

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА НА ВНЕСЕНИЕ ЛИГНОСУЛЬФОНАТА НАТРИЯ В ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТУЮ ПОЧВУ

© 2023 г. Е. Н. Икконен*, @, М. Г. Юркевич*

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

@E-mail: likkonen@gmail.com

Поступила в редакцию 06.06.2022 г.

После доработки 01.02.2023 г.

Принята к публикации 06.02.2023 г.

Вопрос использования лигносульфонатов (ЛС) для повышения плодородия почв в настоящее время является дискуссионным. Исследовали влияние содержания в почве ЛС натрия на накопление биомассы, фотосинтез, дыхание, и их соотношение у растений огурца. Содержание ЛС в пределах 10–25 г/кг не оказывало значимого влияния на исследованные показатели физиологического состояния растений. Однако при высоком содержании ЛС в почве (50–100 г/кг) скорость роста и активность фотосинтетического аппарата понижались, а интенсивность дыхания увеличивалась, определяя повышение доли дыхательных затрат от фотосинтеза. Высокие концентрации ЛС натрия в почве негативно отразились на физиологическом состоянии огурца и на его устойчивости к холоду предположительно из-за натриевого засоления почвы.

Ключевые слова: *Cucumis sativus*, фотосинтез, дыхание, флуоресценция хлорофилла

DOI: 10.31857/S1026347022600510, **EDN:** VVVXJE

В настоящее время активно исследуются вещества, которые могли бы, пусть частично, но замещать дорогостоящие удобрения. В качестве “улучшителей” почв, среди прочих, изучается возможность использования техногенных отходов. В случае положительного эффекта от использования отходов в агропроизводстве, кроме того, появилась бы возможность их частичной утилизации.

Недавние исследования показали, что лигносульфонаты (ЛС), побочные продукты трансформации лигнина в процессе производства целлюлозы, могут быть использованы для улучшения химических и физических свойств почв (Ta'negonbadi, Noorzad, 2017; Liu *et al.*, 2019). Из-за способности лигносульфонатов образовывать с металлами хелатные комплексы (Хабаров и др., 2019), было высказано мнение о возможности их использования в качестве хелатных удобрений (Carrasco *et al.*, 2012). В состав ЛС входит лигнин, кислоты, полисахариды и моносахара, макро- и микроэлементы (Максимов, Стадницкий, 1988). Значительное содержание в ЛС органических и минеральных веществ, свободных фенольных и карбоксильных групп, обуславливающих высокие ионные свойства материала (Fernando, Roberts, 1976), позволяет рассматривать их как потенциальных улучшителей почвенных свойств (Carrasco

et al., 2012) и, следовательно, условий для роста и развития растений.

В исследованиях возможности использования ЛС в сельскохозяйственных целях основное внимание уделялось оценке его влияния на свойства почв, а в знаниях об отклике растений на внесение ЛС в почву существуют значительные пробелы. В немногочисленных работах сообщалось, что ЛС может стимулировать рост и плодоношение отдельных видов растений, положительно влиять на укоренение побегов (Docquier *et al.*, 2007), а также активизировать в клетках растений синтез некоторых белков и повышать содержание хлорофилла и сахаров (Ertani *et al.*, 2011). Однако были получены и противоположные результаты. Так, в работе Стапаниан и Шеа (Stapanian, Shea, 1986) показано, что накопление биомассы травянистыми видами снижалось при высоком уровне содержания ЛС в почве, а у древесных видов растений скорость накопления биомассы не менялась вне зависимости от концентрации ЛС в почве. Ввиду немногочисленности и неопределенности оценок реакций растений на внесение в почву ЛС вопрос о возможности его использования в сельскохозяйственном производстве остается дискуссионным.

Реакции растений на изменения условий их обитания сложны, поскольку регулируются широ-

ким спектром физиолого-биохимических и молекулярно-генетических механизмов, действующих на разных уровнях организации. Предполагается, что в силу особенности своего состава и способности образовывать хелатные комплексы, ЛС может инициировать в растениях ряд изменений в физиологических процессах, основными из которых являются рост, фотосинтез и дыхание.

