

ПОКАЗАТЕЛИ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ХЛОРОФИЛЛА – ЭФФЕКТИВНЫЙ ПАРАМЕТР ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

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

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

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

А. В. Иванова¹, лаборант кафедры биофизики, ORCID ID: 0009-0008-0982-6761;

П. А. Пирогова¹, лаборант кафедры биофизики;

Д. П. Донцов², кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий 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;

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

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

¹ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»,

Нижегородская обл., г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23;

²ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,

Ростовская обл., г. Зерноград, ул. Научный городок, д. 3; e-mail: doncova601@mail.ru;

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

Растущая потребность в увеличении производства сельскохозяйственной продукции в изменяющихся климатических условиях обуславливает необходимость ускорения работ по созданию новых стрессоустойчивых сортов. Полученные в результате селекции линии нуждаются в быстрой и качественной оценке на устойчивость к различным воздействиям. В связи с высокой степенью сопряжения между активностью фотосинтетического аппарата и растения в целом эффективность фотосинтеза является одним из наиболее показательных параметров, отражающих состояние растения. Ранее было показано, что параметры флуоресценции хлорофилла могут быть эффективно использованы для скрининга устойчивости новых линий ячменя к засухе. Цель настоящей работы заключалась в тестировании новых линий ячменя к засухе и солевому стрессу в контролируемых условиях на основе параметров фотосинтеза на ранних стадиях развития растений. Исследования проводили на перспективных линиях 11027 (Зерноградский 1895), 11023 (Зерноградский 1898) и новом сорте Феникс селекции ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской». Условия засухи задавали прекращением полива растений с 14-го дня и до окончания эксперимента. Для моделирования солевого стресса использовали полив растений соевым раствором с концентрацией 600 мМ через день с 14-дневного возраста. Регистрацию параметров фотосинтеза и интенсивности транспирации проводили ежедневно начиная с 12-дневного возраста проростков. Морфометрические параметры измеряли однократно по достижении растениями возраста 30 дней. Показано, что в бесстрессовых условиях морфометрические параметры и активность фотосинтеза линии 11027 и сорта Феникс выше, чем аналогичные показатели линии 11023. Наиболее устойчивой к засухе оказался сорт Феникс. Наибольшую устойчивость к солевому стрессу проявила линия 11023. Наименьшую устойчивость к обоим абиотическим воздействиям показала линия 11027, проявив наиболее ранние изменения фотосинтетических показателей. Отмечено, что показатели флуоресценции хлорофилла позволяют получить статистически значимые различия между исследуемыми линиями с использованием меньшего количества индивидуальных растений, чем требуется для накопления данных морфометрии, что является важным преимуществом метода для применения в селекционной работе.

Ключевые слова: фотосинтез, устойчивость к стрессовым факторам, засуха, солевой стресс, ячмень, фенотипирование.

Для цитирования: Гринберг М. А., Донцова А. А., Немцова Ю. А., Иванова А. В., Пирогова П. А., Донцов Д. П., Бондаренко В. С., Воденев В. А., Бондаренко Е. В. Показатели флуоресценции хлорофилла – эффективный параметр для изучения устойчивости ярового ячменя к абиотическим факторам // Зерновое хозяйство России. 2025. Т. 17, № 1. С. 15–25. DOI: 10.31367/2079-8725-2025-96-1-15-25.



CHLOROPHYLL FLUORESCENCE INDICES AS AN EFFECTIVE PARAMETER TO STUDY SPRING BARLEY RESISTANCE TO ABIOTIC FACTORS

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

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

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

A. V. Ivanova¹, laboratory assistant of the department of biophysics, ORCID ID: 0009-0008-0982-6761;

P. A. Pirogova¹, laboratory assistant of the department of biophysics;

D. P. Dontsov², Candidate of Agricultural Sciences, leading 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 plant breeding, bvs79@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-6413-9699;

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

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

¹FSAEI 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 Str., 3; e-mail: doncova601@mail.ru;

³Federal State Budgetary Institution "All-Russian Research Institute of Radiology and Agroecology of the National Research Center "Kurchatov Institute", 249035, Kaluga region, Obninsk, Kievskoe Sh., 1/1

The growing need to improve agricultural production in changing climatic conditions necessitates the acceleration of development of new stress-resistant varieties. The lines obtained as a result of breeding require rapid and high-quality estimation for resistance to various impacts. Due to the high degree of correlation between the activity of a photosynthetic apparatus and a plant, the efficiency of photosynthesis is one of the most indicative parameters of the state of a plant. There has been shown above that chlorophyll fluorescence parameters can be effectively used to screen new barley lines for drought resistance. The purpose of the current work was to test new barley lines for resistance to drought and salt stress under controlled conditions based on the parameters of photosynthesis at the early stages of plant development. The study was conducted on the promising lines '11027' (Zernogradsky 1895), '11023' (Zernogradsky 1898) and a new variety 'Feniks' developed by the FSBSI "Agricultural Research Center "Donskoy". Drought conditions were created by stopping watering the plants from the 14th day until the end of the trial. To simulate salt stress, the 14-day old plants were watered with a 600 mM salt solution every other day. The parameters of photosynthesis and transpiration intensity were recorded daily, starting from the 12-day old seedlings. Morphometric parameters were measured once when the plants were 30 days old. There has been shown that under stress-free conditions, the morphometric parameters and photosynthetic activity of the line '11027' and the variety 'Feniks' are higher than similar indicators of the line '11023'. The variety 'Feniks' turned out to be the most drought-resistant. The line '11023' has demonstrated the greatest salt stress resistance. The line '11027' has demonstrated the lowest resistance to both abiotic effects, showing the earliest changes in photosynthetic indices. There has been noted that chlorophyll fluorescence indices allow obtaining statistically significant differences between the studied lines using a smaller number of individual plants than is required to accumulate morphometric data, which is an important advantage of the method in breeding.

