

УДК 631.811.98:581.132:581.14:632.112:633.11

ВЛИЯНИЕ САЛИЦИЛОВОЙ И ЯНТАРНОЙ КИСЛОТ НА ПОКАЗАТЕЛИ РОСТА И ФОТОСИНТЕЗА И СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА В РАСТЕНИЯХ ПШЕНИЦЫ, ВЫРАЩЕННЫХ В УСЛОВИЯХ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА

© 2023 г. А. В. Якунина^{1,*}, Ю. В. Синицына¹¹Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского
603022 Нижний Новгород, просп. Гагарина, 23, Россия

*E-mail: yakunina.anastasia@gmail.com

Поступила в редакцию 07.07.2022 г.

После доработки 13.08.2022 г.

Принята к публикации 14.10.2022 г.

В условиях потепления климата увеличились частота и интенсивность засух, поэтому разработка методов, повышающих устойчивость сельскохозяйственных культур к дефициту воды, приобретает большое значение. Цель работы — изучение влияния салициловой и янтарной кислот на ростовые показатели, показатели фотосинтетической активности и на содержание пигментов в листьях растений, выращенных в условиях полива и водного дефицита. Растения пшеницы выращивали в лабораторных условиях. Семена предварительно замачивали в дистиллированной воде (контроль), в растворе 0.05 мМ салициловой кислоты или в растворе 0.05 мМ янтарной кислоты. После появления первых корней на 3-и сут проросшие семена переносили в вегетационные сосуды объемом 200 мл, заполненные грунтом, и выращивали при 22–24°C при естественном освещении и ежедневном поливе. На 5-е сут растения делили на группы “полив” и “дефицит воды”. Группу “дефицит воды” прекращали поливать до окончания эксперимента. На 11-е сут определяли показатели максимального и эффективного квантового выхода фотосистемы II, фотохимического и нефотохимического тушения и плотности электронного потока с помощью РАМ-флуориметра. На 16-е сут выращивания растений определяли количественное содержание хлорофилла *a* и *b* и каротиноидов, рассчитывали относительное содержание воды в побегах и корнях. Относительное содержание воды в растениях почти не менялось при обработке кислотами в условиях полива, но при водном дефиците обработка янтарной кислотой снижала содержание воды в корне на 6%. В условиях недостатка влаги обработка кислотами повышала эффективный квантовый выход фотосистемы II, коэффициент фотохимического тушения хлорофилла и плотность электронного потока в среднем на 17–20%. В условиях полива обработка салициловой и янтарной кислотами вызывала снижение содержания хлорофилла *a* (на 11 и 32% соответственно), каротиноидов (на 57 и 32%) и увеличение содержания хлорофилла *b* (на 49 и 23%). При обработке янтарной кислотой суммарное содержание хлорофилла *a* + *b* снижалось на 14%. В условиях водного дефицита обработка салициловой кислотой повышала относительное содержание хлорофиллов и каротиноидов в среднем в 2.6 и 3.3 раза, при обработке янтарной — в 3.5 и 2.0 раза соответственно по сравнению с контролем в пересчете на сырую массу. Применение исследованных кислот можно рекомендовать для потенциального использования в сельском хозяйстве.

Ключевые слова: салициловая кислота, янтарная кислота, рост, хлорофилл, водный дефицит, пшеница.

DOI: 10.31857/S000218812301012X, **EDN:** FEBRYN

ВВЕДЕНИЕ

Изменение климата влияет на зерновые площади в различных частях мира. Наибольший вред сельскому хозяйству в период вегетации культур приносит засуха — неблагоприятное сочетание метеорологических условий, при которых растения испытывают водный дефицит. Недостаток воды в период вегетации — это один из основных

лимитирующих факторов получения высоких и стабильных урожаев. В сельском хозяйстве весьма велико значение атмосферных осадков, поскольку они служат основным источником накопления запасов почвенной влаги, а последние составляют единственный источник водообеспечения сельскохозяйственных культур. Отсутствие или недобор осадков влечет за собой пересыхание

пахотного горизонта почвы, создает неблагоприятные условия влагообеспеченности культур, ухудшает их состояние, снижает урожай. Глубокое нарушение водного баланса приводит к увяданию растений, клетки теряют тургор, ткани утрачивают напряженность, а листья и молодые верхушки стеблей повисают. Такое нарушение водного баланса растений наступает в результате длительного процесса постепенного израсходования влаги в почве, предопределяемого той или иной продолжительностью бездождевого периода [1]. Иногда даже слабые стрессы, вызванные нарушением водообеспеченности возделываемых культур, приводят к весьма серьезным негативным последствиям в плане снижения их урожайности и ухудшения качества получаемой продукции. Поэтому повышению устойчивости растений к водному дефициту стоит уделять больше внимания. Значительную роль в повышении устойчивости растений могут играть регуляторы роста растений, действующие через их гормональную систему [2]. В этом случае раннее включение адаптационных программ вызывает сохранение ассимиляционной способности, а, следовательно, можно прогнозировать сохранение урожайности. В этих условиях весьма перспективными является применение защитных соединений, которые бы увеличили период устойчивости растений до появления морфологических признаков увядания. В качестве таких перспективных защитных соединений можно рассматривать салициловую (СК) и янтарную кислоты (ЯК).

Салициловая кислота — фитогормон, является многообещающим соединением, которое может снизить чувствительность растений к стрессам окружающей среды за счет регуляции системы антиоксидантной защиты, скорости транспирации, движения устьиц и скорости фотосинтеза. СК является стресс-сигнальной молекулой, которая активирует экспрессию гена, отвечающего за абиотический стресс, и индуцирует экспрессию биосинтетических ферментов и белков в растениях в условиях экологических стрессов. Например, сообщали об усилении синтеза дегидриноподобных белков, шаперонов и белков теплового шока, а также наблюдали изменения активности протеинкиназ, содержания хлорофилла и рибулозобисфосфаткарбоксилазы (РубисКо). Считается, что экспрессия этих генов должна приводить к снижению продукции активных форм кислорода (АФК) в фотосинтетически активных тканях. Несколько исследований показали, что применение СК дает положительный эффект, защищая растения от окислительного повреждения, вызванного засухой [3].

