

ВЛИЯНИЕ УМЕРЕННОГО И СИЛЬНОГО НАТРИЙ-ХЛОРИДНОГО ЗАСОЛЕНИЯ НА РОСТ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ И ПШЕНИЦЫ[§]

© 2024 г. К. Б. Таскина^{1,*}, Н. М. Казнина¹, А. Ф. Титов¹

¹Федеральный исследовательский центр “Карельский научный центр РАН”, Институт биологии
Карельского научного центра РАН
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, Россия
*E-mail: tasamayaksenia@gmail.com

В условиях контролируемой среды изучили влияние умеренного (100 мМ) и сильного (200 мМ) натрий-хлоридного засоления на всхожесть семян, рост проростков и состояние фотосинтетического аппарата (ФСА) растений ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур и пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Злата. Установлено, что при умеренном засолении семена обоих видов успешно прорастали, однако рост побега и накопление надземной биомассы тормозились, что отчасти было связано с замедлением скорости фотосинтеза. При сильном засолении в ответной реакции растений наблюдали отчетливые межвидовые различия. В частности, у ячменя уменьшалось число проросших семян, тогда как у пшеницы оно сохранялось на уровне контроля. У ячменя в большей степени ингибировался рост побега, тогда как у пшеницы — накопление надземной биомассы. В растениях ячменя снижалось содержание пигментов, пшеницы — возрастало. При этом у обоих видов уменьшалась устьичная проводимость и замедлялась скорость фотосинтеза. Сделан вывод о том, что на основании энергии прорастания и всхожести семян можно определить солеустойчивость видов лишь к высокому уровню засоления (200 мМ NaCl). Морфометрические показатели роста побега дают возможность оценить устойчивость растений к засолению уже при более низких концентрациях соли (100 мМ NaCl). Для более точной сравнительной оценки солеустойчивости видов (сортов, сортовобразцов, генотипов) злаков следует использовать не один, а несколько показателей, отражающих не только ростовой потенциал растений, но и фотосинтетическую активность.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare* L., *Triticum aestivum* L., засоление, прорастание семян, рост корня, рост побега, фотосинтез, пигменты, устьичная проводимость.

DOI: 10.31857/S0002188124110073, **EDN:** AHMPDQ

ВВЕДЕНИЕ

Засоление почв, используемых в сельском хозяйстве, является глобальной проблемой, остро стоящей во многих регионах мира. По данным мировой Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН [1], на земном шаре имеется >833 млн га засоленных почв, т.е. 8.7% территории планеты. При этом из 255 млн га орошаемых земель, используемых для производства сельскохозяйственной продукции, 20–50% характеризуются избыточным засолением [1], и площадь таких территорий постоянно увеличивается [2]. Основные причины возникновения естественного (первичного) засоления связаны со снижением водообеспеченности почв и изменением

их структурных свойств, с поступлением солей из грунтовых вод, выветриванием горных пород, вулканическими извержениями, а также с атмосферными осадками и переносом солей ветром из моря на сушу [3]. Антропогенное засоление почв, обусловленное деятельностью человека (вторичное засоление), возникает при нарушении ирригации и агротехники, внесении большого количества минеральных удобрений, сбросе сточных и промышленных вод, загрязнении почв различными поллютантами [3].

В настоящее время выделяют несколько основных типов засоления (в зависимости от аниона): хлоридное, сульфатное, карбонатное и смешанное. Хлоридное засоление, особенно натрий-хлоридное, считается наиболее опасным для растений [4]. Повышение концентрации ионов Na^+ и Cl^- вызывает в растениях изменение осмотического потенциала клеток, оказывает негативный эффект на все

[§] Финансовое обеспечение исследования осуществлено из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (№ FMEN-2022-0004).

физиологические процессы и показатели, что в конечном итоге приводит к снижению продуктивности и большим потерям урожая [4]. Это в значительной степени касается и злаков, которые составляют основу рациона питания человека. Поэтому изучению влияния натрий-хлоридного засоления на культурные злаки на протяжении длительного времени уделяется повышенное внимание.

Одним из важных аспектов исследований в этой области является выявление видов и генотипов и создание на их основе сортов, обладающих повышенной солеустойчивостью. При этом сравнительную оценку солеустойчивости обычно проводят на основании анализа энергии прорастания и всхожести семян при разных уровнях засоления [5, 6], а также по ряду показателей роста проростков [7, 8]. Другие физиологические показатели, такие как состояние фотосинтетического аппарата (ФСА), скорость фотосинтеза или накопление сухой биомассы растений, при диагностике солеустойчивости, как правило, не используют. Хотя известно, что именно ФСА отличается повышенной чувствительностью к стрессовым воздействиям, в том числе к засолению [9, 10]. Например, показано, что при повышении концентрации NaCl в корнеобитаемой среде у суданского сорго [11] и пшеницы [12] снижалось содержание пигментов, а у сорго [13] и проса [14] замедлялась скорость фотосинтеза. У целого ряда видов, в частности у риса [15] и кукурузы [16], в условиях засоления отмечено торможение процесса накопления сухой биомассы. Из этого следует, что некоторые параметры, характеризующие активность ФСА, а также накопление сухой биомассы растений могут оказаться полезными и информативными параметрами при оценке солеустойчивости исходного материала, проводимой в рамках селекционно-генетических исследований.

