



Генотипическая вариабельность функционирования фотосистемы II листьев пленчатого и голозерного овса

Е. М. Лисицын*, С. А. Чуракова, Г. А. Баталова

Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, Киров, Россия

Автор, ответственный за переписку: Евгений Михайлович Лисицын, edaphic@mail.ru

Актуальность. Оценка первичных фотосинтетических процессов в фотосистеме II (PSII) листьев двух подвидов посевного овса подтверждает имеющиеся доказательства их генетической дифференциации. Сравнения голозерного и пленчатого овсов по эффективности передачи и сохранения энергии внутри PSII ранее практически не проводилось, но может оказать влияние на технологию выращивания этих подвидов.

Материалы и методы. На двухнедельных растениях 16 генотипов пленчатого и 17 генотипов голозерного овса оценивали параметры быстрой флуоресценции хлорофилла *a* с помощью флуориметра Fluor Pen FP 110/S. Данные о разности элементов структуры продуктивности получены в ходе полевых исследований 2021 г. Данные обработаны статистическими методами описательной статистики, корреляционного (MO Excel 2013) и кластерного (StatSoft Statistica 10, метод Ward'a) анализом; значимость различий между генотипами оценивали по критерию Дункана при $p \leq 0,05$.

Результаты. Абсолютные величины потоков адсорбированной (ABS/RC) и захваченной (TRo/RC) световой энергии были статистически значимо выше у голозерных форм (на 7,8 и 7,4% соответственно). У голозерных форм эффективность передачи электронов от пластохинона Q_B к PSI превышала таковую у пленчатых форм на 8,2%. Во всем наборе образцов выявлена статистически значимая взаимосвязь урожайности зерна с перфоманс-индексом PI_{ABS} ($r = 0,403$) и показателями захвата световой энергии ($r = -0,477$) и ее утилизации в реакционных центрах ($r = -0,452$). Перфоманс-индексы (PI_{ABS} и $PI_{ABS, total}$) коррелировали с коэффициентом хозяйственной эффективности урожая (соответственно 0,571 и 0,418) и были значимо выше в группе пленчатых овсов (на 28,2 и 21,9% соответственно).

Заключение. Показаны значимые различия пленчатых и голозерных форм овса посевного по структурно-функциональным параметрам работы PSII листьев. Результаты кластерного анализа параметров работы фотосистемы II листьев выявили тенденцию группирования исследованных генотипов в соответствии с типом пленчатости зерна.

Ключевые слова: хлорофилл *a*, пластохинон, флуоресценция, реакционный центр, поток световой энергии, электронный транспорт, перфоманс-индекс

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого» (тема № 0767-2019-0093).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Лисицын Е.М., Чуракова С.А., Баталова Г.А. Генотипическая вариабельность функционирования фотосистемы II листьев пленчатого и голозерного овса. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(3):17-26. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-17-26

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-17-26

Genotypic variability in the functioning of photosystem II in leaves of covered and naked oats

Eugeny M. Lisitsyn, Svetlana A. Churakova, Galina A. Batalova

*Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, Kirov, Russia***Corresponding author:** Eugeny M. Lisitsyn, edaphic@mail.ru

Background. Comparing the characteristics of primary photosynthetic processes in photosystem II (PSII) in the leaves of two oat (*Avena sativa* L.) subspecies will help to understand their genetic differentiation. Comparisons between naked and covered oats to assess the efficiency of energy flows within PSII and its relation to useful agronomic traits have not been previously made but can have an effect on their cultivation practices.

Materials and methods. Two-week-old plants of 16 covered and 17 naked oat genotypes were assessed for rapid chlorophyll *a* fluorescence using a Fluor Pen FP 110/S fluorometer. Data on the yield structure were obtained in 2021. The data were processed statistically using descriptive statistics, correlation (Excel 2013) and cluster (StatSoft Statistica 10; Ward's method) analyses.

Results. The groups of oat genotypes differed significantly in the absolute magnitude of adsorbed (ABS/RC) and trapped (TRo/RC) light energy flows, which were higher in naked oats (by 7.8 and 7.4%, respectively). The efficiency of electron transfer from plastoquinone Q_b to PSI in naked oats exceeded that in covered oats by 8.2%. For the whole set of genotypes, a statistically significant correlation of grain yield with the PI_{ABS} performance index ($r = 0.403$), light energy adsorption ($r = -0.477$) and its utilization at the reaction centers of PSII ($r = -0.452$) was manifested. The performance indices (PI_{ABS} and $PI_{ABS_{total}}$) positively correlated with part of grain in total biomass (0.571 and 0.418, respectively) and were higher in covered oats (by 28.2 and 21.9%, respectively).

Conclusion. The existence of significant differences was shown between covered and naked oats according to six of the nine evaluated structural and functional parameters of the PSII leaf functioning. The results of the cluster analysis demonstrated the tendency to the grouping of genotypes by the presence/absence of grain hullness.

Keywords: chlorophyll *a*, plastoquinone, fluorescence, reaction center, light energy flux, electron transport, performance index

Acknowledgements: the research was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation in the framework of the State Task assigned to the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky (theme No. 0767-2019-0093).

