

Работа фотосистемы II листьев ярового ячменя под воздействием ионов марганца

© 2023. Е. М. Лисицын , С. А. Чуракова

ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», г. Киров, Российская Федерация

На растениях шести сортов ярового ячменя (стандарт – сорт Белгородский 100) оценено влияние ионов марганца на работу фотосистемы II (PSII) листьев. Растения в контроле (0 мг/л Mn) и опыте (30, 60, 90 мг/л Mn) выращивали на полной питательной среде Knop в условиях естественного освещения. На листьях 14-дневных растений регистрировали параметры быстрой флуоресценции хлорофилла с помощью флуорометра Fluor Pen FP 110/S. Обнаружено, что чувствительность различных структурных частей PSII варьирует в зависимости от концентрации ионов Mn и используемого генотипа. Так, потоки поглощенной энергии возросли у сорта Боярин при 30 и 60 мг/л Mn (на 7,9 и 14,1 %), сорта Фермер при 60 и 90 мг/л (на 15,8 и 16,1 %), но снизились у сортов Добряк при 30 и 90 мг/л (на 9,7 и 9,0 %), Фермер при 30 мг/л (на 15,8 %) и Бионик при 60 и 90 мг/л (на 8,0 и 6,8 %). Поток энергии, запасаемой в первичных фотохимических реакциях, у сорта Бионик усилился при 30 мг/л марганца (на 6,3 %), но снизился при 60 (на 6,8 %) и 90 мг/л (на 5,3 %), при 30 мг/л Mn повысился у сорта Боярин (на 6,4 %), однако снизился у сорта Форвард (на 11,7 %). Электронный транспорт, приводящий к фиксации CO₂, повышался у сортов Фермер при всех концентрациях Mn (на 8,1...12,6 %), у сорта Бионик повысился при 30 мг/л (на 7,2 %), но снизился при 90 мг/л (на 7,4 %). Электронный поток, приводящий к окислению конечного акцептора PSI, у исследованных сортов не изменялся под влиянием стрессора. Интегральные показатели активности PSII (индексы PI_{ABS} и PI_{ABS_total}) в стрессовых условиях определялись генотипом растений. Это свидетельствует, во-первых, о необходимости проведения адресной селекции (к конкретному уровню действующего фактора), во-вторых, о возможности пирамидирования интегрального уровня устойчивости к стрессору путем подбора родителей, отличающихся по уровню изменения отдельных функциональных реакций фотосинтеза.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare* L., флуоресценция хлорофилла, реакционный центр, пластохинон, электронный транспорт, поток световой энергии, перформанс-индекс

Благодарности: Работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого» (тема № FNWE-2022-0007).

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

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Лисицын Е. М., Чуракова С. А. Работа фотосистемы II листьев ярового ячменя под воздействием ионов марганца. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2023;24(1):66-76.

DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2023.24.1.66-76>

Поступила: 14.10.2022

Принята к публикации: 31.01.2022

Опубликована онлайн: 27.02.2023

Activity of photosystem II in spring barley leaves under the action of manganese ions

© 2023. Eugeny M. Lisitsyn , Svetlana A. Churakova

Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Kirov, Russian Federation

The influence of manganese ions (30, 60 and 90 mg/l) on the functioning of the photosystem II (PSII) in leaves was assessed on plants of six spring barley cultivars (Belgorodsky 100, st.). The plants were grown on a complete Knop medium without (control) and with the addition of manganese ions (experiment) under natural light conditions. On 14-day-old leaves, parameters of chlorophyll's rapid fluorescence were recorded using a Fluor Pen FP 110/S fluorometer. The sensitivity of the different structural parts of PSII was found to vary depending on the concentration of Mn ions and the genotype used. Thus, absorbed energy flows increased in the cv. Boyarin at 30 and 60 mg/l Mn (by 7.9 and 14.1 %), in cv. Farmer at 60 and 90 mg/l (by 15.8 and 16.1 %), but decreased in cv. Dobryak at 30 and 90 mg/l (by 9.7 and 9.0 %), Farmer at 30 mg/l (by 15.8 %) and Bionic at 60 and 90 mg/l (by 8.0 and 6.8 %). The flow of energy stored in primary photochemical reactions in the cv. Bionic increased at 30 mg/l of manganese (by 6.3 %), but decreased at 60 (by 6.8 %) and 90 mg/l (by 5.3 %); increased in the cv. Boyarin at 30 mg/l of Mn (by 6.4 %), but decreased in the cv. Forward (by 11.7 %). Electronic transport leading to CO₂ fixation increased in cv. Farmer at all Mn concentrations (by 8.1...12.6 %), and in cv. Bionic it increased at 30 mg/l (by 7.2 %), but decreased at 90 mg/l (by 7.4 %). The electron flux leading to the oxidation of the final acceptor of PSI in the studied cultivars did not change under the influence of the stressor. However, the integral parameters of PSII activity (PI_{ABS} and PI_{ABS_total} indices) under stressful conditions were determined by the plant genotype. This indicates, firstly, the need for targeted selection (to a specific level of the stress factor); secondly, on the possibility of pyramiding the integral level of resistance to the stressor by selecting parents who differ in the level of change in individual functional reactions of photosynthesis.

Keywords: *Hordeum vulgare* L., chlorophyll fluorescence, reaction center, plastoquinone, electron transport, light energy flux, performance index

Acknowledgments: the research was carried out under the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the state assignment of Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky (theme No. FNWE-2022-0007).

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

Conflict of interest: the authors stated no conflict of interest.

For citation: Lisitsyn E. M., Churakova S. A. Activity of photosystem II in spring barley leaves under action of manganese ions. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2023;24(1):66-76. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2023.24.1.66-76>

Received: 21.07.2022

Accepted for publication: 31.01.2022

Published online: 27.02.2023

Оценка параметров индукции быстрой флуоресценции хлорофилла *a* (*Chl a*) позволяет получить большой объем информации о работе фотосистемы II (PSII) за сравнительно короткое время (несколько минут). В последние годы измерение флуоресценции *Chl a* стало популярным методом оценки устойчивости работы фотосинтеза под влиянием различных стрессовых факторов [1, 2, 3]. Анализ переходных процессов флуоресценции *Chl a* позволяет рассчитывать структурные, конформационные и функциональные параметры, количественно определяющие поведение PSII при стрессах окружающей среды. Эти процессы используются для исследования потока переноса электронов от реакционных центров PSII к PSI через пластохиноны Q_A и Q_B.