Исходя из вышеизложенного, цель работы — сравнительное изучение влияния умеренного и сильного натрий-хлоридного засоления на прорастание семян, рост проростков и показатели, характеризующие состояние их ФСА, двух широко культивируемых злаков (ячменя и пшеницы) для оценки их солеустойчивости.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования были яровые злаки: ячмень обыкновенный (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур и пшеница мягкая (*Triticum aestivum* L.) сорта Злата. Сравнительную оценку устойчивости видов к умеренному (100 мМ, 0.6%, 4.5 атм.) и сильному (200 мМ, 1.2%, 9 атм.) засолению проводили на основании энергии прорастания и всхожести семян, изменения под влиянием засоления ряда показателей роста и ФСА растений.

Для определения энергии прорастания и всхожести семена помещали на увлажненную фильтровальную бумагу в чашки Петри по 25 шт. в четырехкратной повторности. В чашки добавляли 5 мл дистиллированной воды (контроль) или раствора с умеренной (100 мМ) или высокой (200 мМ) концентрацией NaCl. Семена проращивали в термостате в темноте при температуре 25°C. Энергию прорастания семян оценивали на 3-и сут, всхожесть — на 7-е сут (согласно ГОСТу № 12038-84).

Для изучения показателей роста и активности ФСА проросшие на дистиллированной воде семена переносили в сосуды (объемом 1 л) с питательным раствором Хогланда—Арнона (рН 6.2–6.4) без добавления хлорида натрия (контроль) или с добавлением соли в умеренной (100 мМ) или высокой (200 мМ) концентрациях. Растения выращивали в течение 7 сут в климатической камере при постоянных условиях: температуре воздуха 22–25°C, его относительной влажности 60–70%, ФАР — 100 мкмоль/м²/с и 14-часовом фотопериоде.

Влияние засоления на рост проростков оценивали по изменению (по отношению к контролю) линейных размеров корня и побега и их сухой биомассы. О состоянии ФСА растений судили по содержанию в первом полностью развернувшемся листе хлорофиллов *a* и *b*, их соотношению и доле в светособирающих комплексах (ССК), содержанию каротиноидов, а также по скорости фотосинтеза.

Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов) определяли в 80%-ной ацетоновой вытяжке с помощью спектрофотометра (СФ-2000, Россия). Расчет доли хлорофиллов в ССК проводили с учетом того, что весь хлорофилл *b* находится в ССК, а отношение хлорофиллов *a/b* в ССК в норме равно 1.2 [17]. Интенсивность фотосинтеза измеряли с помощью установки для исследования CO₂-газообмена и водяных паров HCM-1000 (Walz, Германия).

Биологическая повторность в пределах каждого варианта опыта составляла для разных показателей от 4-х до 12-ти растений, аналитическая повторность — 2–5-кратная. Весь опыт повторяли дважды. На рисунках и в таблицах приведены средние и их стандартные ошибки. Статистическую обработку данных осуществляли с использованием программ Microsoft Office Excel 2007 и PAST 4.0.

Исследование выполнено на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр РАН”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Показано, что при умеренном засолении (100 мМ) семена обоих видов злаков хорошо и дружно

прорастали, а их всхожесть была на уровне контроля. При сильном засолении (200 мМ) обнаружались выраженные видовые различия: у пшеницы энергия прорастания и всхожесть семян в опытном варианте значительно не отличались от контрольного, тогда как у ячменя оба показателя снижались по сравнению с контролем на 27 и 22% соответственно (табл. 1).

Морфометрический анализ проростков также выявил различия в ответной реакции злаков на засоление. Например, у ячменя при концентрации хлорида натрия 100 мМ длина корня оказалась меньше, чем в контроле, в то время как у пшеницы изменений этого показателя не наблюдали (рис. 1а). При этом высота побега снижалась и у проростков ячменя, и пшеницы примерно в равной мере (в 1.3 раза по сравнению с контролем) (рис. 1б).

При использовании концентрации хлорида натрия 200 мМ у обоих видов растений тормозился рост и корня, и побега. Но более сильное ингибирующее действие NaCl оказывал на показатели роста ячменя по сравнению с пшеницей. В частности, длина корня и высота побега проростков ячменя в этом варианте опыта оказалась почти в 3 раза меньше, чем в контроле, тогда как проростков пшеницы – в 2 раза.

Отдельно отметим влияние засоления на накопление сухой биомассы злаков. В ходе исследования было обнаружено, что накопление сухой биомассы корня ячменя при обоих уровнях засоления не различалось у растений контрольного и опытных вариантов (табл. 2), тогда как у пшеницы при 200 мМ сухая биомасса корня оказалась в 1.5 раза меньше, чем в контроле.

При этом сухая биомасса побегов проростков обоих видов уменьшалась (по отношению к контролю) уже при 100 мМ NaCl, и этот эффект усиливался при более высокой концентрации соли. В большей степени биомасса побега снижалась у пшеницы по сравнению с ячменем.

