

Y(II) и NPQ – ПЕРСПЕКТИВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ФОТОСИНТЕЗА ДЛЯ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ ЯЧМЕНЯ

Ю. А. Немцова¹, лаборант кафедры биофизики, julnemtcova@yandex.ru,
ORCID ID: 0009-0003-4654-2999;

Д. В. Кузнецова¹, младший научный сотрудник кафедры биофизики, kuznetsova.dar0@gmail.com,
ORCID ID: 0000-0001-9854-3457;

М. А. Гринберг¹, младший научный сотрудник лаборатории радиобиологии, mag1355@yandex.ru,
ORCID ID: 0000-0001-6069-0400;

В. А. Воденев¹, доктор биологических наук, доцент, заведующий кафедрой биофизики,
v.vodenev@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-3726-5577;

А. А. Донцова², кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник отдела
селекции и семеноводства ячменя, doncova601@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-6570-4303;

Д. П. Донцов², кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник отдела
селекции и семеноводства ячменя, ORCID ID: 0000-0001-9253-3864;

В. С. Бондаренко³, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела
радиационных и генетических технологий в растениеводстве, bvs79@mail.ru,
ORCID ID: 0000-0002-6413-9699;

П. Ю. Волкова⁴, доктор биологических наук, volkova.obninsk@gmail.com,
ORCID ID: 0000-0003-2824-6232;

Е. В. Бондаренко³, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела
радиационных и генетических технологий в растениеводстве, bev_1408@mail.ru,
ORCID ID: 0000-0002-7937-3824

¹ ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет
им. Н. И. Лобачевского»,
603022, Нижегородская обл., г. Нижний Новгород, пр-т Гагарина, д. 23;

² ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,
347740, Ростовская обл., г. Зерноград, ул. Научный городок, д. 3;

³ ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт радиологии и агроэкологии
Национального исследовательского центра «Курчатовский институт»,
249035, Калужская область, г.о. Обнинск, г. Обнинск, Киевское шоссе, д. 1, корп. 1;

⁴ Независимый исследователь, Бельгия,
2440, провинция Антверпен, г. Гел, ул. Бюргстраат, д. 46-3

Целью настоящей работы являлся поиск фотосинтетических показателей-предикторов устойчивости к засухе у растений ячменя, определяемых на ранних стадиях развития, и верификация полученных результатов в полевых условиях. Исследования проводили на ячмене сортов Леон, Ратник и Фокс 1, используемых в мутационной селекции для создания засухоустойчивых генотипов. Засуха моделировалась прекращением полива, устойчивость растений оценивалась по изменениям показателей флуоресценции хлорофилла (F_v/F_m , Y(II), NPQ) и морфометрических показателей (длина листьев, сырая и сухая масса) по сравнению с контрольной группой с нормальным водообеспечением. В бесстрессовых условиях растения сорта Леон демонстрировали статистически значимо меньшую эффективность фотосинтеза по параметрам Y(II) и F_v/F_m ($0,535 \pm 0,005$ и $0,776 \pm 0,004$ соответственно) в сравнении с другими сортами ($0,577 \pm 0,005$ и $0,788 \pm 0,001$ – для сорта Фокс 1; $0,574 \pm 0,004$ и $0,787 \pm 0,001$ – для сорта Ратник). При моделировании засухи отмечено снижение всех морфометрических показателей относительно контроля для всех сортов с наибольшей степенью угнетения для сорта Ратник ($70,16 \pm 3,88$ %; $8,09 \pm 0,73$ %; $68,50 \pm 4,42$ % для длины листьев, сырой и сухой массы соответственно) и наименьшей – для сорта Леон ($88,06 \pm 7,83$ %; $26,51 \pm 7,11$ %; $79,32 \pm 11,17$ % соответственно). Снижение интенсивности фотосинтеза проявлялось в подавлении F_v/F_m и Y(II) и увеличении NPQ с наиболее ранними изменениями параметров Y(II) и NPQ у Фокс 1 и Ратник (на 4-й и 5-й день соответственно) по сравнению с Леон (на 7-й день). В полевых условиях оценивалась урожайность сортов и ее зависимость от количества осадков. Выявлена положительная корреляция между разностью урожайности двух контрастных по ответу на засуху сортов Леон и Ратник и количеством осадков в период активной вегетации в 2014–2017 и 2022 гг. (R^2 -Пирсона = $0,77$, $p < 0,05$). Наиболее чувствительными параметрами фотосинтеза, по которым можно прогнозировать устойчивость к недостатку влаги, представляются Y(II) и NPQ.

Ключевые слова: фенотипирование, фотосинтез, урожайность, засуха, *Hordeum vulgare*, перспективные линии ячменя.

Для цитирования: Немцова Ю. А., Кузнецова Д. В., Гринберг М. А., Воденев В. А., Донцова А. А., Донцов Д. П., Бондаренко В. С., Волкова П. Ю., Бондаренко Е. В. Y(II) и NPQ – перспективные показатели фотосинтеза для прогнозирования засухоустойчивости ячменя // Зерновое хозяйство России. 2023. Т. 15, № 6. С. 43–51. DOI: 10.31367/2079-8725-2023-89-6-43-51.



PROMISING PHOTOSYNTHETIC PARAMETERS Y(II) AND NPQ FOR PREDICTING BARLEY DROUGHT TOLERANCE

Yu. A. Nemtsova¹, laboratory assistant of the department of biophysics, julnemtsova@yandex.ru, ORCID ID: 0009-0003-4654-2999;

D. V. Kuznetsova¹, junior researcher of the department of biophysics, kuznetsova.dar0@gmail.com, ORCID ID: 0000-0001-9854-3457;

M. A. Grinberg¹, junior researcher of the laboratory for radiobiology, mag1355@yandex.ru, ORCID ID: 0000-0001-6069-0400;

V. A. Vodeneev¹, Doctor of Biological Sciences, docent, head of the department of biophysics, v.vodeneev@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-3726-5577;

A. A. Dontsova², Candidate of Biological Sciences, leading researcher of the department of barley breeding and seed production, doncova601@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-6570-4303;

D. P. Dontsov², Candidate of Biological Sciences, senior researcher of the department of barley breeding and seed production, ORCID ID: 0000-0001-9253-3864;