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Lisitsyn E.M., Churakova S.A., Batalova G.A. Genotypic variability in the functioning of photosystem II in leaves of covered and naked oats. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(3):17-26. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-17-26

Введение

В настоящее время на территории Российской Федерации возделывают два подвида овса посевного (*Avena sativa* L.): пленчатый (*A. sativa* subsp. *sativa*) и голозерный (*A. sativa* subsp. *nudisativa* (Husn.) Rod. et Sold.) (Rodionova et al., 1994). Результаты сортоиспытаний показывают, что урожайность зерна голозерных форм овса чаще всего составляет 70–80% от пленчатых сортов, однако отличия в урожае крупы с единицы площади между пленчатыми и голозерными сортами либо незначительны, либо голозерные сорта имеют преимущества по этому показателю (Kirkkari et al., 2004; Hackett, 2018). При сравнительном анализе этих подвидов овса селекционеры и физиологи чаще всего оценивают биохимические характеристики зерна: содержание белка, крахмала и амилозы, зольность, содержание масла, жирных кислот и β -глюканов (Gerasimov et al., 2020; Abugalieva et al., 2021). В последние годы опубликованы работы по сравнительному метаболному профилю зерна овса (жирных кислот, фенольных соединений, фитостеролов, органических кислот и сахаров). Эти данные подтверждают существование генетической дифференциации подвидов посевного овса (Loskutov et al., 2017; Loskutov et al., 2020).

Однако пока сравнительно мало работ посвящено выявлению различий между этими подвидами по структурно-функциональным характеристикам работы фотосинтетического аппарата листьев, который, как известно, является единственным поставщиком энергии и органических веществ для общего метаболизма растений. После разработки теории быстрой флуоресценции хлорофилла *a* (*Chl a*) (Strasser et al., 2004) и создания достаточно точных портативных приборов, позволяющих количественно фиксировать эту флуоресценцию, появилась возможность сравнить уровень протекания первичных фотосинтетических процессов в фотосистеме II (PSII) в листьях разных видов и сортов растений. Что касается непосредственно овса посевного, подобного рода работ значительно меньше, чем с другими культурами, причем в основном они посвящены реакциям растений на стрессовые воздействия: условия засоления (Song et al., 2019), засухи (Marcinińska et al., 2017), несбалансированность азотного питания, различные почвенно-климатические условия (Tobiasz-Salach et al., 2019), холодовой стресс (Sofronova et al., 2020). Сравнение же работы фотосистемы II голозерных и пленчатых сортов овса проводилось всего в нескольких работах на небольшом наборе сортов: в работе R. Tobiasz-Salach et al. (2019) авторы исследовали по два генотипа голозерного и пленчатого овса; в работе R. Hackett (2018) – два генотипа пленчатого и три генотипа голозерного овса.

Поэтому основной целью работы являлось выявление различий функционирования фотосистемы II и происходящих при этом процессов переноса электронов и энергии между двумя группами генотипов овса посевного (пленчатыми – 16 генотипов и голозерными – 17 генотипов), а также возможностей использования параметров быстрой флуоресценции хлорофилла *a* для раннего прогноза развития элементов продуктивности генотипов ярового овса *A. sativa*.

Материалы и методы

Для оценки параметров кинетики индукции флуоресценции хлорофилла *a* использовали двухнедельные проростки 16 генотипов (сортов и селекционных линий)

пленчатого и 17 генотипов голозерного ярового овса, выращенные на полной питательной среде при комнатной температуре и фотопериоде 16/8 ч (день/ночь). Названия сортов приведено в таблицах 1–4. Флуоресценцию хлорофилла *a* регистрировали на адаптированных к темноте (20 мин) листьях с использованием флуорометра Fluor Pen FP 110/S (Photon Systems Instruments, Czech Republic) согласно руководству производителя. Индукционные кривые флуоресценции хлорофилла *a* инициировали красным светом ($\lambda = 650$ нм) интенсивностью $3000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Рассчитывали следующие параметры функционирования PSII листьев: ψ_o (эффективность переноса электронов от пластохинона Q_A к пластохинону Q_B); δ_{RE} (эффективность переноса электронов от пластохинона Q_B к первичным акцепторам PSI); ψ_{RE} (суммарная эффективность переноса электрона от PSII к первичным акцепторам PSI); специфические потоки энергии в пересчете на один реакционный центр PSII (ABS/RC – поток адсорбированной световой энергии; TRo/RC (максимальный поток энергии захваченный реакционным центром); ETo/RC (поток электронного транспорта от пластохинона Q_A к пластохинону Q_B); Dlo/RC (поток энергии, рассеянной в виде тепла); перфоманс-индекс сохранения энергии от адсорбированного фотона до редукции пластохинона Q_B (PI_{ABS}) или до первичного акцептора PSI ($PI_{ABS, total}$).

Данные о развитии элементов структуры продуктивности получены в ходе полевых исследований 2021 г. на опытном поле Федерального аграрного научного центра Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого, (ФАНЦ Северо-Востока, г. Киров) в условиях окультуренных дерново-подзолистых почв.

Статистическая обработка данных проведена методами описательной статистики и корреляционного анализа с использованием пакета прикладных программ Microsoft Office Excel 2013. В таблицах представлены средние данные трех повторений; значимость отличий между генотипами оценивалась по критерию Дункана при $p \leq 0,05$. Кластерный анализ проведен по методу Ward'a в программе StatSoft Statistica 10.

Результаты

Данные таблицы 1 дают представление об уровне вариабельности каждого из четырех специфических потоков поглощенной энергии фотонов света в пределах PSII листьев пленчатых форм овса.

Как следует из данных таблицы 1, изученные генотипы пленчатого овса слабо различались между собой по уровню адсорбированной световой энергии (ABS/RC; CV = 6,8%) и максимальному захваченному потоку энергии (TRo/RC; CV = 7,3%). В то же время можно отметить высокий уровень вариабельности уровня электронного транспорта от первичного к вторичному акцептору PSII (ETo/RC), который составил 20,2%, и потока энергии, рассеянной в виде тепла (Dlo/RC), равного 24,1%. Три линии (90h18, 162h15 и 49h18) максимально эффективно передавали захваченную энергию в пуле хинонов (1,094–1,104 относительных единиц), тогда как у сорта 'Сапсан' эта величина была в 2,5 раза меньше (0,432 относительных единиц). Линия 196h15 имела самые высокие непроизводительные траты энергии (0,905 относительных единиц), тогда как линия 194h13, сорта 'Фаленец' и 'Кировский 2' тратили на излучение в виде тепла и флуоресценции в два раза меньше энергии (0,395–0,411 относительных единиц).