Янтарную кислоту рассматривают в качестве миметика салициловой кислоты. ЯК обладает биостимулирующими свойствами роста и развития растений и применяется в растениеводстве в виде водных растворов с концентрацией 10^{-3} – $10^{-2}\%$ для предпосевной обработки семян и опрыскивания растений [4]. Для янтарной кислоты предпочтительно использование для замачивания семян, чем опрыскивание, т.к. иммунизация на ранних стадиях онтогенеза позволяет с самого начала развития индуцировать в растениях достаточно высокий уровень неспецифической устойчивости. В результате у растений повышается иммунитет к патогенам, выносливость к засухе, холоду, перепадам температуры, ускоряется заживление ран. Янтарная кислота легко всасывается при замачивании семян. Предпосевная обработка семян янтарной кислотой в концентрации 10^{-3} М стабильно повышает урожай различных культур на 20–30%. Таким образом, применение иммунокорректоров основано не на подавлении фитопатогенов, а на повышении общего адаптивного иммунного потенциала растений [5]. Кроме того, технологически более удобным является предпосевная обработка семян, которая обеспечивает формирование растений с повышенной устойчивостью к водному дефициту. Цель работы — оценка физиологического состояния растений пшеницы, выращенных из семян, обработанных салициловой и янтарной кислотами в концентрации 0.05 мМ.

В связи с этим определяли влияние салициловой и янтарной кислот на относительное содержание воды в побегах и корнях растений, содержание хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов в листьях растений пшеницы, а также на фотосинтетические показатели: максимального и эффективного квантового выхода фотосистемы II, фотохимического и нефотохимического тушения и плотности электронного потока в растениях пшеницы, выращенных в условиях полива и водного дефицита.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Растения пшеницы твердой (*Triticum durum* L.) сорта Харьковская 46 выращивали в лабораторных условиях. Семена предварительно промывали водой с мылом и обрабатывали 3%-ным раствором пероксида водорода. Семена растений разделили на 3 группы: первую группу семян замачивали в дистиллированной воде (контроль), вторую — в растворе 0.05 мМ салициловой кислоты, третью — в растворе 0.05 мМ янтарной кислоты. Время замачивания семян составляло 16 ч. Затем семена промывали дистиллированной водой

и переносили в чашки Петри для проращивания. После появления первых корней на 3-и сут проросшие семена переносили в вегетационный сосуд на 200 мл. В каждый сосуд сажали по 5 семян пшеницы. Вегетационные сосуды предварительно заполняли грунтом, имеющим в своем составе смесь торфов различной степени разложения, комплексное минеральное удобрение, песок речной термически обработанный, муку известняковую (доломитовую). Массовая доля питательных веществ грунта для азота (N) – 250, фосфора (P_2O_5) – 275, калия (K_2O) – 275 мг/л. pH_{KCl} 8.25. Растения выращивали при естественном освещении и при температуре 22–24°C и ежедневном поливе. На 5-е сут растения из каждой группы поделили на подгруппы “полив” и “дефицит воды”. Растения подгруппы “дефицит воды” прекращали поливать до окончания эксперимента. На 11-е сут определяли показатели максимального и эффективного квантового выхода фотосистемы II, фотохимического и нефотохимического тушения и плотность электронного потока с помощью прибора РАМ-флуориметра. Рассчитывали время полуактивации для периода действия включенного действующего света (AL). На 16-е сут выращивания растений рассчитывали относительное содержание воды в побеге и корне. Определяли содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов в ацетоновой вытяжке [6]. Для каждой экспериментальной группы рассчитывали средние показатели и ошибку среднего. Статистическую значимость различий определяли по *t*-коэффициенту Стьюдента. Минимальное количество измерений каждого показателя для каждой группы – 5 [7]. Влияние 2-х факторов (наличие стресса, вызванного водным дефицитом, и вид обработки семян) на физиологическое состояние растений изучали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа ANOVA с повторностями.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Растения на момент уборки по внешнему виду не отличались от контроля. Относительное содержание воды в почве у растений группы “полив” составило 50%, у группы “водный дефицит” этот показатель снижался до 40%. Относительное содержание воды (*ОСВ*) в растениях почти не изменилось (табл. 1), но отметили тенденцию к снижению *ОСВ* в побегах. Обработка салициловой кислотой не изменяла относительное содержание воды в побеге и корне в условиях полива, но можно отметить, что в условиях водного дефицита у обработанных растений эти показатели были немного больше по сравнению с контролем.

Таблица 1. Влияние салициловой (СК) и янтарной (ЯК) кислот на относительное содержание воды (*ОСВ*) в побегах и корнях растений пшеницы, выращенных в условиях полива и водного дефицита

Вариант	<i>ОСВ</i> побега	<i>ОСВ</i> корня
	%	
Полив		
Контроль	93.1 ± 0.7	86.4 ± 5.4
Обработка 0.05 мМ СК	92.8 ± 0.2	91.2 ± 3.6
Обработка 0.05 мМ ЯК	92.9 ± 0.6	91.4 ± 1.7
Водный дефицит		
Контроль	89.9 ± 1.4	91.1 ± 1.2
Обработка 0.05 мМ СК	90.6 ± 0.1	92.8 ± 0.8
Обработка 0.05 мМ ЯК	87.4 ± 1.9	85.4 ± 0.7*

*Различия с контролем своей группы статистически значимы, $p < 0.05$.

Янтарная кислота в условиях полива не изменяла содержание воды в побеге и корне, но в условиях дефицита воды снижала содержание воды в корне на 6%. Несмотря на недостаток влаги, растения не показали явного снижения относительного содержания воды в растении и не проявляли признаков увядания.