Хорошо известно, что марганец является важным элементом, необходимым для роста и развития растений. В частности, Mn участвует в метаболических путях синтеза и распада хлорофилла в хлоропластах [4]; кислород-выделяющий комплекс фотосистемы II (PSII) имеет Mn-содержащее металлоферментное ядро, связывающееся с белком D1 реакционного центра PSII [5]. Однако избыток Mn считается одним из основных стрессовых факторов, препятствующих нормальному росту и развитию растений [6]. Высокие уровни Mn индуцируют накопление окисленной формы Q_A, блокируя перенос электронов далее этого пластохинона [7] и ухудшая работу всей транспортной цепи электронов со стороны донора PSII вплоть до конечных акцепторов PSI. Авторы считают, что чувствительность различных частей PSII к стрессовому воздействию варьирует, и эта реакция специфична для различных тяжелых металлов и является видозависимой.

Известно, что сельскохозяйственные почвы европейского северо-востока являются, в основном, подзолистыми и дерново-подзолистыми с низким естественным значением pH и высоким содержанием мобильных и общих форм марганца, вплоть до концентраций 233...486 мг/кг

почвы [8, 9], что соответствует 1,5...3,5 mM Mn. Эти значения превышают установленную ранее оптимальную концентрацию марганца для растений ярового ячменя (50 мг/кг) при их выращивании на дерново-подзолистых почвах [10]. Кроме того, как указывали А. В. Пасынков и др. [11], применение возрастающих доз азотных и калийных удобрений приводит к повышению концентрации подвижных форм марганца в пахотном слое подобных почв. Поскольку содержание марганца в пахотном слое почвы можно отнести к нерегулируемым факторам, оптимизация которых экономически и экологически неоправданна, то сорта зерновых культур, в частности ярового ячменя, должны обладать не только высокой потенциальной продуктивностью, но и устойчивостью к этому фактору [12]. Однако механизм токсичности Mn для PSII растений ярового ячменя остается в значительной степени неисследованным: первая работа, показавшая генотипические различия двух сортов ячменя по активности фотосинтетического аппарата при дефиците ионов марганца в условиях гидропонной культуры, была опубликована только в 2009 г. [13]. Эти же авторы изучали Mn-зависимые реакции PSII листьев ячменя сорта Antonia в полевых и вегетационных опытах [14] и указали, что четкие изменения в работе PSII при дефиците марганца проявляются ранее видимых симптомов угнетения растений. Отметим при этом, что, во-первых, вовлечение в исследование всего одного или двух сортов явно недостаточно для использования результатов работы в селекционной практике, во-вторых, на кислых дерново-подзолистых почвах с pH ниже 5,5 единиц дефицита марганца не существует, а основной проблемой становится его избыток.

Цель исследований – оценка влияния повышенных концентраций ионов марганца в среде роста (соответствующих их содержанию в пахотном слое дерново-подзолистых почв) на уровень некоторых параметров быстрой флуоресценции *Chl a* у шести сортов ярового ячменя.

Это позволяет дополнительно протестировать и, в конечном итоге, использовать в качестве родительских компонентов скрещивания потенциально более устойчивые к ионам марганца генотипы ярового ячменя.

Научная новизна. Проведена сравнительная оценка работы фотосистемы II листьев новых сортов ярового ячменя селекции Федерального аграрного научного центра Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого (ФАНЦ Северо-Востока) в условиях высокого содержания ионов марганца в среде роста. Впервые показано, что изменение интегрального показателя активности фотосистемы II листьев у изучаемых сортов ярового ячменя обеспечивается разными структурно-функциональными частями фотосистемы, при этом важную роль играет уровень стрессовой нагрузки.

Материал и методы. Для лабораторной оценки влияния ионов марганца на физиологические показатели устойчивости растений были использованы сорт Белгородский 100 селекции НПФ «Белселект» (стандарт ярового ячменя для Кировской области) и пять сортов ячменя селекции ФАНЦ Северо-Востока: Бионик, Боярин, Добряк, Фермер и Форвард. Растения выращивали в течение семи суток на дистиллированной воде, затем на полном питательном растворе Кнопа также в течение семи суток. Семена в количестве 35 штук помещали в рулоны из фильтровальной бумаги в 3-кратной повторности. Марганец вносили в питательную среду в виде соли $MnSO_4 \cdot H_2O$ в концентрации 30, 60 и 90 мг/л действующего вещества (д. в.). Контрольным фоном служил раствор Кнопа без добавления соли марганца. Концентрации ионов марганца соответствовали 0,5; 1,0 и 1,5 ПДК элемента (извлекаемого ацетатно-аммонийным буфером с pH 4,8) для дерново-подзолистых почв в соответствии с ГН 2.1.7.2041-06¹. Растения выращивали в естественных условиях освещения. Устойчивость ячменя к ионной токсичности марганца в среде культивирования оценивали по параметрам сухой массы корней, ростков, целого растения и соотношению сухих масс корней и ростков.

В конце опыта (14-й день) регистрировали параметры быстрой флуоресценции

хлорофилла *a* на листьях, адаптированных в течение 20 минут к темноте, на флуорометре Fluor Pen FP 110/S (Photon Systems Instruments, Czech Republic) согласно руководству производителя. Оценка проведена в 3-кратной повторности по каждому варианту опыта. Данные по интенсивности флуоресценции определяли в относительных единицах и далее использовались для расчета следующих параметров (в пересчете на один активный реакционный центр): ABS/RC – поток адсорбированной энергии, соответствующий величине эффективного размера антенны; TRo/RC – поток захваченной энергии, приводящий к окислению пластохинона Q_A (первичный акцептор PSII); ETo/RC – поток электронного транспорта от пластохинона Q_A к пластохинону Q_B ; DIo/RC – поток рассеянной энергии; RE/RC – электронный поток, приводящий к окислению конечного акцептора фотосистемы I. Кроме того, оценивали эффективность конвертирования энергии: от адсорбированного фотона до окисления переносчиков электрона по величине перфоманс-индекса PI_{ABS} , показателю функциональной активности PSII; от адсорбированного фотона до конечного акцептора PSI по перфоманс-индексу PI_{ABS_total} , показателю производительности фотосинтетического аппарата в целом.

Статистическую значимость отличий данных по вариантам опыта и долю влияния исследуемых факторов на варибельность оцениваемых параметров определяли с использованием двухфакторного дисперсионного анализа в программе Agros 2.05. Взаимосвязь между отдельными параметрами оценивали на основе коэффициентов парных корреляций Пирсона в программе Microsoft Office Excel 2013. В обеих процедурах обработки был принят уровень значимости $p \leq 0,05$.