Фотосинтез, как известно, является основным процессом, обеспечивающим образование

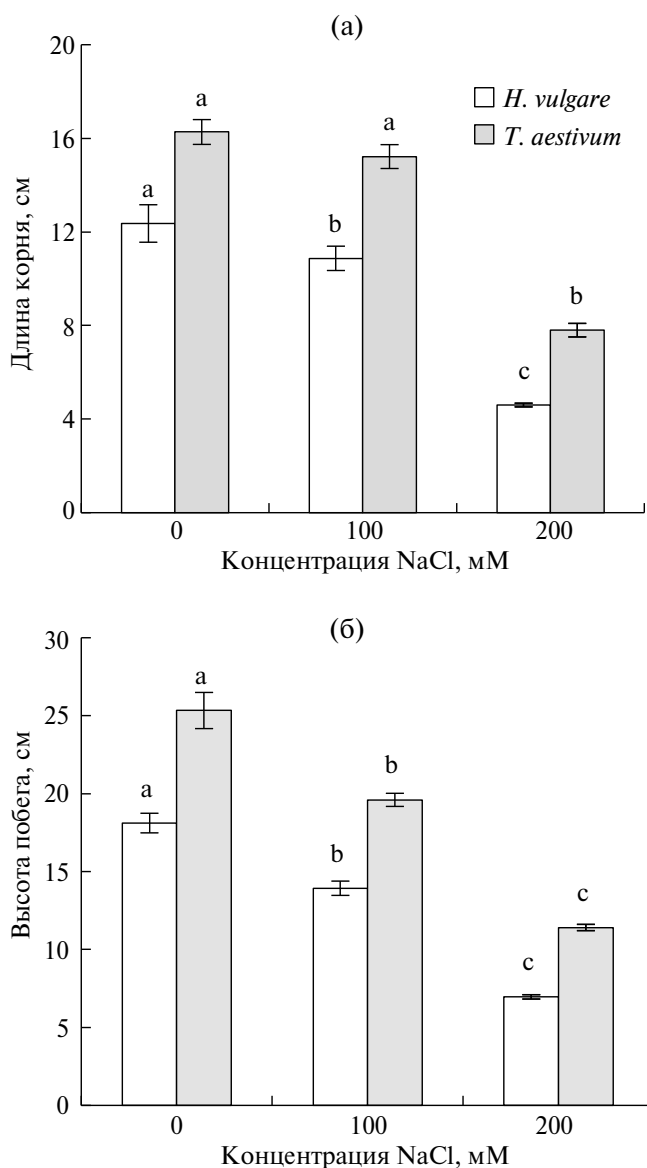


Рис. 1. Влияние хлорида натрия на длину корня (а) и высоту побега (б) проростков ячменя сорта Нур и пшеницы сорта Злата. Разные латинские буквы означают достоверные различия между контролем и опытом в пределах вида при $p < 0.05$. То же на рис. 2.

Таблица 1. Влияние хлорида натрия на энергию прорастания и всхожесть семян ячменя сорта Нур и пшеницы сорта Злата

Вид	Варианты		
	контроль	100 мМ NaCl	200 мМ NaCl
Энергия прорастания, %			
<i>H. vulgare</i>	100.0 ± 0.0 ^a	105.7 ± 6.2 ^a	72.3 ± 9.4 ^b
<i>T. aestivum</i>	100.0 ± 0.0 ^a	103.1 ± 3.5 ^a	81.9 ± 8.3 ^a
Всхожесть, %			
<i>H. vulgare</i>	100.0 ± 0.0 ^a	110.6 ± 6.6 ^a	78.4 ± 8.0 ^b
<i>T. aestivum</i>	100.0 ± 0.0 ^a	98.1 ± 3.8 ^a	93.0 ± 7.4 ^a

Примечание. Разные латинские буквы означают достоверные различия с контролем внутри каждого вида и показателя при $p < 0.05$. То же в табл. 2, 3.

Таблица 2. Влияние хлорида натрия на сухую биомассу корня и побега проростков ячменя сорта Нур и пшеницы сорта Злата

Вид	Варианты		
	контроль	100 мМ NaCl	200 мМ NaCl
Сухая биомасса корня, мг			
<i>H. vulgare</i>	9.40 ± 0.48 ^a	9.89 ± 0.48 ^a	7.41 ± 0.68 ^a
<i>T. aestivum</i>	9.82 ± 0.62 ^a	8.88 ± 0.57 ^a	6.37 ± 0.29 ^b
Сухая биомасса побега, мг			
<i>H. vulgare</i>	24.79 ± 2.20 ^a	20.16 ± 0.95 ^b	13.49 ± 0.67 ^c
<i>T. aestivum</i>	26.71 ± 2.02 ^a	20.04 ± 1.03 ^b	11.67 ± 0.28 ^c

свыше 95% сухого вещества растений [18]. Учитывая это, было изучено влияние умеренной и высокой концентраций хлорида натрия на интенсивность данного процесса в проростках ячменя и пшеницы. Обнаружено, что в оптимальных условиях (контроль) скорость фотосинтеза у ячменя была в 1.8 раза больше, чем у пшеницы. При воздействии умеренной концентрации NaCl у обоих видов она снижалась практически в равной мере (в 1.5 раза по сравнению с контролем) (рис. 2а).

