Associate
of Plant Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: nenko.nataliya@yandex.ru

Киселева Галина Константиновна
канд. биол. наук
старший научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений
e-mail: galina-kiseleva-1960@mail.ru

Kiseleva Galina Konstantinovna
Cand. Biol. Sci.
Senior Research Associate
of Plant Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: galina-kiseleva-1960@mail.ru

Ульяновская Елена Владимировна
д-р с.-х. наук
зав. лабораторией сортоизучения
и селекции садовых культур
e-mail: ulyanovskaya_e@mail.ru

Ulyanovskaya Elena Vladimirovna
Dr. Sci. Agr.
Head of Laboratory of Variety study
and Breeding of Garden crops
e-mail: ulyanovskaya_e@mail.ru

Караваева Алла Витальевна
младший научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений
e-mail: alla.karavaeva.65@mail.ru

Karavaeva Alla Vitalevna,
Junior Research Associate
of Plant Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: alla.karavaeva.65@mail.ru

Схаляхо Татьяна Вячеславовна
младший научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений
e-mail: tShalyho@mail.ru

Skhalyaho Tatiana Vyacheslavovna
Junior Research Associate
of Plant Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: tShalyho@mail.ru

*Федеральное государственное
бюджетное научное учреждение
«Северо-Кавказский федеральный
научный центр садоводства,
виноградарства, виноделия»,
Краснодар, Россия*

*Federal State Budget
Scientific Institution
«North Caucasian Federal
Scientific Center of Horticulture,
Viticulture, Wine-making»,
Krasnodar, Russia*

В условиях меняющегося климата юга
России непредсказуемые колебания

In the conditions of the climate change
in southern Russia, unpredictable

метеорологических факторов негативно сказываются на адаптационной способности яблони к стрессам летнего периода. Параметры водного режима, пигментного комплекса, площади листовой пластинки служат надежными критериями засухоустойчивости растений. Цель настоящей работы – изучить особенности водного обмена, фотосинтетической деятельности яблони в условиях летнего периода, выделить наиболее засухоустойчивые сорта для возделывания в условиях Краснодарского края. Объектами исследований являлись сорта яблони различного эколого-географического происхождения: Интерпрайс, Флорина, Орфей, Айдаред, Лигол, Прикубанское. Физиолого-биохимическая адаптация сортов яблони к недостаточной водообеспеченности и повышенным температурам достигается за счет увеличения фракции связанной воды в общем содержании воды, увеличения доли каротиноидов в пигментном составе листа. Установлено, что к концу лета у всех изучаемых сортов происходило снижение оводненности в листовых тканях, причем в большей степени у сортов Айдаред, Лигол, Прикубанское – на 12,2-14,2 %. Сорта Орфей и Прикубанское выделились как наиболее засухоустойчивые с коэффициентом соотношения связанной и свободной форм воды 3,0 и 2,8 соответственно. Самые низкие показатели соотношения суммы хлорофиллов и каротиноидов (2,01-2,03) за счет увеличения доли каротиноидов, выполняющих защитную функцию, выявлены у сортов Флорина, Орфей, Прикубанское. Уменьшение площади листовой пластинки в ответной реакции на стресс наименее выражено у сортов Орфей, Айдаред, Прикубанское. Сорта яблони Орфей и Прикубанское проявили себя более адаптивными в сравнении с другими изучаемыми сортами в условиях летнего периода 2020 г. и рекомендуются для возделывания в Краснодарском крае.

fluctuations in meteorological factors negatively affect the adaptive capacity of the apple tree to the summer stresses. The parameters of the water regime, the pigmental complex, and the area of the leaf blade serve as reliable criteria for the drought resistance of plants. The aim of this work is to study the features of water metabolism, photosynthetic activity of apple trees in the summer period; to identify the most drought-resistant varieties for cultivation in the Krasnodar region. The objects of research were apple varieties of various ecological and geographical origin: Interprase, Florina, Orfey, Idared, Ligol, Prikubanskoe. Physiological and biochemical adaptation of apple varieties to deficit water supply and high temperatures is achieved by increasing the fraction of bound water in the total water content, increasing the proportion of carotenoids in the pigmental composition of the leaf. It was found that by the end of summer, all studied varieties had a decrease in water content in leaf tissues, and to a greater extent in varieties Idared, Ligol, Prikubanskoe – by 12.2-14.2%. The varieties Orfey and Prikubanskoe were distinguished as the most drought-resistant with the ratio of bound and free forms of water 3.0 and 2.8, respectively. The lowest indicators of the ratio of the chlorophylls sum and carotenoids (2.01-2.03) due to an increase in the proportion of carotenoids performing a protective function were found in the varieties Florina, Orfey, Prikubanskoe. The decrease in the area of the leaf blade in response to stress is the least shown in the varieties Orfey, Idared, Prikubanskoe. Apple varieties Orfey and Prikubanskoe proved to be more adaptive in comparison with other studied varieties in the summer of 2020 and are recommended for cultivation in the Krasnodar region.