V. S. Bondarenko³, Candidate of Biological Sciences, leading researcher of the department of radiation and genetic technologies in crop production, bvs79@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-6413-9699;

P. Yu. Volkova⁴, Doctor of Biological Sciences, volkova.obninsk@gmail.com, ORCID ID: 0000-0003-2824-6232;

E. V. Bondarenko³, Candidate of Biological Sciences, leading researcher of the department of radiation and genetic technologies in crop production, bev_1408@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-7937-3824

¹FSAE HE "National Research Nizhny Novgorod State University named after N.I. Lobachevsky", 603022, Nizhny Novgorod region, Nizhny Novgorod, Gagarin Ave., 23;

²FSBSI Agricultural Research Center "Donskoy", 347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru;

³FSBI "Russian Institute of Radiology and Agroecology of National Research Centre "Kurchatov Institute", 249035, Kaluga region, Obninsk, Kyiv highway, 1, bldg. 1;

⁴Independent researcher, Belgium, 2440, province of Antwerp, Gel, Burgstraat St., 46-3

The purpose of the current work was to identify photosynthetic parameters that are predictors of barley drought tolerance, determined at early stages of development, and to verify the results obtained in field conditions. The study was carried out with the barley varieties 'Leon', 'Ratnik' and 'Foks 1', used in mutation breeding to develop drought-resistant genotypes. Drought was modeled by stopping irrigation. Plant resistance was estimated by changes in chlorophyll fluorescence (F_v/F_m , Y(II), NPQ) and morphometric parameters (leaf length, wet and dry weight) compared to the control group with normal water supply. Under stress-free conditions, the variety 'Leon' demonstrated a statistically significantly lower efficiency of photosynthesis in terms of Y(II) and F_v/F_m (0.535 ± 0.005 and 0.776 ± 0.004 , respectively) in comparison with other varieties (0.577 ± 0.005 and 0.788 ± 0.001 for the variety 'Foks 1'; 0.574 ± 0.004 and 0.787 ± 0.001 for the variety 'Ratnik'). When modeling drought, there has been established a decrease in all morphometric indicators for all varieties relative to the control, with the highest degree of inhibition for the variety 'Ratnik' (70.16 ± 3.88 %; 8.09 ± 0.73 %; 68.50 ± 4.42 % for leaf length, wet and dry weight, respectively) and with the lowest degree for the variety 'Leon' (88.06 ± 7.83 %; 26.51 ± 7.11 %; 79.32 ± 11.17 %, respectively). A decrease in the photosynthesis intensity was manifested in the suppression of F_v/F_m and Y(II) and an increase in NPQ, with the earliest changes in the parameters Y(II) and NPQ in the varieties 'Foks 1' and 'Ratnik' (on the 4th and 5th day, respectively), compared to the variety 'Leon' (on the 7th day). In the field conditions, there has been estimated productivity of the varieties and its dependence on precipitation. A positive correlation between the difference in yield of two varieties 'Leon' and 'Ratnik', contrasting in their response to drought, and the amount of precipitation during the active vegetation period in 2014–2017 and 2022 (Pearson's $R^2 = 0.77$, $p < 0.05$) has been identified. The most sensitive parameters of photosynthesis, which can be used to predict resistance to moisture deficiency, were Y(II) and NPQ.

Keywords: phenotyping, photosynthesis, productivity, drought, *Hordeum vulgare*, promising barley lines.

Введение. Сельскохозяйственные растения растут в постоянно изменяющихся условиях окружающей среды (Choudhury et al., 2017), подвергаясь действию множества биотических и абиотических факторов. Одним из основных абиотических стрессоров растений, лимитирующих их рост и продуктивность, является засуха. В условиях водного дефицита потери урожая большинства основных сельскохозяйственных культур могут достигать 50 % и более (Fahad et al., 2017). В связи с этим селекция новых сортов сельскохозяйственных культур, полученных в том числе с применением подходов геномной инженерии, сосредоточена не только на увеличении потенциальной продуктивности, но и на повышении устойчивости растений к действию стрессоров (Nowicka et al., 2018).

При выведении улучшенных сортов сельскохозяйственных растений, вне зависимости от способа получения генотипов (гибридизация, геномное редактирование), одной из важных задач является разработка методов быстрого и надежного определения качества полученных линий. То есть требуются системы высокопроизводительного фенотипирования, способные по каким-либо параметрам проростков дать информацию о потенциальной продуктивности и стрессоустойчивости растений (Sun et al., 2021). Наиболее показательным параметром представляется активность фотосинтеза в связи с высокой степенью сопряжения между состоянием фотосинтетического аппарата и растения в целом (Nowicka et al., 2018). Поскольку фотосинтез чутко реагирует

на внешние факторы, фотосинтетические показатели потенциально могут быть использованы в качестве предикторов устойчивости к стрессорам. При этом к разным неблагоприятным факторам ряд фотосинтетических параметров может проявлять разную степень чувствительности, то есть при воздействии разных стрессоров какие-либо параметры будут в лучшей мере отражать степень повреждений в растении.

Нужно учитывать, что результаты фенотипирования, полученные в контролируемых лабораторных условиях, не всегда можно экстраполировать на полевые, что подчеркивает важность верификации в условиях агроэкосистемы. На настоящий момент в литературе присутствует ограниченное количество работ, в которых приводится сопоставление результатов лабораторного фенотипирования с данными полевых условий. Цель настоящей работы – поиск фотосинтетических показателей-предикторов устойчивости к засухе у растений ячменя, определяемых на ранних стадиях развития, и верификация полученных результатов в полевых условиях.

Материалы и методы исследований.

Объекты исследования и условия выращивания. Тестирование параметров фотосинтеза и засухоустойчивости в контролируемых лабораторных условиях проводилось в 2022 г. на растениях ячменя (*Hordeum vulgare* L.) яровых сортов Леон и Ратник, а также озимом сорте Фокс 1 в трех биологических повторностях каждого экспериментального условия (контроль/засуха) по 18 растений в каждой повторности. Семена замачивали в дистиллированной воде и проращивали на фильтровальной бумаге на протяжении 3-х дней, после чего переносили в горшки 7×7×7 см с использованием грунта черного Peter Peat (азот – 100 мг/л, фосфор – 80 мг/л, калий мг/л – 130 мг/л). Масса грунта в каждом горшке составляла 120 г. Полив осуществлялся два раза в неделю водопроводной водой. Объем жидкости, используемый на горшок при каждом поливе, – 20 мл. Растения выращивали в условиях 16-часового светового периода при освещении люминесцентными лампами и среднесуточной температуре 24 °С в течение 25 дней.