Как упоминалось ранее, отдельные исследования затрагивали вопрос влияния ЛС на ростовые процессы растений, но малоизвестно о его воздействии на процессы фотосинтеза и дыхания, а также на их соотношение. Кроме того, неизвестно, может ли ЛС способствовать повышению устойчивости растений к изменению условий их роста, например, к понижению температуры. В связи с этим задачей данного исследования являлась оценка влияния внесения лигносульфоната натрия в почву на основные физиологические процессы растения на примере огурца и на его устойчивость к понижению температуры.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В модельном опыте использовали дерново-подзолистую суглинистую почву, которую высушивали, просеивали и смешивали с лигносульфонатом натрия в концентрации 0, 10, 25, 50 или 100 г/кг. Почвенный субстрат инкубировали в контролируемых условиях при еженедельном поливе и перемешивании в течение 90 сут. После инкубации субстратов определяли обменную кислотность (рН) в вытяжке раствором 1 М КСl.

Пророщенные семена огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид Кураж F1) высаживали в сосуды объемом 0.8 л, заполненные подготовленным субстратом. В каждый сосуд высаживали по 4 семени. Растения выращивали при температуре 25/22°C день/ночь, фотопериоде 16 ч, фотосинтетически активной радиации (ФАР) 300 мкмоль/(м² с), влажности воздуха 60–70% в камерах искусственного климата (ВКШ, Россия). Через 7 сут после посадки семян в каждом сосуде было оставлено по одному растению. Через 14 сут после посадки растения каждого опытного варианта были разделены на 2 части. Первую часть растений продолжали выращивать при первоначальных температурных условиях, а вторую часть растений перевели на 10 сут на рост при 15/12°C день/ночь.

Измерения физиологических параметров растений выполняли, начиная с 24-х сут после их посадки. Скорость CO₂-газообмена листа измеряли с использованием портативной системы для исследования CO₂ и H₂O-газообмена HSM-1000 (Walz, Германия) при температуре листа 25°C для растений, выращиваемых при 25/22°C, и при температуре листа 15°C для растений, выращиваемых при 15/12°C. Измерения проводили при насыщаю-

щем фотосинтез свете, интенсивность которого была определена предварительно и составляла 1200 мкмоль/(м² с) ФАР для растений, выращиваемых при 25/22°C, и 800 мкмоль/(м² с) ФАР для растений, выращиваемых при 15/12°C. Для растений варианта 25/22°C дополнительно измеряли газообмен при 300, 60, 40 и 20 и 0 мкмоль/(м² с) ФАР. Скорость газообмена при 0 мкмоль/(м² с) ФАР была принята за дыхание листьев в темноте (R_d). Видимый квантовый выход фотосинтеза (α) вычисляли по начальному линейному отрезку световой кривой фотосинтеза, построенной по значениям скорости видимого фотосинтеза при 60, 40 и 20 мкмоль/(м² с) ФАР. Митохондриальное дыхание листьев на свету (R_l) было определено по методу Kok (1948). Скорость истинного фотосинтеза (A_2) при ФАР, равной 1200 мкмоль/(м² с), рассчитывали как сумму скорости видимого фотосинтеза (A_n) и R_l . Скорость фотосинтетического транспорта электронов (J), оксигеназную (v_o) и карбоксилазную (v_c) активность Рубиско вычисляли согласно Farquhar и von Caemmere (Farquhar, von Caemmerer, 1982).

Параметры флуоресценции и содержания хлорофилла определяли на тех же листьях, которые использовали для исследования параметров CO₂-газообмена. Для измерения максимальной фотохимической квантовой эффективности ФСII (F_v/F_m) использовали портативный флуориметр MINI-PAM (Walz, Германия). Перед измерением минимальной и максимальной флуоресценции хлорофилла (F_o и F_m соответственно) листья адаптировали к темноте в течение 30 мин с помощью зажимов для листьев. Параметры F_o и F_m использовали для расчета максимальной фотохимической эффективности ФСII ($F_v/F_m = [F_m - F_o]/F_m$). Содержание хлорофилла (SPAD индекс) определяли с использованием хлорофилл метра SPAD-502 (Soil Plant Analysis Development) (Minolta Camera, Япония) с выполнением не менее 5 измерений на каждом листе.