Ключевые слова: ЯБЛОНЯ, АДАПТАЦИЯ, ЛЕТНИЙ ПЕРИОД, ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ, ЛИСТ, ВОДНЫЙ РЕЖИМ, ПИГМЕНТЫ

Key words: APPLE, ADAPTATION, SUMMER PERIOD, DROUGHT RESISTANCE, LEAF, WATER METABOLISM, PIGMENTS

Введение. Вопросы водного обмена и фотосинтетической деятельности в условиях засухи всегда вызывали большой интерес у исследователей плодовых растений, поскольку они напрямую связаны с продуктивностью и урожайностью. Засухоустойчивость и устойчивость к повышенным температурам летнего периода является важной составляющей адаптивного потенциала сорта. В условиях меняющегося климата юга России в результате увеличения напряженности абиотических стрессоров происходит изменение привычного для растений ритма роста и развития. Непредсказуемые колебания метеорологических факторов негативно сказываются на адаптационной способности регионального сортимента яблони к стрессам летнего периода [1, 2].

В связи с этим продолжается поиск сортов, сочетающих комплекс хозяйственно важных признаков с повышенной экологической пластичностью и высоким адаптационным потенциалом. В решении этой задачи большое значение имеют физиолого-биохимические исследования, целью которых является выявление и мониторинг наиболее значимых показателей, связанных с устойчивостью сортов к стрессорам летнего периода.

Параметры водного режима, пигментного комплекса служат надежными критериями засухоустойчивости растений [3-6]. Многочисленными исследованиями установлено, что засуха и высокие температуры подавляют рост и фотосинтез плодовых культур, в то время как достаточное водоснабжение поддерживает в норме водный потенциал листа, устьичную проводимость и скорость фотосинтеза [7-10].

По исследованиям З.В. Ожерельевой стабильная оводненность листьев яблони в летний период свидетельствует о большей засухоустойчи-

ности [11]. Содержание листовых пигментов использовали как маркеры засухоустойчивости у плодовых, ягодных, орехоплодных, декоративных культур и винограда [8-10, 12-15].

У устойчивых к засухе сортов яблони отмечен более высокий водный потенциал за счет удержания воды осмотически активными веществами, а также использования других механизмов [4, 7]. Имеются данные, что у устойчивых к засухе сортов яблони содержание хлорофилла в листьях оставалось стабильным в период водного стресса в сравнении с неустойчивыми [10].

Показано, что у листьев фундука в засушливых условиях на фоне повышенных температур уменьшалось содержание хлорофилла и увеличивалось количество каротиноидов в 2 раза [15]. Уменьшение площади листовой пластинки в ответной реакции на засуху отмечено у растений яблони, миндаля, смородины красной [1, 2, 4, 9, 14, 16].

В настоящее время показано, что в формировании устойчивости к засухе вовлечено множество генов, участвующих в метаболизме и сигналинге фитогормонов, осмолитов и антиоксидантов. Проанализированы транскрипционные факторы, которые участвуют в регуляции защитного ответа на засуху у яблони [17, 18].

Цель настоящей работы – изучить особенности водного обмена, фотосинтетической деятельности яблони в условиях летнего периода, выделить наиболее засухоустойчивые сорта для возделывания в условиях Краснодарского края.

Объекты и методы исследований. Исследования проводили на базе ЗАО ОПХ «Центральное», ЦКП «Приборно-аналитический», лаборатории физиологии и биохимии растений ФГБНУ СКФНЦСВВ, г. Краснодар. Объекты исследования – 6 сортов яблони:

- Интерпрайс – сорт зимнего срока созревания селекции США, высокозимостойкий, имеет иммунитет к парше, устойчивость к мучнистой росе. Выращивается на подвое М9, средняя масса плодов 200 г;

- Флорина – сорт зимнего срока созревания французской селекции, имеет периодичность плодоношения. Зимостойкость средняя, засухоустойчивость выше среднего, хороший иммунитет. На слаборослом подвое начинает плодоносить на 2-3 год, масса плодов 110-150 г;

- Орфей – сорт раннезимнего срока созревания селекции СКЗНИИСиВ (ныне СКФНЦСВВ). Засухоустойчивость высокая, имеет иммунитет к парше, устойчивость к мучнистой росе. Вступает в плодоношение на подвое М9 на 2 год роста привоя в питомнике, масса плодов 220 г;

- Айдаред – сорт зимнего срока созревания американской селекции. Зимостойкость средняя, засухоустойчивость высокая, не устойчив к парше. В плодоношение вступает на среднерослых подвоях на 5-6 год. Плодоношение регулярное. В наших исследованиях использовали в качестве контроля;

- Лигол – сорт зимнего срока созревания польской селекции, скороплодный, достаточно зимостойкий. Деревья, растущие на сильнорослых подвоях, показывают высокую морозостойкость, неплохую засухоустойчивость, средняя масса плодов 250 г;

- Прикубанское – сорт зимнего срока созревания селекции СКЗНИИСиВ (ныне СКФНЦСВВ). Засухоустойчивость высокая, морозоустойчивость выше средней, относительно устойчив к парше. В плодоношение вступает на 3-4 год. Плоды достигают массы 210-250 г.

Сорта Интерпрайс, Орфей, Флорина 2013 г. посадки на подвое СК 2 при схеме посадки 4 × 1,2. Сорта Айдаред, Лигол, Прикубанское 2010 г. посадки на подвое СК 4 при схеме посадки 4,5 × 0,9.