Keywords: *photosynthesis, resistance to stress factors, drought, salt stress, barley, phenotyping.*

Введение. Засуха и засоление являются одними из основных абиотических стрессоров растений, лимитирующих их рост и продуктивность. Данные факторы служат главной причиной потери урожая во всем мире, снижая среднюю урожайность большинства основных сельскохозяйственных культур более чем на 50 % (Wang et al., 2003). Возникает необходимость выведения новых линий сельскохозяйственных культур, обладающих повышенной устойчивостью к действию неблагоприятных факторов. Конечный успех селекции будет зависеть от быстрой и качественной оценки полученных линий, которая может быть выполнена при помощи систем высокопроизводительного фенотипирования, а именно фенотипирования на основе флуоресценции хлорофилла. В связи с высокой степенью сопряжения между состоя-

нием фотосинтетического аппарата и растения в целом активность фотосинтеза является наиболее показательным параметром, отражающим устойчивость растения к стрессовым воздействиям (Abdullaev et al., 2024; Stefanov et al., 2022; Sharma et al., 2020). В сочетании с другими неинвазивными методами, такими как инфракрасная термометрия, флуоресценция хлорофилла может быть мощным инструментом для определения стрессоустойчивости новых линий. Неинвазивность данных методов позволяет проводить многократный мониторинг ответов растений на действие стрессора на протяжении длительного времени.

В одном из наших исследований было показано, что фенотипирование на основе флуоресценции хлорофилла может быть эффективно использовано для скрининга устойчивости

новых линий ячменя к засухе. Наиболее перспективными показателями фотосинтеза, по которым возможно прогнозировать засухоустойчивость ячменя, представляются уровень $Y(II)$ и NPQ, отражающие активность работы фотосистемы II и количество рассеиваемой в виде тепла энергии (Немцова и др., 2023).

Целью настоящей работы являлось тестирование в контролируемых условиях на основе параметров фотосинтеза на ранних стадиях развития растений перспективных линий и сортов ячменя к засухе и солевому стрессу.

Материалы и методы исследования. Исследования проводили на растениях ячменя (*Hordeum vulgare* L.) перспективных линий 11027 (Зерноградский 1895), 11023 (Зерноградский 1898) и сорта Феникс селекции ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской». Семена замачивали в дистиллированной воде и проращивали на фильтровальной бумаге в течение трех дней. Посадку семян производили в горшки 7 x 7 x 7 см с использованием грунта универсального. Вес грунта в каждом горшке, измеренный на лабораторных весах, составлял 120 г. Полив проводили через день водопроводной водой. Объем воды, используемый на горшок при каждом поливе, составлял 20 мл. Растения выращивали в условиях 16-часового светового периода при освещении люминесцентными лампами и среднесуточной температуре 24 °C в течение 30 дней. В ходе исследования было изучено влияние на растения двух стрессоров – засухи и солевого стресса.

Морфометрические показатели оценивали по длине, сухой и сырой массе листьев и корней. Для измерения массы сухих листьев растения высушивали в ходе нагрева длительностью 6 ч при температуре 100 °C.

Параметры световой стадии фотосинтеза регистрировали при помощи ПАМ-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)) выполняли встроенным программным обеспечением прибора (Maxwell et al., 2000):

$$F_v = F_m - F_0, \quad (1)$$

где F_m – максимальный выход флуоресценции после адаптации к темноте, F_0 – уровень флуоресценции без света и после темновой адаптации.

$$Y(II) = (F_m' - F_t)/F_m', \quad (2)$$

где F_m' – максимальный выход флуоресценции на свету, F_t – стационарное значение флуоресценции непосредственно перед вспышкой.

$$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'. \quad (3)$$

Для поддержания фотосинтеза применяли белый актиничный свет с плотностью фотонного потока 191,39 $\mu\text{моль м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. Для насыщающих вспышек использовали освещение на длине волны 660 нм с плотностью фотонного потока 2881 $\mu\text{моль м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. Значения фотосинтетических показателей регистрировали на уровне целого растения. Измерениям предшествовали темновая и световая адаптация длительностью по 15 мин.

Уровень транспирации оценивали по температуре листа с помощью тепловизора Testo 885, обладающего детектором с высокой разрешающей способностью, с температурной чувствительностью <30 мК (Ladeynova et al., 2020). Обработку полученных данных производили с помощью программного обеспечения для ПК Testo «IRSoft», поставляемого вместе с тепловизором. Для расчета относительной транспирации листьев одновременно с растениями регистрировали температуру сухого и смоченного стандартов (Jackson et al., 1981).

Условия засухи задавали прекращением полива растений с 14-го дня и до окончания эксперимента (рис. 1, А). Регистрацию параметров фотосинтеза и интенсивности транспирации осуществляли ежедневно начиная с 12-дневного возраста проростков. Морфометрические параметры измеряли однократно по достижении растениями возраста 30 дней.

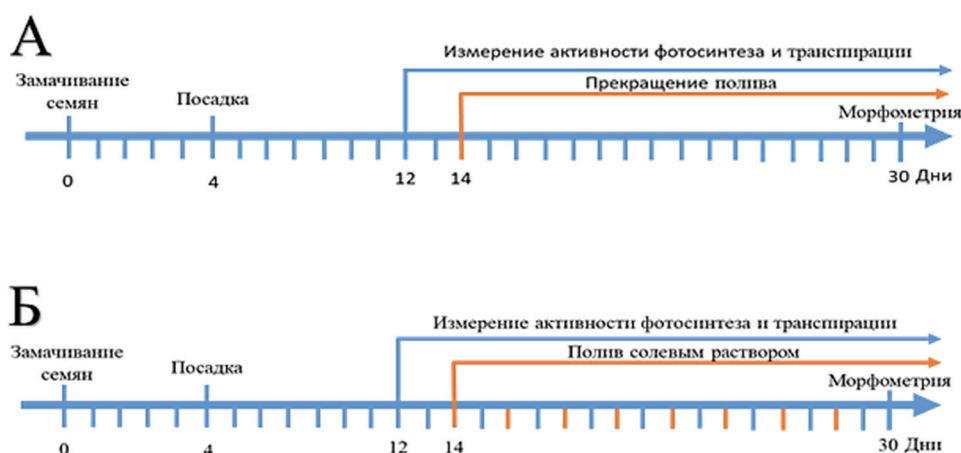


Рис. 1. Схема-график изучения влияния – А) засухи и Б) солевого стресса на состояние растений ячменя
Fig. 1. Schematic diagram of the effect of A) drought and B) salt stress on the state of barley plants

Для моделирования солевого стресса использовали полив растений солевым раствором с концентрацией 600 мМ С 14-дневного возраста (рис. 1, Б) растения поливали через день: контрольные – водопроводной водой, опытные (подвергаемые солевому стрессу) – солевым раствором. Регистрацию параметров фотосинтеза и интенсивности транспирации производили ежедневно начиная с 12-дневного возраста проростков. Морфометрические параметры измеряли однократно по достижении растениями возраста 30 дней.