При использовании концентрации соли 200 мМ отрицательный эффект засоления на скорость этого процесса усиливался, причем в большей степени у растений пшеницы (в 2.5 раза по отношению к контролю) по сравнению с ячменем (в 1.7 раза).

Одним из наиболее важных физиологических механизмов регуляции фотосинтеза является открытие и закрытие устьиц. О степени открытия устьичной щели можно судить по такому показателю, как устьичная проводимость. Обнаружено, что в отсутствии засоления (контроль) у ячменя устьичная проводимость была в 2 раза больше, чем у пшеницы (рис. 2б). Умеренное засоление (100 мМ) приводило к резкому (почти в 2 раза по сравнению с контролем) снижению этого показателя у обоих видов, что усиливалось при использовании концентрации соли 200 мМ. При этом у ячменя устьичная проводимость оказалась в 6 раз меньше, чем в контроле, у пшеницы – в 3 раза.

Большое влияние на скорость фотосинтеза оказывало также содержание фотосинтетических пигментов в листьях. В наших опытах при умеренном засолении содержание хлорофиллов и каротиноидов у обоих видов увеличивалось (табл. 3), а соотношение хлорофиллов (*a/b*) и их доля в ССК оставались на уровне контроля.

При сильном засолении в реакции растений наблюдали выраженные межвидовые различия. Если у пшеницы изменения (по отношению к контролю) всех указанных показателей были сходными с теми изменениями, которые наблюдали и при 100 мМ, то у ячменя содержание хлорофиллов и каротиноидов

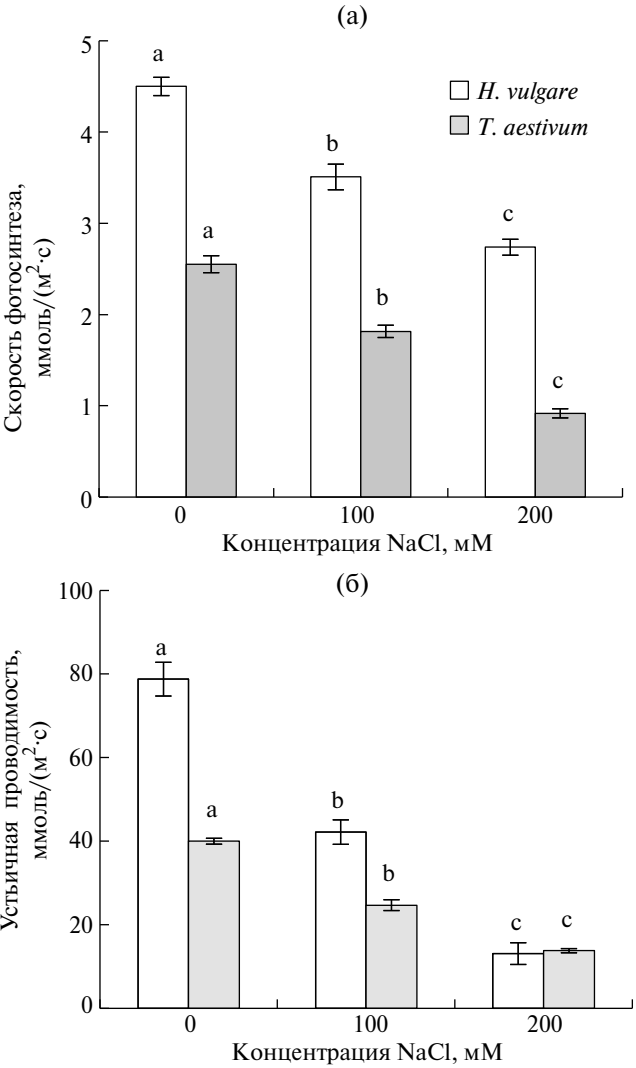


Рис. 2. Влияние хлорида натрия на скорость фотосинтеза (а) и устьичную проводимость (б) у проростков ячменя сорта Нур и пшеницы сорта Злата.

оказалось гораздо меньше, чем в контроле и при умеренном засолении. При этом более сильное уменьшение содержания хлорофилла *b* привело к увеличению соотношения хлорофиллов (*a/b*) и снижению доли хлорофиллов в ССК.

Таблица 3. Влияние хлорида натрия на содержание фотосинтетических пигментов в проростках ячменя сорта Нур и пшеницы сорта Злата

