

УДК 633.16:57.045: 631.81:631.811.9:631.811.93

УСТОЙЧИВОСТЬ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ К АБИОТИЧЕСКОМУ СТРЕССУ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УРОВНЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ И ПРЕДОБРАБОТКИ СЕМЯН СЕЛЕНОМ И КРЕМНИЕМ

© 2019 г. Л. В. Осипова^{1,*}, И. В. Верниченко², Л. В. Ромодина²,
Т. Л. Курносова¹, И. А. Быковская¹

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии им. Д.Н. Прянишникова
127550 Москва, ул. Прянишникова, 31а, Россия

² Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева
127550 Москва, ул. Тимирязевская, 49, Россия

*E-mail: legos4@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.07.2018 г.

После доработки 21.07.2018 г.

Принята к публикации 10.04.2019 г.

Приведены данные о продуктивности ярового ячменя, содержании фотосинтетических пигментов и уровне свободно-радикального окисления при различной обеспеченности минеральным питанием и предпосевной обработке семян селеном и кремнием в оптимальных условиях культивирования и при действии стресса, индуцированного ограниченным водообеспечением (лабораторные и вегетационные опыты). Показано, что эффективность действия селена и кремния зависела от уровня минерального питания.

Ключевые слова: устойчивость, яровой ячмень, абиотический стресс, уровень минерального питания, предобработка семян, селен, кремний.

DOI: 10.1134/S000218811907010X

ВВЕДЕНИЕ

Глобальные климатические изменения – важнейшая экологическая проблема, связанная с продовольственной безопасностью страны. Во многих климатических сценариях отмечена высокая вероятность негативных последствий изменения климата для производства сельскохозяйственной продукции [1–4]. Увеличение абиотических стрессов, действующих на зерновые культуры, приводит к низкой реализации генетического потенциала продуктивности и снижению урожаев зерна. Поиску средств, смягчающих негативное влияние стрессов, посвящены многочисленные исследования, в которых изучают роль микроэлементов, регуляторов роста, экзогенных гормоноподобных соединений и т.п. [5–10].

Разработка эффективных способов повышения адаптивности в условиях обострения погодных аномалий и комбинированного воздействия неблагоприятных факторов невозможно без изучения механизмов и стратегий приспособления растений к повреждающим воздействиям. В последние десятилетия было показано функционирование неспецифического механизма устойчи-

вости при действии стрессов различной природы. Общей неспецифической реакцией на засуху, засоление, затопление, воздействие высокой и низкой температуры, УФ-радиацию, загрязнение почвы тяжелыми металлами является активация процессов свободнорадикального окисления (СРО) из-за избыточного накопления активных форм кислорода (АФК), что приводит к торможению роста и развития растения и повреждению структур клетки [11–17].

Неспецифическим ответом растений на активизацию СРО является развитие защитно-компенсаторных реакций, включающих синтез ферментов антиоксидантной защиты и низкомолекулярных соединений, обладающих протекторным действием. Биофильные элементы селен и кремний входят в состав антиоксидантной системы, их роль в повышении устойчивости в последние годы установлена многими исследователями [18–25]. Показано их влияние на физиолого-биохимические процессы при стрессовом воздействии, однако эффективность их применения в зависимости от обеспеченности основными элементами минерального питания изучена недостаточно.

В современных условиях хозяйствования при использовании различных технологий (низкозатратной, интенсивной, индустриальной, прогрессивной, зональной, сортовой, экологической, ресурсосберегающей, биологизированной) возникает вопрос об уровне обеспеченности растений основными элементами минерального питания. Роль минерального статуса растений в реализации адаптивного потенциала практически не изучена. Предполагают, что увеличение содержания элементов в растениях в условиях засухи обусловлено, в основном, большим торможением роста, чем поступлением элементов. В наших исследованиях было показано, что низкая обеспеченность минеральным питанием не обеспечивала проявление физиологических защитных механизмов, не возрастала водоудерживающая способность, на низком уровне находилась активность фотосинтеза, не было сбалансировано соотношение фотосинтеза и дыхания, что приводило к низким показателям нетто-ассимиляции и резкому снижению продуктивности [26].

Вопрос о влиянии предпосевной обработки семян (ПОС) биофильными элементами селеном и кремнием изучали на среднеобеспеченных фонах минерального питания, где были установлены физиологические причины протекторного действия этих элементов. В связи с этим цель работы – изучение влияния ПОС на формирование продуктивности ярового ячменя при различной обеспеченности минеральным питанием.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Лабораторные и вегетационные опыты (3) проводили с яровым ячменем (*Hordeum vulgare* L.) сорта Надежный. В 6-ти лабораторных опытах выращивали растения на растворах стрессора в рулонной культуре в термокамере при постоянных температуре и влажности. Осмотический стресс создавали, используя раствор сахарозы.