Полевые испытания проводили на полях научного севооборота отдела селекции и семеноводства ячменя ФГБНУ Аграрный научный центр «Донской» в 2013–2022 годах. Учетная площадь 10 м², повторность шестикратная. Норма высева – 450 всхожих зерен на 1 м², стандарт расположен через 10 номеров. Сроки посева – при наступлении физической спелости почвы, уборка – при наступлении полной спелости зерна.

Наблюдения и оценку урожайности сортов проводили по Методике государственного сортоиспытания РФ (2019).

Анализ количества осадков в период полевых испытаний был выполнен с использованием архива данных метеостанций г. Зерноград

и г. Ростов-на-Дону (метеостанции №№ 34735 и 34730) (URL: <https://rp5.ru>). Суммарные количества осадков в 2014–2017 и 2022 гг. за период активной вегетации составили 179 мм, 287 мм, 304 мм, 218 мм, 147 мм соответственно и были использованы в корреляционном анализе.

Методы исследования в лабораторных условиях. Определение морфометрических параметров. Морфометрические показатели оценивались по длине листьев, сухой и сырой массе по достижении проростками возраста 25 дней. Для измерения сухой массы растения высушивали в сушильном шкафу ШС-80-02 (Смоленское СКТБ СПУ, Смоленск) в ходе двух циклов нагрева длительностью 3 ч при температуре 100 °С.

Регистрация параметров фотосинтеза. Для регистрации уровня ассимиляции использовали инфракрасный газоанализатор GFS-3000 с измерительной головкой Dual-PAM gas-exchange Cuvette 3010-Dual (Heinz Walz GmbH, Германия). Для поддержания фотосинтеза использовали актиничный свет с длиной волны 460 нм, плотность фотонного потока составляла 239 мкмоль×м⁻²×с⁻¹. Для насыщающих вспышек использовали освещение на длине волны 635 нм с плотностью фотонного потока 9000 мкмоль×м⁻²×с⁻¹. Концентрацию CO₂ в измерительной кювете поддерживали на уровне 360 мкмоль×моль⁻¹, температуру – 24 °С, относительную влажность – 60 %. Параметры ассимиляции регистрировались на 2-м листе на расстоянии 7 см от кончика. Измерениям предшествовала темновая и световая адаптация длительностью по 30 мин.

Параметры световой стадии фотосинтеза регистрировали при помощи PAM-флуориметра PlantExplorerPro⁺ (PhenoVation, Нидерланды). Расчет фотосинтетических параметров (максимального квантового выхода фотосистемы II (F_v/F_m), эффективного квантового выхода фотохимических реакций фотосистемы II ($Y(II)$) и нефотохимического тушения флуоресценции (NPQ)) производили встроенным программным обеспечением прибора (Maxwell and Johnson, 2000):

F_m – максимальный выход флуоресценции после адаптации к темноте,

$F_v = F_m - F_0$, где F_0 – уровень флуоресценции без света и после темновой адаптации.

$Y(II) = (F'_m - F_t)/F'_m$, F'_m – максимальный выход флуоресценции на свету, F_t – стационарное значение флуоресценции непосредственно перед вспышкой;

$NPQ = (F_m - F'_m)/F'_m$.

Для поддержания фотосинтеза использовали белый актиничный свет с плотностью фотонного потока 191,39 мкмоль×м⁻²×с⁻¹. Для насыщающих вспышек использовали освещение на длине волны 660 нм с плотностью фотонного потока 2881 мкмоль×м⁻²×с⁻¹. Значения фотосинтетических показателей регистрировались на уровне целого растения. Измерениям предшествовала темновая и световая адаптация длительностью по 15 мин.

Тестирование устойчивости к засухе.

Засуху задавали прекращением полива растений по достижении проростками возраста 14 дней (рис. 1). Устойчивость к засухе оценивали по величине остаточного уровня фотосинтеза и времени наступления вызванных засухой изменений фотосинтетической актив-

ности, а также морфометрических показателей (длина листьев, сырая и сухая масса) по сравнению с контрольной группой с нормальным водообеспечением. С 12-го по 20-й день выращивания растений регистрацию параметров фотосинтеза осуществляли через день, с 20-го по 24-й день – ежедневно.

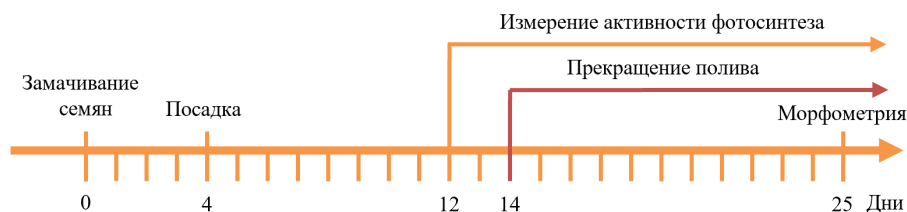


Рис. 1. Схема-график изучения влияния засухи на состояние растений ячменя
Fig. 1. Diagram of the study of the drought effect on the state of barley plants

Статистическая обработка данных.

Для каждой совокупности вычислялись среднее значение и ошибка среднего. Достоверность различий оценивали по t-критерию Стьюдента. Математическую обработку данных полевых испытаний производили по методике Б.А. Доспехова (2014) с помощью программы Statistica 13. Корреляционный анализ выполнен с применением коэффициента корреляции Пирсона.

Результаты и их обсуждение.

Данные лабораторных исследований. Для поиска фотосинтетических параметров-предикторов устойчивости к засухе проводили сопоставление морфометрических

показателей и фотосинтетической активности у растений ячменя в контрольных условиях (с нормальным водообеспечением) и в условиях водного дефицита.