В исследованиях с использованием более высоких концентраций салициловой и янтарной кислот было показано увеличение содержания воды в растениях. Например, в условиях умеренного водного стресса опрыскивание растений пшеницы раствором СК более высокой концентрации 1 мМ приводило к увеличению площади листа, накоплению биомассы, повышению относительного содержания воды [8]. У растений ячменя, семена которых были предварительно обработаны 1 мМ янтарной кислотой, в условиях засухи отмечено более высокое содержание воды по сравнению с растениями, выращенными из необработанных семян [9]. СК и ЯК в использованных нами низких концентрациях на величину *ОСВ* почти не влияли. При действии ЯК в условиях водного дефицита наблюдали небольшое увеличение сухой массы побегов и корней. При действии СК показатели водного обмена не изменялись при водном дефиците.

Несмотря на то, что результаты, полученные в ходе данного эксперимента, не показали значительного влияния салициловой кислоты на накопление биомассы пшеницы при выращивании растений в течение 16 сут, однако имеются данные о стимулирующем влиянии данного фитогормона в работах других исследователей в более длительном эксперименте. Например, в работе

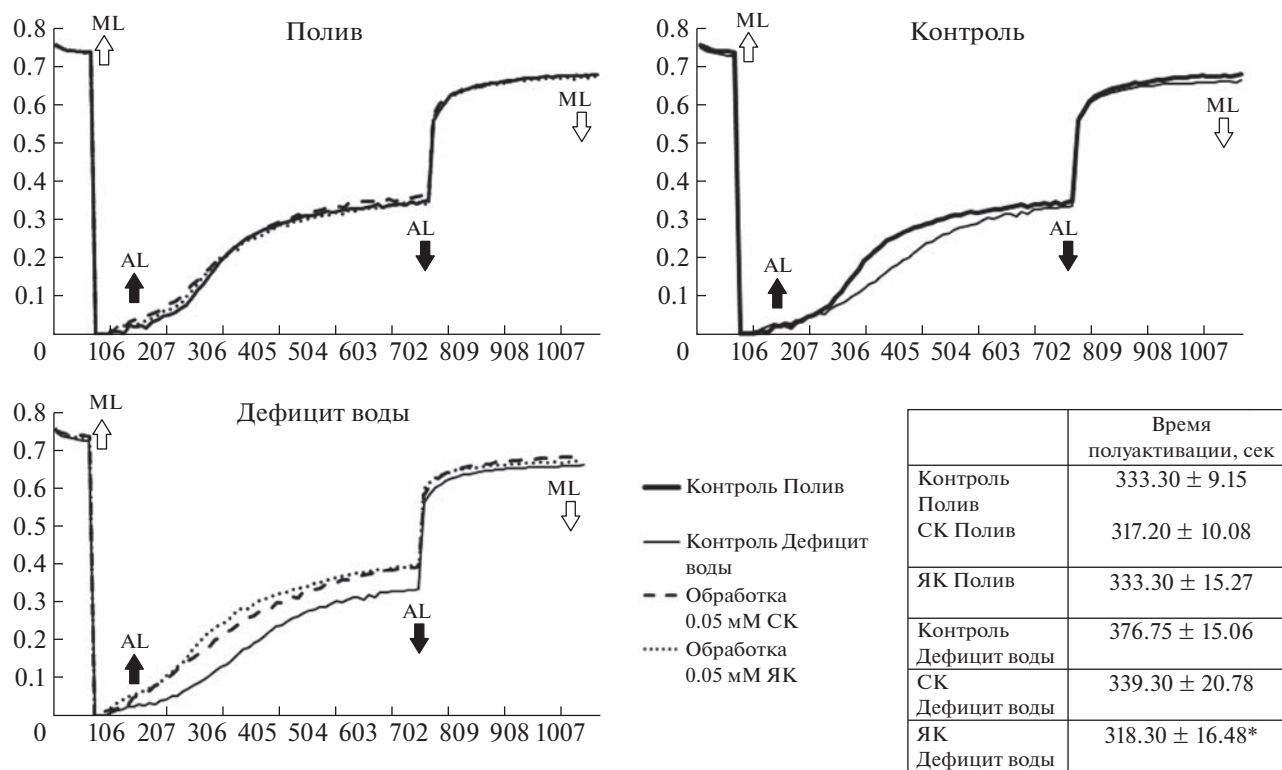


Рис. 1. Влияние салициловой и янтарной кислот на показатели эффективного ($Y(II)$) квантового выхода фотосистемы II у растений пшеницы, выращенных в условиях дефицита воды. Графики представляют собой средние 10 измерений, ошибка среднего не превышала 5% и на графике не показана, ось абсцисс — время, сек. Стрелками обозначено включение ($\uparrow$) и выключение ($\downarrow$) измерительного (ML) и действующего (AL) света. *Различия с контролем своей группы статистически значимы, $p < 0.05$. То же на рис. 2–4.

[10] показано, что предварительное замачивание семян пшеницы в 0.05 mM СК приводило к увеличению числа листьев, увеличению сырой и сухой массы через 30 и 40 сут после посева. В исследовании [11] предпосевная обработка семян пшеницы раствором 0.05 mM салициловой кислоты увеличивала массу надземных и подземных органов растений. Аналогичный эффект наблюдали и в другом исследовании на пшенице при использовании фитогормона в той же концентрации, причем в наибольшей степени этот эффект был выражен в корневой системе [12]. В условиях умеренного водного стресса опрыскивание растений пшеницы в более высокой концентрации 1 mM СК приводило к увеличению площади листа, накоплению биомассы [8]. В целом можно отметить, что полученные нами данные показателей сырой и сухой массы обработанной СК пшеницы были больше по сравнению с необработанным контролем, что не противоречило данным других исследователей.