Для исследований ежемесячно в течение летнего вегетационного периода отбирали полностью сформированные листья с трех деревьев (со

средней части однолетних приростов) каждого сорта в 3-кратной биологической повторности. Каждая повторность состояла из 10 листьев. Показатели водного режима (оводненность листьев, содержание свободной и связанной форм воды) анализировали весовым методом согласно методике [19]. Содержание пигментов определяли в 85 % ацетоновой вытяжке спектрофотометрическим методом с использованием спектрофотометра Unico 2800 («United Products & Instruments», США) при $\lambda = 663, 644, 432$ нм (красный светофильтр) [20]. Статистический анализ проводили по Б.А. Доспехову [21]. Расчеты выполняли с использованием программного пакета Microsoft Excel 2010. Оценивали существенность разницы между анализируемым показателями на 95 % уровне достоверности ($НСР_{0,5}$), рассчитывали среднее арифметическое и стандартное отклонение.

Обсуждение результатов. В регионе проведения исследований стрессы летнего вегетационного периода обусловлены воздействием лимитирующих факторов среды – экстремально повышенных температур и низкой влагообеспеченностью. Среднемесячные температуры воздуха в июне составляли 22,9 °С, максимальная температура воздуха поднималась до +35 °С, минимальная опускалась до +10,5 °С.

Наиболее жарким был июль, когда среднемесячные температуры воздуха составляли 25,4 °С, максимальная температура воздуха поднималась до +38,4 °С, минимальная опускалась до +14,4 °С. В августе среднемесячные температуры воздуха составляли 23,8 °С, максимальная температура воздуха поднималась до +35,4 °С, минимальная опускалась до +11,8 °С. Наиболее засушливым был август, когда среднемесячное количество выпавших осадков составляло 10,7 мм; в июне – 38,6 мм, в июле – 106,8 мм.

Для нормального функционирования растительной клетки необходим определенный уровень подвижности воды в клетке, что определяется

водообеспеченностью организма и его физиологическими функциями, причем нарушение этих взаимообусловленных процессов происходит даже при небольшой потере воды растениями.

Общее содержание воды в листовых тканях (оводненность) у всех изучаемых сортов уменьшалось к концу лета (в августе). В июне оно составляло 62,07-64,95 % в зависимости от сорта; в июле 55,11-59,18 %, в августе 49,86-54,15 % (рис. 1).

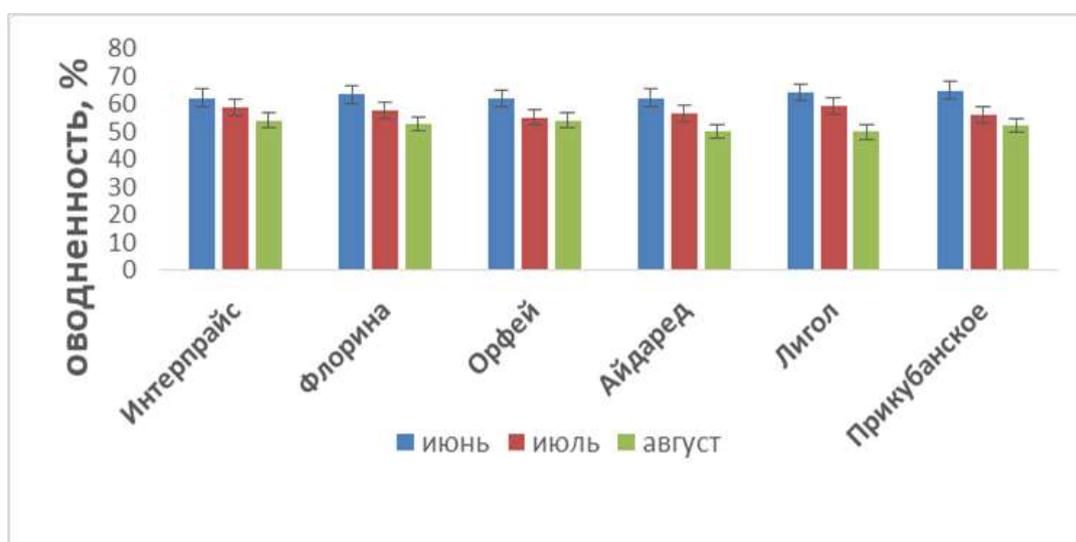


Рис. 1. Динамика оводненности листьев яблони в течение летнего вегетационного периода. НСР_{0,5}: июнь – 1,82; июль – 2,79; август – 2,46.

В наших исследованиях наибольшее снижение оводненности листьев наблюдали у сортов Айдаред, Лигол, Прикубанское – на 12,2-14,2 %.

Водный дефицит в разной степени влияет на функциональную активность клеток листовых тканей, в которых снижается содержание свободной воды, что изменяет гидратные оболочки белков цитоплазмы и сказывается на функционировании белков-ферментов, происходит увеличение связанной воды.

Для более полной характеристики водного обмена и устойчивости растений помимо оводненности листьев мы определяли количество сво-

бодной и связанной воды. По мнению ряда авторов именно повышение количества связанной формы воды является показателем устойчивости растений [5].