Результаты и их обсуждение. Исследованные сорта ярового ячменя показали различную реакцию на ионы марганца по накоплению сухой массы. У трех сортов (Белгородский 100, Бионик и Фермер) не отмечено значимых изменений сухой массы корней ни в одном из вариантов опыта. Сорт Добряк не показал изменений в накоплении сухой массы ростков и общей массы растений, хотя масса корней значимо снижалась во всех вариантах внесения марганца (табл. 1).

¹Гигиенические нормативы ГН 2.1.7.2041-06. «Предельно-допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве». [Электронный ресурс]. URL: https://base.garant.ru/12144913/#block_1000 (дата обращения: 25.08.2022).

Таблица 1. Влияние ионов марганца на накопление сухой массы растениями ярового ячменя / Table 1. Influence of Mn ions on accumulation of dry mass in spring barley plants

<i>Сорт / Cultivar</i>	<i>Mn²⁺, мг/л</i>	<i>Сухая масса, г / Dry mass, g</i>			<i>RSR</i>
		<i>корни / roots</i>	<i>надземная часть / shoots</i>	<i>общая / total</i>	
Белгородский 100, ст. / Belgorodsky 100, st.	0	0,131 a	0,157 a	0,288 a	83,64 c
	30	0,137 a	0,199 bc	0,336 ab	68,96 a
	60	0,152 a	0,222 c	0,374 b	68,49 a
	90	0,134 a	0,175 ab	0,309 a	76,57 b
Боярин / Boyarin	0	0,265 c	0,315 b	0,580 bc	84,15 d
	30	0,215 a	0,286 a	0,501 a	75,11 b
	60	0,262 bc	0,331 b	0,593 c	79,12 c
	90	0,224 a	0,311 ab	0,535 ab	72,03 a
Форвард / Forward	0	0,213 b	0,299 b	0,512 b	71,27 a
	30	0,221 b	0,294 b	0,515 b	75,16 b
	60	0,243 c	0,304 b	0,547 b	79,92 c
	90	0,188 a	0,246 a	0,434 a	76,56 b
Фермер / Fermer	0	0,231 a	0,275 b	0,506 b	83,99 c
	30	0,200 a	0,280 b	0,480 b	71,45 a
	60	0,256 a	0,356 c	0,612 c	71,84 a
	90	0,199 a	0,247 a	0,446 a	80,64 bc
Добряк / Dobryak	0	0,304 c	0,334 a	0,638 a	91,06 c
	30	0,267 a	0,353 a	0,620 a	75,61 a
	60	0,267 a	0,352 a	0,619 a	75,83 a
	90	0,279 b	0,347 a	0,626 a	80,55 b
Бионик / Bionic	0	0,220 a	0,360 b	0,580 b	61,17 a
	30	0,234 a	0,300 a	0,534 ab	78,02 c
	60	0,202 a	0,282 a	0,484 a	71,65 b
	90	0,211 a	0,297 a	0,508 a	71,03 b

Примечания: RSR – массовое соотношение корни/ростки. Значения в вариантах, сопровождаемые одинаковыми латинскими буквами, не различаются значимо по критерию Дункана при $p \leq 0,05$ /

Notes: RSR – root-to-shoot ratio. Variants accompanied by the same Latin letters do not differ significantly according to the Duncan criterion at $p \leq 0.05$

В шести случаях отмечено повышение относительно контроля (0 мг/л Mn) массы корней (у сорта Форвард при 60 мг/л Mn), ростков (у сортов Белгородский 100 при 30 и 60 мг/л Mn; Фермер при 60 мг/л Mn), общей массы растений (при 60 мг/л Mn – у сортов Белгородский 100 и Фермер). Еще в 16 случаях отмечено статистически значимое снижение массы корней, ростков и общей массы. Для четырех сортов (Белгородский 100, Боярин, Фермер и Добряк) воздействие ионов марганца привело к перераспределению сухой массы в сторону ростков, для двух оставшихся сортов (Форвард и Бионик) – в сторону корневой системы.

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа фактор «генотип» оказал

значительно большее влияние на изменение сухой массы корней (79,0 %), ростков (70,8 %) и общей массы (75,6 %), чем фактор «концентрация ионов марганца» – соответственно 4,3; 5,3 и 4,3 % и взаимодействие этих факторов – 9,3; 14,4 и 10,3 %. На перераспределение массы между корневой системой и ростками большое значение оказало взаимодействие факторов – 61,8 %, доля влияния генотипа была втрое ниже, чем на сухую массу – 24,5 %, а доля концентрации марганца, напротив, вдвое выше – 10,2 %.

Процессы, характеризующие фотосинтетическую активность PSII, можно описать с точки зрения специфических потоков энергии, рассчитанных на один активный реакционный центр (рис. 1).