Биологическая повторность экспериментов составляла 18 растений для каждой линии ячменя. Эксперименты проведены в трех повторностях. Для каждой совокупности вычислялись среднее значение и ошибка среднего.

Достоверность различий оценивали по t-критерию Стьюдента.

В полевых условиях оценивали урожайность линий и устойчивость к биотическим факторам. Учеты, наблюдения и оценки селекционного материала проводили согласно Методике государственного сортоиспытания РФ (2019), Методическим указаниям ВИР по изучению мировой коллекции овса, ржи, ячменя (2012) и Международному классификатору СЭВ рода *Hordeum* L. (1983). Степень поражения гельминтоспориозными пятнистостями, мучнистой росой и карликовой ржавчиной оценивали согласно общепринятой шкале (Дорошенко и др., 2022).

Результаты и их обсуждение. В таблице 1 представлены результаты полевых испытаний исследуемых образцов ярового ячменя.

Таблица 1. Хозяйственно-биологическая характеристика перспективных линий и сорта ярового ячменя Феникс (2021–2023 гг.)
Table 1. Economic and biological characteristics of the promising spring barley lines and the variety 'Feniks' (2021–2023)

Параметр	Год	Формат, стандарт	Феникс	11023 (Зерноградский 1898)	11027 (Зерноградский 1895)	НСР _{0.5}
Урожайность, т/га	2021	4,3	4,9	5,2	5,4	0,3
	2022	6,3	6,8	6,5	6,6	0,3
	2023	5,7	6,2	6,5	6	0,4
	средняя	5,4	6,0	6,1	6,0	–
Масса 1000 зерен, г	2021	38,8	39,8	37,8	39,3	1,7
	2022	44,5	42,8	41,3	45	3,2
	2023	43,9	45,3	43,8	46,5	2,3
	средняя	44,1	42,6	41,0	43,6	–
Количество зерен в колосе, шт.	2021	19	21	25	24	0,8
	2022	22	23	22	25	1,4
	2023	23	21	27	26	1,9
	средняя	21	22	25	25	–
Количество продуктивных стеблей на м ²	2021	581	602	558	542	63,2
	2022	519	538	487	492	31,3
	2023	735	784	769	642	93,3
	средняя	612	641	605	559	–
Вегетационный период, дни	2021	79	76	78	78	–
	2022	66	65	65	66	–
	2023	83	82	82	83	–
	средняя	76	74	75	76	–
Содержание белка в зерне, %	2021	12,3	12	12,8	13,2	0,8
	2022	11,2	11,6	12,9	13,8	1,9
	2023	12,0	12,9	12,4	13,8	1,1
	средняя	11,8	12,2	12,7	13,6	–
Масса зерна с колоса, %	2021	0,7	1	1,0	1,0	0,1
	2022	1,0	1,0	0,9	1,1	0,2
	2023	1,0	0,9	1,1	1,1	0,1
	средняя	0,9	1,0	1,0	1,1	–
Поражение пятнистостями, балл	2021	1,5	0	1,3	1,3	–
	2022	0	0	0	0	–
	2023	2	2,5	2	1	–
	средняя	1,2	0,8	1,1	0,8	–
Поражение мучнистой росой, балл	2021	0	0	0	0	–
	2022	0	0	0	0	–
	2023	2	2,5	1	1	–
	средняя	0,7	0,8	0,3	0,3	–
Поражение карликовой ржавчиной, %	2021	0	0	0	0	–
	2022	0	0	0	0	–
	2023	1	30	0	1	–
	средняя	0,3	10	0	0,3	–
Устойчивость к полеганию, балл	2021	9	9	9	9	–
	2022	9	9	9	9	–
	2023	5	5	7	3	–
	средняя	7,7	7,7	8,3	7,0	–

Все изучаемые образцы относятся к средней группе. В среднем за три года исследований изучаемые линии 11023, 11027 и сорт Феникс превысили стандарт Формат по урожайности на 0,6–0,7 т/га. Достоверная прибавка к стандартному сорту в 2021 г. отмечена по всем изучаемым образцам, в 2022 г. значимо превысил стандарт сорт Феникс, в 2023 г. выделились линия 11023 и сорт Феникс. По массе 1000 зерен в течение всего периода объекты исследований находились на уровне стандартного сорта. По содержанию белка в зерне наибольшие значения признака отмечены у линии 11027.

В 2022 и 2023 гг. на яровом ячмене не было выявлено в полевых условиях распространения листовых болезней. В 2023 г. высокую устойчивость к поражению листовыми болезнями проявила линия 11027. Линия 11023 являлась высокоустойчивой к мучнистой росе и карликовой ржавчине. Сорт Феникс был идентифицирован как умеренно устойчивый к поражению листовыми болезнями, представленными в таблице 1.

Сопоставление морфометрических показателей и фотосинтетической активности у ячменя в контрольных (бесстрессовых) условиях

Анализ морфометрических показателей исследуемых линий ячменя в отсутствие стрессовых факторов (рис. 2) показал наибольшую длину листьев для линии 11027: $37,15 \pm 1,241$ см. Наименьшие значения длины были полу-

чены для линии 11023: $31,97 \pm 1,350$ см, у сорта Феникс длина листьев достигала $36,63 \pm 1,501$ см. Наибольшее значение сырой массы листьев было показано для сорта Феникс ($0,76 \pm 0,162$ г), наименьшее значение – для линии 11023 ($0,49 \pm 0,037$ г). Сырая масса листьев линии 11027 достигала $0,72 \pm 0,061$ г. По сухой массе листьев наибольшие значения ($0,030 \pm 0,007$ г) наблюдались у сорта Феникс, наименьшие ($0,015 \pm 0,006$ г) – у линии 11023. Для линии 11027 значения сухой массы листьев составили $0,020 \pm 0,006$ г. Показано, что линия 11023 имеет статистически значимо более низкие значения длины листьев по сравнению с линией 11027 и сортом Феникс и более низкие значения сырой массы по сравнению с линией 11027.