Сопоставление морфометрических показателей и фотосинтетической активности у растений ячменя в контрольных условиях. Значительную роль в устойчивости растений играет их состояние до возникновения стрессовых условий, поэтому на первом этапе была проведена оценка показателей растений в покое. Было выполнено сопоставление морфометрических показателей сортов ячменя Леон, Ратник, Фокс 1 (рис. 2).

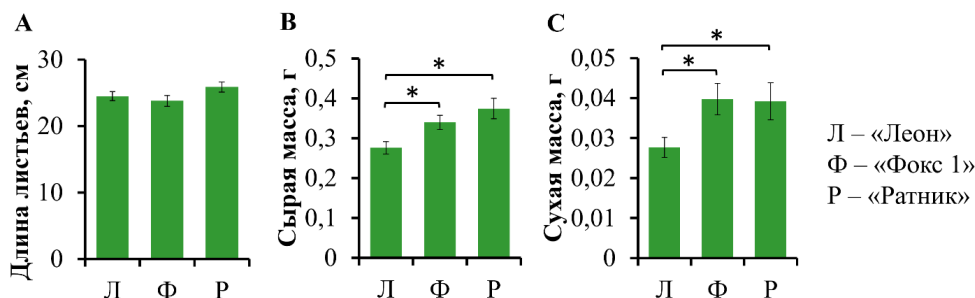


Рис. 2. Морфометрические показатели (А – длина листьев, см; В – сырая масса, г; С – сухая масса, г) контрольных растений ячменя сортов Леон (Л), Фокс 1 (Ф) и Ратник (Р).

* – статистически значимые различия, $p < 0,05$

Fig. 2. Morphometric parameters (A – leaf length, cm; B – wet weight, g; C – dry weight, g) of the control barley plants of the varieties 'Leon' (Л), 'Foks 1' (Ф) and 'Ratnik' (Р);

* – statistically significant differences, $p < 0,05$

Наибольшая длина листьев наблюдалась у сорта Ратник, наименьшая – у сорта Фокс 1, однако статистически значимых отличий по этому параметру выявлено не было. Было установлено, что сырая и сухая масса листьев растений сортов Ратник и Фокс 1 статистически значительно выше аналогичных показателей растений сорта Леон. Так, наибольшее значение сырой массы показано для сорта Ратник ($0,37 \pm 0,03$ г), наименьшее – для сорта Леон ($0,28 \pm 0,02$ г).

Сырая масса растений сорта Фокс 1 составляла $0,34 \pm 0,02$ г. По сухой массе наибольшие значения ($0,040 \pm 0,004$ г) наблюдались у сорта Фокс 1, наименьшие ($0,028 \pm 0,003$ г) – у сорта Леон. Для сорта Ратник значения сухой массы составили $0,039 \pm 0,005$ г.

Далее был исследован процесс, определяющий продуктивность и набор биомассы – активность фотосинтеза в бесстрессовых условиях (Nowicka et al., 2018) (рис. 3).

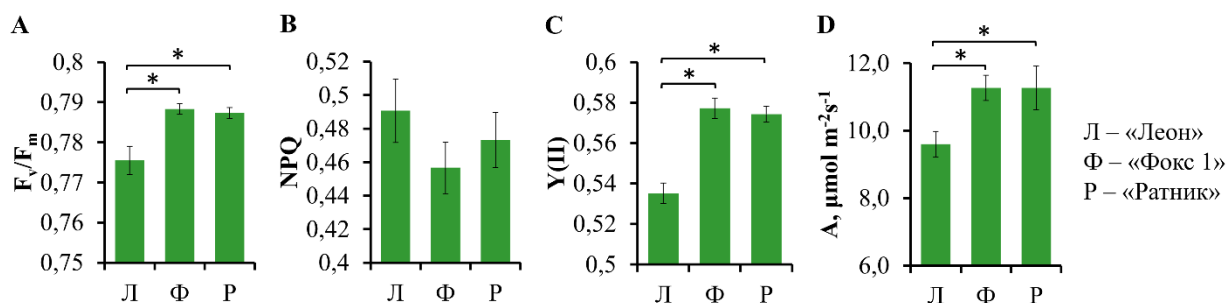


Рис. 3. Фотосинтетические показатели контрольных растений ячменя сортов Леон (Л), Фокс 1 (Ф) и Ратник (Р):

А – максимальный квантовый выход фотосистемы II, F_v/F_m , ед.;

В – нефотохимическое тушение флуоресценции, NPQ, ед.;

С – эффективный квантовый выход фотохимических реакций фотосистемы II, $Y(II)$, ед.;

Д – ассимиляция CO_2 , $\mu\text{mol}\times\text{m}^{-2}\times\text{s}^{-1}$; * – статистически значимые различия, $p < 0,05$

Fig. 3. Photosynthetic parameters of the control barley plants of the varieties 'Leon' (Л), 'Foks 1' (Ф) and 'Ratnik' (Р):

A – maximum quantum yield of photosystem II, F_v/F_m , units;

B – non-photochemical fluorescence quenching, NPQ, units;

C – effective quantum yield of photochemical reactions of photosystem II, $Y(II)$, units;

D – CO_2 assimilation, $\mu\text{mol}\times\text{m}^{-2}\times\text{s}^{-1}$; * – statistically significant differences, $p < 0.05$

Работа фотосинтетического аппарата наиболее полно характеризуется значениями параметров световой стадии фотосинтеза при включении света после темновой адаптации. Наибольшее значение имеют максимальный квантовый выход ФС II (F_v/F_m), отражающий структурную целостность фотосистемы II, эффективный квантовый выход фотохимических реакций фотосистемы II ($Y(II)$) и нефотохимическое тушение флуоресценции (NPQ). Эти показатели отражают эффективность работы фотосистемы II в адаптированном к свету и темноте состоянии, а также количество рассеиваемой в виде тепла энергии.