В наших исследованиях высокие коэффициенты соотношения связанной и свободной форм воды (до 5,6) у большинства сортов отмечены в июле, характеризующемся как наиболее жаркий (рис. 2).

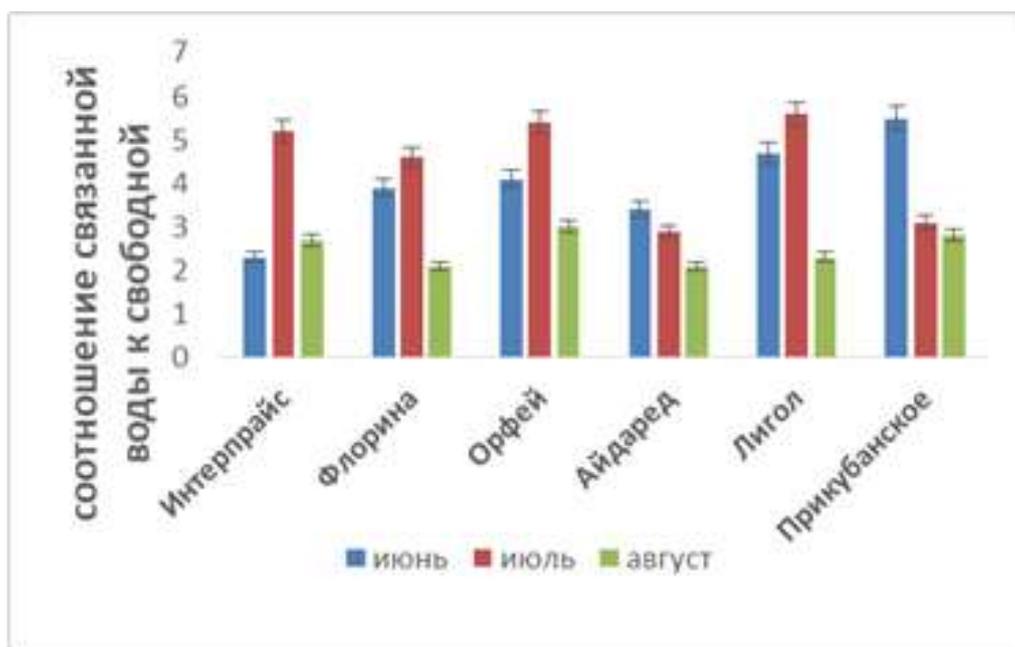


Рис. 2. Соотношение связанной и свободной форм воды в листьях яблони в течение летнего вегетационного периода.

НСР_{0,5}: июль – 1,94; июль – 0,95; август – 0,27.

В августе доля связанной формы воды по отношению к свободной уменьшилась, самые высокие коэффициенты соотношения отмечены у сортов Орфей (3,0) и Прикубанское (2,8). Итак, к концу лета по содержанию связанной формы воды сорта Орфей и Прикубанское выделились как наиболее засухоустойчивые.

Недостаток осадков и повышенные температуры вызывают депрессию фотосинтеза, подавление которого наступает при относительно невы-

соких температурах. Как и для всех термолабильных процессов, для фотосинтеза характерна высокая способность к репарации. Поэтому по изменениям активности фотосинтеза при действии высокой температуры и в период последействия можно сделать вывод о функциональной стойкости ассимиляционного аппарата при отсутствии качественных изменений листа, заметных визуально. Изучение динамики содержания пигментов показало, что пигментный состав листьев в течение летнего периода у различных сортов изменялся по-разному.

У сортов Айдаред, Лигол, Прикубанское содержание суммы хлорофиллов было более стабильным в течение летнего периода в сравнении с другими изучаемыми сортами. У этих сортов в июле и августе отмечены самые высокие показатели содержания этих пигментов – 7,09-7,56 мг/г сухого веса (рис. 3).

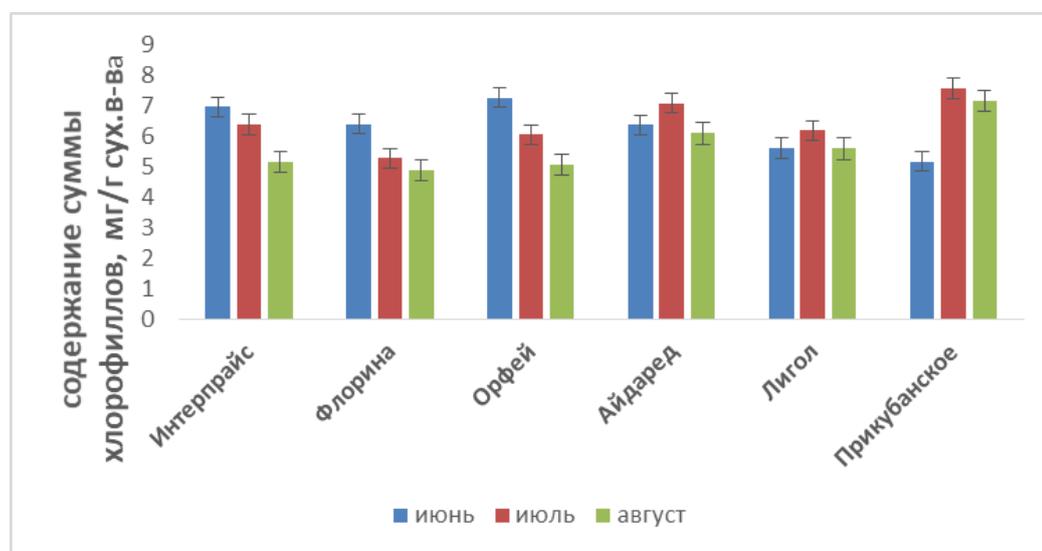


Рис. 3. Содержание суммы хлорофиллов (a+b) в листьях яблони в течение летнего вегетационного периода 2020 г.
НСР_{0,5}: июнь – 1,32; июль – 2,53; август – 1,56.