Интенсивность устойчивого и чувствительно-го к салицилгидроксамовой кислоте (СГК) путей дыхания изучали полярнографическим методом, измеряя скорость темнового дыхания листьев по поглощению кислорода с помощью электрода Кларка (Oxygraph System Plus, Hansatech, Великобритания) в буферном растворе 100 мМ HEPES (рН 7.5) с добавлением или без добавления ингибитора альтернативного пути дыхания 30 мМ СГК. До начала измерений растения выдерживали в темноте не менее 15 мин. Из середины части листовых пластинок огурца стальным цилиндром вырезали диски площадью 2.6 см², что составляло в среднем 6.9 мг сухой массы. Отобранные образцы разрезали на полоски шириной не более 2 мм и помещали в измерительную кювету с 2 мл буфер-

ного раствора, который насыщали кислородом перед каждым измерением. После стабилизации процесса в измерительной ячейке в течение не менее 15 мин скорость снижения содержания кислорода измеряли в течение 5 мин. Интенсивность поглощения кислорода растительным материалом в буферном растворе, не содержащем СГК, была принята за общее дыхание, а в буферном растворе, содержащем СГК — за устойчивое к СГК совместное цитохромное и остаточное дыхание. Различия скорости поглощения кислорода из буфера, не содержащего и содержащего СГК, были приняты за СГК-чувствительное дыхание, косвенно отражающее активность альтернативного пути дыхания. Измерения дыхания проводили при температуре буферного раствора 25°C для растений, выращиваемых при 25/22°C, и при 15°C — для растений, выращиваемых при 15/12°C. Для создания требуемой температуры камеру с измерительной кюветой, содержащей буферный раствор, подсоединяли к жидкостному термостату MLW (VEB MLW PRUFGERATE-WERK, ГДР). Для определения сухой биомассы надземную часть растений возраста 28 сут высушивали при температуре 70°C до постоянного веса. Данные представлены как средние значения из 4-х биологических повторностей и их стандартные ошибки двух независимых экспериментов. Достоверность различий между средними значениями определяли дисперсионным анализом при $P < 0.05$ (LSD тест) с использованием программного обеспечения Statistica (v. 8.0.550.0, “StatSoft, Inc.”).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При визуальном наблюдении за развитием растений огурца было заметно, что к окончанию второй недели после посева растения, росшие на субстрате с внесенной дозой ЛС 25 г/кг, опережают другие опытные варианты по размеру растений и площади листьев (рис. 1). Однако в дальнейшем эта тенденция перестала быть явной, и на 28 сут накопление сухой биомассы растениями данного варианта было меньше, чем у растений, росших на субстратах с дозой внесения ЛС 0 и 10 г/кг (рис. 2а), хотя данные различия не были подтверждены статистически. Видимо ЛС в концентрации 25 г/кг оказывал стимулирующее действие на рост растений в начальный период их развития, однако данное воздействие было недолговременным и сменилось снижением продуктивности растений. Высокие концентрации ЛС в почве (50 и 100 г/кг) ингибировали ростовые процессы у огурца (рис. 1, 2а), при этом растения варианта 100 г/кг не были способны накопить даже минимальное количество биомассы, необходимое для выполнения измерений ряда физиологических параметров, представленных в табл. 1 и на рис. 2, 3. Снижение скоростей накопления растениями