У растений сорта Леон обнаружен пониженный в сравнении с другими сортами уровень фотосинтеза: показана статистически значимая разница для $Y(II)$ и F_v/F_m как с сортом Фокс 1, так и с сортом Ратник. Для показателя F_v/F_m были зарегистрированы следующие значения: $0,776\pm0,004$ – для сорта Леон; $0,788\pm0,001$ – для сорта Фокс 1; $0,787\pm0,001$ – для сорта Ратник. Значения $Y(II)$ для растений

ячменя составили: $0,535\pm0,005$ – для сорта Леон; $0,577\pm0,005$ – для сорта Фокс 1; $0,574\pm0,004$ – для сорта Ратник. По сравнению с другими сортами уровень NPQ был повышен у растений сорта Леон, однако статистически значимых отличий не наблюдалось. Исследование интегрального показателя фотосинтеза – ассимиляции CO_2 показало статистически значимо большие значения у ячменя сортов Ратник и Фокс 1 по сравнению с сортом Леон, которые составили $11,3\pm0,65$ $\mu\text{mol}\times\text{m}^{-2}\times\text{s}^{-1}$, $11,3\pm0,37$ $\mu\text{mol}\times\text{m}^{-2}\times\text{s}^{-1}$ и $9,6\pm0,38$ $\mu\text{mol}\times\text{m}^{-2}\times\text{s}^{-1}$ соответственно.

Влияние засухи на морфометрические показатели и фотосинтетическую активность растений ячменя. Был проведен анализ морфометрических параметров растений, подвергавшихся засухе, и для каждого параметра (длина листьев, сырая и сухая масса) рассчитано относительное значение к контролю, принятому за 100 %. Засуха вызывает снижение всех исследованных морфометрических показателей для всех сортов ячменя (рис. 4).

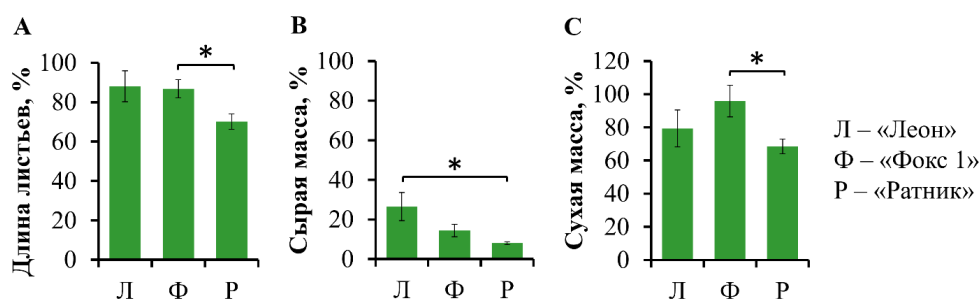


Рис. 4. Влияние засухи на морфометрические показатели ячменя

(А – длина листьев, %; В – сырая масса, %; С – сухая масса, %) сортов Леон (Л), Фокс 1 (Ф) и Ратник (Р).

За 100 % приняты показатели растений с нормальным водообеспечением;

* – статистически значимые различия, $p < 0,05$

Fig. 4. The effect of drought on the morphometric parameters of barley

(A – leaf length, %; B – wet weight, %; C – dry weight, %) of the varieties 'Leon' (Л), 'Foks 1' (Ф) and 'Ratnik' (Р).

The indicators of plants with normal water supply are taken as 100 %;

* – statistically significant differences, $p < 0.05$

Для сорта Ратник была установлена наибольшая степень угнетения всех морфометрических параметров, остаточный уровень которых составил $70,16 \pm 3,88$; $8,09 \pm 0,73$; $68,50 \pm 4,42$ для длины листьев, сырой и сухой массы соответственно. Для сорта Фокс 1 показана большая степень угнетения по сравнению с сортом Леон по остаточной сырой массе. Длина, сырая и сухая масса для сор-

та Фокс 1 составили $86,78 \pm 4,59$; $14,41 \pm 3,20$; $95,83 \pm 9,56$ соответственно, для сорта Леон – $88,06 \pm 7,83$; $26,51 \pm 7,11$; $79,32 \pm 11,17$ соответственно.

Типичные изменения, вызываемые засухой, проявляются в снижении интенсивности фотосинтеза: подавлении F_v/F_m и $Y(II)$ и увеличении NPQ (рис. 5) (Dalal, 2021).

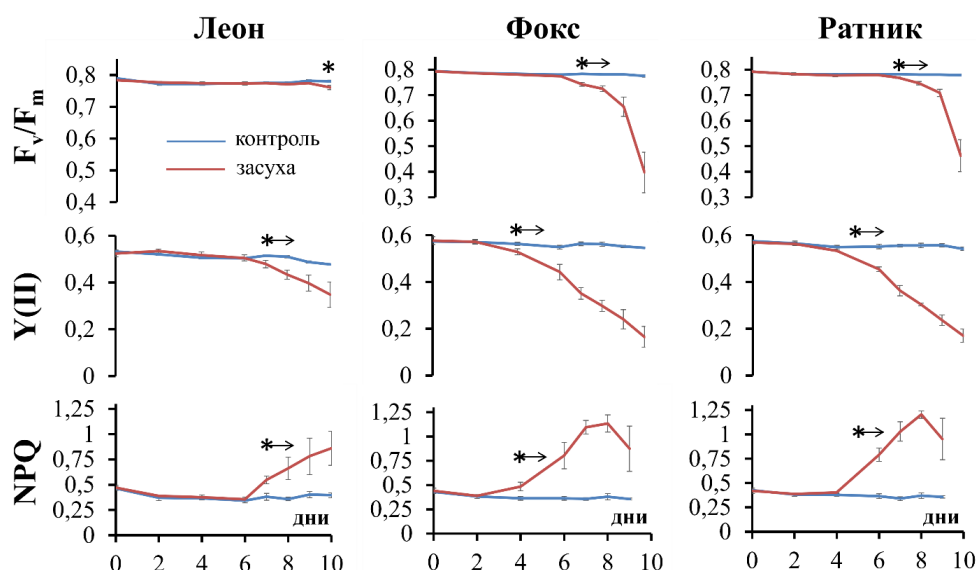


Рис. 5. Влияние засухи на динамику параметров фотосинтеза растений ячменя сортов Леон, Фокс 1 и Ратник; * – статистически значимые различия, $p < 0,05$.

Стрелкой обозначено наличие значимых различий для всех последующих дней после отмеченного

Fig. 5. The effect of drought on the dynamics of photosynthesis parameters of barley plants of the varieties 'Leon', 'Foks 1' and 'Ratnik'.