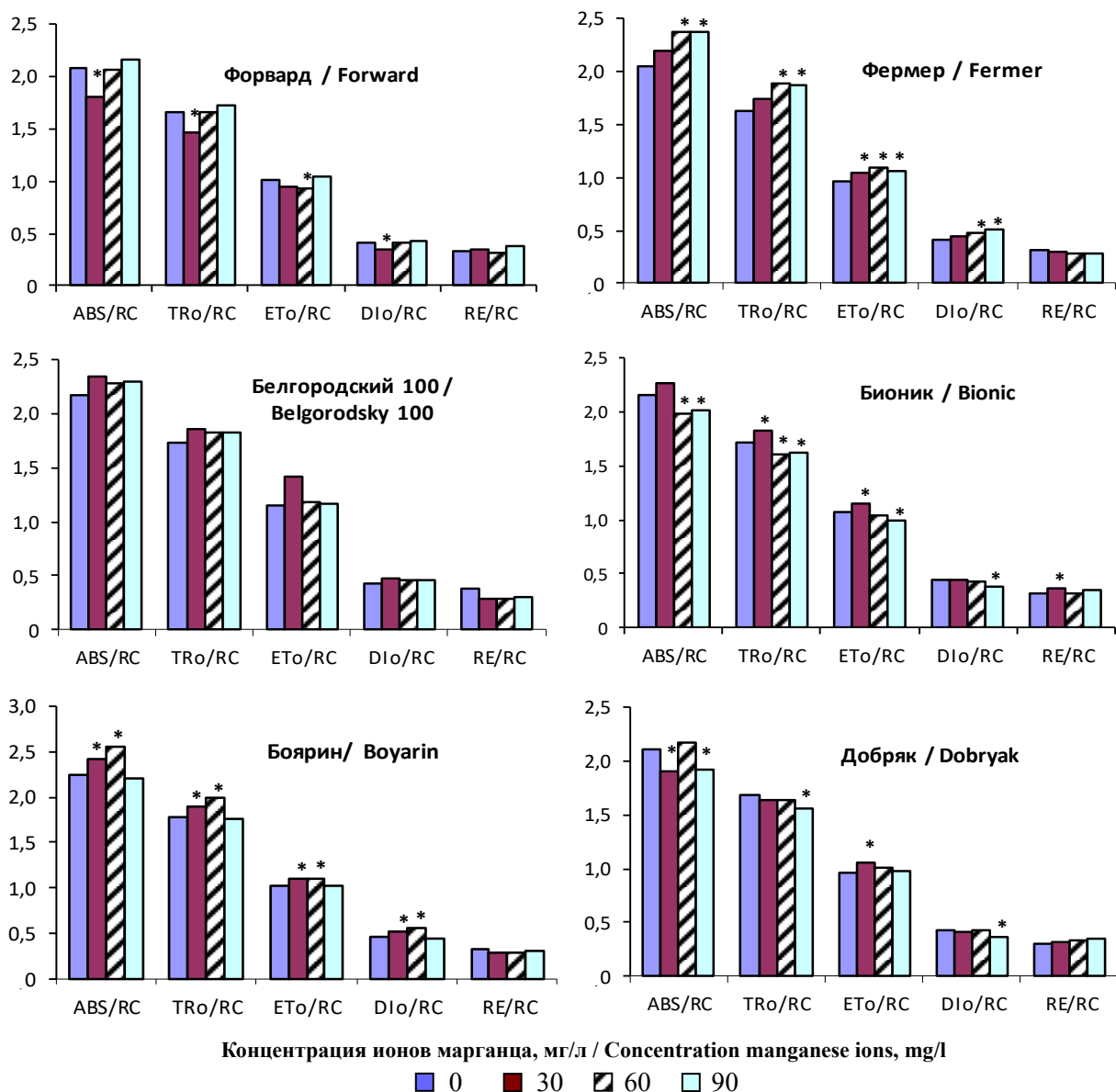


Рис. 1. Изменения специфических потоков энергии внутри фотосистемы II листьев ярового ячменя под воздействием различных концентраций ионов марганца. По оси ординат – условные единицы в пересчете на один активный реакционный центр; ABS/RC – поток адсорбированной энергии, TRo/RC – поток энергии, захваченный реакционным центром, ETo/RC – поток электронного транспорта, DIo/RC – поток энергии, рассеянной в виде тепла, RE/RC – электронный поток, приводящий к редукции конечного акцептора PSI;

* Отличия от контроля (0 мг/л Mn) статистически значимы при $p \leq 0,05$ /

Fig. 1. Changes in specific energy flows within photosystem II in spring barley leaves under the influence of manganese ions in various concentrations. Ordinate axis - arbitrary units in terms of one active reaction center. ABS/RC – absorbed energy flux, TRo/RC – trapped energy flux, ETo/RC – electron transport flux, DIo/RC – dissipation flux, RE/RC – electron flux leading to the reduction of the PSI finite acceptor;

* Differences from control (0 mg/l Mn) are statistically significant at $p \leq 0.05$

У сорта Белгородский 100 использованные концентрации марганца не привели к статистически значимому изменению ни одного из параметров специфических потоков энергии.

Поток энергии, поглощенный одним реакционным центром (ABS/RC), одновременно служит показателем размера антенных комплексов. Выращивание растений ячменя в присутствии 30 мг/л марганца привело к снижению

размера антенных комплексов у сортов Фермер (на 13,1 %) и Добряк (на 9,7 %), но к повышению его у сорта Боярин (на 7,9 %). При концентрации марганца 60 мг/л показатель ABS/RC увеличился у сортов Фермер (на 15,8 %) и Боярин (на 14,1 %), снизился у сорта Бионик (на 8,0 %). Максимальная концентрация марганца (90 мг/л) снизила уровень поглощения потока энергии антенными комплексами листьев

у сортов Бионик (на 6,8 %) и Добряк (на 9,0 %), но повысила у сорта Фермер (на 16,1 %).

Непроизводительные расходы энергии (на излучение в виде тепла и флуоресценции – параметр D_{f0}/RC) возросли у сортов Фермер (при концентрации Mn 60 мг/л – на 16,5 %, 90 мг/л – на 23,1 %) и Боярин (при концентрации Mn 30 мг/л – на 13,7 %, 60 мг/л – на 20,7 %). В то же время отмечено снижение этих расходов под влиянием марганца: у сорта Форвард (при концентрации Mn 30 мг/л – на 18,9 %), сортов Бионик и Добряк (при концентрации Mn 90 мг/л – на 12,2 и 14,1 % соответственно).

Поток энергии, запасаемой в первичных фотохимических реакциях и обозначаемый как TRo/RC , у растений, выросших при 30 мг/л марганца, усилился у сортов Бионик и Боярин (на 6,3 и 6,4 % соответственно), однако ослаб у сорта Форвард (на 11,7 %) относительно варианта без внесения марганца. Дальнейшее повышение содержания марганца в среде роста до 60 мг/л привело к увеличению параметра у сортов Фермер и Боярин (на 15,6 и 12,4 %), но к уменьшению у сорта Бионик (на 6,8 %). В варианте 90 мг/л у сорта Фермер отмечено повышение на 14,3 %, а у сортов Бионик и Добряк, наоборот, снижение этого потока (на 5,3 и 7,7 %).

В исследованном наборе сортов ячменя наибольшее влияние на поток ET/RC оказало наличие марганца в концентрации 30 мг/л. При таком воздействии рассматриваемый параметр повысился у четырех сортов: Фермер, Бионик, Боярин и Добряк (на 7,2...10,2 %). Повышение концентрации марганца до 60 мг/л отразилось на трех сортах; при этом у сортов Фермер и Боярин произошло увеличение параметра (на 12,6 и 8,7 %), а у сорта Форвард – снижение на 7,9 %. Концентрация марганца 90 мг/л отразилась всего на двух сортах – у сорта Фермер величина изучаемого потока повысилась на 8,8 %, а у сорта Бионик снизилась на 7,4 %.