Повышенное накопление каротиноидов – других пигментов фотосинтеза на фоне неизменного содержания хлорофилла в неблагоприят-

ных условиях летнего вегетационного периода свидетельствует об активации их защитной функции в ответной реакции на стресс. В проведенных нами исследованиях содержание каротиноидов в пересчете на сухой вес листьев у всех сортов яблони уменьшалось в августе в сравнении с другими месяцами вегетационного периода (рис. 4).

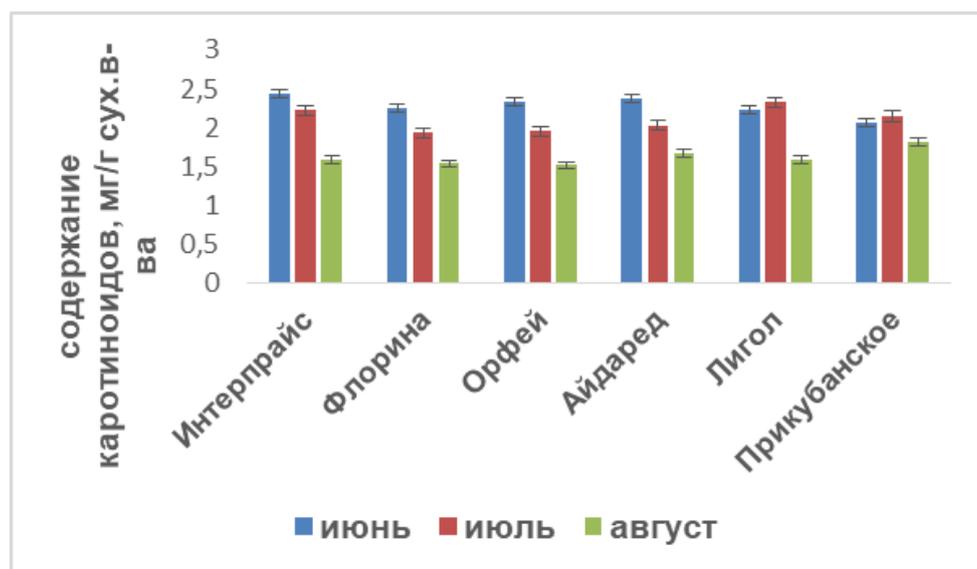


Рис. 4. Динамика содержания каротиноидов в листьях яблони в течение летнего вегетационного периода 2020 г.
НСР_{0,5}: июнь – 1,56; июль – 1,05; август – 1,22.

В связи с этим более информативным показателем является количественное соотношение суммы хлорофиллов и каротиноидов, отражающее степень приспособленности растений к неблагоприятным факторам среды. У всех изучаемых сортов яблони показатель соотношения суммы хлорофиллов и каротиноидов имел наименьшие значения в августе. У сортов Флорина, Орфей, Прикубанское он составил 2,01-2,03, и был ниже, чем у других изучаемых сортов (2,40-3,15) за счет увеличения доли каротиноидов.

Известно, что ответная реакция на засуху сопровождается уменьшением площади листовой пластинки. Прекращение роста в стрессовых условиях – защитная реакция, связанная с необходимостью использования

энергии дыхания в первую очередь на поддержание поврежденных клеток в активном состоянии и репарационных процессов. Такое переключение затрат энергии дыхания имеет глубокий физиологический смысл, поскольку ориентирует обмен веществ на репарационные процессы [9].

Параметр площади листа является сортовым признаком, он варьировал в июне от 31 см² у сорта Айдаред до 60,5 см² у сорта Орфей. В августе у всех изучаемых сортов отмечено уменьшение площади листовой пластинки. Наименее выражено уменьшение площади листовой пластинки в ответной реакции на условия летнего вегетационного периода у сортов Орфей, Айдаред, Прикубанское (рис .5).