сухого вещества и видимого фотосинтеза (A_n) под влиянием ЛС было более выраженным при оптимальной (25/22°C), чем пониженной (15/12°C) температуре роста (рис. 2а, 2б). Независимо от уровня содержания в почве ЛС понижение температуры роста негативно влияло на скорость роста растений и интенсивность фотосинтеза. Нарушения под влиянием холода процесса фотосинтеза, выявленные по изменению величины F_v/F_m , и синтеза хлорофилла усугублялись наличием в почве ЛС (рис. 2в, 2г). Так, совместное действие низкой температуры и высоких концентраций ЛС снижали величину F_v/F_m и SPAD на 24 и 20%, соответственно. Однако при оптимальной температуре роста влияние ЛС было незначительным не только на F_v/F_m и содержание в листьях хлорофилла, но также на такие физиологические параметры как эффективность использования света на фотосинтез, световой компенсационный пункт и дыхание листьев на свету (α , СКП и R_l соответственно, табл. 1). Известно, что интенсивность митохондриального дыхания растений слабее на свету, чем в темноте (R_d) из-за ингибирования данного процесса светом (Hurry *et al.*, 2005; Гармаш, 2016). Также выявлено, что R_l и R_d могут различаться в своей реакции на условия внешней среды. На примере проростков озимой пшеницы, было показано, что в ответ на продолжительное действие холода адаптивные преобразования затрагивают в большей степени дыхание в темноте, чем на свету (Икконен и др., 2020б). Под влиянием высокой концентрации ЛС в почве скорости R_l и R_d увеличивались, соответственно, на 17 и 24%, однако не выявлена достоверность влияния ЛС на величину R_l/R_d , отражающую степень ингибирования дыхания светом (табл. 1). Ингибирование в значительной степени зависит от усиления интенсивности фотодыхания растений при активизации оксигеназной активности Рубиско (Ayub *et al.*, 2014), поэтому закономерно, что в отсутствие достоверного влияния ЛС на оксигенацию Рубиско (v_o , табл. 1), эффект от его содержания в почве на степень светового ингибирования дыхания листьев огурца также был незначителен.

Дыхание и фотосинтез являются основными процессами растений, определяющими их жизнедеятельность и выживание, поэтому их соотношение часто рассматривается как показатель физиологического состояния растений и широко используется в исследованиях их адаптационной способности (Yamori *et al.*, 2009). Тогда как содержание ЛС в почве в диапазоне концентрации 10–50 г/кг мало влияло на соотношение дыхания и фотосинтеза у огурца, при его концентрации 100 г/кг величина данного соотношения возрастала в 2 раза независимо от того осуществлялось дыхание на свету или в темноте (табл. 1). Изменение под влиянием ЛС величин R_d/A_g и R_l/A_g в сто-

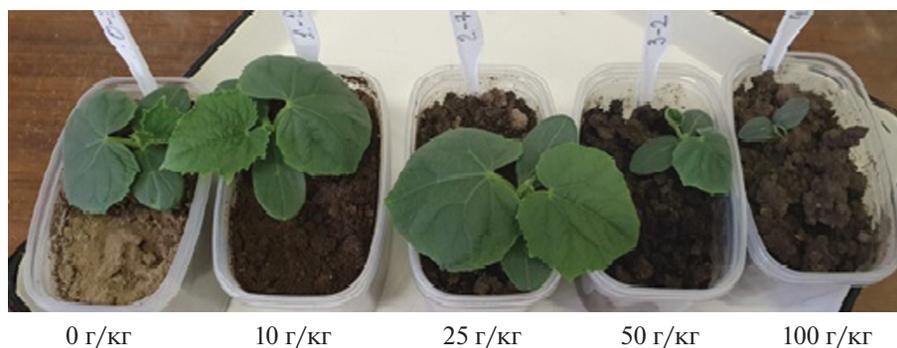


Рис. 1. Внешний вид 14-ти сут растений огурца, выращиваемых при 25/22°C на дерново-подзолистой суглинистой почве, содержащей 0, 10, 25, 50 или 100 г лигносульфоната в кг почвы.