В то же время электронный поток, приводящий к окислению конечного акцептора фотосистемы I (RE/RC), практически не испытывал влияния концентрации ионов марганца у исследованных сортов, за одним исключением: у сорта Бионик марганец в концентрации 30 мг/л привел к статистически значимому повышению данного параметра на 12,3 %.

Для общей характеристики фотосинтетической активности PSII предлагается использовать на практике перформанс-индекс PI_{ABS} [15],

суммирующий основные процессы, происходящие при адсорбции фотонов от антенных комплексов до вторичного акцептора электронов PSII (пластохинона Q_B): эффективность поглощения фотонов; эффективность захвата энергии возбуждения; эффективность использования энергии в электрон-транспортной цепи. В этой же работе авторами предложена модификация индекса, учитывающая эффективность передачи энергии на PSI (PI_{ABS_total}). Результаты расчета обоих индексов для исследованных сортов ячменя представлены на рисунке 2.

Исходя из данных рисунка 2, можно заключить, что сортовые реакции на ионы марганца по эффективности сохранения энергии при ее переносе внутри PSII (PI_{ABS}) и за ее пределами (PI_{ABS_total}) значительно различаются. При этом самая высокая концентрация марганца в среде роста (90 мг/л) привела к изменению первого параметра (PI_{ABS}) только у сорта Добряк, повысив его на 58 %. Концентрация Mn 60 мг/л отразилась на четырех сортах из шести: привела к увеличению значения параметра у сортов Фермер и Белгородский 100 (на 9,3 и 8,5 %), у сорта Бионик (на 24,9 %) и снижению у сорта Боярин (на 35,6 %). В то же время присутствие марганца в концентрации 30 мг/л отразилось на уровне параметра PI_{ABS} у всех сортов: Форвард, Фермер, Бионик и Добряк повысили параметр на 21,2-35,7 %, а Белгородский 100 и Боярин, наоборот, понизили на 9,6 и 21,8 %.

Индекс PI_{ABS_total} у сорта Форвард повысился в варианте 30 мг/л (на 45,4 %), но снизился в варианте 60 мг/л (на 17,5 %). У сорта Белгородский 100 произошло снижение индекса при 30 и 60 мг/л марганца на 48,7 и 31,7 % соответственно. Повышение индекса отмечено у сорта Фермер только в варианте с концентрацией марганца 30 мг/л (на 32 %). У сорта Бионик отмечено повышение величины индекса во всех вариантах воздействия марганца на 26,9...38,3 %, тогда как у сорта Боярин – наоборот, снижение его на 25,0...56,8 %. Марганец в концентрации 30 мг/л повысил величину индекса у сорта Добряк на 20,2 %, а в концентрации 90 мг/л – на 95,2 %. При этом концентрация 60 мг/л не привела к отклонению от нулевого варианта.

На изменчивость величин большинства параметров потоков энергии основное влияние оказывал фактор «генотип» (табл. 2).

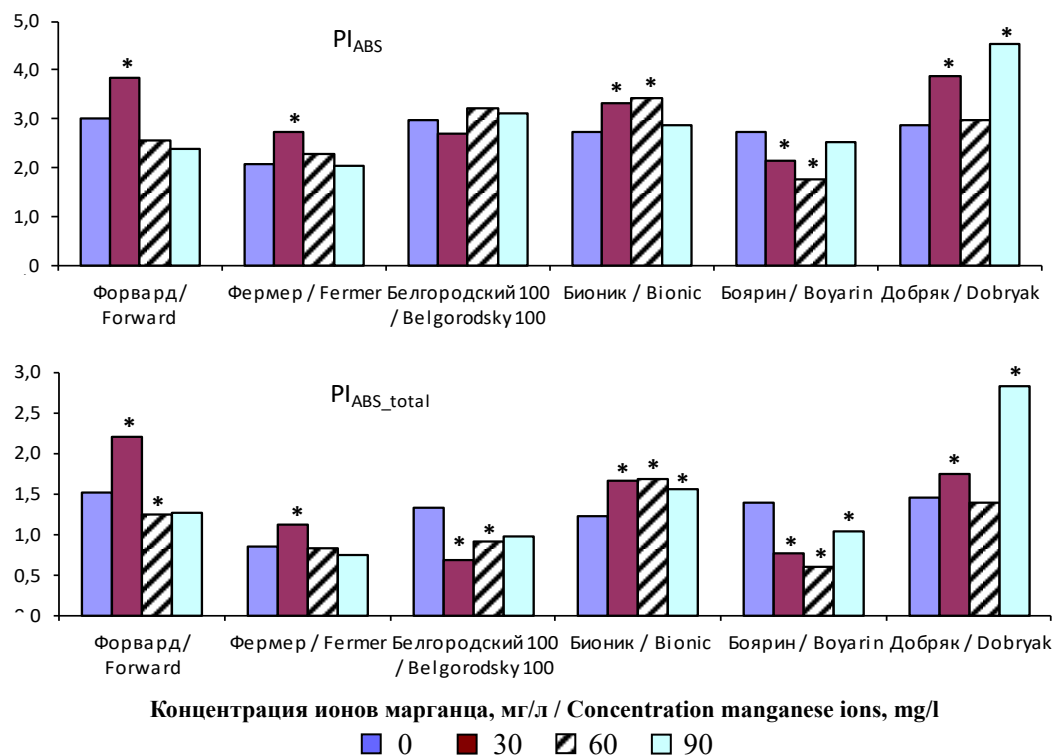


Рис. 2. Изменения перформанс-индексов фотосистемы II листьев ярового ячменя под воздействием различных концентраций ионов марганца. По оси ординат – условные единицы; PI_{ABS} – эффективность конвертирования энергии от адсорбированного фотона до окисления переносчиков электрона, PI_{ABS_total} – эффективность конвертирования энергии от адсорбированного фотона до конечного акцептора PSI;

* Отличия от контроля (0 мг/л Mn) статистически значимы при $p \leq 0,05$ /

Fig. 1. Changes in performance-indices of photosystem II in spring barley leaves under the influence of manganese ions in various concentrations. Ordinate axis - arbitrary units; PI_{ABS} – efficiency of energy conversion from absorbed photon to oxidation of electron carriers, PI_{ABS_total} – efficiency of energy conversion from absorbed photon to finite PSI acceptor;

* Differences from control (0 mg/l Mn) are statistically significant at $p \leq 0.05$

Таблица 2. Доля влияния факторов на изменчивость показателей работы PSII в листьях ярового ячменя, % /
Table 2. Proportion of influence of factors on variability of PSII activity parameters in spring barley leaves, %