* – statistically significant differences, $p < 0.05$.

The arrow indicates the presence of significant differences for all subsequent days after the marked one

Обнаружено, что наиболее чувствительными к засухе параметрами фотосинтеза являются $Y(II)$ и NPQ, о чем свидетельствует более быстрые изменения этих параметров по сравнению с F_v/F_m . Наиболее ранние изменения величин $Y(II)$ и NPQ наблюдались у сортов Фокс 1 и Ратник – они начинались на 4-й и 5-й день соответственно после прекращения полива. У сорта Леон аналогичные изменения наступали на 7-й день.

Сопоставление лабораторных данных с результатами полевых испытаний. Сопоставление результатов засухоустойчивости, полученных в лабораторных условиях, с результатами полевых испытаний было про-

ведено с использованием двух сортов ярового ячменя – Леон и Ратник. В лабораторных условиях для этих сортов продемонстрированы контрастные результаты по остаточным значениям и времени наступления вызванных засухой изменений морфометрии и фотосинтеза: для Леона показана высокая устойчивость к недостатку влаги, для Ратника, напротив, показана пониженная засухоустойчивость. В качестве параметра, отражающего интегральную продуктивность растений ячменя в полевых условиях, была выбрана урожайность. Проанализированы значения урожайности выбранных сортов ячменя за последние 10 лет (табл.).

Данные урожайности ячменя сортов Леон и Ратникв период с 2013 по 2022 г. (т/га)
Productivity data for the barley varieties 'Leon' and 'Ratnik' in the period from 2013 to 2022 (t/ha)

	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
Ратник	4,1	4,6	5,6	6,4	6,4	4,2	4,5	4,7	3,7	6,1
Леон	4,2	5,4	5,3	6,2	6,9	4,4	4,7	4,7	4	6,5
НСР ₀₅	0,2	0,5	0,2	0,6	0,4	0,1	0,2	0,7	0,2	0,3
Разность (Ратник–Леон)	-0,1	-0,8	0,3	0,2	-0,5	-0,2	-0,2	0	-0,3	-0,4

Примечание. Жирным шрифтом выделены годы, используемые для корреляционного анализа.

Обнаружено, что в разные годы урожайность исследуемых сортов была разнонаправленна. Урожайность сорта Ратник была выше в 2015 и 2016 гг., одинаковые значения для обоих сортов наблюдались в 2020 г., а в 2013, 2014, 2017, 2018, 2019 и 2021 гг. большая урожайность была показана для сорта Леон.

Для проверки гипотезы о связи высокой урожайности того либо иного сорта с количеством осадков был выполнен корреляционный анализ. Для анализа были выбраны годы, во время которых: а) имела место высокая урожайность обоих сортов ячменя (чтобы избежать влияния дополнительных неучтенных неблагоприятных факторов); б) регистрирова-

лись значительные различия в урожайности исследуемых сортов. Обозначенным критериям соответствовали 2014–2017 и 2022 годы. В ходе анализа сопоставлялась урожайность, выраженная как разность урожайности между сортами Ратник и Леон (табл.), с суммарным количеством осадков за период активной вегетации (апрель – июль) растений ячменя. Для выбранных годов (2014–2017 и 2022 гг.) сумма осадков составила 179, 287, 304, 218 и 147 мм соответственно. Корреляционный анализ показал хорошее соответствие между разностью урожайности исследуемых сортов и суммарным количеством осадков, коэффициент корреляции Пирсона составил 0,77 ($p < 0,05$) (рис. 6).

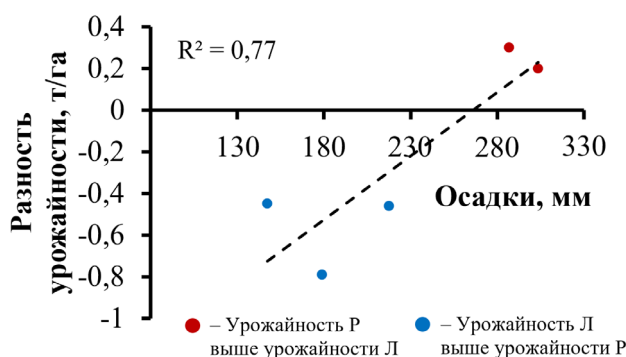


Рис. 6. Корреляция между суммарными осадками за период активной вегетации (апрель – июль) и урожайностью ячменя. Р – ячмень сорта Ратник; Л – ячмень сорта Леон

Fig. 6. Correlation between total precipitation during the active vegetation period (April-July) and barley productivity. Red dots – the productivity of the barley variety 'Ratnik' is higher than productivity of 'Leon'; Blue dots – the productivity of the barley variety 'Leon' is higher than that of 'Ratnik'

Наиболее чувствительные к засухе показатели. Результаты, полученные в контролируемых бесстрессовых лабораторных условиях, демонстрируют, что по морфометрическим показателям сорта Фокс 1 и Ратник превосходят сорт Леон (рис. 2). Морфометрические показатели определяются главным образом активностью фотосинтеза, о которой судят по ассимиляции CO_2 и параметрам световой стадии. В эксперименте для исследованных сортов ячменя показано хорошее соответствие между результатами измерений морфометрии и фотосинтеза: большая интенсивность фотосинтетических процессов была также характерна для сортов Фокс 1 и Ратник по сравнению с сортом Леон, что выражалось в повышенных значениях параметров ассимиляции CO_2 , F_v/F_m и $Y(II)$ (рис. 3).