Семена, обработанные водой, Na_2SeO_3 и $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$, проращивали на воде первые 3-е сут, затем половину рулонов переносили на раствор сахарозы (3 атм.). Через 5, 6, 7 сут определяли линейные размеры проростков и рассчитывали степень депрессии роста по отношению к контролю (H_2O). Оценивали влияние концентраций селена и кремния для совместной обработки семян: 0.001 + 0.015, 0.01 + 0.15, 0.02 + 0.015, 0.02 + 0.15. На 5-е сут определяли уровень свободнорадикального окисления.

Три вегетационных опыта проводили в почвенной культуре с дерново-подзолистой среднесуглинистой почвой со следующей характеристикой:

$N_{\text{мин}} - 9$ мг/кг, $P_2O_5 - 93$ мг/кг, $K_2O - 64$ мг/кг, $H_T - 3,8$ мг-экв./100 г почвы; $S - 12.0$ мг-экв./100 г почвы; $pH_{\text{KCl}} 4.7$. Растения выращивали в сосудах, содержащих 5 кг воздушно-сухой почвы. Перед посевом почву известковали по полной норме H_T и в половину сосудов вносили питательные элементы в виде водных растворов солей (NH_4NO_3 , KH_2PO_4 , $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$) из расчета $(\text{NPK})_{100}$, во второй половине сосудов растения выращивали без внесения удобрений и известкования. Повторность опыта четырехкратная.

Влажность почвы в вариантах с оптимальным водообеспечением поддерживали на уровне 70% от полной влагоемкости (ПВ). Почвенную засуху создавали путем прекращения полива растений на VI этапе органогенеза, когда происходила закладка цветков в колосе. Растения оставались без полива до достижения почвы влажности устойчивого завядания растений, что соответствовало 14% ПВ. Затем полив растений возобновляли и поддерживали влажность почвы на уровне 70% ПВ до конца вегетации растений.

О влиянии уровня минерального питания и действия биофильных элементов селена и кремния судили по состоянию конуса нарастания главного побега ярового ячменя на VI–VII этапах органогенеза, продуктивности растений и ее структуре.

В течение вегетации оценивали уровень свободнорадикального окисления (СРО). Интенсивность свободнорадикальных процессов определяли по содержанию продуктов перекисного окисления липидов мембран, реагирующих и дающих стойкое окрашивание с тиобарбитуровой кислотой (ТБКпр). Содержание ТБКпр определяли на спектрофотометре “Helios Omega UV-VIS” [27]. Содержание пигментов фотосинтетического аппарата – хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов определяли в 100%-ной ацетоновой вытяжке спектрометрическим методом [28].

Поглотительную способность корневой системы и ассимиляцию поступившего азота (^{15}N) определяли методом изотопной индикации. Для определения активности корневой системы растений вместе с поливом вносили небольшое количество (25 мг/сосуд) высокообогащенного (95 АТ%) стабильным изотопом ^{15}N нитратного азота в виде $\text{Ca}(^{15}\text{NO}_3)_2$. Далее через короткие экспозиции отбирали и фиксировали растительные пробы. Образцы анализировали на изотопном масс-спектрометре “Delta V Advantage”, сопряженном с элементным анализатором Flash EA с двухреакторной схемой окисления и восстановления. Метод основан на сжигании растительного материала по методу Дюма в токе кислорода