Показатель / Parameter	Фактор / Factor		
	генотип / genotype	концентрация Mn / concentration of Mn	взаимодействие / interaction
ABS/RC	29,0	н.з.	н.з.
TRo/RC	30,1	н.з.	н.з.
ETo/RC	27,5	н.з.	н.з.
DIo/RC	21,4	н.з.	н.з.
RE/RC	н.з.	8,7	30,4
PI_{ABS}	24,3	н.з.	25,0
PI_{ABS_total}	30,6	5,6	34,6

Примечание: н.з. – влияние фактора статистически незначимо при $p \leq 0,05$ /

Note: н.з. – the influence of the factor is statistically insignificant at $p \leq 0.05$

Исключение составил параметр RE/RC – электронный поток, приводящий к окислению конечного акцептора фотосистемы I – на его изменчивость повлияли фактор «концентрация марганца» и взаимодействие факторов; прямого влияния генотипа не выявлено. На изменчивость величин параметров обоих перфор-

манс-индексов в одинаковой степени влияли генотип и взаимодействие факторов.

Фактор «концентрация марганца» достоверно повлиял только на два параметра: RE/RC – электронный поток, приводящий к окислению конечного акцептора фотосистемы I в пересчете на один активный реакционный

центр; PI_{ABS_total} – перфоманс-индекс, показывающий эффективность конвертирования энергии от адсорбированного фотона до конечного акцептора PSI, показатель производительности фотосинтетического аппарата в целом.

Были рассчитаны коэффициенты парных корреляций между параметрами накопления биомассы растений и параметрами работы фотосистемы II листьев. Выявлено изменение набора коррелирующих параметров при изменении уровня стрессовой нагрузки. Так, в контрольном варианте без внесения ионов марганца отмечены статистически значимые (при $p \leq 0,05$) корреляционные связи между накоплением сухой массы корней (СМК), ростков (СМР), общей сухой массы (ОСМ) и величинами электронного потока, приводящего к редукции конечного акцептора PSI (RE/RC): $r = -0,877 \dots -0,939$.

При наложении марганцевого стресса (30 мг/л Mn) выявлены статистически значимые корреляции СМК, СМР и ОСМ с величиной потока рассеиваемой (диссипированной) энергии (DIO/RC): $r = 0,875 \dots 0,916$. Максимальный поток захваченных экситонов (TRo/RC) коррелировал только с величиной СМР ($r = 0,826$). Ни один из параметров быстрой флуоресценции не коррелировал с перераспределением биомассы растений между корневой системой и надземной массой (RSR).

При усилении уровня стрессового фактора до 60 мг/л отмечены значимые взаимосвязи индекса перераспределения биомассы RSR и параметра ETo/RC ($r = 0,935$). При дальнейшем усилении стрессового фактора (90 мг/л Mn) статистически значимых связей между изучаемыми параметрами не выявлено. Таким образом, усиление действия стрессового фактора с 30 до 90 мг/л Mn приводило к снижению прямого влияния уровня активности фотосистемы II на накопление биомассы растений ярового ячменя исследуемых сортов.

Полученные нами данные о влиянии ионов марганца на активность фотосистемы II листьев ярового ячменя дают основание усомниться в правильности выводов [14] о видоспецифичности реакции разных частей PSII на стрессовое воздействие Mn. Как показали наши исследования (см. рис. 1), отдельные сорта ярового ячменя могут повышать уровни потоков энергии (ABS/RC, TRo/RC, DIO/RC и ETo/RC) в ответ на воздействие ионов марганца, в то время как другие сорта этого же вида – наоборот, снижать. Более того, выявился один

сорт (Белгородский 100), не показавший статистически значимых изменений уровней этих потоков энергии при действии всех исследованных концентраций ионов марганца. Аналогично, не отмечено закономерного влияния повышения концентрации стрессового фактора на величину этих параметров: так, ионы марганца в концентрации 30 мг/л повысили величину TRo/RC (относительно контроля) у сорта Бионик, а в концентрации 60 и 90 мг/л – наоборот, понизили. У сорта Боярин ионы марганца в концентрациях 30 и 60 мг/л повышали уровни потоков ABS/RC, TRo/RC, DIO/RC и ETo/RC; в то же время марганец в концентрации 90 мг/л не оказал статистически значимого влияния на растения этого сорта.

Повышение величин параметров ABS/RC, TRo/RC, по мнению [16, 17], указывает на инактивацию определенной части реакционных центров (РЦ) фотосистем, что может быть связано с депрессией работы кислород-выделяющего комплекса, а также с превращением активных РЦ в неактивные из-за увеличения размера антенных комплексов. Основываясь на подобных подходах, можно предположить, что сорта Форвард, Бионик и Добряк в условиях действия ионов марганца являются более перспективными для выращивания (у них наблюдается повышение доли активных реакционных центров и усиление работы кислород-выделяющих комплексов), чем сорта Боярин и Фермер (у которых ионы марганца в большей степени вызвали инактивацию части реакционных центров фотосистемы II). Данные параметры работы PSII ранее были использованы для выделения засухоустойчивых генотипов сои [18], подсолнечника [19] и маша [20].

Высказано мнение [7, 21], что усиление потоков ETo/RC указывает на то, что неактивные РЦ предотвращают свое дальнейшее повреждение и защищают соседние активные РЦ от повреждающего действия поглощенной световой энергии. Наши данные свидетельствуют о том, что подобная активность проявляется в виде реакции на ионы марганца в концентрации 30 мг/л для четырех из шести исследованных сортов ярового ячменя, но потоки ETo/RC могут снижаться с повышением концентрации марганца до 60 (сорт Форвард) и 90 мг/л (сорт Бионик). Таким образом, и по этому параметру мы обнаруживаем значительное внутривидовое (межсортовое) разнообразие. Это заключение подтверждают результаты двухфакторного дисперсионного анализа (см. табл. 2): все четыре

параметра энергетических потоков не испытывали влияния концентрации марганца, влиял только фактор «генотип».

Индекс PI_{ABS} , который считается очень чувствительным показателем функциональности PSII в стрессовых условиях [22, 23], значительно повысился у сортов Форвард, Фермер, Бионик и Добряк при воздействии 30 мг/л марганца, что указывает на высокую устойчивость фотосинтетического аппарата этих сортов к данному стрессу. Аналогичное повышение индекса отмечено для сорта Бионик в варианте воздействия 60 мг/л марганца, а у сорта Добряк – при 90 мг/л марганца. Единственный сорт, снизивший функциональную активность PSII при 30 и 60 мг/л марганца (т. е. проявил себя как неустойчивый) – сорт Боярин.