Вид	Варианты		
	контроль	100 мМ NaCl	200 мМ NaCl
Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г сырой массы			
<i>H. vulgare</i>	0.983 ± 0.009 ^b	1.24 ± 0.03 ^a	0.862 ± 0.009 ^c
<i>T. aestivum</i>	1.19 ± 0.02 ^c	1.30 ± 0.01 ^b	1.50 ± 0.01 ^a
Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г сырой массы			
<i>H. vulgare</i>	0.415 ± 0.005 ^b	0.523 ± 0.015 ^a	0.310 ± 0.006 ^c
<i>T. aestivum</i>	0.432 ± 0.011 ^c	0.499 ± 0.006 ^b	0.563 ± 0.006 ^a
Содержание каротиноидов, мг/г сырой массы			
<i>H. vulgare</i>	0.237 ± 0.003 ^b	0.290 ± 0.001 ^a	0.225 ± 0.002 ^c
<i>T. aestivum</i>	0.282 ± 0.003 ^c	0.320 ± 0.001 ^b	0.362 ± 0.005 ^a
Отношение хлорофиллов <i>a/b</i>			
<i>H. vulgare</i>	2.37 ± 0.05 ^b	2.37 ± 0.02 ^b	2.78 ± 0.06 ^a
<i>T. aestivum</i>	2.78 ± 0.11 ^a	2.62 ± 0.02 ^a	2.66 ± 0.02 ^a
Доля хлорофиллов в ССК, %			
<i>H. vulgare</i>	65.4 ± 0.9 ^a	65.4 ± 0.4 ^a	58.1 ± 1.7 ^b
<i>T. aestivum</i>	58.5 ± 1.6 ^a	60.9 ± 0.3 ^a	60.1 ± 0.4 ^a

Проведенная в ходе исследований сравнительная оценка устойчивости злаков к засолению на основании прорастания семян показала, что при умеренной концентрации (100 мМ) хлорид натрия не влиял на энергию прорастания и всхожесть семян обоих видов злаков, а межвидовые различия обнаруживались только при использовании высокой концентрации (200 мМ) соли. У ячменя в этих условиях снижалась энергия прорастания и всхожесть семян, а у пшеницы оба показателя оставались на уровне контроля. Об отрицательном влиянии натрий-хлоридного засоления на прорастание семян злаков указывали и в других работах. Например, при концентрации соли 150 мМ снижалась всхожесть семян сорго [19] и кукурузы [20]. Полагают, что это прежде всего было связано со снижением водного потенциала почвенного раствора, что приводило к замедлению поглощения воды семенами и, как следствие, к снижению доли проросших семян [5].

Оценка устойчивости злаков к избытку хлорида натрия, проведенная на основе морфометрических показателей роста проростков, позволила обнаружить определенные межвидовые различия даже при умеренной концентрации (100 мМ) соли. Например, у ячменя в этих условиях уменьшалась длина корня, тогда как у пшеницы этого не наблюдали. При использовании высокой концентрации NaCl (200 мМ) более сильный ингибирующий эффект соли в отношении показателей роста корня и побега был выявлен и у ячменя, и у пшеницы.

Об отрицательном воздействии хлорида натрия на рост растений, в том числе злаков, указано в большом

количестве исследований. Например, в условиях его высоких концентраций уменьшались размеры корня и побега сорго [21] и кукурузы [16]. Торможение роста растений при засолении может быть связано с целым рядом причин, в том числе с нарушением процессов деления и растяжения клеток, накоплением избыточных количеств активных форм кислорода и развитием окислительного стресса, негативным влиянием ионов Na⁺ и Cl⁻ на фотосинтез, водный обмен, минеральное питание [22].

В целом ряде работ указано также, что при усилении засоления у растений замедляется накопление сухой биомассы. Например, при применении концентрации NaCl 150 мМ тормозилось накопление сухой биомассы кукурузы [16] и риса [15], при 200 мМ — овса [23]. В наших исследованиях накопление сухой биомассы побега ячменя и пшеницы снижалось уже при использовании концентрации 100 мМ, что усиливалось при 200 мМ, особенно у пшеницы.

Помимо роста при засолении у растений наблюдают целый ряд изменений и/или нарушений в ФСА, которые приводят к замедлению скорости фотосинтеза. Среди них — снижение содержания пигментов, уменьшение размеров устьиц, нарушение работы фотосистем, снижение активности ферментов, участвующих в фотосинтезе и др. [24, 25]. Например, в условиях сильного засоления (200 мМ) отмечено уменьшение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений мягкой пшеницы [26], суданского сорго [11]. Под влиянием NaCl в концентрации 150 мМ наблюдали уменьшение устьичной проводимости сахарного тростника и пшеницы [27],

что сопровождалось замедлением скорости фотосинтеза. Частичное закрытие устьиц в условиях засоления считается защитно-приспособительной реакцией, направленной на сохранение оводненности тканей за счет снижения интенсивности транспирации [28]. Причинами частичного закрытия устьиц в этом случае являются потеря воды замыкающими клетками, отток из них ионов K^{+} , а также повышение содержания абсцизовой кислоты [29, 30]. Однако в некоторых работах, наоборот, показано увеличение ряда показателей ФСА у злаков в условиях засоления [13, 31, 32], что, по мнению авторов, направлено на усиление фотосинтетической активности и обеспечение более высокой солеустойчивости и выживаемости растений.

В нашем исследовании даже в условиях умеренного засоления (100 мМ) скорость фотосинтеза в проростках ячменя и пшеницы заметно снижалась, причем практически в равной мере (в 1.5 раза по отношению к контролю). Во многом это было связано с частичным закрытием устьиц, о чем свидетельствовало уменьшение устьичной проводимости, отмеченное у растений в этом варианте опыта. Вместе с тем, содержание фотосинтетических пигментов в проростках обоих видов злаков возрастало (по сравнению с контролем), но соотношение хлорофиллов (а/б) и их содержание в ССК при этом сохранялось на уровне контроля, что обеспечивало необходимый уровень светопоглощения.