Наибольшая длина корней (рис. 2) была показана для линии 11027, она составила $13,95 \pm 0,728$ см. Наименьшие значения длины корней были получены для линии 11023: $12,03 \pm 1,069$ см, у сорта Феникс длина корней достигала $12,23 \pm 4,433$ см. Наибольшее значение сырой массы корней было показано для сорта Феникс ($0,078 \pm 0,009$ г), наименьшее – для линии 11023 ($0,020 \pm 0,002$ г). Сырая масса корней линии 11027 достигала $0,053 \pm 0,005$ г. По сухой массе корней наибольшие значения – $0,0030 \pm 0,0004$ г – наблюдались у сорта Феникс, наименьшие – $0,0014 \pm 0,0008$ г – у линии 11023. Для линии 11027 значения сухой массы составили $0,0018 \pm 0,0011$ г. Статистически значимые различия были показаны только по сырой массе корней, она уменьшалась в ряду Феникс – 11027–11023.

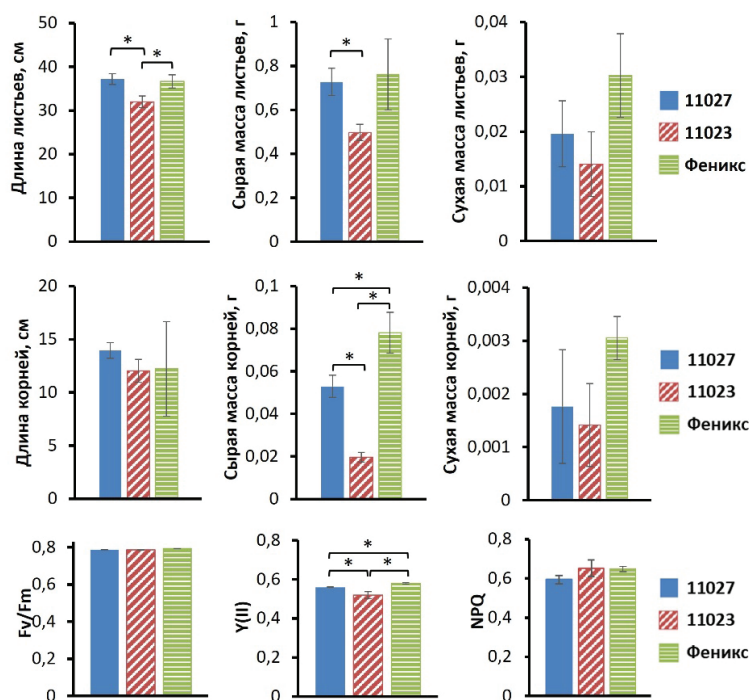


Рис. 2. Морфометрические показатели листьев и корней и параметры флуоресценции хлорофилла у растений ячменя линий 11027, 11023 и сорта Феникс в бесстрессовых условиях

Fig. 2. Morphometric indices of leaves and roots and chlorophyll fluorescence parameters of the barley lines '11027', '11023' and the variety 'Feniks' under stress-free conditions

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

Ранее было показано, что морфометрические показатели растений ячменя тесно связаны с уровнем ассимиляции CO_2 и показателями флуоресценции хлорофилла. В продолжение этих исследований в текущей работе выполнено сопоставление морфометрических показателей с показателями флуоресценции хлорофилла у изучаемых образцов ячменя. Были проанализированы показатели, отражающие эффективность работы фотосистемы II, а также количество рассеиваемой в виде тепла энергии: уровень максимальной эффективности фотохимических реакций фотосистемы II (F_v/F_m), эффективный квантовый выход фотохимических реакций фотосистемы II ($Y(II)$) и нефотохимическое тушение флуоресценции (NPQ). Зарегистрированы следующие значения для показателя F_v/F_m : $0,78 \pm 0,001$ – для линии 11027; $0,78 \pm 0,002$ – для линии 11023; $0,79 \pm 0,001$ – для сорта Феникс; $Y(II)$ составил: $0,56 \pm 0,002$ – для линии 11027; $0,52 \pm 0,018$ – для линии 11023; $0,58 \pm 0,003$ – для сорта Феникс; NPQ: $0,59 \pm 0,021$ – для линии 11027; $0,65 \pm 0,040$ – для линии 11023; $0,64 \pm 0,013$ – для сорта Феникс (рис. 2). Из всех исследованных фотосинтетических показателей статистически значимые различия были выявлены только для $Y(II)$. Его уровень у растений, выращенных в контрольных условиях, снижался в ряду Феникс – 11027 – 11023. Полученный ряд снижения величины одного из ключевых фотосинтетических

показателей $Y(II)$ Феникс – 11027 – 11023 хорошо соответствует аналогичному ряду для морфометрических показателей, включая длину листьев и сырую массу корней (рис. 2).

Влияние засухи на морфометрические показатели и фотосинтетическую активность у ячменя линий 11027, 11023 и сорта Феникс

Анализ морфометрических параметров (длина, сырая, сухая масса листьев и корней) растений, подвергшихся засухе, показал снижение всех исследованных морфометрических показателей для всех линий ячменя. На фоне засухи значения длины листьев составили: $32,81 \pm 1,780$ см для ячменя линии 11027; $33,86 \pm 0,970$ см для линии 11023 и $24,22 \pm 3,103$ см для сорта Феникс. Сырая масса листьев составила: $0,09 \pm 0,013$ г для линии 11027; $0,13 \pm 0,016$ г для линии 11023 и $0,21 \pm 0,052$ г для сорта Феникс. Значения сухой массы листьев были: $0,013 \pm 0,004$ г для линии 11027; $0,013 \pm 0,002$ г для линии 11023 и $0,014 \pm 0,016$ г для сорта Феникс. Показано, что растения сорта Феникс имеют статистически значимо более низкие значения длины листьев в условиях засухи по сравнению с линиями 11027 и 11023, их сырая масса при этом статистически значимо превышает массу линии 11027 (рис. 3).