В условиях полива обработка салициловой и янтарной кислотами не повлияла на показатели фотосинтеза. Показатели максимального кванто-

вого выхода фотосистемы II (F_v/F_m) у обработанных растений (0.754) оставались в пределах контроля (0.753). Эффективный квантовый выход фотосистемы II ($Y(II)$) не менялся в условиях полива при обработке кислотами, но в условиях водного дефицита у обработанных растений этот показатель был больше на 17–19% по сравнению с контролем (рис. 1).

Коэффициент фотохимического тушения хлорофилла (qP) в условиях водного дефицита повышался при обработке салициловой и янтарной кислотами в среднем на 14–18% (рис. 2). В условиях недостатка влаги время полуактивации при обработке янтарной кислотой было на 18% меньше по сравнению с контролем, т.е. растения пшеницы быстрее реагировали на стресс, вызванный дефицитом воды.

При поливе обработка салициловой и янтарной кислотами показала разные эффекты кислот на начальной стадии регистрации нефотохимического тушения (NPQ): салициловая кислота повышалась, а янтарная понижала этот показатель, но к концу регистрации показатели NPQ опытных растений возвращались к показателям контроля.

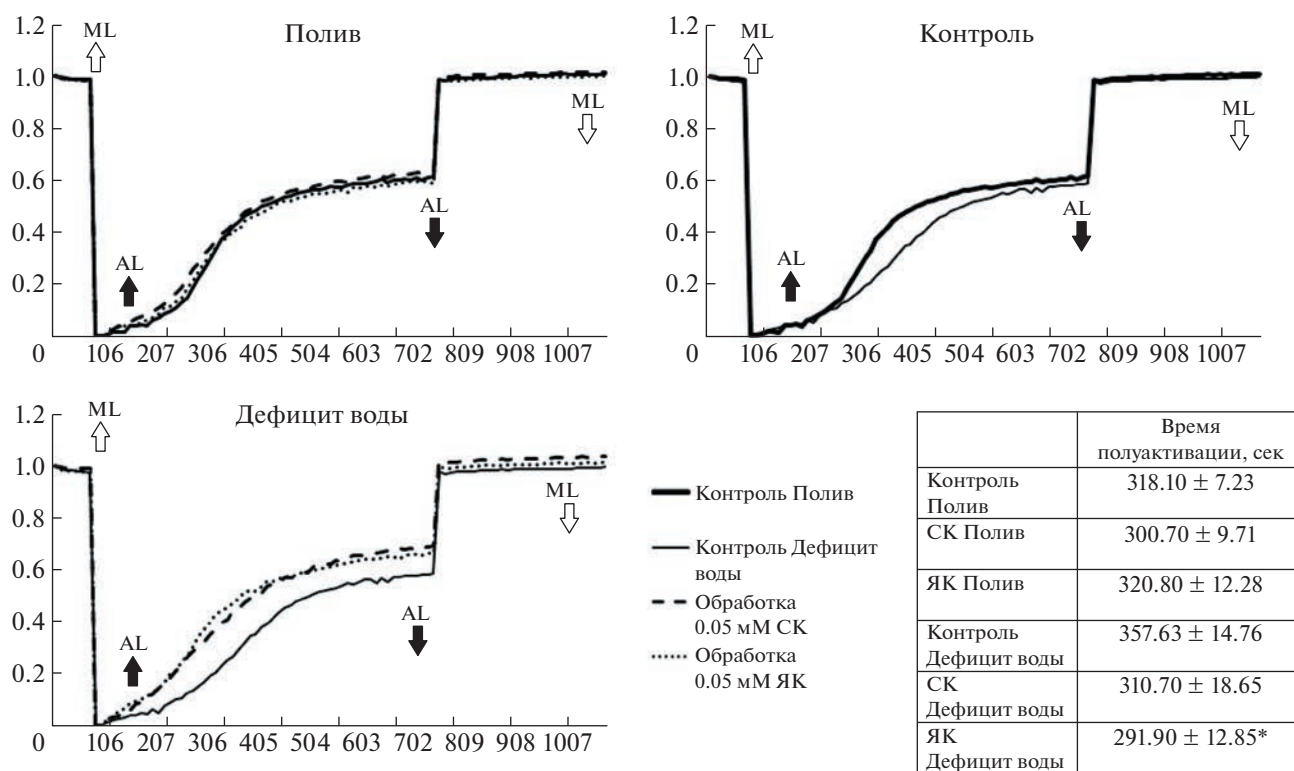


Рис. 2. Влияние салициловой и янтарной кислот на показатели фотохимического тушения хлорофилла (qP) у растений пшеницы, выращенных в условиях дефицита воды.

В условиях недостатка влаги салициловая кислота немного повышала коэффициент NPQ , но значимых изменений не наблюдали. При этом янтарная кислота достоверно снижала коэффициент нефотохимического тушения на 12% к концу регистрации (рис. 3).

Плотность электронного потока (ETR) не менялась при обработке кислотами в условиях ежедневного водоснабжения, но в условиях водного дефицита применение салициловой и янтарной кислот повышало плотность электронного потока на 17–20% (рис. 4). Кроме того, применение янтарной кислоты в условиях стресса снижало время полуактивации на 15%, что свидетельствовало о более быстрой реакции растений на изменение условий среды.

Продemonстрированное положительное влияние янтарной кислоты в условиях водного дефицита отмечено также в некоторых работах отечественных исследователей. Например, в исследовании [4] показано, что обработка семян яровой мягкой пшеницы янтарной кислотой в концентрации 1 мМ увеличивала массу сухого вещества на 33, фотосинтетический потенциал — на 17–20% в сравнении с вариантом без предпосевной обработки. В исследовании на растениях салата-

латука (*Lactuca sativa* L.) предпосевная обработка семян 2.5 мМ янтарной кислотой увеличивала фотосинтетический потенциал на 68% к 40-м сут выращивания [13]. Обработка семян растений пшеницы сорта Палпич янтарной кислотой в концентрации 250 г/т приводила к увеличению засухоустойчивости в 1.13 раза и жароустойчивости в 1.27 раза по сравнению с контролем [14].