В отличие от первого индекса, при использовании индекса PI_{ABS_total} неустойчивость к стрессору продемонстрировали сорта Форвард (60 мг/л Mn), Белгородский 100 (30 и 60 мг/л Mn) и Боярин (при 90 мг/л Mn). В то же время сорт Бионик показал статистически значимое повышение уровня индекса в варианте 90 мг/л Mn. Таким образом, хотя принципиальных изменений в характере устойчивости к стрессору при использовании второго индекса практически не выявлено, тем не менее, он дает чуть более точную характеристику сортов.

Оба индекса примерно в равной степени изменяются под влиянием фактора «генотип» и взаимодействия факторов «генотип» и «концентрация марганца» (индекс PI_{ABS} в меньшей степени, чем PI_{ABS_total}), но при этом чистое влияние фактора «концентрация марганца» проявляется только для второго индекса, составляя 5,6 %. Данный факт может говорить о том, что, несмотря на генотипические различия в реакции отдельных структурно-функциональных частей PSII на разные концентрации марганца, интегральные показатели активности всей фотосистемы в стрессовых условиях (в пределах 0...90 мг/л Mn) практически полностью определяются генотипом растений. Можно согласиться с мнением [24] о том, что данные индексы могут быть полезными при предварительной оценке больших наборов селекционного и коллекционного материала. Генотипы с более высоким уровнем PI_{ABS} или PI_{ABS_total} имеют преимущества в энергосбережении в условиях стресса и предпочтительны при отборе. В изученном нами сортовом наборе ярового ячменя такими сортами могут считаться Форвард, Бионик и Добряк.

Заключение. Не отмечено закономерных видоспецифичных изменений оцениваемых параметров от воздействия марганца в среде роста. Так, способность антенных комплексов PSII к захвату энергии возбуждения под воздействием металла может как усиливаться (сорта Форвард, Добряк и Бионик), так и ослабевать (сорт Боярин). Непроизводительные расходы энергии возросли у сортов Фермер и Боярин, но снизились у сортов Форвард, Бионик и Добряк. Аналогичная картина наблюдалась и для потока энергии, запасаемой в первичных фотохимических реакциях.

Влияние конкретной концентрации стрессового агента также не было закономерным. Электронный транспорт ETo/RC, приводящий в конечном итоге к фиксации CO₂, усилился под влиянием марганца в концентрации 90 мг/л у сорта Фермер, но снизился у сорта Бионик. Также значительно различаются сортовые реакции на ионы марганца по эффективности сохранения энергии при ее переносе внутри PSII (PI_{ABS}) и за ее пределами (PI_{ABS_total}). Индекс PI_{ABS} значительно возрос у сорта Бионик, но очень сильно снизился у сорта Боярин под влиянием марганца в концентрации 60 мг/л. Индекс PI_{ABS_total} у сорта Форвард повысился в варианте 30 мг/л (на 45,4 %), но снизился в варианте 60 мг/л (на 17,5 %).

Воздействие на растения ионов Mn привело к изменению набора взаимосвязанных параметров флуоресценции хлорофилла *a* и накопления биомассы растений, характерного для нормального состояния растений. С усилением действия стрессового фактора происходило снижение прямого влияния уровня активности фотосистемы II на накопление биомассы растений ярового ячменя исследуемых сортов.

Исходя из вышеизложенного можно предположить, что изменение интегрального показателя активности фотосистемы II листьев у разных сортов ярового ячменя происходит за счет разных функциональных реакций, при этом уровень стрессового фактора также играет важную роль. Это говорит, во-первых, о необходимости проведения адресной селекции (к конкретному уровню действующего фактора), во-вторых, о возможности пирамидирования интегрального уровня устойчивости к стрессору путем подбора родителей, отличающихся по уровню изменения отдельных функциональных реакций фотосинтеза.

References

1. Dorsaf A., Anis B.-A., Chedly A. Leaf photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ion content of barley (*Hordeum vulgare*) in response to salinity. *Journal of Plant Nutrition*. 2018;41(4):497-508. DOI: <https://doi.org/10.1080/01904167.2017.1385811>
2. Kalaji H. M., Rastogi A., Živčák M., Brestic M., Daszkowska-Golec A., Sitko K., Alsharafa K. Y., Lotfi R., Stypiński P., Samborska I. A., Cetner M. D. Prompt chlorophyll fluorescence as a tool for crop phenotyping: an example of barley landraces exposed to various abiotic stress factors. *Photosynthetica*. 2018;56(3):953-961. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0766-z>
3. Rapacz M., Wójcik-Jagła M., Fiust A., Kalaji H. M., Kościelniak J. Genome-wide associations of chlorophyll fluorescence oip transient parameters connected with soil drought response in barley. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:78. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00078>
4. Matile P. H., Hortensteiner S., Thomas H., Krautler B. Chlorophyll breakdown in senescent leaves. *Plant Physiology*. 1996;112(4):1403-1409. DOI: <https://doi.org/10.1104%2Fpp.112.4.1403>
5. Paul S., Neese F., Pantazis D. A. Structural models of the biological oxygen-evolving complex: achievements, insights, and challenges for biomimicry. *Green Chemistry*. 2017;19:2309-2325. DOI: <https://doi.org/10.1039/C7GC00425G>
6. Rayen M., Reyes-Díaz M., Ivanov A. G., Mora M. L., Alberdi M. Manganese as essential and toxic element for plants: transport, accumulation and resistance mechanisms. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. 2010;10(4):470-481. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162010000200008>
7. Liang H. Z., Zhu F., Wang R. J., Huang X.-H., Chu J.-J. Photosystem II of *Ligustrum lucidum* in response to different levels of manganese exposure. *Scientific Reports*. 2019;9:12568. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48735-8>
8. Шихова Л. Н., Зубкова О. А. Изменение содержания подвижных соединений Mn в подзолистых почвах в течение вегетационного периода. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2012;2(27):35-39. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17532819> EDN: OTRLFX
- Shikhova L. N., Zubkova O. A. Modification of mobile manganese content in the podzolic soils during growth season. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka = Agricultural Science Euro-North-East*. 2012;2(27):35-39. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17532819>
9. Зубкова О. А. Динамика содержания кислоторастворимых соединений марганца в подзолистых почвах. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2015;44(1):46-52. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22856651> EDN: TGEMDP
- Zubkova O. A. Modification of acid-soluble manganese content in the podzolic soils. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka = Agricultural Science Euro-North-East*. 2015;44(1):46-52. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22856651>
10. Небольсин А. Н., Небольсина З. П. Оптимальные для растений параметры кислотности дерново-подзолистой почвы. *Агрохимия*. 1997;(6):9-26.
- Nebolsin A. N., Nebolsina Z. P. Optimal parameters of acidity of sod-podzolic soil for plants. *Agrokhimiya*. 1997;(6):9-26. (In Russ.).
11. Пасынков А. В., Светлакова Е. В., Котельникова Н. В., Абашев В. Д., Пасынкова Е. Н., Садакова Г. Г., Баландина С. А., Дунышева Г. И., Рублева Н. В., Татарина М. С. Влияние длительного применения минеральных удобрений на плодородие дерново-подзолистой почвы, продуктивность севооборота и качество зерна. *Агрохимия*. 2016;(10):38-47. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=27169477> EDN: WWOHIV
- Pasynkov A. V., Svetlakova E. V., Kotelnikova N. V., Abashev V. D., Pasynkova E. N., Sadakova G. G., Balandina S. A., Dunyasheva G. I., Rubleva N. V., Tatarinova M. S. The influence of long-term application of fertilizers on fertility of soddy-podzolic soil, productivity of crop rotation and grain quality. *Agrokhimiya*. 2016;(10):38-47. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=27169477>
12. Родина Н. А., Щенникова И. Н., Кокина Л. П. Реакция новых сортов ячменя на различные приемы технологии. *Достижения науки и техники АПК*. 2009;8:14-16. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=12979727> EDN: KYAXUR
- Rodina N. A., Shchennikova I. N., Kokina L. P. Reaction of barley varieties on the different methods technology. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AICis*. 2009;8:14-16. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=12979727>
13. Husted S., Laursen K. H., Hebborn C. A., Schmidt S. B., Pedas P., Haldrup A., Jensen P. E. Manganese deficiency leads to genotype-specific changes in fluorescence induction kinetics and state transitions. *Plant Physiology*. 2009;150(2):825-833. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.108.134601>
14. Schmidt S., Pedas P., Laursen K., Schjoerring J., Husted S. Latent manganese deficiency in barley can be diagnosed and remediated on the basis of chlorophyll a fluorescence measurements. *Plant and Soil*. 2013;372:417-429. DOI: <https://doi.org/10.1007/s1104-013-1702-4>