Таблица 1. Генотипическое разнообразие пленчатых форм овса по уровню специфических потоков энергии (относительные единицы в пересчете на один реакционный центр)**Table 1. Genotypic diversity of covered oat forms in the level of specific energy flows (arbitrary units per reaction center)**

Сорт, линия / Cultivar, line	ABS/RC	TРо/RC	ЕТо/RC	DIo/RC
Аргамак / Argamak	2,058 cd	1,611 fg	1,052 ef	0,447 cd
Кировский 2 / Kirovsky 2	1,859 a	1,458 b	0,862 c	0,401 a
Кречет / Krechet	2,116 e	1,605 ef	0,658 b	0,511 fg
Медведь / Medved	2,025 c	1,580 de	1,039 e	0,445 cd
Сапсан / Sapsan	1,951 b	1,519 c	0,432 a	0,432 bc
Фаленец / Falenets	1,961 b	1,550 d	1,049 ef	0,411 ab
162h15	2,21 gh	1,721 j	1,095 fg	0,489 ef
178h13	2,090 de	1,640gh	0,891 c	0,449 cd
194h13	1,982 b	1,587 ef	1,017 e	0,395 a
196h15	2,293 i	1,388 a	0,958 d	0,905 k
49h18	2,153 f	1,392 a	1,104 g	0,472 de
64h18	2,320 i	1,746 j	0,972 de	0,574 ij
79h14	2,179 fg	1,658 hi	0,699 b	0,522 gh
90h18	2,373 j	1,790 k	1,094 fg	0,582 j
91h18	2,163 f	1,673 i	1,052 ef	0,490 ef
94h18	2,232 h	1,681 i	0,943 d	0,551 hi
Среднее	2,123 ± 0,036	1,600 ± 0,029	0,932 ± 0,047	0,505 ± 0,030

Примечание: ABS/RC – поток адсорбированной световой энергии; TРо/RC – максимальный захваченный поток энергии; ЕТо/RC – поток электронного транспорта от Q_A к Q_B ; DIo/RC – поток энергии, рассеянной в виде тепла. В каждом столбце величины, сопровождаемые одинаковыми буквами, не различаются статистически по тесту Дункана при $p \leq 0,05$

Note: ABS/RC – light energy absorption flux; TРо/RC – maximum trapped energy flux; ЕТо/RC – electron transport flux from Q_A to Q_B ; DIo/RC – energy dissipation flux. The values followed by the same letters do not differ statistically according to Duncan's test at $p \leq 0.05$.

Для голозерных форм овса (табл. 2) характерна та же тенденция варибельности уровней этих четырех потоков энергии в пределах фотосистемы II: низкий уровень варибельности параметров ABS/RC и TРо/RC (коэффициенты вариации 7,5 и 6,0% соответственно) и в 2,2–3,1 раза более высокий уровень изменчивости потоков ЕТо/RC и DIo/RC (15,9 и 19,0% соответственно).

Максимально эффективно захваченная энергия света передавалась в пуле хинонов у линии 31h12 и в два раза менее эффективно у линии 159h14. Самый высокий уровень непроизводительных трат энергии отмечен для линии 63h11, тогда как сорт 'Вятский' и линии 1h18, 13h18 и 3h18 переизлучали в виде тепла вдвое меньшее количество захваченной энергии.

Кроме оценки уровней потоков энергии, измерение медленной флуоресценции хлорофилла *a* позволяет рас-

считать относительную эффективность передачи электронов как внутри фотосистемы II, так и на участке от фотосистемы II до фотосистемы I, где с использованием этих электронов происходит процесс синтеза органических молекул. В таблице 3 представлены данные для пленчатых форм овса.

Эффективность переноса электронов внутри пула хинонов (от первичного акцептора – пластохинона Q_A к вторичному – пластохинону Q_B ; параметр ψ_o) и от пластохинона Q_B к первичным акцепторам PSI (δ_{RE}) среди пленчатых форм овса имела средний уровень варибельности – 13,7–13,8%. Самой эффективной по параметру ψ_o была линия 196h15; у сорта 'Кречет' и линии 79h14 эффективность этого переноса была в 1,7 раза ниже. По второму параметру (δ_{RE}) максимальные величины имели сорт 'Кировский 2' и линия 196h15, тогда как у сорта 'Сапсан' этот

Таблица 2. Генотипическое разнообразие голозерных форм овса по уровню специфических потоков энергии (относительные единицы в пересчете на один реакционный центр)**Table 2. Genotypic diversity of naked oat forms in the level of specific energy flows (arbitrary units per reaction center)**

Сорт, линия / Cultivar, line	ABS/RC	TRo/RC	ETo/RC	DIo/RC
Багет / Baget	2,547 g	1,878 j	1,063 i	0,669 f
Вятский / Vyatsky	2,122 a	1,688 cde	1,013 h	0,434 a
Першерон / Persheron	2,365 e	1,439 a	1,124 j	0,611 e
11h12o	2,535 g	1,856 j	1,084 i	0,679 f
12h18	2,190 b	1,699 def	0,774 c	0,491 b
13h18	2,136 a	1,689 cde	1,073 i	0,447 a
159h14	2,191 b	1,672 c	0,642 a	0,519 cd
161h14	2,239 c	1,728 g	0,729 b	0,511 bc
1h18	2,094 a	1,645 b	0,897 ef	0,449 a
225h14	2,222 bc	1,706 efg	0,917 f	0,516 bcd
31h12	2,438 f	1,805 i	1,171 k	0,633 e
3h18	2,134 a	1,675 cd	1,050 i	0,459 a
42h12o	2,303 d	1,767 h	0,957 g	0,537 d
5h18	2,254 c	1,722 fg	0,826 d	0,532 cd
63h11	2,706 h	1,867 j	1,054 i	0,839 g
72h11	2,242 c	1,717 fg	0,824 d	0,525 cd
74h12	2,190 b	1,664 bc	0,872 e	0,526 cd
Среднее	2,289 ± 0.042	1,719 ± 0.025	0,945 ± 0.037	0,552 ± 0.025