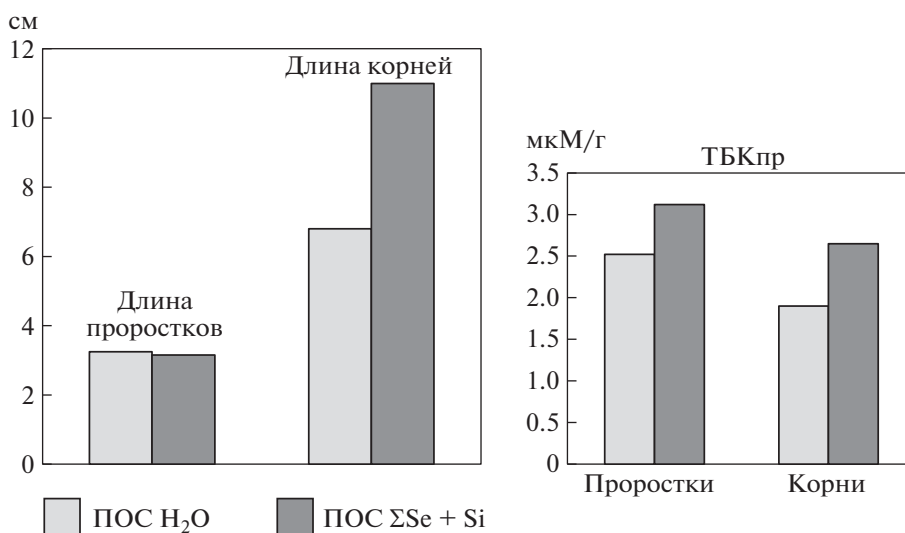


Рис. 1. Влияние ПОС селеном и кремнием на линейные размеры проростков ячменя и содержание тиобарбитуровой кислоты (ТБКпр) в благоприятных условиях прорастания.

окислительного реактора ($\text{Cr}_2\text{O}_3 + \text{Co}_3\text{O}_4 \cdot \text{AgO}$) при температуре 1030°C , затем восстановлению в реакторе чистой гранулированной восстановленной медью при 680°C соединений азота до N_2 , с последующей атомизацией и фракционированием атомов ^{14}N и ^{15}N под действием магнитного поля. Формула для расчета поступившего азота:

$$N = \frac{N_C(^{15}\text{N}_{\text{рп}} - 0.365)}{^{15}\text{N}_C - 0.365},$$

где N – количество азота, поступившего за период короткой экспозиции, мг/сосуд; N_C – общее количество азота на конец экспозиции, мг/сосуд; $^{15}\text{N}_{\text{рп}}$ – обогащение атомами ^{15}N в растительной пробе, %; $^{15}\text{N}_C$ – обогащение атомами ^{15}N соли при внесении, %; 0.365 – естественное обогащение атомами ^{15}N , %.

Процесс поглощения и ассимиляции нитратных форм азота изучали при коротких экспозициях после внесения $^{15}\text{NO}_3^-$, с этой целью на VI этапе органогенеза ячменя вносили $\text{Ca}(^{15}\text{NO}_3)_2$ с обогащением 95%. Растительные пробы отбирали через 4 и 9 суток. Экспозиция 4 суток соответствовала прямому действию стресса, 9 суток – восстановительному периоду.

Результаты опытов обработаны статистически. В таблицах и рисунках приведены среднеарифметические, стандартное отклонение которых не превышало 5–7% от средних величин.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В серии лабораторных опытов были подобраны концентрации биофильных элементов для предпосевной обработки семян. Анализ прорастания семян и оценка линейных размеров корней и проростков позволила выявить оптимальные концентрации селена и кремния для их совместного применения. Критерием выбора служила минимальная депрессия роста при действии стресса, индуцированного осмотическим агентом (сахароза 3 атм.) (табл. 1). Оценивая действие совместного применения селена и кремния, можно отметить концентрацию $\text{Se}_{0.02} + \text{Si}_{0.15}$ для предпосевной обработки семян, при которой наблюдали наибольшие размеры проростка и наименьшую депрессию роста при индуцированном стрессе.

Таблица 1. Влияние ПОС селеном и кремнием на депрессию роста проростка ячменя при осмотическом стрессе (лабораторный опыт)

Вариант ПОС	Депрессия роста, %					
	проросток			корень		
	Время, сут					
	7	6	5	7	6	5
H ₂ O	33.4	46.5	93.1	28.0	50.5	97.4
Se _{0.001} + Si _{0.015}	38.1	28.0	37.6	24.4	35.1	23.8
Se _{0.01} + Si _{0.15}	30.4	45.2	69.3	32.5	56.7	30.0
Se _{0.02} + Si _{0.015}	34.1	51.3	84.4	16.6	29.8	38.6
Se _{0.02} + Si _{0.15}	17.4	20.8	26.4	20.0	30.5	40.2