Стресс от водного дефицита снижал содержание хлорофилла в листьях растений пшеницы, скорость фотосинтеза, устьичную проводимость, эффективность карбоксилирования и скорость транспирации, однако предпосевная обработка салициловой кислотой ослабляла негативное воздействие засухи за счет улучшения фотосинтетических характеристик, сохранения проницаемости мембран, индукции стрессовых белков и повышения активности антиоксидантных ферментов [3].

В условиях полива обработка как салициловой (СК), так и янтарной (ЯК) кислотами приводила к снижению содержания хлорофилла a и каротиноидов и увеличению содержания хлорофилла b (табл. 2). Салициловая кислота снижала содержание хлорофилла a на 11, каротиноидов — на 57, но повышала содержание хлорофилла b на 49%. Суммарное содержание хлорофилла $a + b$ при

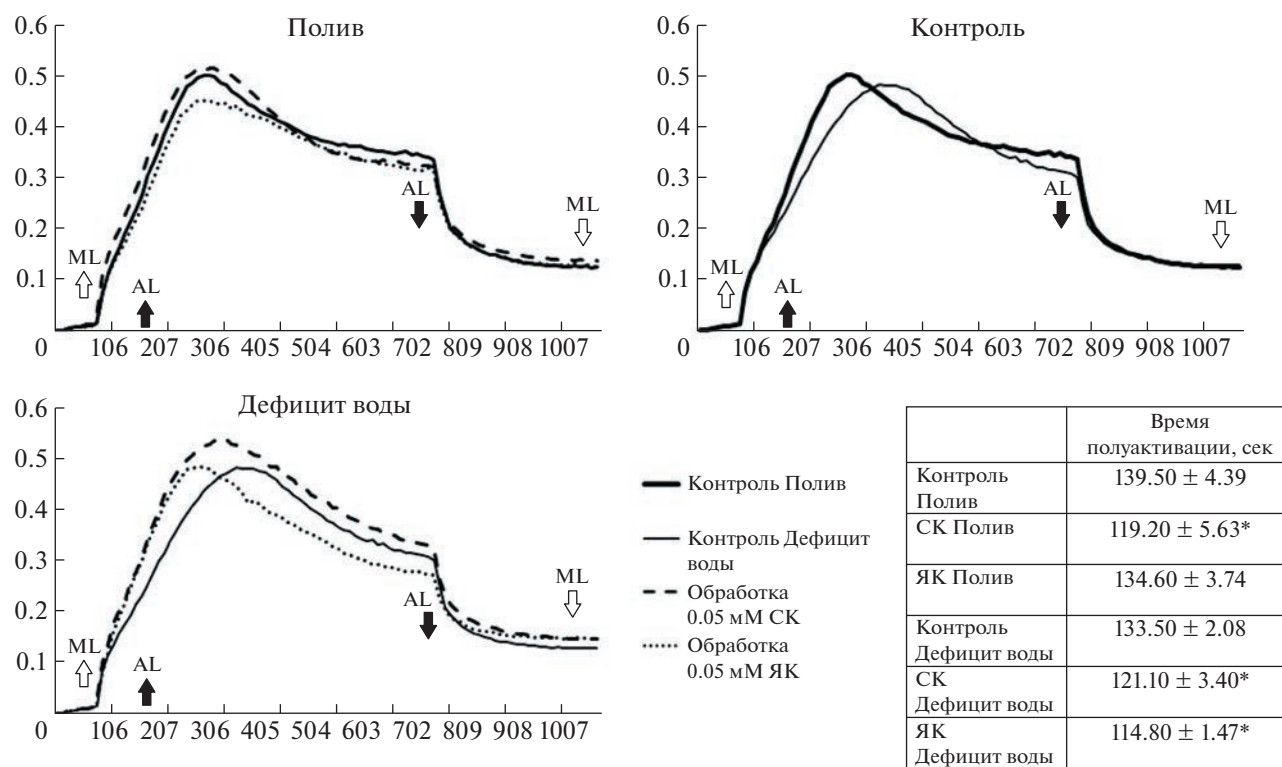


Рис. 3. Влияние салициловой и янтарной кислот на показатели нефотохимического (*NPQ*) тушения у растений пшеницы, выращенных в условиях дефицита воды.