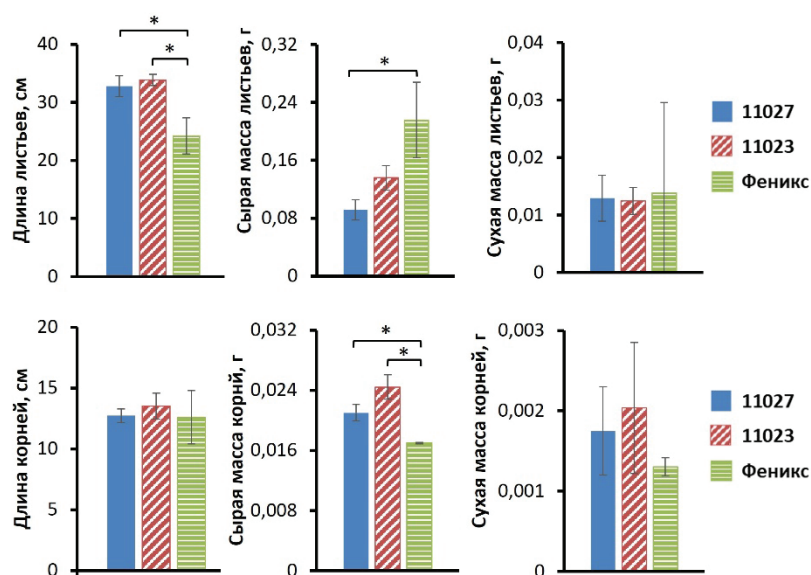


Рис. 3. Влияние засухи на морфометрические показатели листьев и корней у растений ячменя линий 11027, 11023 и сорта Феникс

Fig. 3. Drought effect on morphometric parameters of leaves and roots of the barley lines '11027', '11023' and the variety 'Feniks'

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

Наибольшая длина корней в условиях засухи была показана для линии 11023: $13,51 \pm 1,058$ см. Наименьшие значения длины были получены для сорта Феникс: $12,60 \pm 2,198$ см, у линии 11027 длина корней достигала $12,72 \pm 0,551$ см. Для сырой массы корней были зафиксированы сле-

дующие значения: $0,021 \pm 0,002$ см для линии 11027; $0,024 \pm 0,002$ см для линии 11023 и $0,017 \pm 0,001$ см для сорта Феникс. Значения сухой массы корня составили: $0,0018 \pm 0,0006$ г для линии 11027; $0,0020 \pm 0,0008$ г для линии 11023 и $0,0013 \pm 0,0001$ г для сорта Феникс. Показано, что значения сырой массы корней

у растений, подвергнутых засухе, снижаются в ряду 11023–11027–Феникс (рис. 3).

Засуха вызывает снижение интенсивности фотосинтеза, которое проявляется в снижении F_v/F_m и $Y(II)$ и увеличении NPQ (рис. 4). Наиболее перспективными показателями фотосинтеза, по которым можно прогнозировать засухоустойчивость, представляются уровень $Y(II)$ и NPQ, отражающие активность работы фотосистемы II и количество энергии, рассеиваемой в виде тепла [5]. Чувствительность линий ячменя к засухе оценивалась по времени начала изменений этих показателей флуоресценции хлорофилла. Наиболее ранние изменения всех фотосинтетических показателей были зарегистрированы у линии 11027. Уровень $Y(II)$ статистически значимо снижался относительно контроля начиная с 10-го дня засухи. Аналогичные изменения для линии 11023 начинались с 13-го дня засухи, а для сорта Феникс

не было зарегистрировано статистически значимого снижения $Y(II)$ на протяжении всего периода измерений. Полученные результаты позволяют предполагать, что наиболее устойчивыми к засухе оказались растения ячменя сорта Феникс, а наименьшую засухоустойчивость показала линия 11027. Полученные результаты хорошо соответствуют распределению, полученному для сырой массы листьев растений, подвергнутых засухе.

Активность фотосинтеза зависит от доступности CO_2 , которая тесно связана с устьичной проводимостью и транспирацией. Уровень относительной транспирации, оцениваемый по температуре листа, статистически значимо снижался начиная со 2-го дня от прекращения полива для растений линии 11027 и сорта Феникс. С 4-го дня значимое снижение транспирации также наблюдалось для растений линии 11023 (рис. 4).

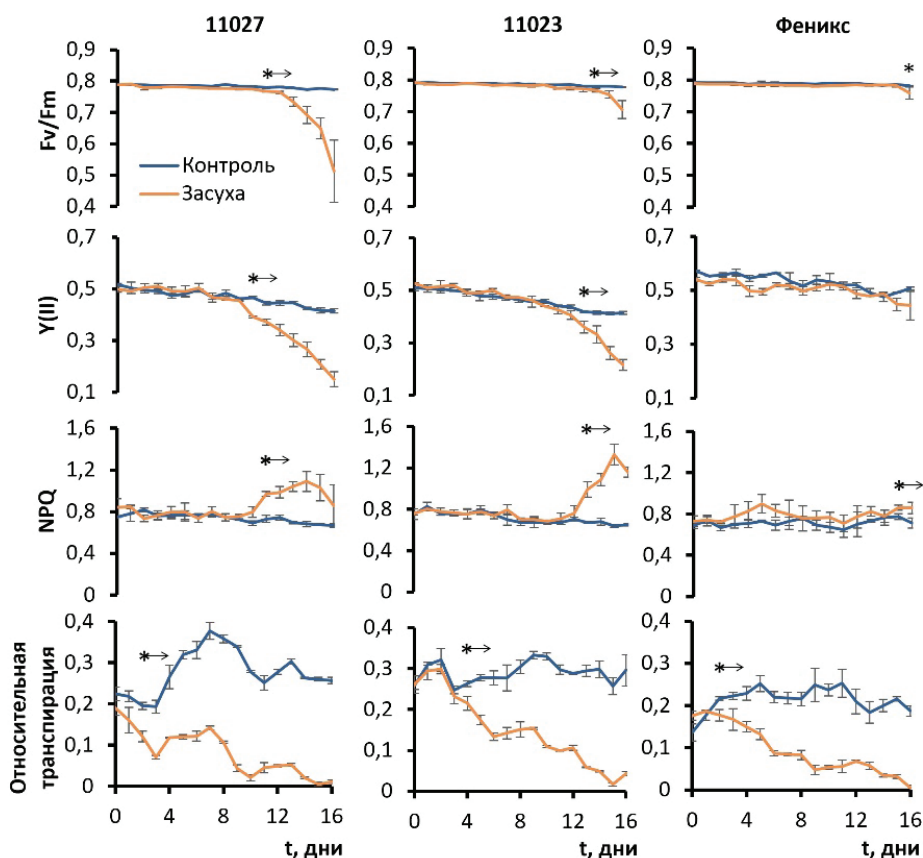


Рис. 4. Влияние засухи на динамику параметров фотосинтеза и относительной транспирации растений ячменя линий 11027, 11023 и сорта Феникс

Fig. 4. Drought effect on the dynamics of photosynthesis parameters and relative transpiration of the barley lines '11027', '11023' and the variety 'Feniks'. The day of stopping watering is taken as 0

Примечание. За 0 принят день прекращения полива. * – статистически значимые различия, $p < 0,05$. Стрелкой обозначено наличие значимых различий для всех последующих дней после отмеченного.