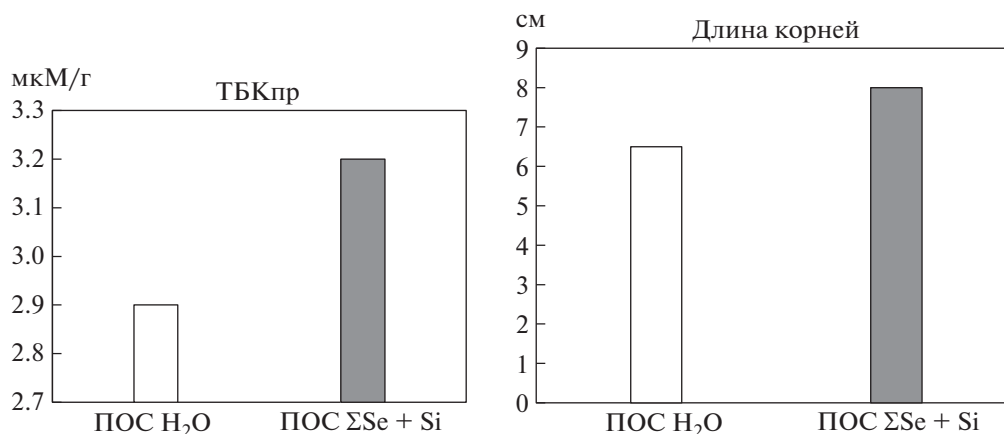


Рис. 2. Длина корней и содержание тиобарбитуровой кислоты (ТБКпр) в корнях ячменя при действии осмотического стресса при ПОС селеном и кремнием.

Также в проведенных лабораторных экспериментах было показано, что в оптимальных условиях культивирования предпосевная обработка семян селеном и кремнием приводила к повышению уровня *CPO*, что свидетельствовало об интенсификации метаболизма, приводящей к активации ростовых процессов (рис. 1).

При действии осмотического стресса увеличилось накопление свободных радикалов в корнях проростков на 15% по сравнению с контролем, возрастало содержание продуктов перекисного окисления липидов (**ПОЛ**). В варианте с предобработкой семян селеном и кремнием увеличение ТБКпр было выражено в меньшей степени и коррелировало с меньшим торможением роста корней (рис. 2).

В исследованиях, проведенных в вегетационном эксперименте, было установлено, что растения ячменя, выращенные без применения удобрений, в течение всего онтогенеза характеризовались низким уровнем свободно-радикального окисления (табл. 2). При оптимизации минерального питания — известковании и внесении основных питательных веществ — уровень *CPO* был значительно выше.

Согласно современным представлениям, в растительном организме наряду с окислительно-восстановительными реакциями, полностью контролируемые ферментами, имеет место *CPO*, которое при низкой интенсивности является нормальным метаболическим процессом.

В свете свободно-радикальной теории АФК рассматривают не только как повреждающие, но и как регуляторные молекулы. Свободно-радикальное окисление необходимо для нормального функционирования растительного организма. Свободные радикалы участвуют в обновлении структур, способствуют уничтожению отживших клеток, участвуют в транспорте ионов и регуляции проницаемости мембран [29–36].

В проведенном эксперименте условия минерального питания определяли интенсивность процессов свободно-радикального окисления. Содержание ТБКпр, по которому судят об активности метаболизма, в вариантах без внесения удобрений было в 3–4 раза меньше, чем на фоне внесения **НРК** и известкования.

Анализ морфометрических параметров растений на VI этапе онтогенеза, ответственном за формирование зачаточного колоса, также пока-

Таблица 2. Влияние ПОС и обеспеченности **НРК** на содержание тиобарбитуровой кислоты (тест на уровень свободнорадикального окисления) (вегетационный опыт)

Вариант питания	V–VI этап онтогенеза				Цветение				Молочная спелость			
	Варианты ПОС											
	H ₂ O	Se	Si	Se + Si	H ₂ O	Se	Si	Se + Si	H ₂ O	Se	Si	Se + Si
Без удобрения	3.1	4.8	3.7	8.2	3.0	2.9	2.9	3.0	5.1	5.9	12.9	5.2
НРК	9.5	10.3	6.0	12.3	11.6	13.0	13.6	11.8	18.2	22.6	15.4	20.6

Таблица 3. Влияние ПОС и обеспеченности NPK на формирование зачаточного колоса ячменя (V–VI этап органогенеза) (вегетационный опыт)

Вариант питания	Длина конуса нарастания, см				Количество колосков, шт.			
	Варианты ПОС							
	H ₂ O	Se	Si	Se + Si	H ₂ O	Se	Si	Se + Si
БУ	2.8	2.1	2.5	2.6	8.1	12.0	9.0	8.0
NPK	6.1	6.1	6.6	6.5	20.0	20.3	20.1	21.5

зал значительные различия между вариантами питания. Ячмень на оптимальном фоне питания отличался большей высотой растений, большей облиственностью и величиной ассимиляционной поверхности. К концу VI этапа органогенеза в период формирования цветков у них были большие линейные размеры конуса нарастания главного побега и в 3 раза больше заложившихся колосков (табл. 3).

Оценивая состояние пигментного комплекса растений ячменя в онтогенезе, можно отметить, что условия минерального питания повлияли на содержание хлорофилла *b* и каротиноидов. В варианте без внесения удобрений их содержание было на 15–30% меньше, чем на фоне NPK. При незначительных различиях в содержании хлорофилла *a*, соотношение форм хлорофилла различалось в зависимости от фона питания, что свидетельствовало о разных стратегиях адаптации растений к условиям питания (табл. 4) [37–40].