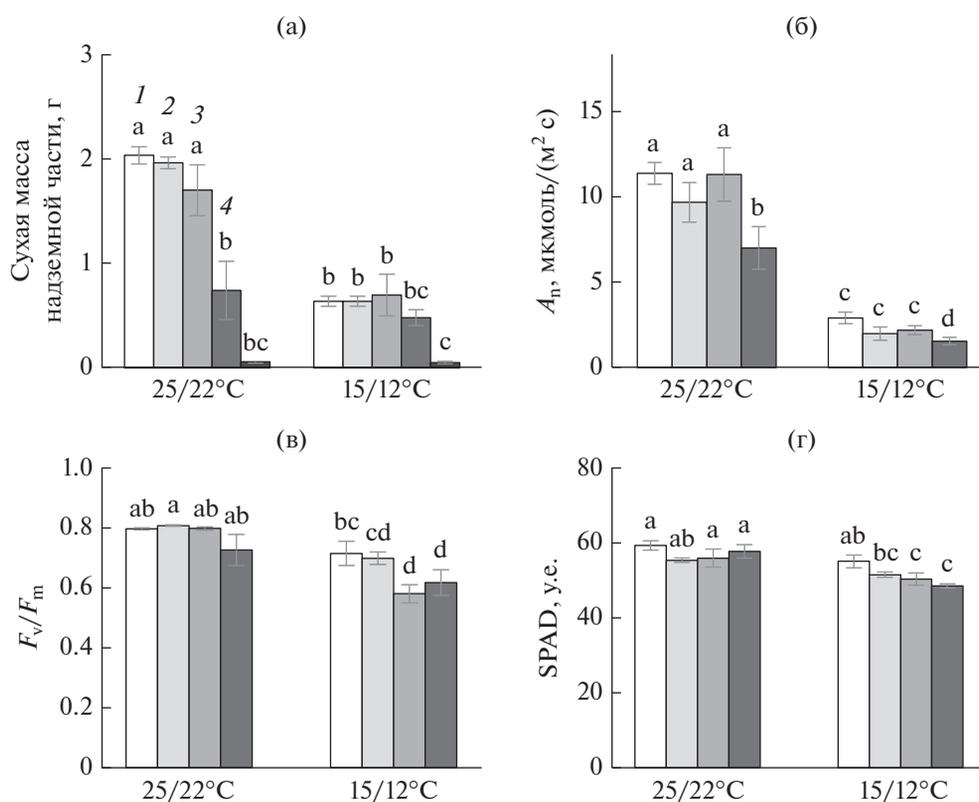


Рис. 2. Сухая масса растения (а), скорость видимой ассимиляции CO_2 (A_n , б), потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m , в), содержание хлорофилла (SPAD, усл. ед.) у огурца, росшего при 25/22°C или 15/12°C день/ночь на дерново-подзолистой суглинистой почве, содержащей 0 (1), 10 (2), 25 (3), 50 (4) или 100 (5) г лигносульфоната в кг почвы. Различные буквы указывают на достоверность различий средних значений при $P < 0.05$.

рону увеличения были обусловлены как снижением интенсивности истинного фотосинтеза, так и усилением дыхательных процессов. Известно, что при насыщающем фотосинтезе ассимиляция CO_2 лимитируется скоростью карбоксилирования, катализируемого Рубиско (Atkin *et al.*, 2005), а при более низкой интенсивности света лимитирование может быть вызвано снижением способности электрон-транспортной цепи (Yam-

ogi *et al.*, 2010). Высокий уровень содержания ЛС в почве понижал как карбоксилазную активность Рубиско (v_c , табл. 1), так и скорость фотосинтетического потока электронов (J , табл. 1), что, видимо, частично обусловило ЛС-опосредованное снижение фотосинтетической ассимиляции CO_2 . При внесении ЛС повышение R_d и R_l могло быть связано с изменениями дыхательной способности, доступности субстрата или потребности рас-

Таблица 1. Физиологические параметры растений огурца, выращиваемых на дерново-подзолистой суглинистой почве, содержащей 0, 10, 25, 50 или 100 г лигносульфоната в кг сухой почвы