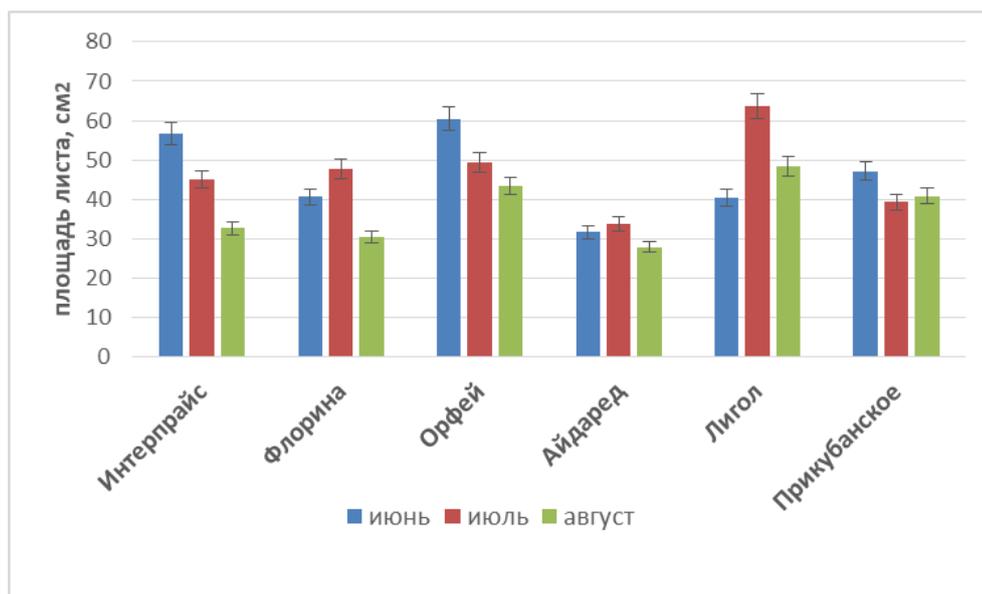


Рис. 5. Изменение площади листовой пластинки яблони в течение летнего вегетационного периода 2020 г.
НСР_{0,5}: июнь – 1,29; июль – 2,75; август – 1,24.

Выводы. Проведены сравнительные физиолого-биохимические исследования сортов яблони различного эколого-географического происхождения по параметрам водного обмена и содержанию фотосинтетических пигментов в течение летнего вегетационного периода 2020 г.

Выявлены сортовые различия физиолого-биохимических и морфологических изменений листовой пластинки, характеризующие адаптационную устойчивость яблони к повреждающим стрессорам летнего периода. Установлено, что к концу лета у всех изучаемых сортов происходило снижение оводненности в листовых тканях, причем в большей степени у сортов Айдаред, Лигол, Прикубанское – на 12,2-14,2 %.

Высокие коэффициенты соотношения связанной и свободной форм воды (до 5,6), обуславливающие устойчивость к засухе, у большинства сортов отмечены в июле – самом засушливом месяце. К концу лета сорта Орфей и Прикубанское выделились как наиболее засухоустойчивые с коэффициентом соотношения связанной и свободной форм воды 3,0 и 2,8 соответственно.

Выявлено, что у сортов Айдаред, Лигол, Прикубанское содержание суммы хлорофиллов было более стабильным в течение лета в сравнении с другими изучаемыми сортами. Самые низкие показатели соотношения суммы хлорофиллов и каротиноидов (2,01-2,03) за счет увеличения доли каротиноидов, выполняющих защитную функцию, выявлены у сортов Флорина, Орфей, Прикубанское.

Уменьшение площади листовой пластинки в ответной реакции на стресс наименее выражено у сортов Орфей, Айдаред, Прикубанское. Физиолого-биохимическая адаптация сортов яблони к недостаточной водобеспеченности и повышенным температурам достигается за счет увеличения фракции связанной воды в общем содержании воды, увеличения доли каротиноидов в пигментном составе листа.

Установлено, что по физиолого-биохимическим исследованиям сорта яблони Орфей и Прикубанское проявили себя более адаптивными в сравнении с другими изучаемыми сортами в условиях летнего периода 2020 г. и рекомендуются для возделывания в Краснодарском крае. Полученные результаты представляют интерес для использования их в селекционных целях в качестве диагностических показателей степени устойчивости к стрессам летнего периода.