При низкой обеспеченности растений минеральным питанием доля хлорофилла *b* в сумме хлорофиллов была в 2.0–2.3 раза меньше, чем на оптимальном минеральном фоне. Для фотосинтетических процессов, поддержания роста и формирования продуктивности такого количества хлорофилла *b* и каротиноидов без опасности фотодеструкции было достаточно.

В вариантах с внесением удобрений требовалась трансформация светособирающего комплекса: увеличение содержания хлорофилла *b* и каротиноидов для дополнительного поглощения световой энергии, обеспечивающей более активный рост и фотосинтез.

В оптимальных условиях культивирования ПОС селеном и кремнием не оказывала влияния на уровень *CPO* в онтогенезе. Исключением было повышение содержания ТБКпр на VII этапе органогенеза при совместной обработке семян селеном и кремнием (табл. 2), что не сказалось на параметрах роста растений, закладке колосков и длине конуса нарастания (табл. 3), содержании хлорофиллов.

На недостаточно обеспеченной почве с низкой интенсивностью свободно-радикального окисления возросшая под влиянием ПОС селеном и кремнием на первых этапах органогенеза ростовая активность проростков ячменя ко времени перехода к генеративному развитию завершилась. ПОС не повлияла на реализацию адаптивного потенциала и продуктивность ячменя (табл. 5). На известкованном фоне при внесении рекомендуемых доз NPK ПОС биогенными элементами Se и Si, активируя общие неспецифические системы стрессорного ответа, способствовала запуску механизмов долговременной адаптации, что позволило растениям находиться в адаптированном состоянии. ПОС приводила к проявлению неспецифической защитной реакции, кото-

Таблица 4. Влияние ПОС на соотношение хлорофилла *a* : *b* в оптимальных условиях и при действии стресса в зависимости от уровня обеспеченности NPK (вегетационный опыт)

Вариант ПОС	Оптимальные условия		Стресс	
	<i>a</i> : <i>b</i>			
	Варианты питания			
	Без удобрения	NPK	Без удобрения	NPK
H ₂ O	1.25	0.61	0.77	0.51
Se	1.07	0.86	0.97	0.50
Si	1.10	0.90	0.78	0.50
ΣSe + Si	0.79	0.53	0.64	0.45

Таблица 5. Влияние ПОС и обеспеченности NPK на продуктивность ячменя в благоприятных условиях культивирования, г/сосуд

Варианты ПОС	Варианты питания				
	H ₂ O	Se	Si	Se + Si	<i>HCP</i> _{0.5}
Без удобрения	4.2	4.7	3.8	4.4	0.4
NPK	11.2	13.1	13.3	13.1	0.6

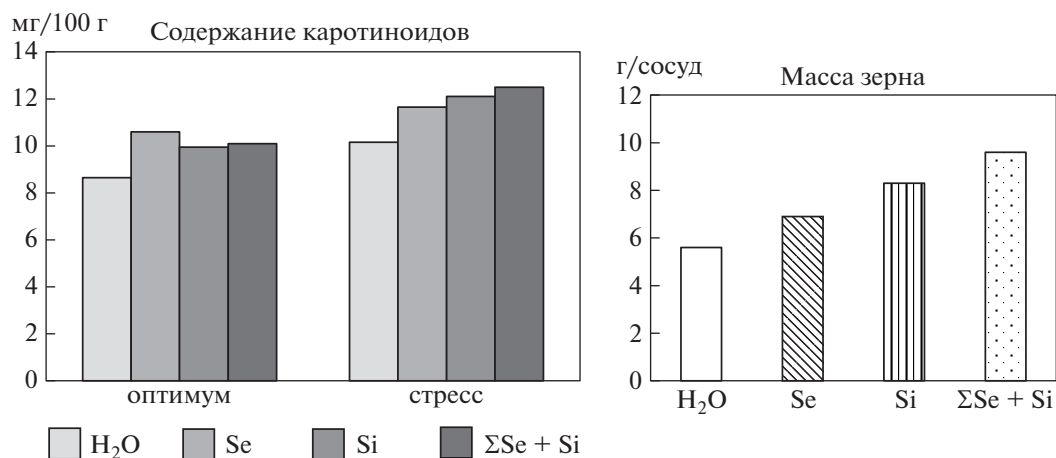


Рис. 3. Содержание каротиноидов при ПОС и продуктивность ячменя при действии стресса.