Параметры	0 г/кг	10 г/кг	25 г/кг	50 г/кг
α , мкмоль CO_2 /мкмоль квант	0.022 ± 0.002^a	0.024 ± 0.001^a	0.024 ± 0.001^a	0.022 ± 0.002^a
СКП, мкмоль CO_2 /($\text{m}^2 \text{ c}$)	27.2 ± 5.3^a	21.2 ± 2.0^a	26.7 ± 4.1^a	30.8 ± 2.2^a
R_l , мкмоль CO_2 /($\text{m}^2 \text{ c}$)	0.56 ± 0.06^a	0.52 ± 0.06^a	0.57 ± 0.10^a	0.66 ± 0.03^a
R_d , мкмоль CO_2 /($\text{m}^2 \text{ c}$)	0.67 ± 0.05^b	0.56 ± 0.06^b	0.70 ± 0.10^{ab}	0.83 ± 0.06^a
R_l/R_d	0.84 ± 0.06^a	0.94 ± 0.04^a	0.79 ± 0.05^a	0.80 ± 0.04^a
A_g , мкмоль CO_2 /($\text{m}^2 \text{ c}$)	11.9 ± 0.6^a	10.2 ± 1.2^{ab}	11.9 ± 1.6^a	7.7 ± 1.2^b
R_d/A_g	0.056 ± 0.004^b	0.056 ± 0.005^b	0.062 ± 0.008^b	0.119 ± 0.023^a
R_l/A_g	0.048 ± 0.007^b	0.052 ± 0.006^b	0.050 ± 0.008^b	0.094 ± 0.017^a
J , мкмоль CO_2 /($\text{m}^2 \text{ c}$)	75.6 ± 4.5^a	69.6 ± 5.9^a	71.2 ± 9.9^a	45.7 ± 8.1^b
v_o , мкмоль CO_2 /($\text{m}^2 \text{ c}$)	3.3 ± 0.3^a	3.0 ± 0.7^a	4.0 ± 0.6^a	2.6 ± 0.3^a
v_c , мкмоль CO_2 /($\text{m}^2 \text{ c}$)	14.3 ± 0.8^a	12.6 ± 1.3^{ab}	13.9 ± 1.9^a	8.9 ± 1.5^b

Примечание. α – видимый квантовый выход фотосинтеза; СКП – световой компенсационный пункт; R_l – митохондриальное дыхание на свету; R_d – митохондриальное дыхание в темноте; R_l/R_d – отношение R_l к R_d ; A_g – скорость истинного фотосинтеза ($A_g = A_n + R_l$); R_d/A_g – отношение R_d к A_g ; R_l/A_g – отношение R_l к A_g ; J – скорость фотосинтетического транспорта электронов; v_o – оксигеназная активность Рубиско; v_c – карбоксилазная активность Рубиско.

тений в энергии. В процессе адаптации растений к стрессовым условиям, как правило, запросы на интермедиаты и энергию возрастают (Семихатова, 1998), что достигается через усиление дыхания. То, что высокие концентрации лигносульфоната натрия в почве выступили как стрессовый для растений фактор, проявилось в значительном сокращении накопления ими биомассы. Видимо изменения в энергетическом и углеродном балансе растений под влиянием ЛС, отраженные через повышение соотношения дыхания и фотосинтеза, повлияли на скорость накопления ими сухого ве-

щества. Смещение углеродного баланса в сторону увеличения потерь углерода и возможный рост у растений энергетических затрат на поддержание вызвало торможение роста огурца, выращиваемого в почве с высоким содержанием ЛС.