Литература

1. Nenko N.I., Kiseleva G.K., Ulyanovskaya E.V., Yablonskay E.K., Karavaeva A.V. Physiological - biochemical criteria of the apple-tree resistance to the summer period abiotic stresses // *EurAsian Journal of Biosciences*. – 2018. – V.12 (1). – P. 55-61.
2. Физиолого-биохимические критерии устойчивости яблони к абиотическим стрессам летнего периода / Н.И. Ненько [и др.] // *Сельскохозяйственная биология*. 2019. Т. 54. №1. С. 158-168. DOI:10.15389/agrobiology.2019.1.158rus
3. Bai T., Li Z., Song C., Song S., Jiao J., Liu Y., Dong Z., Zheng X., Contrasting Drought Tolerance in Two Apple Cultivars Associated with Difference in Leaf Morphology and Anatomy // *American Journal of Plant Sciences*. – 2019. – № 10(5). – P. 709-722 (2019) <http://doi.org/10.4236/ajps.2019.105051>
4. Bassett C.L., Glenn D.M., Forsline P.L., Wisniewski M.E., Ferrell Jr., R.E. Characterizing water use efficiency and water deficit responses in apple (*Malus × domestica* Borkh. and *Malus sieversii* Ledeb.) M. Roem. // *Hort. Science*. – 2011. – № 46. – P. 1079-1984.
5. Маляровская В.И., Белоус О.Г. Изучение физиологических показателей вейгелы (*Weigela × wagneri* L. H. Bailey), характеризующих её устойчивость к стресс-факторам влажных субтропиков России // *Садоводство и виноградарство*. 2016. № 5. С. 46-51 (doi: 10.18454/vstisp.2016.5.3449).
6. Liu Z.C., Bao D.E. Effect of Water stress on growth and physiological indexes in Jinguang plum seedlings // *Journal of Agricultural University of Hebei*. – 2007. – № 30(5). – P. 28-31.
7. Bhusal N., Han S.G., Yoon T.M. Impact of drought stress on photosynthetic response, leaf water potential, and stem sap flow in two cultivars of bi-leader apple trees (*Malus × domestica* Borkh.) // *Scientia Horticulturae*. – 2019. – V.246. – P. 535-543. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.11.021>
8. Greven M., Neal S., Green S., Dichio B., Clothier B. The effects of drought on the water use, fruit development and oil yield from young olive trees // *Agricultural Water Management*. – 2009. – № 96. – P.1525-1531. doi:10.1016/j.agwat.2009.06.002
9. Yadollahi A., Arzani K., Ebadi A., Wirthensohn M., Karimi S. The response of different almond genotypes to moderate and severe water stress in order to screen for drought tolerance // *Scientia Horticulturae*. – 2011. – № 129 (3). – P. 403-413 (doi.org/10.1016/j.scienta.2011.04.007)
10. Wang Z., Li G., Sun H., Ma L., Guo Y., Zhao Z., Gao H. // Effects of drought stress on photosynthesis and photosynthetic electron transport chain in young apple tree leaves // *Published by The Company of Biologists Ltd Biology Open*. – 2018. – № 7. – P.1-9. – bio035279. doi:10.1242/bio.035279
11. Ожерельева З.Е., Красова Н.Г., Галашева А.М. Изменение водного режима листьев яблони в течение вегетации // *Современное садоводство*. 2015. №1. P.87-91. URL: <http://journal.vniispk.ru/pdf/2015/V12.pdf> (дата обращения: 26.05.2019).
12. Bota J., Flexas J., Medrano H. Genetic variability of photosynthesis and water use in Balearic grapevine cultivars // *Ann. Appl. Biol.* – 2001.– №138. – P. 353-361.
13. F. Xiao, Z.Q. Yang, K.W., Lee J. Photosynthetic and physiological responses to high temperature in grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaves during the seedling stage // *Hortic. Sci. Biotechnol.* – 2017. – V. 92(1). – P. 2-10 <http://doi.org/10.1080/14620316.2016.1211493>
14. Панфилова О.В., Голяева О.Д. Физиологические особенности адаптации сортов и отборных форм смородины красной к засухе и повышенным температурам // *Сельскохозяйственная биология*. 2017. № 52 (5). P. 1056-1064 (doi: 10.15389/agrobiology.2017.5.1056rus).

15. Использование физиолого-биохимических методов для выявления механизмов адаптации субтропических, южных плодовых и декоративных культур в условиях субтропиков России / А.В. Рындин [и др.] // Сельскохозяйственная биология. 2014. № 3. С. 40-48.
16. González-Talice J., Yuri J.A., Lepe V., Hirzel J., del Pozo A. Water use in three apple cultivars from the second season to sixth season in a drainage lysimeter // Sci. Hortic. – 2012. – №146. – P. 131-136 <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2012.07.034>
17. Guo T.L., Wang N., Xue Y.C., Guan Q.M., S. van Nocker, Liu C.H., Ma F.W. Overexpression of the RNA binding protein MhYTP1 in transgenic apple enhances drought tolerance and WUE by improving ABA level under drought condition // Plant Sci. – 2019. – V. 280. – P. 397-407 <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.11.018>
18. Sun X., Wang P., Jia X., Huo L.Q., Che R.M., Ma F.W. Improvement of drought tolerance by overexpressing *MdATG18a* is mediated by modified antioxidant system and activated autophagy in transgenic apple // Plant Biotechnol. J. – 2018. – V. 16 (2). – P. 545-557 <https://doi.org/10.1111/pbi.12794>
19. Кушниренко М.Д., Курчатова Г. П., Бондарь Е.М., Гончарова Э.А. Водный обмен яблони. Кишинев: Штиинца, 1970. 220 с.
20. Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. М.: Высшая школа, 1975. 392 с.
21. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М., 1979. 463 с.