При сильном же засолении (200 мМ) отчетливо проявились межвидовые различия. У ячменя ингибирующее действие хлорида натрия на фотосинтез в этом случае ожидаемо усилилось, что объясняется дальнейшим уменьшением устьичной проводимости, снижением общего содержания пигментов и содержания хлорофиллов в ССК. У пшеницы в этих

условиях содержание хлорофиллов и каротиноидов, наоборот, несколько увеличивалось, а количество хлорофиллов в ССК сохранялось на уровне контроля. Несмотря на это скорость фотосинтеза тормозилась даже в большей степени, чем у ячменя, что очевидно и явилось причиной более сильного торможения процесса накопления сухой биомассы побега.

Известно, что сравнительную оценку устойчивости видов (сортов, сортообразцов, генотипов) растений к засолению следует проводить по тем показателям, которые являются наиболее чувствительными к стрессовому воздействию и достаточно просты для определения. Для выявления таких показателей были составлены ряды сравнительной устойчивости изученных показателей роста и ФСА у ячменя и пшеницы при умеренном и сильном засолении NaCl по снижению степени устойчивости, т.е. от более высокой устойчивости к более низкой (табл. 4).

Анализ показал, что наименее устойчивыми к засолению являются такие параметры ФСА как устьичная проводимость и скорость фотосинтеза, а из показателей роста — сухая биомасса побега.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Следовательно, на основании только энергии прорастания и всхожести семян можно оценить уровень солеустойчивости видов лишь к высокому уровню засоления (в данном опыте — 200 мМ NaCl). Морфометрические показатели роста побега позволили дать оценку устойчивости растений к засолению уже при использовании более низких концентраций соли (100 мМ). Однако для более точной сравнительной оценки солеустойчивости видов злаков желательнее учитывать показатели ФСА, а также сухую биомассу

Таблица 4. Ранжирование показателей устойчивости проростков ячменя и пшеницы к умеренному (100 мМ) и сильному (200 мМ) натрий-хлоридному засолению

Вид	Ряд показателей устойчивости к засолению
	Умеренное засоление (100 мМ)
<i>H. vulgare</i>	Энергия прорастания = всхожесть = высота побега = отношение хлорофиллов = доля хлорофилла в ССК > содержание пигментов > длина корня > сухая биомасса побега > интенсивность фотосинтеза > устьичная проводимость
<i>T. aestivum</i>	Энергия прорастания = всхожесть = длина корня = высота побега = сухая биомасса корня = отношение хлорофиллов = доля хлорофилла в ССК > содержание пигментов > сухая биомасса побега > интенсивность фотосинтеза > устьичная проводимость
	Сильное засоление (200 мМ)
<i>H. vulgare</i>	Отношение хлорофиллов = сухая биомасса корня > содержание каротиноидов > доля хлорофилла в ССК > содержание хлорофиллов > всхожесть > энергия прорастания > сухая биомасса побега > высота побега > длина корня > интенсивность фотосинтеза > устьичная проводимость
<i>T. aestivum</i>	Энергия прорастания = всхожесть = сухая биомасса корня отношение хлорофиллов = доля хлорофиллов в ССК > содержание пигментов > длина корня > сухая биомасса побега = высота побега > интенсивность фотосинтеза > устьичная проводимость

побега как показатель, отражающий фотосинтетическую активность и ростовой потенциал растений.