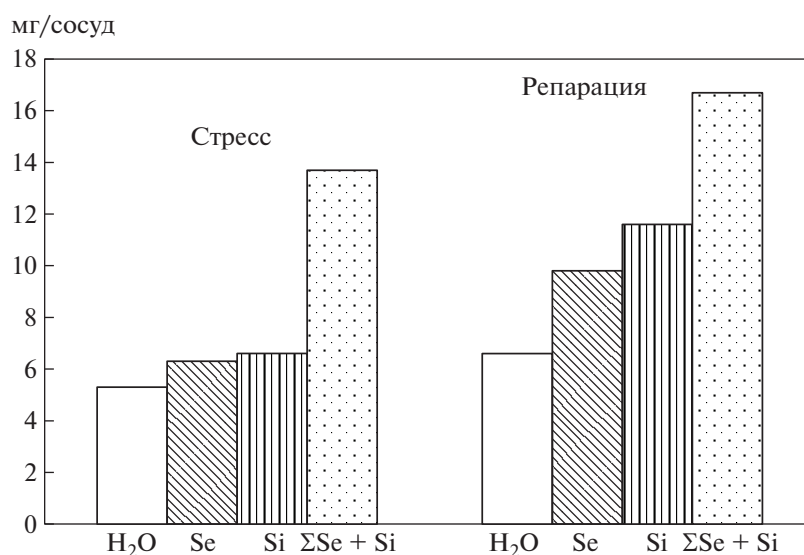


Рис. 4. Поступление ¹⁵N в растения ячменя в период действия стресса и в период репарации, мг/сосуд.

рая выражалась в увеличении пигментного фонда за счет каротиноидов, защищающих фотосинтетический аппарат от оксидативного стресса (рис. 3). Наибольшая эффективность ПОС отмечена при совместном применении селена и кремния, что привело к сохранению заложившихся элементов генеративной сферы и величины продуктивности.

В исследовании, проведенном с использованием метода изотопной индикации, получены аналогичные закономерности. Влияние биогенных элементов селена и кремния при совместном и раздельном применении в зависимости от обеспеченности почвы азотом, фосфором и калием изучали с использованием метода меченых атомов. Оценивали поглотительную способность растений ячменя при действии стресса, индуци-

рованного недостатком водообеспечения в критический период формирования генеративной сферы и во время репарации, после прекращения действия стрессового фактора. В период стрессорного воздействия, когда растения подошли к состоянию завядания, поглотительная функция у них была сохранена, хотя и снижена по сравнению с аналогичными поливными вариантами.

Растения ячменя, семена которых были обработаны совместно селеном и кремнием, не только не снижали поглотительную деятельность корней, но и значительно активизировали ее в период действия стресса. Это свидетельствовало о реализации защитной функции у растений этого варианта предобработки семян. В репарационный период после окончания негативного влияния

стресса активность поступления азота в растения увеличилась (рис. 4) и в наибольшей степени под влиянием Se и Si.