Примечание: см. таблицу 1

Note: see Table 1

Таблица 3. Эффективность переноса электронов и сохранения энергии внутри и за пределами фотосистемы II листьев пленчатых форм овса (относительные единицы)**Table 3. Efficiency of electron transport and energy conservation within and beyond leaf photosystem II in covered oats (arbitrary units)**

Сорт, линия / Cultivar, line	ψ_o	δ_{RE}	ψ_{RE}	PI _{ABS}	PI _{ABS,total}
Аргамак / Argamak	0,637 de	0,331 e	0,211 e	3,305 fg	1,636 e
Кировский 2 / Kirovsky 2	0,559 b	0,427 i	0,239 h	3,128 f	2,334 h
Кречет / Krechet	0,410 a	0,344 fg	0,141 a	1,039 a	0,546 a
Медведь / Medved	0,657 e	0,271 b	0,178 c	3,377 g	1,256 d
Сапсан / Sapsan	0,611 c	0,257 a	0,157 b	2,745 de	0,951 b

Таблица 3. Окончание

Table 3. The end

Сорт, линия / Cultivar, line	ψ_o	δ_{RE}	ψ_{RE}	PI _{ABS}	PI _{ABS,total}
Фаленец / Falenets	0,630 cd	0,334 ef	0,210 e	4,052 i	2,031 g
162h15	0,637 de	0,328 de	0,209 e	2,797 e	1,368 d
178h13	0,544 b	0,300 c	0,163 b	2,188 c	0,938 b
194h13	0,641 de	0,340 efg	0,218 ef	3,626 h	1,869 f
196h15	0,701 f	0,428 i	0,300 i	2,529 d	1,890 f
49h18	0,657 e	0,352 g	0,231 gh	3,168 fg	1,723 e
64h18	0,558 b	0,399 h	0,223 fg	1,647 b	1,094 c
79h14	0,422 a	0,344 fg	0,145 a	1,095 a	0,574 a
90h18	0,611 c	0,317 d	0,194 d	2,039 c	0,945 b
91h18	0,630 cd	0,339 ef	0,213 ef	2,684 de	1,374 d
94h18	0,559 b	0,352 g	0,197 d	1,806 b	0,979 bc
Среднее	0,592 ± 0,020	0,341 ± 0,012	0,202 ± 0,010	2,577 ± 0,220	1,344 ± 0,132

Примечание: ψ_o – эффективность переноса электронов от Q_A к Q_B ; δ_{RE} – эффективность переноса электронов от пластохинона Q_B к первичным акцепторам PSI; ψ_{RE} – суммарная эффективность переноса электрона от PSII к первичным акцепторам PSI; перфоманс-индекс сохранения энергии от адсорбированного фотона до редукции Q_B (PI_{ABS}) или до первичного акцептора PSI (PI_{ABS,total}). В каждом столбце величины, сопровождаемые одинаковыми буквами, не различаются статистически по тесту Дункана при $p \leq 0,05$

Note: ψ_o – efficiency of electron transfer from Q_A to Q_B ; δ_{RE} – efficiency of electron transfer from Q_B to PSI acceptors; ψ_{RE} – summarized efficiency of electron transfer from PSII to PSI acceptor; performance index for energy conservation from absorbed photons to the reduction of Q_B (PI_{ABS}) or of PSI acceptors (PI_{ABS,total}). The values followed by the same letters do not differ statistically according to Duncan's test at $p \leq 0.05$

параметр был в 1,6 раза ниже. Суммарная эффективность переноса электронов от PSII к первичным акцепторам PSI была максимальной у уже упомянутой линии 196h15, минимальной (вдвое меньшей по величине) – у сорта 'Кречет' и линии 79h14. Коэффициент вариации составил в целом по группе плечатых овсов 19,8%.

Перфоманс-индексы, позволяющие оценить степень сохранения энергии при ее передаче от фотона, адсорбированного антенными комплексами фотосистемы II, до пластохинона Q_B (PI_{ABS}) или до первичного акцептора PSI (PI_{ABS,total}), имели очень высокие коэффициенты вариации – 34,2 и 39,2% соответственно. Максимальную величину первого индекса имел сорт 'Фаленец', превышая величины индекса у сорта 'Кречет' и линии 79h14 в 3,8–3,9 раза. По второму перфоманс-индексу максимальную эффективность имел сорт 'Кировский 2', минимальную – сорт 'Кречет' и линия 79h14, у которых эффективность сохранения энергии захваченного фотона была ниже в 4,1–4,3 раза.

В группе голозерных форм овса можно отметить сорт 'Першерон' и линию 31h12, имеющие максимальные величины параметров ψ_o и ψ_{RE} и сорт 'Вятский' с минимальными показателями δ_{RE} и ψ_{RE} (табл. 4).

У линии 13h18 был максимально эффективен перенос электронов от Q_A к Q_B , но минимально эффективен их перенос от Q_B к акцептору фотосистемы I, а у линии 159h14 – наоборот.