Другой важный вывод, имеющий методическое значение, заключается в том, что для более надежной сравнительной оценки солеустойчивости исходного материала следует использовать не один, а несколько (группу) показателей (хотя бы 3–5). При этом не исключено, что их набор может быть неодинаковым в зависимости от того, на каких территориях по степени засоления предполагается в будущем культивировать конкретные виды злаков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. The State of food and agriculture (FAO) 2021. Making agrifood systems more resilient to shocks and stresses. Rome: FAO, 2021. DOI: 10.4060/cb4476en
2. Butcher K., Wick A., DeSutter T., Chatterjee A., Harmon J. Soil salinity: a threat to global food security // *Agron. J.* 2016. V. 108. № 6. P. 2189–2200. DOI: 10.2134/agronj2016.06.0368
3. Stavi I., Thevs N., Priori S. Soil salinity and sodicity in drylands: a review of causes, effects, monitoring, and restoration measures // *Front. Environ. Sci.* 2021. № 9. P. 712831. DOI: 10.3389/fenvs.2021.712831
4. Balasubramaniam T., Shen G., Esmaeili N., Zhang H. Plants' response mechanisms to salinity stress // *Plants.* 2023. V. 12. № 12. P. 2253. DOI: 10.3390/plants12122253
5. Uçarlı C. Effects of salinity on seed germination and early seedling stage // *Abiotic Stress Plants.* Istanbul: IntechOpen, 2021. DOI: 10.5772/intechopen.93647
6. Zhang X., Long Y., Chen X., Zhang B., Xin Y., Li L., Cao S., Liu F., Wang Z., Huang H., Zhou D., Xia J. A NAC transcription factor OsNAC3 positively regulates ABA response and salt tolerance in rice // *BMC Plant Biol.* 2021. V. 21. № 1. P. 546. DOI: 10.1186/s12870-021-03333-7
7. Zhang F., Sapkota S., Neupane A., Yu J., Wang Y., Zhu, K., Lu F., Huang R., Zou J. Effect of salt stress on growth and physiological parameters of sorghum genotypes at an early growth stage // *Ind. J. Exp. Biol.* 2020. V. 58. P. 404–411.
8. Huqe M.A.S., Haque M.S., Sagar A., Uddin M.N., Hossain M.A., Hossain A.Z., Rahman M.M., Wang X., Al-Ashkar I., Ueda A., El Sabagh A. Characterization of maize hybrids (*Zea mays* L.) for detecting salt tolerance based on morpho-physiological characteristics, ion accumulation and genetic variability at early vegetative stage // *Plants.* 2021. V. 10. № 11. P. 2549. DOI: 10.3390/plants10112549
9. Ahmad I., Munsif F., Mihoub A., Jamal A., Saeed M.F., Babar S., Fawad M., Zia A. Beneficial effect of melatonin on growth and chlorophyll content in wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under salt stress conditions // *Gesunde Pflanzen.* 2022. № 74. DOI: 10.1007/s10343-022-00684-5
10. Hu D.-D., Dong S., Zhang J., Zhao B., Ren B., Liu P. Endogenous hormones improve the salt tolerance of maize (*Zea mays* L.) by inducing root architecture and ion balance optimizations // *J. Agron. Crop Sci.* 2022. № 208. P. 662–674. DOI: 10.1111/jac.12593
11. Elsiddig A., Zhou G., Zhu G., Nimir N., Suliman M., Ibrahim M.E., Ali A. Nitrogen fertilizer promoting salt tolerance of two sorghum varieties under different salt compositions // *Chil. J. Agricult. Res.* 2023. V. 83. № 1. P. 3–13. DOI: 10.4067/S0718-58392023000100003
12. Massimi M., Al-Rifaei M., Alrusheidat J., Dakheel A., Ismail F., Al-Ashgar Y. Salt-tolerant triticale (*X Triticosecale* Witt.) cultivation in Jordan as a new forage crop // *Amer. J. Exp. Agricult.* 2016. № 12. P. 1–7. DOI: 10.9734/AJEA/2016/24292
13. Al-Shoaibi A.A. Combined effects of salinity and temperature on germination, growth and gas exchange in two cultivars of *Sorghum bicolor* // *J. Taibai Univers. Sci.* 2020. V. 14. № 1. P. 812–822. DOI: 10.1080/16583655.2020.1777800
14. Hussain T., Koyro H.-W., Zhang W., Liu X., Gul B., Liu X. Low salinity improves photosynthetic performance in *Panicum antidotale* under drought stress // *Front. Plant Sci.* 2020. V. 11. № 481. P. 1–13. DOI: 10.3389/fpls.2020.00481
15. Masood S., Khan K.S., Ashraf M., Iqbal M., Mustafa G., Ali L., Hussain Q., Tariq Javed M., Ahmed N., Jamil M. Iron supply confers tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) to NaCl stress due to up-regulation of antioxidative enzymatic activity // *South Afric. J. Bot.* 2022. V. 151 (P. A). P. 315–324. DOI: 10.1016/j.sajb.2022.10.012
16. Rohman M.M., Islam M.R., Monsur M.B., Amiruzzaman M., Fujita M., Hasanuzzaman M. Trehalose protects maize plants from salt stress and phosphorus deficiency // *Plants.* 2019. V. 8. № 12. P. 568. DOI: 10.3390/plants8120568
17. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods Enzymol.* 1987. № 148. P. 350–382.
18. Zhang H., Wang Y., Yu S., Zhou C., Li F., Chen X., Liu L., Wang Y. Plant photosynthesis and dry matter accumulation response of sweet pepper to water-nitrogen coupling in cold and arid environment // *Water.* 2023. V. 15. P. 2134. DOI: 10.3390/w15112134
19. Hailu B., Mehari H., Tamiru H. Evaluation of sorghum for salt stress tolerance using different stages as screening tool in Raya Valley Northern Ethiopia // *Ethiop. J. Agricult. Sci.* 2020. V. 30. P. 265–276.