15. Giorio P., Sellami M. H. Polyphasic OKJIP chlorophyll a fluorescence transient in a landrace and a commercial cultivar of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) under long-term salt stress. *Plants*. 2021;10(5):887. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants10050887>
16. Yusuf M. A., Kumar D., Rajwanshi R., Strasser R. J., Tsimilli-Michael M., Govindjee, Sarin N. B. Overexpression of γ -tocopherol methyl transferase gene in transgenic *Brassica juncea* plants alleviates abiotic stress: physiological and chlorophyll a fluorescence measurements. *BBA-Bioenergetics*. 2010;1797(8):1428-1438. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2010.02.002>
17. Mlinarić S., Dunić J. A., Babojelić M. S., Cesar V., Lepeduš H. Differential accumulation of photosynthetic proteins regulates diurnal photochemical adjustments of PSII in common fig (*Ficus carica* L.) leaves. *Journal of Plant Physiology*. 2017;209:1-10. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.12.002>
18. Ergo V. V., Veas R. E., Vega C. R. C., Lascano R., Carrera C. S. Leaf photosynthesis and senescence in heated and droughted fieldgrown soybean with contrasting seed protein concentration. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2021;166:437-447. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.06.008>
19. Markulj Kulundžić A., Kovačević J., Viljevac Vuletić M., Josipović A., Liović I., Mijić A., Lepeduš H., Matoša Kočar M. Impact of abiotic stress on photosynthetic efficiency and leaf temperature in sunflower. *Poljoprivreda*. 2016;22(2):17-22. DOI: <https://doi.org/10.18047/poljo.22.2.3>
20. Bano H., Athar H., Zafar Z. U., Kalaji H. M., Ashraf M. Linking changes in chlorophyll a fluorescence with drought stress susceptibility in mung bean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek]. *Physiologia Plantarum*. 2020;172(2):1244-1254. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.13327>
21. Singh S., Prasad S. M. Effects of 28-homobrassinoloid on key physiological attributes of *Solanum lycopersicum* seedlings under cadmium stress: Photosynthesis and nitrogen metabolism. *Plant Growth Regulation*. 2017;82:161-173. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10725-017-0248-5>
22. Pavlović I., Mlinarić S., Tarkowska D., Oklestkova J., Novak O., Lepeduš H., Vujčić Bok V., Radić Brkanac S., Strnad M., Salopek-Sondi B. Early Brassica crops responses to salinity stress: A comparative analysis between Chinese cabbage, white cabbage, and kale. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:450. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00450>
23. Mihaljević I., Viljevac Vuletić M., Šimić D., Tomaš V., Horvat D., Josipović M., Zdunić Z., Dugalić K., Vuković D. Comparative study of drought stress effects on traditional and modern apple cultivars. *Plants*. 2021;10(3):561. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants10030561>
24. Matoša Kočar M., Josipović A., Sudarić A., Duvnjak T., Viljevac Vuletić M., Marković M., Markulj Kulundžić A. Chlorophyll a fluorescence as tool in breeding drought stress-tolerant soybean. *Journal of Central European Agriculture*. 2022;23(2):305-317. DOI: <https://doi.org/10.5513/jcea01/23.2.3437>

Сведения об авторах

✉ **Лисицын Евгений Михайлович**, доктор биол. наук, ведущий научный сотрудник, зав. отделом, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина, д. 166а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru,
ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-3125-3604>, e-mail: edaphic@mail.ru

Чуракова Светлана Алексеевна, младший научный сотрудник, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого», ул. Ленина, д. 166а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, **ORCID:** <http://orcid.org/0000-0003-3900-5258>

Information about the authors

✉ **Eugeny M. Lisitsyn**, DSc in Biology, leading researcher, Head of the Department, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, Lenin str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, **ORCID:** <http://orcid.org/0000-0002-3125-3604>, e-mail: edaphic@mail.ru

Svetlana A. Churakova, junior researcher, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, Lenin str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru,
ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-3900-5258>

✉ – Для контактов / Corresponding author