Традиционно эффект засухи оценивают по потере урожайности и морфометрическим показателям подвергнутых стрессу растений. В лабораторных условиях по показателям морфометрии исследуемые сорта показали разную засухоустойчивость. Ячмень сорта Ратник демонстрировал пониженные значения по длине и массе по сравнению с сортами Фокс 1 и Леон (рис. 4). Наиболее ранние изменения в фотосинтетических показателях F_v/F_m , $Y(II)$ и NPQ показаны для сортов Фокс 1 и Ратник, самые поздние – для сорта Леон (рис. 5). Анализ в ла-

бораторных условиях позволил выявить наиболее чувствительные к засухе параметры фотосинтеза – $Y(II)$ и NPQ, для которых наблюдались более ранние изменения по сравнению с F_v/F_m . В работе по изучению влияния засухи на показатели флуоресценции хлорофилла проростков сои были отмечены несколько параметров, значительно снижавшиеся на фоне стресса, из которых выделены чистая скорость фотосинтеза (P_n) и квантовый выход $Y(II)$ как наиболее информативные (Wang et al., 2018). Задавшись вопросом, является ли фотозащита фотосистемы II одним из ключевых механизмов засухоустойчивости кукурузы, Bashir и соавторы сделали вывод, что изменение активности ФС II и ФС I и развитие NPQ через циклический поток электронов являются физиологическими механизмами защиты фотосинтетического аппарата, однако для сохранения на фоне стресса продуктивности растений необходим соответствующий баланс между этими процессами (Bashir et al., 2021).

Для верификации данных, полученных в лабораторных условиях, и дальнейшего анализа были выбраны сорта ярового ячменя Леон и Ратник и проведено сопоставление с результатами полевых исследований. Сорт Ратник, показавший в лаборатории высокую продуктивность в отсутствие стрессоров, в полевых условиях в годы с оптимальным количеством

осадков превосходил по урожайности сорт Леон. В более засушливые годы наблюдалась большая урожайность для сорта Леон и меньшая для сорта Ратник, что подтверждает показанную в лабораторных условиях высокую засухоустойчивость сорта Леон по сравнению с сортом Ратник. Ранее было показано, что абиотический стресс (а именно, низкодозовое гамма-облучение) семян сорта Леон значительно ингибирует рост растений и приводит к накоплению бета-аланина (Pishenin et al., 2021), который в свою очередь играет роль в засухоустойчивости и является предшественником осмопротектора бета-аланин бетаина (Parthasarathy et al., 2019). Возможно, именно накопление при стрессе предшественников осмопротекторов дает сорту Леон преимущество в засушливых условиях.

Выводы. Тестирование параметров фотосинтеза трех сортов ячменя в контролируемых условиях выявило статистически значимо пониженный уровень фотосинтеза у растений сорта Леон ($F_v/F_m = 0,776 \pm 0,004$; $Y(II) = 0,535 \pm 0,005$ и ассимиляции $CO_2 = 9,6 \pm 0,38$ мкмоль $\times$ м $^{-2} \times$ с $^{-1}$) по сравнению как с сортом Фокс 1 ($F_v/F_m = 0,788 \pm 0,001$; $Y(II) = 0,577 \pm 0,005$; ассимиляция $CO_2 = 11,3 \pm 0,37$ мкмоль $\times$ м $^{-2} \times$ с $^{-1}$), так и с сортом Ратник ($F_v/F_m = 0,787 \pm 0,001$; $Y(II) = 0,574 \pm 0,004$; ассимиляция $CO_2 = 11,3 \pm 0,65$ мкмоль $\times$ м $^{-2} \times$ с $^{-1}$). При моделировании засухи путем прекращения полива отмечено снижение всех исследованных морфометрических показателей (длина

листьев, сырая и сухая масса) относительно растений с нормальным водообеспечением для всех сортов ячменя с наибольшей степенью угнетения для сорта Ратник ($70,16 \pm 3,88$ %; $8,09 \pm 0,73$ %; $68,50 \pm 4,42$ % для длины листьев, сырой и сухой массы соответственно) и наименьшей – для сорта Леон ($88,06 \pm 7,83$ %; $26,51 \pm 7,11$ %; $79,32 \pm 11,17$ % соответственно). На фоне засухи отмечено снижение интенсивности фотосинтеза, что проявлялось в подавлении F_v/F_m и $Y(II)$ и увеличении NPQ с наиболее ранними изменениями параметров $Y(II)$ и NPQ у сортов Фокс 1 и Ратник (на 4-й и 5-й день соответственно) по сравнению с сортом Леон (аналогичные изменения наступали на 7-й день). Выявлена сильная положительная корреляция между разностью урожайности двух контрастных по ответу на моделирование засухи сортов Леон и Ратник и суммарным количеством осадков в период активной вегетации в 2014–2017 и 2022 гг. (R^2 -Пирсона = 0,77, $p < 0,05$).

Таким образом, наиболее чувствительными показателями фотосинтеза, по которым можно прогнозировать засухоустойчивость, представляются уровень $Y(II)$ и NPQ, отражающие активность работы фотосистемы II и количество рассеиваемой в виде тепла энергии.

Финансирование. Результаты получены при финансовой поддержке Российской Федерации в лице Министерства науки и высшего образования РФ (Соглашение № 075-15-2021-1068 от 28.09.2021).