Вариабельность перфоманс-индекса PI_{ABS} у голозерных форм была на уровне плечатых форм, перфоманс-индекса PI_{ABS,total} – в 1,6 раза ниже. При этом сами величины индексов у голозерных форм были статистически значимо ниже, чем у плечатых – первого индекса в 1,4 раза, второго – в 1,3 раза. Среди голозерных форм наиболее эффективно поглощенная энергия сохранялась внутри PSII у линии 13h18 и втрое менее эффективно – у линий 159h14 и 63h11. Самый высокий перфоманс-индекс PI_{ABS,total} отмечен для линии 3h18, в 2,2 раза превышая этот индекс у линий 161h14 и 63h11.

Для анализа возможности использования лабораторной оценки параметров быстрой флуоресценции *Chla* с целью прогнозирования уровня развития элементов структуры продуктивности растений в полевых условиях были рассчитаны величины коэффициентов парных корреляций между лабораторными и полевыми показателями. Для этого у каждого сорта были определены величины семи показателей: высота растений, длина и масса метелки, масса зерна с метелки, масса 1000 зерен, урожайность и коэффициент хозяйственной эффективности урожая (Кхоз) – и сравнены с параметрами работы фотосистемы II двухнедельных растений этих сортов овса, выращенных в лабораторных условиях.

При обсчете всего массива данных (33 генотипа) не выявлено статистически значимых (при $p \leq 0,05$) парных

Таблица 4. Эффективность переноса электронов и сохранения энергии внутри и за пределами фотосистемы II листьев голозерных форм овса (относительные единицы)**Table 4. Efficiency of electron transport and energy conservation within and beyond leaf photosystem II in naked oats (arbitrary units)**

Сорт, линия / Cultivar, line	ψ_o	δ_{RE}	ψ_{RE}	PI _{ABS}	PI _{ABS,total}
Багет / Baget	0,567 g	0,365 cde	0,207 f	1,479 cd	0,851 b
Вятский / Vyatsky	0,600 h	0,275 a	0,165 a	2,750 h	1,044 de
Першерон / Persheron	0,642 ij	0,401 i	0,257 h	2,194 g	1,468 i
11h12o	0,584 gh	0,367 de	0,214 f	1,514 d	0,877 b
12h18	0,456 c	0,384 fg	0,175 b	1,346 bc	0,840 b
13h18	0,636 ij	0,274 a	0,174 b	3,089 j	1,167 g
159h14	0,389 a	0,444 j	0,173 b	1,090 a	0,871 b
161h14	0,425 b	0,376 ef	0,160 a	1,266 b	0,762 a
1h18	0,545 e	0,324 b	0,177 b	2,251 g	1,080 ef
225h14	0,540 e	0,369 e	0,199 e	1,914 f	1,120 fg
31h12	0,649 j	0,387 gh	0,251 h	2,201 g	1,393 h
3h18	0,627 i	0,357 cd	0,224 fg	2,909 i	1,618 j
42h12o	0,541 e	0,388 gh	0,210 f	1,734 e	1,099 ef
5h18	0,479 d	0,406 i	0,195 de	1,389 bcd	0,951 c
63h11	0,565 g	0,402 i	0,227 g	1,101 a	0,740 a
72h11	0,480 d	0,396 hi	0,190 cd	1,447 cd	0,948 c
74h12	0,527 e	0,356 c	0,187 c	1,817 ef	1,003 cd
Среднее	0,544 ± 0.019	0,369 ± 0.011	0,199 ± 0.007	1,852 ± 0.152	1,049 ± 0.060

Примечание: см. таблицу 3

Note: see Table 3

корреляций между параметрами быстрой флуоресценции *Chl a* и такими параметрами, как масса метелки, количество колосков и зерен в метелке, масса зерна с метелки.

Наибольшее количество статистически значимых связей отмечено для параметра Кхоз: отрицательные связи с δ_{RE} ($r = -0,387$), ABS/RC ($r = -0,457$) и TRo/RC ($r = -0,513$), положительные – с ψ_o ($r = 0,432$), PI_{ABS} ($r = 0,571$) и PI_{ABS,total} ($r = 0,418$). Масса 1000 зерен отрицательно коррелировала с ABS/RC ($r = -0,470$) и TRo/RC ($r = -0,441$). Отмечены отрицательные корреляции между высотой растений и параметрами ETo/RC ($r = -0,429$) и ABS/RC ($r = -0,372$), между длиной метелки и параметром ψ_{RE} ($r = -0,427$). Урожайность зерна коррелировала отрицательно с параметрами ABS/RC ($r = -0,477$) и TRo/RC ($r = -0,452$), но положительно – с перфоманс-индексом PI_{ABS} ($r = 0,403$).

Расчеты, проведенные отдельно для пленчатых форм овса, показали отсутствие каких-либо статистически значимых корреляций между исследованными группами параметров. Отдельный анализ голозерных форм овса выявил девять пар статистически значимых корреляций: Кхоз – PI_{ABS} ($r = 0,542$); высота растений коррелировала с параметрами ψ_o ($r = -0,620$), ψ_{RE} ($r = -0,541$), ETo/RC ($r = -0,622$); длина метелки – с параметрами ψ_{RE} ($r = -0,679$), ABS/RC ($r = -0,605$) и DIo/RC ($r = -0,563$); масса 1000 зерен статистически значимо снижалась с повышением параметра ψ_{RE} ($r = -0,496$).

Для оценки степени схожести двух подвидов овса по совокупности параметров работы фотосистемы II была проведена кластеризация изученных генотипов (рисунок).