Влияние солевого стресса на морфометрические показатели и фотосинтетическую активность у ячменя линий 11027, 11023 и сорта Феникс

Засоление, как и засуха, вызывает снижение всех исследованных морфометрических показателей (длина, сырая, сухая масса листьев

и корней) для всех линий ячменя (рис. 5). Были получены следующие значения длины листьев: $32,24 \pm 1,624$ см для линии 11027; $31,36 \pm 1,501$ см для линии 11023 и $26,20 \pm 5,032$ см для сорта Феникс. Значения сырой массы листьев опытных растений составили: $0,29 \pm 0,032$ г для линии 11027; $0,26 \pm 0,016$ г для линии 11023

и $0,22 \pm 0,117$ г для сорта Феникс. Были зарегистрированы следующие значения сухой массы листьев: $0,016 \pm 0,005$ г для линии 11027; $0,013 \pm 0,004$ г для линии 11023 и $0,018 \pm 0,011$ г для сорта Феникс. Статистически значимых различий между линиями не было обнаружено ни по одному из морфометрических показателей листьев.

Наибольшая длина корней в условиях засоления была выявлена у линии 11023: $13,73 \pm 0,742$ см, наименьшая – у линии 11027: $12,37 \pm 0,728$ см, длина корней у сорта Феникс

составляла $12,60 \pm 2,198$ см. Значения сырой массы корней опытных растений составили: $0,027 \pm 0,004$ г для линии 11027; $0,021 \pm 0,001$ г для линии 11023 и $0,041 \pm 0,006$ г для сорта Феникс. Были показаны следующие значения сухой массы корней: $0,0022 \pm 0,0011$ г для линии 11027; $0,0018 \pm 0,0006$ г для линии 11023 и $0,0017 \pm 0,0014$ г для сорта Феникс (рис. 5). Статистически значимые различия зафиксированы только между сырой массой корней линии 11023 и сорта Феникс.

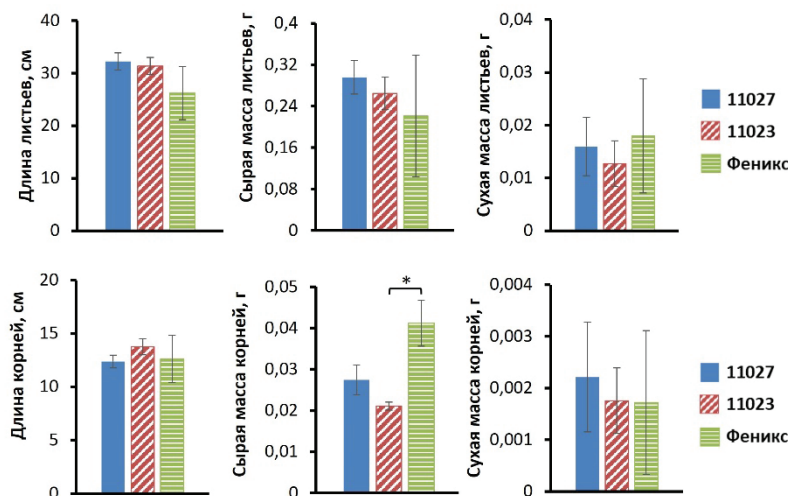


Рис. 5. Влияние солевого стресса на морфометрические показатели листьев и корней у ячменя линий 11027, 11023 и сорта Феникс

Fig. 5. Salt stress effect on morphometric parameters of leaves and roots of the barley lines '11027', '11023' and the variety 'Feniks'

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

Подобно засухе, солевой стресс вызывает снижение интенсивности фотосинтеза, которое проявляется в снижении F_v/F_m и $Y(II)$ и увеличении NPQ (рис. 6). Наиболее ранние изменения фотосинтетических показателей отмечены для линии 11027 и сорта Феникс, у которых статистически значимое снижение $Y(II)$ регистрировалось через 9 дней после начала полива солевым раствором. Аналогичные изменения у линии 11023 наступали с 12-го дня. Полученные результаты позволяют предполагать, что наиболее устойчивыми к солевому стрессу оказались растения ячменя 11023, а наименьшую устойчивость показала линия 11027.

Уровень относительной транспирации, оцениваемый по температуре листа, у линии 11027 достоверно снижается через один день после полива солевым раствором. Со 2-го дня транспирация также статистически значимо снижается у линии 11023 и сорта Феникс (рис. 6).

В ходе исследования был проведен сравнительный анализ морфометрических и фотосинтетических показателей линий 11027, 11023 и сорта Феникс в контрольных условиях,

а также в условиях засухи и солевого стресса. Морфометрические показатели оценивали по длине, сухой и сырой массе листьев и корней. Эффективность фотосинтеза оценивали по максимальному квантовому выходу фотосистемы II (F_v/F_m); эффективному квантовому выходу фотохимических реакций фотосистемы II ($Y(II)$) и нефотохимическому тушению флуоресценции (NPQ). Показано, что в контрольных условиях линия 11023 имеет статистически значимо более низкие значения длины листьев по сравнению с линией 11027 и сортом Феникс: для линии 11027 значения составили $37,15 \pm 1,241$ см, для линии 11023 – $31,97 \pm 1,350$ см, у сорта Феникс длина листьев достигала $36,63 \pm 1,501$ см. Также выявлены статистически значимо пониженные значения сырой массы листьев у линии 11023 по сравнению с линией 11027 (значения составили $0,49 \pm 0,037$ г и $0,72 \pm 0,061$ г соответственно). Статистически значимые различия были показаны у всех исследуемых групп растений по сырой массе корней, которая уменьшалась в ряду Феникс–11027–11023. Для сорта Феникс значения составили $0,078 \pm 0,009$ г, для линии 11027 – $0,053 \pm 0,005$ г, для линии 11023 –

$0,020 \pm 0,002$ г. По показателю фотосинтеза $Y(II)$ также между всеми исследуемыми группами растений наблюдались статистически значимые различия. Уровень $Y(II)$ снижался в ряду

Феникс–11027–11023 (значения составили $0,58 \pm 0,003$; $0,56 \pm 0,002$ и $0,52 \pm 0,018$ соответственно).