Библиографические ссылки

1. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е изд., перераб. и доп. М.: Альянс, 2014. 351 с.
2. Методика Государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Москва: ООО Группа компаний «Море», 2019. 384 с.
3. Расписание погоды [Электронный ресурс]. URL: https://rp5.ru/Архив_погоды_в_Зернограде (дата обращения 20.07.2023).
4. Bashir N., Athar H.-u.-R., Kalaji H.M., Wróbel J., Mahmood S., Zafar Z.U., Ashraf M. Is Photoprotection of PSII One of the Key Mechanisms for Drought Tolerance in Maize? // International Journal of Molecular Sciences. 2021. Vol. 22, Article number: 13490. DOI: 10.3390/ijms222413490
5. Choudhury F.K., Rivero R.M., Blumwald E., Mittler R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination // The Plant Journal. 2017. Vol. 90, № 5. P. 856–867. DOI: 10.1111/tpj.13299
6. Dalal V.K. Modulation of photosynthesis and other proteins during water-stress // Molecular Biology Reports. 2021. Vol. 48, № 4. P. 3681–3693. DOI: 10.1007/s11033-021-06329-6
7. Fahad S., Bajwa A.A., Nazir U., Anjum S.A., Farooq A., Zohaib A., Sadia S., Nasim W., Adkins S., Saud S., Ihsan M.Z., Alharby H., Wu C., Wang D., Huang J. Crop Production under Drought and Heat Stress: Plant Responses and Management Options // Frontiers in Plant Science. 2017. Vol. 8, Article number: 1147. DOI: 10.3389/fpls.2017.01147
8. Maxwell K., Johnson G.N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide // Journal of Experimental Botany. 2000. Vol. 51. P. 659–668. DOI: 10.1093/jexbot/51.345.659
9. Nowicka B., Ciura J., Szymańska R., Kruk J. Improving photosynthesis, plant productivity and abiotic stress tolerance – current trends and future perspectives // Journal of Plant Physiology. 2018. Vol. 231, P. 415–433. DOI: 10.1016/j.jplph.2018.10.022
10. Parthasarathy A., Savka M.A., Hudson A.O. The Synthesis and Role of β -Alanine in Plants // Frontiers in Plant Science. 2019. Vol. 10, Article number: 921. DOI: 10.3389/fpls.2019.00921
11. Pishenin I., Gorbatova I., Kazakova E., Podobed M., Mitseniyk A., Shesterikova E., Dontsova A., Dontsov D., Volkova P. Free Amino Acids and Methylglyoxal as Players in the Radiation Hormesis Effect after Low-Dose γ -Irradiation of Barley Seeds // Agriculture. 2021. Vol. 11, Article number: 918. DOI: 10.3390/agriculture11100918
12. Sun D., Robbins K., Morales N., Shu Q., Cen H. Advances in optical phenotyping of cereal crops // Trends in Plant Science. 2021. Vol. 27. P. 191–208. DOI: 10.1016/j.tplants.2021.07.015
13. Wang W.S., Wang C., Pan D.Y., Zhang Y.K., Luo B., Ji J.W. Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence images of soybean (*Glycine max*) seedlings // International Journal of Agricultural and Biological Engineering. 2018. Vol. 11, № 2. P. 196–201. DOI: 10.25165/ijabe.20181102.3390

References

1. Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoi obrabotki rezul'tatov issledovaniy) [Methodology of a field trial (with the basics of statistical processing of the study results)]. 5-e izd., pererab. i dop. M.: Al'yans, 2014. 351 s.
2. Metodika Gosudarstvennogo sortoispytaniya sel'skokhozyaistvennykh kul'tur [Methodology of the State Variety Testing of agricultural crops]. Moskva: OOO Gruppa kompanii «More», 2019. 384 s.
3. Raspisanie pogody [Weather schedule] [Elektronnyi resurs]. URL: https://rp5.ru/Arkhiv_pogody_v_Zernograde (data obrashcheniya: 20.07.2023).
4. Bashir N., Athar H.-u.-R., Kalaji H.M., Wróbel, J., Mahmood S., Zafar Z.U., Ashraf M. Is Photoprotection of PSII One of the Key Mechanisms for Drought Tolerance in Maize? // International Journal of Molecular Sciences. 2021. Vol. 22, Article number: 13490. DOI: 10.3390/ijms222413490
5. Choudhury F.K., Rivero R.M., Blumwald E., Mittler R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination // The Plant Journal. 2017. Vol. 90, № 5. P. 856–867. DOI: 10.1111/tpj.13299
6. Dalal V.K. Modulation of photosynthesis and other proteins during water-stress // Molecular Biology Reports. 2021. Vol. 48, № 4. P. 3681–3693. DOI: 10.1007/s11033-021-06329-6
7. Fahad S., Bajwa A.A., Nazir U., Anjum S.A., Farooq A., Zohaib A., Sadia S., Nasim W., Adkins S., Saud S., Ihsan M.Z., Alharby H., Wu C., Wang D., Huang J. Crop Production under Drought and Heat Stress: Plant Responses and Management Options // Frontiers in Plant Science. 2017. Vol. 8, Article number: 1147. DOI: 10.3389/fpls.2017.01147
8. Maxwell K., Johnson G.N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide // Journal of Experimental Botany. 2000. Vol. 51. P. 659–668. DOI: 10.1093/jexbot/51.345.659
9. Nowicka B., Ciura J., Szymańska R., Kruk J. Improving photosynthesis, plant productivity and abiotic stress tolerance – current trends and future perspectives // Journal of Plant Physiology. 2018. Vol. 231. P. 415–433. DOI: 10.1016/j.jplph.2018.10.022
10. Parthasarathy A., Savka M.A., Hudson A.O. The Synthesis and Role of β -Alanine in Plants // Frontiers in Plant Science. 2019. Vol. 10, Article number: 921. DOI: 10.3389/fpls.2019.00921
11. Pishenin I., Gorbatova I., Kazakova E., Podobed M., Mitsenik A., Shesterikova E., Dontsova A., Dontsov D., Volkova P. Free Amino Acids and Methylglyoxal as Players in the Radiation Hormesis Effect after Low-Dose γ -Irradiation of Barley Seeds // Agriculture. 2021. Vol. 11, Article number: 918. DOI: 10.3390/agriculture11100918
12. Sun D., Robbins K., Morales N., Shu Q., Cen H. Advances in optical phenotyping of cereal crops // Trends in Plant Science. 2021. Vol. 27. P. 191–208. DOI: 10.1016/j.tplants.2021.07.015
13. Wang W.S., Wang C., Pan D.Y., Zhang Y.K., Luo B., Ji J.W. Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence images of soybean (*Glycine max*) seedlings // International Journal of Agricultural and Biological Engineering. 2018. Vol. 11, № 2. P. 196–201. DOI: 10.25165/ij.ijabe.20181102.3390

Поступила: 06.09.23; доработана после рецензирования: 17.11.23; принята к публикации: 20.11.23.

Критерии авторства. Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторский вклад. Бондаренко Е.В., Воденев В.А., Волкова П.Ю. – концептуализация и ресурсное обеспечение исследования; Немцова Ю.А., Кузнецова Д.В., Гринберг М.А., Донцова А.А., Донцов Д.П. – подготовка и выполнение экспериментальных лабораторных и полевых работ и сбор данных; Немцова Ю.А., Гринберг М.А., Донцова А.А., Бондаренко В.С., Бондаренко Е.В., Воденев В.А., Волкова П.Ю., Донцов Д.П. – визуализация, обработка и анализ данных и их интерпретация; Немцова Ю.А., Гринберг М.А. – подготовка рукописи.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.