20. *Sozharajan R., Natarajan S.* Germination and seedling growth of *Zea mays* L. under different levels of sodium chloride stress // *Inter. Let. Nat. Sci.* 2014. V. 12. P. 5–15. DOI: 10.18052/www.scipress.com/ILNS.12.5
21. *Wang Z., Wei Y., Zhao Y., Wang Y., Zou F., Huang S., Yang X., Xu Z., Hu H.* Physiological and transcriptional evaluation of sweet sorghum seedlings in response to single and combined drought and salinity stress // *South Afric. J. Bot.* 2022. V. 146. P. 459–471. DOI: 10.1016/j.sajb.2021.11.029
22. *Балнокин Ю.В.* Ионный гомеостаз и солеустойчивость растений. М.: Наука, 2012. 99 с.
23. *Islam M.M., Mamun S.M.A.A., Islam S.M.T.* Impact of different levels of NaCl induced salinity on seed germination and plant growth of fodder oats (*Avena sativa* L.) // *J. Bangladesh Agricult. Univer.* 2022. V. 20. № 1. P. 40–48. DOI: 10.5455/JBAU.15716
24. *van Zelm E., Zhang Y., Testerink C.* Salt tolerance mechanisms of plants // *Ann. Rev. Plant Biol.* 2020. V. 71. P. 403–433. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050718-100005
25. *Zhao S., Zhang Q., Liu M., Zhou H., Ma C., Wang P.* Regulation of plant responses to salt stress // *Inter. J. Mol. Sci.* 2021. V. 22. № 9. P. 4609. DOI: 10.3390/ijms22094609
26. *Masarmi A.G., Solouki M., Fakheri B., Kalaji H.M., Mahgdingad N., Golkari S., Telesiński A., Lam-lom S.F., Kociel H., Yousef A.F.* Comparing the salinity tolerance of twenty different wheat genotypes on the basis of their physiological and biochemical parameters under NaCl stress // *PLoS One.* 2023. V. 18. № 3. P. e0282606. DOI: 10.1371/journal.pone.0282606
27. *Chiconato D., Junior G., Santos D., Munns R.* Adaptation of sugarcane plants to saline soil // *Environ. Exp. Bot.* 2019. V. 162. P. 201–211. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2019.02.021
28. *Pastuszek J., Dziurka M., Hornyák M., Szczerba A., Kopeć P., Płazek A.* Physiological and biochemical parameters of salinity resistance of three durum wheat genotypes // *Inter. J. Mol. Sci.* 2022. V. 23. № 15. P. 8397. DOI: 10.3390/ijms23158397
29. *Белова Т.А., Кравченко А.С.* Физиологические основы адаптации растений к воздействию солевого стресса // *Auditorium.* 2018. № 1. P. 17.
30. *Балнокин Ю.В.* Растения в условиях стресса // *Физиология растений.* / Под ред. Ермакова И.П. М.: ИЦ Академия, 2005. С. 530–552.
31. *Hasanuzzaman M., Bhuyan M.H.M.B., Nahar K., Hos-sain M.S., Mahmud J.A., Hossen M.S., Masud A.A.C., Moumita F.M.* Potassium: a vital regulator of plant responses and tolerance to abiotic stresses // *Agronomy.* 2018. V. 8. № 3. P. 31. DOI: 10.3390/agronomy8030031
32. *Shtaya M.J.Y., Yasin A., Fatoom J., Jebreen M.* The effect of salinity on leaf relative water content and chlorophyll content of three wheat (*Triticum aestivum* L.) landraces from Palestine // *Hebron Univ. Res. J. (Natur. Sci.).* 2019. V. 8. P. 52–65.
33. *Mohammadi Alagoz S., Hadi H., Toorchi M., Pawłowski T.A., Asgari Lajayer B., Price G.W., Farooq M., Astatkie T.* Morpho-physiological responses and growth indices of triticale to drought and salt stresses // *Sci. Rep.* 2023. V. 13. № 1. P. 8896. DOI: 10.1038/s41598-023-36119-y

Comparative Study of the Effect of Moderate and Strong Sodium Chloride Salinization on Growth and Photosynthetic Apparatus of Cultivated Cereals

K. B. Taskina^{a, #}, N. M. Kaznina^a, A. F. Titov^a

^a*Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS,
Pushkinskaya ul. 11, Petrozavodsk 185910, Russia,*

[#]*E-mail: tasamayaksenia@gmail.com*

In a controlled environment, the effect of moderate (100 mM) and strong (200 mM) sodium chloride salinity on seed germination, seedling growth and the state of the photosynthetic apparatus (PSA) of barley (*Hordeum vulgare* L.) varieties Nur and wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties Zlata was studied. It was found that with moderate salinization, the seeds of both species successfully germinated, but the growth of shoots and the accumulation of aboveground biomass were inhibited, which was partly due to a slowdown in the rate of photosynthesis. With strong salinity, distinct interspecific differences were observed in the response of plants. In particular, the number of germinated seeds decreased in barley, while in wheat it remained at the control level. In barley, shoot growth was inhibited to a greater extent, whereas in wheat, the accumulation of aboveground biomass was. The content of pigments in barley plants decreased, and the content of wheat increased. At the same time, stomatal conductivity decreased in both species and the rate of photosynthesis slowed down. It is concluded that based on the energy of germination and germination of seeds, it is possible to determine the salt resistance of species only to a high level of salinity (200 mM NaCl). Morphometric indicators of shoot growth make it possible to assess the resistance of plants to salinity already at lower salt concentrations (100 mM NaCl). For a more accurate comparative assessment of the salt resistance of species (varieties, varietals, genotypes) of cereals, not one, but several indicators should be used, reflecting not only the growth potential of plants, but also photosynthetic activity.

Keywords: *Hordeum vulgare* L., *Triticum aestivum* L., salinization, seed germination, root growth, shoot growth, photosynthesis, pigments, stomatal conductivity.