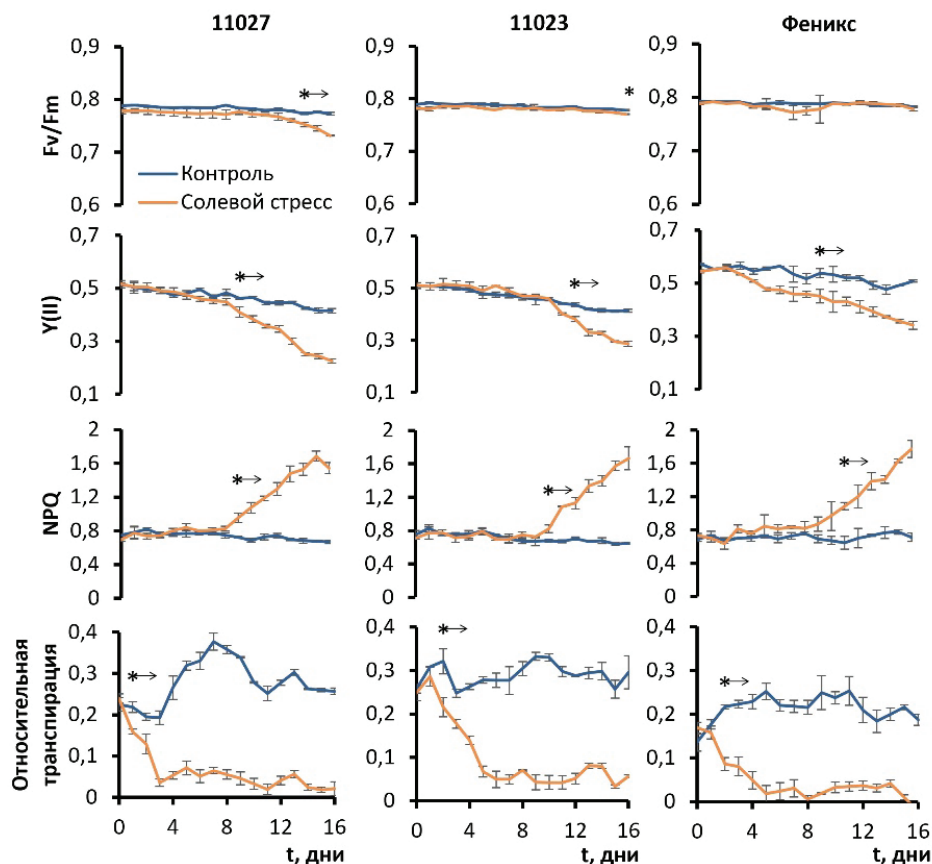


Рис. 6. Влияние солевого стресса на динамику параметров фотосинтеза и относительной транспирации растений ячменя линий 11027, 11023 и сорта Феникс

Fig. 6. Salt stress effect on the dynamics of photosynthesis parameters and relative transpiration of the barley lines '11027', '11023' and the variety 'Feniks'

Примечание. За 0 принят день прекращения полива. * – статистически значимые различия, $p < 0,05$. Стрелкой обозначено наличие значимых различий для всех последующих дней после отмеченного.

Показано, что в условиях засухи растения сорта Феникс имеют статистически значимо более низкие значения длины листьев по сравнению с линиями 11027 и 11023, их сырая масса при этом статистически значимо превышает массу линии 11027. Значения длины листьев составили: $32,81 \pm 1,780$ см для ячменя линии 11027; $33,86 \pm 0,970$ см для линии 11023 и $24,22 \pm 3,103$ см для сорта Феникс. Сырая масса листьев составила: $0,09 \pm 0,013$ г для линии 11027 и $0,21 \pm 0,052$ г для сорта Феникс. В условиях водного дефицита сырая масса корней сорта Феникс имела статистически значимо пониженные значения по сравнению с линиями 11027 и 11023. Показано, что значения сырой массы корней у растений, подвергнутых засухе, снижаются в ряду 11023–11027–Феникс ($0,024 \pm 0,002$ см, $0,021 \pm 0,002$ см и $0,017 \pm 0,001$ см соответственно). Наиболее ранние изменения всех фотосинтетических показателей при засухе были зарегистрированы у линии 11027. Уровень $Y(II)$ статистически значи-

мо снижался относительно контроля начиная с 10-го дня засухи. Аналогичные изменения для линии 11023 начинались с 13-го дня засухи, а для сорта Феникс не было зарегистрировано статистически значимого снижения $Y(II)$ на протяжении всего периода измерений. Уровень относительной транспирации, оцениваемый по температуре листа, статистически значимо снижался начиная со 2-го дня от прекращения полива для растений линии 11027 и сорта Феникс. С 4-го дня значимое снижение транспирации также наблюдалось для растений линии 11023.

В условиях засоления статистически значимые различия по морфометрическим показателям зафиксированы только по сырой массе корней линии 11023 и сорта Феникс (значения составили $0,021 \pm 0,001$ г для линии 11023 и $0,041 \pm 0,006$ г для сорта Феникс). Наиболее ранние изменения фотосинтетических показателей отмечены для линии 11027 и сорта Феникс, у которых статистически значимое

снижение Y(II) регистрировалось через 9 дней после начала полива солевым раствором. Аналогичные изменения у линии 11023 наступали с 12-го дня. Уровень относительной транспирации у линии 11027 достоверно снижается через 1 день после полива солевым раствором. Со 2-го дня транспирация также статистически значимо снижается у линии 11023 и сорта Феникс.

Выводы.

1. Показано, что в отсутствие стрессоров морфометрические параметры и активность фотосинтеза, оцениваемая по показателям флуоресценции хлорофилла, сорта Феникс и линии 11027 (Зерноградский 1895) выше, чем аналогичные показатели линии 11023 (Зерноградский 1898).

2. Выявлена различная устойчивость образцов ярового ячменя селекции ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской» к засухе и солевому стрессу. Самыми устойчивыми к засухе оказались растения сорта Феникс, а наименьшую засухоустойчивость

показала линия 11027 (Зерноградский 1895), проявив наиболее ранние изменения фотосинтетических показателей. Наиболее устойчивой к солевому стрессу оказалась линия 11023 (Зерноградский 1898), а наименьшую устойчивость демонстрирует линия 11027 (Зерноградский 1895).

3. Показатели флуоресценции хлорофилла, имеющие сходные паттерны распределения с традиционными морфометрическими показателями, позволяют получить более надежные статистически значимые различия между исследуемыми линиями с использованием меньшего количества индивидуальных растений, чем требуется для накопления данных морфометрии, что является важным преимуществом метода для использования в селекционной работе.