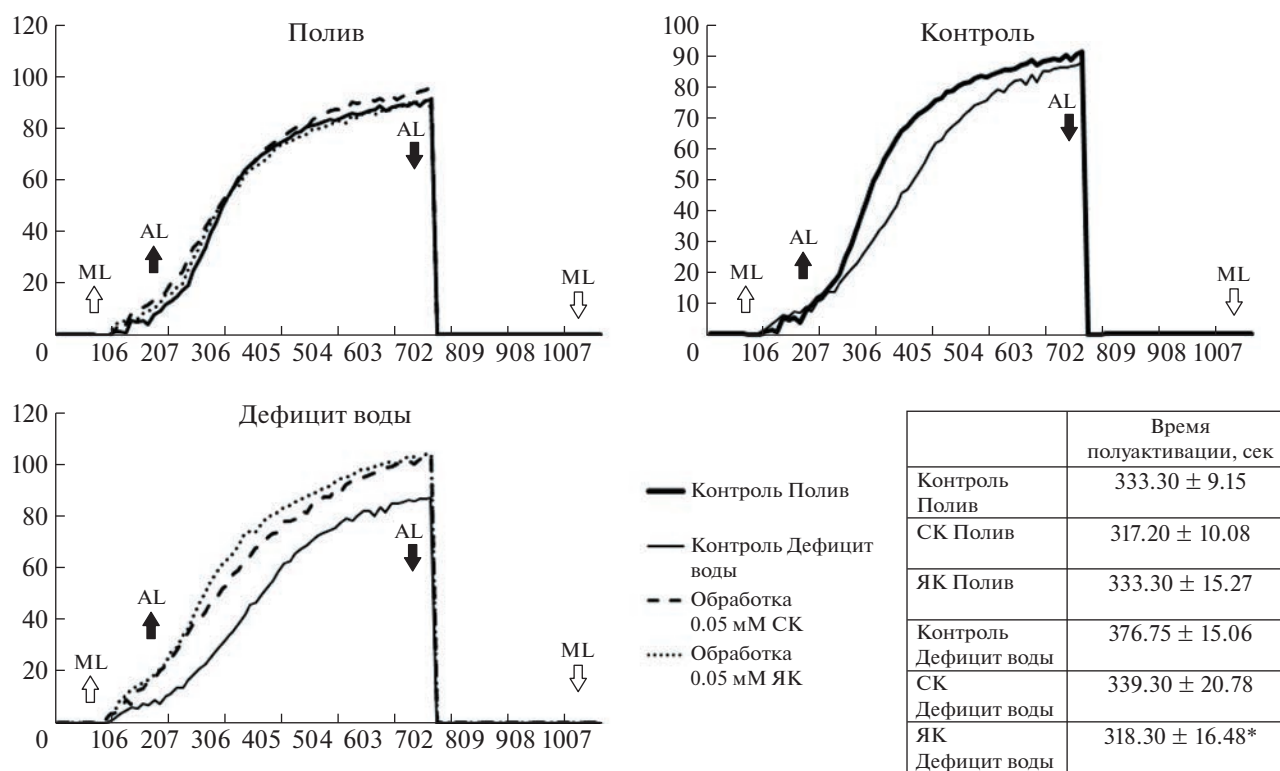


Рис. 4. Влияние салициловой и янтарной кислот на плотность электронного потока (*ETR*) у растений пшеницы, выращенных в условиях дефицита воды.

Таблица 2. Влияние салициловой (СК) и янтарной кислот (ЯК) на содержание хлорофилла и каротиноидов в листьях растений пшеницы, выращенных в условиях полива и водного дефицита

Вариант	Содержание хлорофилла <i>a</i>	Содержание хлорофилла <i>б</i>	Содержание хлорофиллов <i>a + б</i>	Содержание каротиноидов
	мг/г сырой массы			
Полив				
Контроль	0.151 ± 0.002 ^a	0.069 ± 0.002 ^a	0.219 ± 0.003 ^a	0.028 ± 0.001 ^a
Обработка 0.05 мМ СК	0.133 ± 0.008 ^c	0.103 ± 0.005 ^b	0.236 ± 0.012 ^c	0.012 ± 0.001 ^b
Обработка 0.05 мМ ЯК	0.102 ± 0.002 ^e	0.085 ± 0.002 ^d	0.187 ± 0.004 ^e	0.019 ± 0.001 ^c
Водный дефицит				
Контроль	0.070 ± 0.005 ^b	0.065 ± 0.004 ^a	0.134 ± 0.008 ^b	0.011 ± 0.001 ^b
Обработка 0.05 мМ СК	0.177 ± 0.010 ^d	0.180 ± 0.012 ^c	0.356 ± 0.023 ^d	0.037 ± 0.002 ^d
Обработка 0.05 мМ ЯК	0.238 ± 0.003 ^f	0.239 ± 0.003 ^e	0.478 ± 0.006 ^f	0.022 ± 0.002 ^c

Примечание. Разные буквы обозначают статистически значимые различия ($p < 0.05$).

этом не менялось. Янтарная кислота снижала содержание хлорофилла *a* на 32, каротиноидов – на 32 и повышала содержание хлорофилла *b* на 23%. При этом суммарное содержание хлорофилла *a + b* снижалось на 14%.

В условиях недостаточного водообеспечения обработка салициловой и янтарной кислотами оказала схожий эффект на содержание хлорофиллов. Обработка салициловой кислотой повышала содержание хлорофиллов *a*, *b* и их сумму в среднем в 2.6 раза, эффект обработки янтарной кислотой был сильнее, содержание хлорофиллов увеличивалось в среднем в 3.5 раза. Содержание каротиноидов также увеличивалось, но сильнее всего этот эффект был выражен при действии салициловой кислоты, увеличение было в 3.3 раза, в то время как янтарная кислота повышала этот показатель в 2 раза. Пересчет содержания пигментов на сухую массу сохранял все отмеченные динамики изменения. Действие СК и ЯК на пигментный аппарат было схожим с действием водного дефицита.

Водный дефицит снижал содержание хлорофилла *a* на 53, хлорофилла *b* – на 5, их суммы – на 38 и содержание каротиноидов – на 60%. Эффект кислот оказался неоднозначным. При обработке салициловой и янтарной кислот содержание хлорофилла *a* снизилось на 11 и 32%, а содержание хлорофилла *b* увеличивалось на 49 и на 23% соответственно. В условиях водного дефицита содержание пигментов оказалось сравнимым или больше соответствующим содержанию при обработке кислотами в условиях полива. Обработка кислотами в условиях полива вызывала нежелательную перестройку фотосинтетического аппарата, но при дефиците воды содержание пигмен-

тов было больше по сравнению с контролем. Вероятно, кислоты вызывали перестройки в синтезе хлорофиллов, в условиях полива это было неблагоприятным, но в дальнейшем в условиях недостатка влаги удалось избежать уменьшения содержания пигментов. Суммарное содержание хлорофиллов в обработанных растениях было больше по сравнению с контролем и сравнимо с показателями у растений в условиях полива. Содержание каротиноидов в условиях полива при обработке кислотами снижалось примерно в 2 раза, но если такие обработанные растения в дальнейшем находились в условиях дефицита воды, то содержание каротиноидов в случае обработки СК было очень высоким и даже сравнимо с контрольными растениями группы “полив”. Обработка семян СК и ЯК имитировала водный дефицит, и защитное действие реализовалось при наступлении водного дефицита.