По оцененным показателям все генотипы четко разделились на три кластера. В первом кластере пленчатые

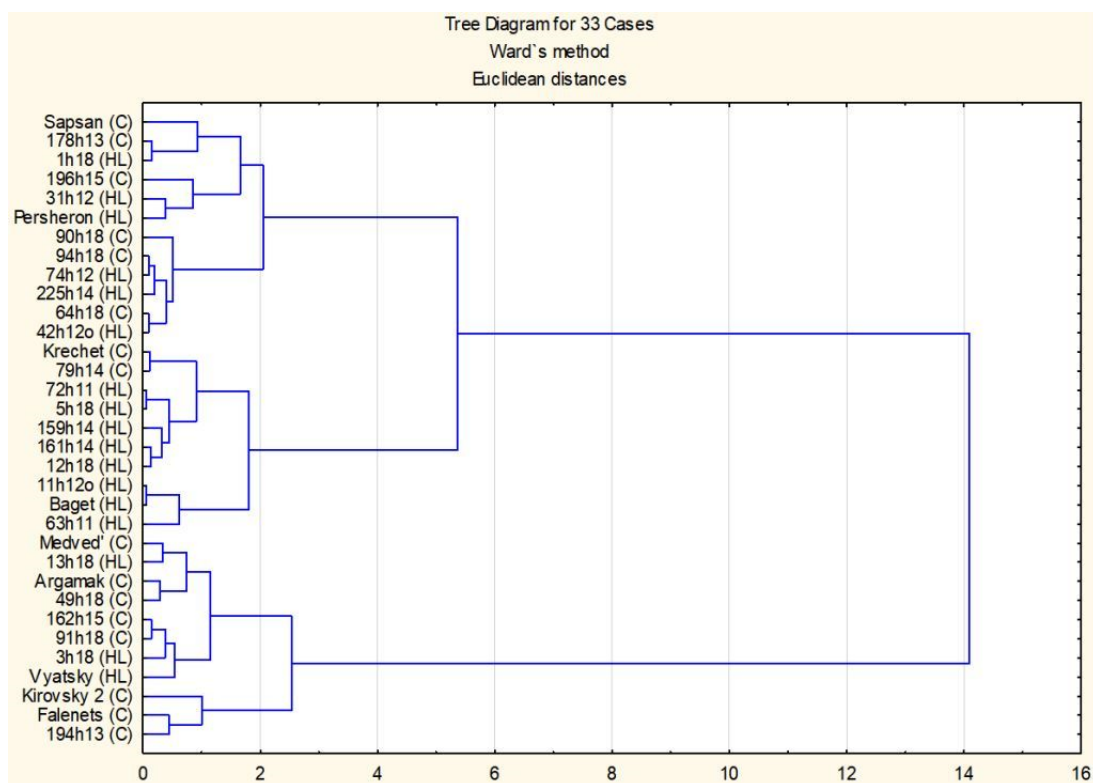


Рисунок. Дендрограмма распределения изученных генотипов овса по параметрам работы фотосистемы II (С – пленчатые формы, HL – голозерные формы)

Figure. Dendrogram showing distribution of the studied oat genotypes according to photosystem II parameters (covered forms are marked as C, and naked ones as HL)

и голозерные формы представлены в равном количестве (по 6 генотипов). В кластере 2 прослеживается значительное преобладание голозерных форм – 8 генотипов и 2 пленчатых, в кластере 3 – наоборот, 8 пленчатых генотипов и только 3 голозерных. Поскольку кластерный анализ учитывает одновременно девять разных параметров, представляется логичным считать, что генотипы, объединенные в один кластер, используют примерно одну и ту же стратегию работы PSII, отличаясь только в ее количественном проявлении. Соответственно этому разделению, генотипы в кластере 2 имели в среднем статистически значимо более высокие величины δ_{RP} , ABS/RC, TRo/RC, Dlo/RC, но более низкие величины ψ_o , ψ_{RP} , ETo/RC и обоих перфоманс-индексов, чем генотипы кластера 3. Это сравнение может быть косвенным подтверждением наличия существенных функциональных различий голозерных и пленчатых форм овса по эффективности работы фотосистемы II листьев.

Обсуждение

Основной целью программ селекции растений является повышение их продуктивности, что, прежде всего, связано с увеличением общей биомассы надземной части растений. Поскольку единственным процессом, поставляющим органическое вещество для строительства растительного организма, является фотосинтез, продуктивность растений также может быть оценена посредством измерения активности компонентов фотосинтетического аппарата, например параметров флуоресценции *Chl a* (Czyczyło-Mysza et al., 2013). Основной принцип использования параметров флуоресценции заключается в том, что световая энергия, поглощаемая молекулами

хлорофилла в листьях, может быть преобразована тремя способами. Первый – использование в ходе фотосинтеза (фотохимия), второй – рассеяние избыточной энергии в виде тепла или (третий) ее переизлучение в виде быстрой флуоресценции. Эти три процесса протекают в условиях конкуренции, так что любое увеличение эффективности одного процесса приведет к снижению эффективности двух других.

Сравниваемые группы генотипов овса продемонстрировали статистически значимые различия по большинству оцененных параметров работы фотосистемы II. Так, если сравнивать средние величины потоков энергии для голозерных и пленчатых форм овса, можно отметить, что ни по абсолютной величине, ни по уровню вариабельности потоков ETo/RC и Dlo/RC статистически значимых различий не установлено. Потоки адсорбированной световой энергии (ABS/RC) и максимальные захваченные потоки (TRo/RC) были значимо выше в группе голозерных форм (на 7,8 и 7,4% соответственно). Таким образом, в пересчете на один реакционный центр эффективность работы фотосистемы II по поглощению световой энергии у голозерных форм овса статистически значимо превышала таковую у пленчатых форм.