Финансирование. Государственное задание № 5ф.6.3 НИЦ «Курчатовский институт» – ВНИИРАЭ. Государственное задание № 0505-2022-0002 – ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской».

Библиографический список

1. Дорошенко Е. С., Дорошенко Э. С., Шишкин Н. В. Полная иммунологическая характеристика коллекции голозерного ячменя в условиях южной зоны // Аграрный вестник Урала. 2022. № 8(223). С. 15–26. DOI: 10.32417/1997-4868-2022-223-08-15-26
2. Международный классификатор СЭВ рода *Hordeum* L. Л., 1983. 56 с.
3. Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. М.: ООО «Группа компаний Море», 2019. 384 с.
4. Методические указания ВИР по изучению мировой коллекции овса, ржи, ячменя. СПб., 2012. 63 с.
5. Немцова Ю. А., Кузнецова Д. В., Гринберг М. А., Воденеев 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. № 6(15). С. 43–51. DOI: 10.31367/2079-8725-2023-89-6-43-51
6. Abdullaev F., Pirogova P., Vodeneev V., Sherstneva O. Chlorophyll Fluorescence in Wheat Breeding for Heat and Drought Tolerance // Plants. 2024. Vol. 13, Article number: 2778. DOI: 10.3390/plants13192778
7. Jackson R. D., Idso S. B., Reginato R. J., Pinter P. J. Canopy temperature as a crop water stress indicator // Water Resour Res. 1981. Vol. 17, Article number: 1133–1138.
8. Ladeynova M., Mudrilov M., Berezina E. Spatial and Temporal Dynamics of Electrical and Photosynthetic Activity and the Content of Phytohormones Induced by Local Stimulation of Pea Plants // Plants. 2020. Vol. 9, Article number: 1364. DOI: 10.3390/plants9101364
9. 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
10. Sharma A., Kumar V., Shahzad B., Ramakrishnan M., Singh Sidhu G. P., Bali A. S., Handa N., Kapoor D., Yadav P., Khanna K. et al. Photosynthetic Response of Plants Under Different Abiotic Stresses: A Review // Plant Growth Regul. 2020. Vol. 39, P. 509–531. DOI: 10.1007/s00344-019-10018-x
11. Stefanov M. A., Rashkov G. D., Apostolova E. L. Assessment of the Photosynthetic Apparatus Functions by Chlorophyll Fluorescence and P700 Absorbance in C3 and C4 Plants under Physiological Conditions and under Salt Stress // International Journal of Molecular Sciences. 2022. Vol. 23, Article number: 3768. DOI: 10.3390/ijms23073768
12. Wang W., Vinocur B., Altman A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance // Plants. 2003. Vol. 218, Iss. 1. P. 1–14. DOI: 10.1007/s00425-003-1105-5

References

1. Doroshenko E. S., Doroshenko E. S., Shishkin N. V. Polnaya immunologicheskaya kharakteristika kollektsii golozernogo yachmenya v usloviyakh yuzhnoi zony [Complete immunological characteristics of the hulless barley collection in the southern area] // Agrarnyi vestnik Urala. 2022. № 8(223). S. 15–26. DOI: 10.32417/1997-4868-2022-223-08-15-26
2. Mezhdunarodnyi klassifikator SEV roda *Hordeum* L. [International classifier of the COMECON of *Hordeum* L.]. L., 1983. 56 s.
3. Metodika gosudarstvennogo sortoispytaniya sel'skokhozyaistvennykh kul'tur [Methodology of the State Variety Testing of agricultural crops]. M.: ООО «Группа компаний Море», 2019. 384 s.
4. Metodicheskie ukazaniya VIR po izucheniyu mirovoi kollektsii ovsa, rzhi, yachmenya [Methodical recommendations of IPI for studying the world collection of oats, rye, barley]. SPb., 2012. 63 s.

5. Nemtsova Yu. A., Kuznetsova D. V., Grinberg M. A., Vodeneev V. A., Dontsova A. A., Dontsov D. P., Bondarenko V. S., Volkova P. Yu., Bondarenko E. V. Y(II) i NPQ – perspektivnye pokazateli fotosinteza dlya prognozirovaniya zasukhoustoichivosti yachmenya [The promising photosynthesis indicators Y(II) and NPQ to predict drought resistance of barley] // *Zernovoe khozyaistvo Rossii*. 2023. № 6(15). S. 43–51. DOI: 10.31367/2079-8725-2023-89-6-43-51
6. Abdullaev F., Pirogova P., Vodeneev V., Sherstneva O. Chlorophyll Fluorescence in Wheat Breeding for Heat and Drought Tolerance // *Plants*. 2024. Vol. 13, Article number: 2778. DOI: 10.3390/plants13192778
7. Jackson R. D., Idso S. B., Reginato R. J., Pinter P. J. Canopy temperature as a crop water stress indicator // *Water Resour. Res.* 1981. Vol. 17, Article number: 1133–1138.
8. Ladeynova M., Mudrilov M., Berezina E. Spatial and Temporal Dynamics of Electrical and Photosynthetic Activity and the Content of Phytohormones Induced by Local Stimulation of Pea Plants // *Plants*. 2020. Vol. 9, Article number: 1364. DOI: 10.3390/plants9101364
9. 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
10. Sharma A., Kumar V., Shahzad B., Ramakrishnan M., Singh Sidhu G. P., Bali A. S., Handa N., Kapoor D., Yadav P., Khanna K. et al. Photosynthetic Response of Plants Under Different Abiotic Stresses: A Review // *Plant Growth Regul.* 2020. Vol. 39, P. 509–531. DOI: 10.1007/s00344-019-10018-x
11. Stefanov M. A., Rashkov G. D., Apostolova E. L. Assessment of the Photosynthetic Apparatus Functions by Chlorophyll Fluorescence and P700 Absorbance in C3 and C4 Plants under Physiological Conditions and under Salt Stress // *International Journal of Molecular Sciences*. 2022. Vol. 23, Article number: 3768. DOI: 10.3390/ijms23073768
12. Wang W., Vinocur B., Altman A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance // *Plants*. 2003. Vol. 218, Iss. 1. P. 1–14. DOI: 10.1007/s00425-003-1105-5

Поступила: 30.10.24; доработана после рецензирования: 13.01.25; принята к публикации: 13.01.25.

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

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.