Похожие результаты получены другими исследователями при использовании более высоких концентраций салициловой кислоты. Например, опрыскивание растений пшеницы 1 мМ СК в условиях умеренного водного стресса приводило к повышению содержания хлорофиллов и каротиноидов [8]. Засуха привела к снижению содержания хлорофилла *a* и *b* на 26.2 и 18.7% соответственно по сравнению с необработанными растениями. Однако применение салициловой кислоты в большей концентрации 0.5 мМ увеличило содержание хлорофилла *a* на 7 и хлорофилла *b* – на 4% по сравнению с контрольными растениями [3]. Однако в другой работе в условиях нормального увлажнения с увеличением концентрации внесенной салициловой кислоты (0, 5, 10, 50, 100, 200 мг/кг) содержание хлорофилла значи-

тельно снижалось в проростках пшеницы, уменьшалось соотношение хлорофиллов $a : b$. При этом обнаружено повышение общего содержания каротиноидов, в том числе ксантофиллов [15]. Замачивание семян пшеницы в растворах СК низких концентраций (0.01–0.05 мМ) было эффективным в смягчении негативного воздействия засухи [16].

О влиянии янтарной кислоты на содержание пигментов в растениях известно меньше. В исследовании на растениях салата-латука (*Lactuca sativa* L.) показано, что предпосевная обработка семян 2.5 мМ янтарной кислотой увеличивала накопление хлорофиллов a и b на 41.2 и 42.9% соответственно, а каротиноидов — на 33.3% к 40-м сут выращивания [13]. Однако в работе [17] показано, что разные сорта пшеницы по-разному реагируют на обработку янтарной кислотой. Например, предпосевная обработка семян пшеницы сортов Звонница, Остистое Белогорье и Московская 39 препаратом янтарной кислоты (сукцинат-иона 5.75%) в разведении 1 : 5 приводила к снижению общего содержания хлорофиллов ($a + b$) (на 30, 12 и 41% соответственно). Сорта пшеницы Сурава, Чураевка и Азано напротив, после обработки демонстрировали увеличение общего содержания хлорофиллов в среднем на 30–40%.

В нашем эксперименте в условиях полива обработка салициловой и янтарной кислотами мало влияла как на содержание хлорофилла, так и на фотосинтетическую активность растений пшеницы. Однако в условиях водного дефицита применение салициловой и янтарной кислот показало положительное влияние как на содержание хлорофилла, которое у обработанных растений достигало показателей контроля при поливе, так и на фотосинтетическую активность, что выражалось в снижении времени полуактивации нефотохимического тушения NPQ , т.е. более быстрой реакции на стрессор. Причем более выраженный эффект в смягчении негативного действия водного дефицита наблюдали при предварительной обработке янтарной, а не салициловой кислотой.

Янтарная кислота косвенно влияет на процесс фотосинтеза, т.к. активная ее форма — сукцинил-S-КоА и гликокол, являясь непосредственными предшественниками хлорофилла a (протопорфирина), способствуют биосинтезу хлорофилла и цитохромов. За счет собственных превращений ЯК позволяет утилизировать запасные жиры, при распаде которых образуются молекулы ацетил-КоА. Из них восстанавливается НАДН, энергия которой может быть использована на синтез АТФ и другие процессы. Положительное действие ЯК может быть объяснено не только активацией цик-

ла Кребса и энергетических процессов, но и стимулированием синтеза восстановленных форм аминокислот [18].

В молодых проростках кислоты не меняли оводненность тканей, но сохраняли ее оптимальной при водном дефиците. Обработка кислотами вызывала существенную перестройку метаболизма, связанную с изменением содержания пигментов, которое при дальнейшем дефиците воды не снижалось. Обработка кислотами позволяла вырастить более устойчивые к засухе растения.

На основании полученных результатов можно сделать заключение, что обработка семян пшеницы салициловой и янтарной кислотами способствовала повышению устойчивости растений к дефициту воды. По сравнению с салициловой янтарная кислота имела более выраженный защитный эффект на растения пшеницы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в условиях водного дефицита обработка салициловой и янтарной кислотами повышала эффективный квантовый выход фотосистемы II, коэффициент фотохимического тушения хлорофилла и плотность электронного потока. Предварительная обработка семян пшеницы 0.05 мМ салициловой и 0.05 мМ янтарной кислотами приводила к увеличению содержания хлорофиллов a и b наряду со снижением содержания каротиноидов как в условиях полива, так и водного дефицита. Защитное действие салициловой и янтарной кислот вероятнее всего реализуется не столько через регуляцию транспирации, о чем свидетельствовало малое изменение относительного содержания воды, а через коррекцию пигментного аппарата, что позволило поддерживать высокую активность фотосинтеза. Обе исследованные кислоты можно рекомендовать для использования в практике сельского хозяйства для повышения устойчивости растений пшеницы к водному дефициту, однако лучшим эффектом обладает янтарная кислота по сравнению с салициловой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Венцкевич Г.З. Сельскохозяйственная метеорология / Под ред. В.В. Синельщикова. Л.: Гидрометеоиздат, 1952. 324 с.
2. Шаповал О.А., Вакуленко В.В., Можарова И.П. Как повысить устойчивость растений к засухе // Защита и карантин раст. 2011. № 3. С. 61–62.
3. Khalvandi M., Siosemardeh A., Roohi E., Keramati S. Salicylic acid alleviated the effect of drought stress on photosynthetic characteristics and leaf protein pattern