В целом по группе голозерных форм вариабельность показателей эффективности переноса электронов от Q_A к Q_B , и от Q_B к акцептору фотосистемы I была немного ниже, чем в группе пленчатых форм; при этом средняя величина эффективности передачи электронов от пластохинона Q_B к PSI у голозерных форм статистически превышала таковую у пленчатых форм (на 8,2%).

Параметры кинетики флуоресценции *Chl a*, оцененные в стадии 14–30-дневных проростков, позволили выделить наиболее засухоустойчивые ДН-линии овса из

одиннадцати исследованных образцов (Marcinińska et al., 2017). По мнению авторов, засуха сильнее всего повлияла на эффективность сохранения энергии при ее переносе внутри PSII (перфоманс-индекс PI_{ABS}). При этом для различных сельскохозяйственных культур, в том числе для овса (Noga et al., 2017; Tobiasz-Salach et al., 2019), было отмечено, что сорта, отличающиеся по урожайности зерна, характеризовались значительными различиями в способности поглощения и использования энергии солнечного света. В нашем исследовании, при обсчете всего набора сортов также проявилась взаимосвязь уровня урожайности зерна с суммарным перфоманс-индексом PI_{ABS} ($r = 0,403$) и с такими показателями использования световой энергии, как ее адсорбирование антенными комплексами (ABS/RC; $r = -0,477$) и утилизация в реакционных центрах фотосистемы (TRo/RC; $r = -0,452$). Оба использованные нами перфоманс-индекса (PI_{ABS} и $PI_{ABS, total}$) положительно коррелировали с таким хозяйственно ценным показателем структуры урожайности, как Кхоз (соответственно 0,571 и 0,418), что подтверждает мнение других авторов о возможности использования этих индексов в селекционной работе (Kalaji et al., 2016; Strasser et al., 2004).

В работе R. Tobiasz-Salach et al. (2019) было показано, что голозерные овсы (сорт 'Polar' и линия STN 7505) имели значительно более высокие значения PI_{ABS} по сравнению с пленчатыми образцами (сорт 'Krezus' и линия STN 7105); наблюдаемые различия составили 9%. В нашем исследовании на значительно большем наборе образцов как голозерной, так и пленчатой форм показано обратное – индексы PI_{ABS} и $PI_{ABS, total}$ были значимо выше в группе пленчатых овсов (на 28,2 и 21,9% соответственно). Такие различия могут быть объяснены не только разным набором образцов, но также и тем, что в нашем исследовании параметры флуоресценции оценивали на 14-дневных проростках, а не на взрослых растениях.

Следует отметить и тот факт, что в нашей работе коэффициенты вариации индекса PI_{ABS} у голозерных и пленчатых овсов были очень близки по величине (соответственно 33,7 и 34,2%) и согласуются с полученным в работе A. Noga et al. (2017) коэффициентом варьирования 34,6% для набора из 137 ДН-линий пленчатого овса.

Второй использованный нами индекс $PI_{ABS, total}$ в значительно большей степени варьировал в группе пленчатых овсов – 39,2% против 23,6% у голозерных овсов. Это может свидетельствовать о большем сходстве работы фотосистем I и II листьев исследованных голозерных овсов, в то время как пленчатые образцы представляют в этом отношении более разнообразную группу. Данный факт может быть объяснен тем, что селекция голозерного овса пока гораздо менее интенсивна, чем пленчатого и, соответственно, комбинаций различных сочетаний функциональных процессов работы фотосистем I и II у голозерных форм овса пока значительно меньше.

Заключение

Таким образом, проведенное исследование показало существование статистически значимых различий между пленчатыми и голозерными формами овса посевного по шести из девяти оцененных структурно-функциональных параметров работы PSII листьев. Несмотря на то что у голозерных форм более эффективно (на 8,2%) происходит процесс переноса электронов от пластохинона Q_B к первичным акцепторам PSI (показатель δ_{RE}), а величины адсорбированного потока световой энергии

(ABS/RC) и потока, захваченного реакционными центрами (TRo/RC), превышают таковые у пленчатых форм на 7,8 и 7,4% соответственно, суммарная эффективность работы PSII, оцененная по перфоманс-индексам PI_{ABS} и $PI_{ABS, total}$ у пленчатых форм овса была статистически выше (на 39 и 28% соответственно). Голозерные формы, в отличие от пленчатых, показали наличие статистически значимых корреляционных связей некоторых параметров работы PSII с уровнем развития отдельных элементов продуктивности растений, что может косвенно свидетельствовать о меньшем генетическом разнообразии этой группы ввиду того, что селекционная работа с голозерными формами овса ведется в значительно меньших масштабах, чем с традиционными пленчатыми формами. Результаты кластерного анализа, учитывающего одновременно уровни всех девяти использованных показателей работы PSII, показали, что четкого разделения голозерных и пленчатых форм не может быть проведено, хотя и прослеживается тенденция группирования генотипов по признаку наличия/отсутствия пленчатости зерна.