При действии стресс-фактора предпосевная обработка семян всеми изученными элементами способствовала реализации адаптивного потенциала ячменя. Применение селена и кремния во всех вариантах снижало негативное действие стрессора на поглощение растениями меченого нитратного азота с момента его внесения. Наибольшую активность корневой системы отметили при совместном применении селена и кремния (табл. 4). ПОС ячменя не только оказывала протекторное действие и нивелировала токсическое влияние стрессора, но и активизировала поступление азота в надземные органы растений. Полученные данные согласовались с результатами оценки свободно-радикального окисления и состоянием фонда фотосинтетических пигментов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования было установлено, что эффективность предобработки семян ячменя селеном и кремнием зависела от обеспеченности растений элементами минерального питания. На среднекислой среднеобеспеченной фосфором и калием почве и низкой обеспеченности азотом применение селена и кремния не оказывало влияние на продуктивность и устойчивость растений ячменя к стрессу. Семена, прошедшие предпосевную обработку селеном и кремнием, в первый период роста и развития отличались более оптимальным физиологическим статусом: у них были активированы ростовые функции, увеличен уровень свободно-радикального окисления, что свидетельствовало о повышенной активности метаболизма. При низком уровне минерального питания (без внесения питательных веществ) активированные стартовые механизмы не реализовались, и при наступлении стрессовой ситуации протекторное действие селена и кремния не проявлялось. При увеличении уровня минерального питания за счет внесения азота, фосфора и калия активированные стартовые механизмы отличались пролонгированным действием. При развитии окислительного стресса, вызванного ограничением водообеспечения, ПОС селеном и кремнием способствовала реализации адаптивного потенциала ячменя, снижению потерь продуктивности. Наиболее эффективным это было при совместном применении селена и кремния.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Оценочный доклад об изменениях климата и их последствий на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2008. 227 с.
2. Шульгин И.А. Энергетический баланс и физиологические критерии продуктивности посевов сельскохозяйственных культур в условиях изменения климата // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2013. Т. 25. С. 224–250.
3. Шеламова Н.А. Влияние изменения климата на сельское хозяйство. М.: ЦИ и ТЭИ АПК ВНИИ-ЭСХ, 2013. 81 с.
4. Jurrel H., Burke J., Faures J.M. Climate change, water and food security. FAO. Inform. Dir. Electronic. Pube Policy and support brauch. 2011. V. XXI. 174 p.
5. Костин В.И., Мазурова О.Г., Маркелова Е.С. Использование природных рострегуляторов для регуляции адаптивных реакций озимой пшеницы к неблагоприятным условиям // Агрэкологические проблемы сельскохозяйственных производств. Пенза, 2006. С. 69–71.
6. Шахметов И.Т. Защитно-стимулирующие и адаптивные свойства препарата гуми – биоактивированной формы гуминовых кислот. Эффективность его использования в сельском хозяйстве. Уфа, 2000. 102 с.
7. Ямалеев А.М., Ямалеева А.А. Антистрессовый эффект гуми на посевах яровой пшеницы // Агрехим. вестн. 2007. № 2. С. 21–22.
8. Грехова И.В., Матвеева Н.В. Реакция яровой пшеницы на применение регуляторов и микроудобрений при протравливании семян // Аграрн. вестн. Урала. 2014. № 1(119). С. 6–8.
9. Шаповал О.А., Можарова И.Г., Барчукова А.Я., Коршунов А.Л., Мухина М.Т. Регуляторы роста растений в агротехнологиях основных сельскохозяйственных культур. М.: ВНИИА, 2015. 348 с.
10. Пахомова В.М., Даминова А.И., Гайсин И.А. Хелатные микроудобрения марки ЖУСС в устойчивости яровой пшеницы к комбинированному стрессу // Агрехим. вестн. 2015. Т. 6. С. 29–31.
11. Apel K., Hirt H. Reactive oxygen on wheat growth and some physiological factors // Jnt. I. Forest Soil Erosion. 2012. V. 2. № 1. P. 50–58.
12. Apel K. Reactive oxigen species metabolism, oxidative stress and signal transduction // Ann. Rev. Plant Biol. 2004. V. 55. P. 373–399.
13. Arova A. Oxidative stress and antioxidative system in plants // Current sci. 2002. V. 82. № 10. P. 1227–1238.
14. Полесская О.Г., Каширина Е.И., Алехина Н.Д. Влияние солевого стресса на антиоксидантную систему растений в зависимости от условий азотного питания // Физиология растений. 2006. Т. 53. № 2. С. 207–214.
15. Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е. Значение окислительного стресса в индуцировании теплоустойчивости проростков пшеницы кратковременным действием сублетальной температуры // Физиол. и биохим. культ. растений. 2008. Т. 40. № 3. С. 245–258.
16. Радюкина Н.Л., Шашукова А.Н., Шевякова Н.И., Кузнецов Вл.В. Участие пролина в системе антиокси-