References

1. Nenko N.I., Kiseleva G.K., Ulyanovskaya E.V., Yablonskaya E.K., Karavaeva A.V. Physiological - biochemical criteria of the apple-tree resistance to the summer period abiotic stresses // EurAsian Journal of Biosciences. – 2018. – V.12 (1). – P. 55-61.
2. Fiziologo-biohimicheskie kriterii ustojchivosti yablони k abioticheskim stressam letnego perioda / N.I. Nen'ko [i dr.] // Sel'skohozyajstvennaya biologiya. 2019. T. 54. № 1. S. 158-168. DOI:10.15389/agrobiology.2019.1.158rus
3. Bai T., Li Z., Song C., Song S., Jiao J., Liu Y., Dong Z., Zheng X., Contrasting Drought Tolerance in Two Apple Cultivars Associated with Difference in Leaf Morphology and Anatomy // American Journal of Plant Sciences. – 2019. – № 10(5). – P. 709-722 (2019) <http://doi.org/10.4236/ajps.2019.105051>
4. Bassett C.L., Glenn D.M., Forsline P.L., Wisniewski M.E., Ferrell Jr., R.E. Characterizing water use efficiency and water deficit responses in apple (*Malus × domestica* Borkh. and *Malus sieversii* Ledeb.) M. Roem. // Hort. Science. – 2011. – № 46. – P. 1079-1984.
5. Malyarovskaya V.I., Belous O.G. Izuchenie fiziologicheskikh pokazatelej vejjgely (*Weigela × wagneri* L. H. Bailey), harakterizuyushchih eyo ustojchivost' k stress-faktoram vlazhnyh subtropikov Rossii // Sadovodstvo i vinogradarstvo. 2016. № 5. S. 46-51 (doi: 10.18454/vstisp.2016.5.3449).
6. Liu Z.C., Bao D.E. Effect of Water stress on growth and physiological indexes in Jinguang plum seedlings // Journal of Agricultural University of Hebei. – 2007. – № 30(5). – P. 28-31.
7. Bhusal N., Han S.G., Yoon T.M. Impact of drought stress on photosynthetic response, leaf water potential, and stem sap flow in two cultivars of bi-leader apple trees (*Malus × domestica* Borkh.) // Scientia Horticulturae. – 2019. – V.246. – P. 535-543. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.11.021>
8. Greven M., Neal S., Green S., Dichio B., Clothier B. The effects of drought on the water use, fruit development and oil yield from young olive trees // Agricultural Water Management. – 2009. – № 96. – P.1525-1531. doi:10.1016/j.agwat.2009.06.002

9. Yadollahi A., Arzani K., Ebadi A., Wirthensohn M., Karimi S. The response of different almond genotypes to moderate and severe water stress in order to screen for drought tolerance // *Scientia Horticulturae*. – 2011. – № 129 (3). – P. 403-413 (doi.org/10.1016/j.scienta.2011.04.007)
10. Wang Z., Li G., Sun H., Ma L., Guo Y., Zhao Z., Gao H. // Effects of drought stress on photosynthesis and photosynthetic electron transport chain in young apple tree leaves // Published by The Company of Biologists Ltd *Biology Open*. – 2018. – № 7. – P. 1-9. – bio035279. doi:10.1242/bio.035279
11. Ozherel'eva Z.E., Krasova N.G., Galasheva A.M. Izmenenie vodnogo rezhima list'ev yabloni v techenie vegetacii // *Sovremennoe sadovodstvo*. 2015. №1. P.87-91. URL: <http://journal.vniispk.ru/pdf/2015/V12.pdf> (data obrashcheniya: 26.05.2019).
12. Bota J., Flexas J., Medrano H. Genetic variability of photosynthesis and water use in Balearic grapevine cultivars // *Ann. Appl. Biol.* – 2001. – №138. – P. 353-361.
13. F. Xiao, Z.Q. Yang, K.W., Lee J. Photosynthetic and physiological responses to high temperature in grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaves during the seedling stage // *Hortic. Sci. Biotechnol.* – 2017. – V. 92(1). – P. 2-10 <http://doi.org/10.1080/14620316.2016.1211493>
14. Panfilova O.V., Golyaeva O.D. Fiziologicheskie osobennosti adaptacii sortov i otbornykh form smorodiny krasnoj k zasuhe i povyshennym temperaturam // *Sel'skohozyajstvennaya biologiya*. 2017. № 52 (5). P. 1056-1064 (doi: 10.15389/agrobiology.2017.5.1056rus).
15. Ispol'zovanie fiziologo-biohimicheskikh metodov dlya vyyavleniya mekhanizmov adaptacii subtropicheskikh, yuzhnykh plodovykh i dekorativnykh kul'tur v usloviyah subtropikov Rossii / A.V. Ryndin [i dr.] // *Sel'skohozyajstvennaya biologiya*. 2014. № 3. S. 40-48.
16. González-Talice J., Yuri J.A., Lepe V., Hirzel J., del Pozo A. Water use in three apple cultivars from the second season to sixth season in a drainage lysimeter // *Sci. Hort.* – 2012. – №146. – P. 131-136 <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2012.07.034>
17. Guo T.L., Wang N., Xue Y.C., Guan Q.M., S. van Nocker, Liu C.H., Ma F.W. Overexpression of the RNA binding protein MhYTP1 in transgenic apple enhances drought tolerance and WUE by improving ABA level under drought condition // *Plant Sci.* – 2019. – V. 280. – P. 397-407 <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.11.018>
18. Sun X., Wang P., Jia X., Huo L.Q., Che R.M., Ma F.W. Improvement of drought tolerance by overexpressing MdATG18a is mediated by modified antioxidant system and activated autophagy in transgenic apple // *Plant Biotechnol. J.* – 2018. – V. 16 (2). – P. 545-557 <https://doi.org/10.1111/pbi.12794>
19. Kushnirenko M.D., Kurchatova G. P., Bondar' E.M., Goncharova E.A. *Vodnyj obmen yabloni*. Kishinev: Shtiinca, 1970. 220 s.
20. Gavrilenko V.F., Ladygina M.E., Handobina L.M. *Bol'shoj praktikum po fiziologii rastenij*. M.: Vysshaya shkola, 1975. 392 s.
21. Dospekhov B.A. *Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovanij)*. M., 1979. 463 s.