References / Литература

- Abugalieva A.I., Loskutov I.G., Savin T.V., Chudinov V.A. Evaluation of naked oat accessions from the VIR collection for their qualitative characteristics in Kazakhstan. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(1):9-21. [in Russian] (Абугалиева А.И., Лоскутов И.Г., Савин Т.В., Чудинов В.А. Изучение голозерного овса из коллекции ВИР на качественные показатели в условиях Казахстана. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(1):9-21). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-1-9-21
- Czyczyło-Mysza I., Tyrka M., Marcinińska I., Skrzypek E., Karbarz M., Dziurka M. et al. Quantitative trait loci for leaf chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll and carotenoid contents in relation to biomass and yield in bread wheat and their chromosome deletion bin assignments. *Molecular Breeding*. 2013;32(1):189-210. DOI: 10.1007/s11032-013-9862-8
- Gerasimov S.A., Polonskiy V.I., Sumina A.V., Surin N.A., Lipshin A.G., Zyute S.A. The influence of genotype and cultivation conditions of oats in the contents of biologically active components in grain. *Chemistry of Plant Raw Material*. 2020;(2):65-71. [in Russian]. (Герасимов С.А., Полонский В.И., Сумина А.В., Сурин Н.А., Липшин А.Г., Зюте С.А. Влияние генотипа и условий выращивания овса на содержание биологически активных компонентов в зерне. *Химия растительного сырья*. 2020;(2):65-71). DOI: 10.14258/jcpm.2020025515
- Hackett R. A comparison of husked and naked oats under Irish conditions. *Irish Journal of Agricultural and Food Research*. 2018;57(1):1-8. DOI: 10.1515/ijaf-2018-0001
- Kalaji H.M., Jajoo A., Oukarroum A., Brestič M., Živčák M., Samborska I.A. et al. Chlorophyll *a* fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2016;38:102. DOI: 10.1007/s11738-016-2113-y
- Kirkkari A.-M., Peltonen-Sainio P., Lehtinen P. Dehulling capacity and storability of naked oat. *Agricultural and Food Science*. 2004;13(1-2):198-211. DOI: 10.2137/1239099041837969
- Loskutov I.G., Shelenga T.V., Konarev A.V., Shavarda A.L., Blinova E.V., Dzubenko N.I. The metabolomic approach to the comparative analysis of wild and cultivated species of oats (*Avena L.*). *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2017;7(5):501-508. DOI: 10.1134/s2079059717050136

- Loskutov I.G., Shelenga T.V., Konarev A.V., Vargach Yu.I., Porokhovina E.A., Blinova E.V. et al. Modern approach of structuring the variety diversity of the naked and covered forms of cultural oats (*Avena sativa* L.). *Ecological Genetics*. 2020;18(1):27-41. [in Russian] (Лоскутов И.Г., Шеленга Т.В., Конарев А.В., Варгач Ю.И., Пороховина Е.А., Блинова Е.В. и др. Новый подход к структурированию сортового разнообразия голозерных и пленчатых форм культурного овса (*Avena sativa* L.). *Экологическая генетика*. 2020;18(1):27-41). DOI: 10.17816/ecogen12977
- Marcińska I., Czyczyło-Mysza I., Skrzypek E., Grzesiak M.T., Popielarska-Konieczna M., Warchoł M. et al. Application of photochemical parameters and several indices based on phenotypical traits to assess intraspecific variation of oat (*Avena sativa* L.) tolerance to drought. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2017;39(7):153. DOI: 10.1007/s11738-017-2453-2
- Noga A., Warchoł M., Czyczyło-Mysza I., Marcińska I., Dziurka K., Warzecha T. et al. Chlorophyll *a* fluorescence parameters in the evaluation of oat DH lines yield components. *Cereal Research Communications*. 2017;45(4):665-674. DOI: 10.1556/0806.45.2017.032
- Rodionova N.A., Soldatov V.N., Merezhko V.E., Yarosh N.P., Kobylansky V.D. Flora of cultivated plants. Vol. 2 (Pt 3). Oat (Kulturnaya flora. T. 2, ch. 3. Oves). Moscow: Kolos; 1994. [in Russian] (Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е., Ярош Н.П., Кобылянский В.Д. Культурная флора. Т. 2, ч. 3. Овес. Москва: Колос; 1994).
- Sofronova V.E., Chepalov V.A., Dymova O.V., Golovko T.K. Functional condition of photosystem II in leaves of spring oats during autumnal decrease in temperature. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2020;67(4):661-670. DOI: 10.1134/S1021443720030206
- Song X., Zhou G., Ma B.L., Wu W., Ahmad I., Zhu G. et al. Nitrogen application improved photosynthetic productivity, chlorophyll fluorescence, yield and yield components of two oat genotypes under saline conditions. *Agronomy*. 2019;9(3):115. DOI: 10.3390/agronomy9030115
- Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Srivastava A. Analysis of the chlorophyll *a* fluorescence transient. In: G.C. Papageorgiou, Govindjee (eds). *Chlorophyll *a* Fluorescence. Advances in Photosynthesis and Respiration. Vol. 19*. Dordrecht: Springer; 2004. p.321-362. DOI: 10.1007/978-1-4020-3218-9_12
- Tobiasz-Salach R., Kalaji H.M., Mastalerczuk G., Bąba W., Bobrecka-Jamro D., Noras K. Can photosynthetic performance of oat (*Avena sativa* L.) plants be used as bioindicator for their proper growth conditions? *Chiang Mai Journal of Science*. 2019;46(5):880-895. Available from: <http://www.thaiscience.info/Journals/Article/CMJS/10990682.pdf> [accessed Feb. 06, 2022].

Информация об авторах

Евгений Михайлович Лисицын, доктор биологических наук, заведующий отделом, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, edaphic@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3125-3604>

Светлана Алексеевна Чуракова, младший научный сотрудник, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, sveta.1917@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3900-5258>

Галина Аркадьевна Баталова, доктор сельскохозяйственных наук, академик РАН, заведующая отделом, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, g.batalova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3491-499X>

Information about the authors

Eugeny M. Lisitsyn, Dr. Sci. (Biology), Head of a Department, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, edaphic@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3125-3604>

Svetlana A. Churakova, Associate Researcher, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, sveta.1917@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3900-5258>

Galina A. Batalova, Dr. Sci. (Agriculture), Academician of the RAS, Head of a Department, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, g.batalova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3491-499X>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 10.02.2022; одобрена после рецензирования 25.05.2022; принята к публикации 06.09.2022. The article was submitted on 10.02.2022; approved after reviewing on 25.05.2022; accepted for publication on 06.09.2022.