- in winter wheat // *Heliyon*. 2021. V. 7. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e05908>
4. Цыганова Н.А., Воронкова Н.А., Дороненко В.Д., Ба-
лабанова Н.Ф. Влияние янтарной кислоты на фо-
тосинтетическую активность яровой мягкой пше-
ницы // *Вестн. Омск. ГАУ*. 2019. № 3(35). С. 8.
 5. Змушко А.А., Красинская Т.А. Применение янтар-
ной кислоты в растениеводстве // *Плодоводство*.
2019. Т. 31. С. 288–292.
 6. Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практи-
кум по фотосинтезу. М.: Академия, 2003. С. 54–57.
 7. Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.:
Практика, 1998. 459 с.
 8. Agarwal S., Sairam R.K., Srivastava G.C., Meena R.C.
Changes in antioxidant enzymes activity and oxidative
stress by abscisic acid and salicylic acid in wheat geno-
types // *Biol. plantarum*. 2005. V. 49(4). P. 541–550.
 9. Луговая А.А., Карпец Ю.В., Обозный А.И., Колупаев
Ю.Е. Стресспротекторное действие жасмоновой и
янтарной кислот на растения ячменя в условиях
почвенной засухи // *Агрохимия*. 2014. № 4. С. 48–
55.
 10. Hayat S., Fariduddin Q., Ali B., Ahmad A. Effect of sal-
icylic acid on growth and enzyme activities of wheat
seedlings // *Acta Agron. Hungarica*. 2005. V. 53(4).
P. 433–437.
 11. Рахматуллина С.Р. Участие дыхательных путей в
регуляции антиоксидантных систем у растений
пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа,
2007. 23 с.
 12. Рахманкулова З.Ф., Рахматуллина С.Р., Федяев В.В.
Влияние салициловой кислоты на про/антиокси-
дантный статус и энергетический баланс пророст-
ков пшеницы // *Вестн. Башкир. ун-та*. 2006. № 4.
С. 41–43.
 13. Knyazeva I.V., Vershinina O.V., Gudimo V.V.,
Grishin A.A., Dorokhov A.S. The effect of succinic acid
on the productivity of *Lactuca sativa* L. in artificial
agroecosystems // *Agron. Res*. 2021. V. 19(2). P. 496–
506.
<https://doi.org/10.15159/ar.21.092>
 14. Иващенко И.Н. Влияние регуляторов роста на
устойчивость к стрессовым факторам, урожай-
ность и качество зерна озимой пшеницы на черно-
земе выщелоченном: Автореф. дис. ... канд. с.-х.
наук. Ставрополь, 2010. 27 с.
 15. Moharekar S.T., Lokhande (Moharekar) S.D., Hara T.,
Tanaka R., Tanaka A., Chavan P.D. Effect of salicylic
acid on chlorophyll and carotenoid contents of wheat
and moong seedlings // *Photosynthetica*. 2003.
V. 41(2). P. 315–317.
 16. Hayat S., Ahmad A., Alyemeni M.N. Salicylic acid: Plant
growth and development. The Netherlands, Dordrecht:
Springer, 2013. 389 p.
 17. Кононенко Л.А., Скотников П.В., Скотникова Л.П.,
Мельников В.И., Числова Л.С. Сортовые особен-
ности накопления хлорофилла у озимой пшеницы
при воздействии производных янтарной кисло-
ты // *Оборонный комплекс — научно-техническо-
му прогрессу России*. 2010. № 4. С. 62–65.
 18. Грабовская Н.И., Бабенко О.Н., Сафронова Н.М.,
Хусаинова Р.К. Особенности применения янтар-
ной кислоты в качестве биостимулятора и адапто-
гена растений. *Совр. наука: актуал. пробл. теории
и практики*. 2020. № 1. С. 28–32.

Influence of Salicylic and Succinic Acids on the Indicators of Growth and Photosynthesis and the Content of Chlorophyll in Wheat Plants Grown under Water Deficiency

A. V. Yakunina^{a, #} and Yu. V. Sinitsyna^a

^aNational Research Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod
prosp. Gagarina 23, Nizhni Novgorod 603022, Russia

[#]E-mail: yakunina.anastasia@gmail.com

In the conditions of climate warming, the frequency and intensity of droughts have increased, therefore, the development of methods that increase the resistance of crops to water scarcity is of great importance. The aim of the work is to study the effect of salicylic and succinic acids on growth indicators, photosynthetic activity indicators and on the content of pigments in the leaves of plants grown under conditions of irrigation and water scarcity. Wheat plants were grown under laboratory conditions. The seeds were pre-soaked in distilled water (control), in a solution of 0.05 mM salicylic acid or in a solution of 0.05 mM succinic acid. After the appearance of the first roots on the 3rd day, the germinated seeds were transferred to 200 ml vegetative vessels filled with soil and grown at 22–24°C in natural light and daily watering. On day 5, the plants were divided into groups “watering” and “water shortage”. The “water shortage” group was stopped watering until the end of the experiment. On day 11, the indicators of the maximum and effective quantum yield of photosystem II, photochemical and non-photochemical quenching and electron flux density were determined using a FRAME-fluorimeter. On the 16th day of growing plants, the quantitative content of chlorophyll a and b and carotenoids was determined, the relative water content in shoots and roots was calculated. The relative water content in plants hardly changed when treated with acids under irrigation conditions, but in case of water deficiency, treatment with succinic acid reduced the water content in the root by 6%. In conditions of lack of moisture, acid treatment increased the effective quantum yield of photosystem II, the photochemical

quenching coefficient of chlorophyll and the electron flux density by an average of 17–20%. Under irrigation conditions, treatment with salicylic and succinic acids caused a decrease in the content of chlorophyll *a* (by 11 and 32%, respectively), carotenoids (by 57 and 32%) and an increase in the content of chlorophyll *b* (by 49 and 23%). When treated with succinic acid, the total content of chlorophyll *a* + *b* decreased by 14%. In conditions of water deficiency, treatment with salicylic acid increased the relative content of chlorophylls and carotenoids by an average of 2.6 and 3.3 times, when treated with amber – by 3.5 and 2.0 times, respectively, compared with the control in terms of raw weight. The use of the studied acids can be recommended for potential use in agriculture.

Key words: salicylic acid, succinic acid, growth, chlorophyll, water deficiency, wheat.