- дантной защиты при действии NaCl и параквата // Физиология растений. 2008. Т. 55. С. 721–730.
17. Гаридзянов А.Р., Жуков Н.Н., Пантюхин Ю.О., Иваннищев В.В. Особенности NaCl-индуцированного окислительного стресса и динамики активности антиоксидантных ферментов в органах тритикале // Докл. РАСХН. 2012. № 2. С. 9–11.
 18. Heather A.C., Carole C.P. Silica in plants: Biological, biochemical and chemical studies // Ann. Bot. 2007. December. № 100(7). P. 1383–1389.
 19. Самсонова Н.Е., Зайцева З.Ф., Капустина М.В. Влияние соединений кремния и сложного NPK-удобрения на водный режим листьев и урожайность яровой пшеницы // Агрохимия. 2014. № 9. С. 58–66.
 20. Давыдова О.Е., Велицкий В.А., Яровский П.П. Физиолого-биохимические и стресспротекторные функции селена в растениях // Физиол. и биохим. культ. раст. 2009. Т. 41. № 2. С. 109–123.
 21. Vao X., Chu J., Wang G. Effect of selenium on wheat seedling under drought stress // Biol. Trace Element Res. 2009. V. 130. P. 283–290.
 22. Вихрева В.А., Блинохватов А.А., Клейменова Т.В. Селен в жизни растений. Пенза, 2012. 220 с.
 23. Chader H. Effect of drought stress and selenium spraying on photosynthesis and antioxidant activity of spring barley // Acta Agricult. Slovenica. 2013. V. 101. № 1. P. 31–39.
 24. Осипова Л.В., Курносова Т.Л., Быковская И.А. Повышение адаптивного потенциала ячменя ярового (*Hordeum vulgare* L.) при действии абиотического стресса // Пробл. агрохим. и экол. 2016. № 3. С. 48–51.
 25. Верниченко И.В., Осипова Л.В., Яковлев П.А., Курносова Т.Л., Литвинский В.А. Изучение устойчивости растений и ассимиляция ими нитратного азота при действии абиотического стресса как теоретическая основа метода оценки адаптивного потенциала зерновых культур // Пробл. агрохим. и экол. 2016. № 4. С. 45–50.
 26. Ниловская Н.Т., Осипова Л.В. Приемы управления продукционным процессом яровой пшеницы агрохимическими средствами в условиях засухи. М.: ВНИИА, 2009. 176 с.
 27. Heath R.L., Pasker L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts // Arch. Biochem. Biophys. 1968. V. 125. P. 180–198.
 28. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids pigments of photosynthetic biomembranes methods in enzymology // Methods in enzymology. 1987. V. 148. P. 350–382.
 29. Waraich E.A., Ahmad R., Saifullah, Ashraf M.Y. Role of mineral nutrition in alleviation of drought stress in plants // Austral. J. Crop Sci. 2011. T. 5. № 6. P. 764–777.
 30. Allen R.G., Balin A.K. Oxidative influence on development and differentiation an overview of a free radical theory of development // Free Radic. Biol. 1989. V. 6. P. 631–661.
 31. Hitchler M.Y., Domann F.E. An epigenetic perspective on the free radical theory of development // Free Radic. Biol. 2007. V. 43. P. 1023–1036.
 32. Go Y.M., Jones D.P. Redox compartmentalization in eukaryotic cell // Biochim. Biophys. Acta. 2008. V. 1780. P. 1273–1290.
 33. Мартанович Г.Г., Черенкевич С.Н. Окислительно-восстановительные процессы в клетках. Монография. Минск: БГУ, 2008. 159 с.
 34. Jones D.P. Radical-free biology of oxidative stress // Am. J. Physiol. Cell Physiol. 2008. V. 295. P. 849–868.
 35. Jones D.P. Redox theory of aging // Redox Boil. 2015. V. 5. P. 71–79.
 36. Burhans W.C., Heintz N.H. The cell cycle is a redox cycle // Free Radic. Biol. 2009. V. 47. P. 1282–1293.
 37. Tanaka R., Tanaka A. Chlorophyll *b* is not just an accessory pigment but a regulator of photosynthetic antenna // Porphyrins. 2000. V. 9. № 1. P. 240–245.
 38. Tanaka R., Tanaka A. Chlorophyll cycle regulates the construction and destruction of the light-harvesting complexes // Biochim. Biophys. Acta. 2011. V. 1807. P. 968–976.
 39. Тютерева Е.В., Иванова А.Н., Войцеховская О.В. К вопросу о роли хлорофилла *b* в онтогенетических адаптациях растений // Усп. совр. биол. 2014. Т. 134. С. 249–256.
 40. Kirst H., Gabilly S.T., Niyogi K.K., Lemaux P.G., Melis A. Photosynthetic antenna engineering to improve crop yields // Planta. 2017. V. 245. P. 1009–1020.

Spring Barley Resistance to Abiotic Stress, Depending on the Level of Mineral Nutrition and Preprocessing of Seeds by Selenium and Silicon

L. V. Osipova^{a, #}, I. V. Vernichenko^b, L. V. Romodina^b, T. L. Kurnosova^a, and I. A. Bykovskaya^a

^a Pryanishnikov Research Institute of Agricultural Chemistry
ul. Pryanishnikova 31a, Moscow 127550, Russia

^b Russian State Agrarian University—Moscow Timiryazev Agricultural Academy
ul. Timiryazevskaya 49, Moscow 127550, Russia

[#]E-mail: legos4@yandex.ru

Spring barley productivity data, modify the contents of photosynthetic pigments and the level of free radical oxidation with varying availability of mineral nutrition and combined effect of selenium and silicon compounds in optimal cultivation conditions and under the action of stress induced by limited water (laboratory and vegetation experiments). It was shown, that the efficacy of biofilm elements depends on the level of mineral nutrition.

Key words: spring barley resistance, abiotic stress, level of mineral nutrition, preprocessing of seeds, selenium, silicon.