Внесение ЛС повышало рН почвы с 4.9 в контрольном варианте до 5.6 и 6.2 при использовании дозы 10 и 25 г/кг соответственно и до 5.7 при внесении ЛС в дозе 50 и 100 г/кг. Визуально наблюдались различия в структуре и агрегатном составе почвы, содержащей высокие концентрации ЛС и

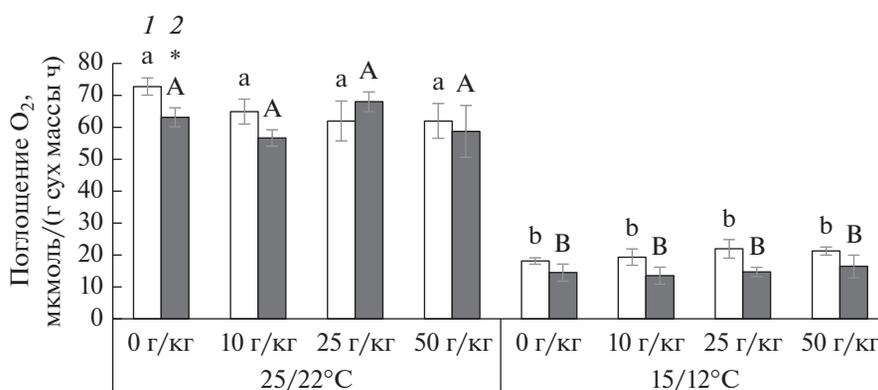


Рис. 3. Дыхание листьев без ингибитора (1) и с ингибитором (2) альтернативного пути дыхания (СГА, салицилгидроксамовая кислота) у огурцов, росших при 25/22°C или 15/12°C на почве, содержащей 0, 10, 25, 50 или 100 г лигносульфоната в кг почвы. Измерения выполнены при температуре листа 25°C для растений варианта 25/22°C, и при температуре листа 15°C для растений варианта 15/12°C. * означает достоверность различий средних значений дыхания без ингибирования и с ингибированием альтернативного пути. Различные буквы обозначают достоверность различий средних значений при $P < 0.05$: строчные буквы отнесены к дыханию без ингибитора, прописные – к дыханию с ингибитором.

не содержащей его, или содержащей в малых количествах. Данные изменения были схожи с признаками солонцеватых почв, таких как их вязкость и липкость во влажном состоянии и повышенная твердость при высушивании (Панкова и др., 2017). Однако данные визуальные наблюдения требуют подтверждения в ходе дальнейшего исследования изменения структурных и физико-химических свойств почв под влиянием ЛС. Видимо, осолонцевание используемой в данной работе дерново-подзолистой суглинистой почвы произошло из-за вхождения большого количества ионов натрия в поглощающий комплекс при внесении в почву ЛС, что обусловило изменение ее физико-химических свойств и плодородия и, как следствие, негативно отразилось на физиологических процессах у растений огурца.

Повышение интенсивности дыхания, как отклик растений на стрессовые воздействия, часто связывают с вовлечением альтернативного пути дыхания, способствующего поддержанию роста и защите растений от неблагоприятных воздействий среды обитания (Рахманкулова и др., 2008; Икконен и др., 2020а). Альтернативный путь дыхания протекает без запасания энергии, но вместе с основным, цитохромным дыханием, он поддерживает энергетический баланс клетки, предотвращая возникновение сверхвосстановленного состояния компонентов пути транспорта электронов (Lambers, 1982). Альтернативный путь переноса электронов в электрон-транспортной цепи митохондрий чувствителен к СГК, что позволяет использовать ее как ингибитор данного пути дыхания. Результаты нашего исследования показали ожидаемое снижение интенсивности, как общего, так и устойчивого к СГК, дыхания с понижением температуры роста (рис. 3). ЛС снижал чувствительность дыхания листьев к СГК независимо от его содержания в почве и температуры роста огурца, что может косвенно отражать негативное влияние ЛС на синтез и/или активность альтернативной оксидазы, обеспечивающей поток электронов по альтернативному пути.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Внесение лигносульфоната натрия в дерново-подзолистую суглинистую почву в дозе 10–25 г/кг не влияло на основные физиологические процессы огурца, но высокий уровень его содержания в почве (50–100 г/кг) ингибировал накопление растением биомассы, процесс фотосинтеза и увеличивал долю дыхательных затрат от фотосинтеза независимо от того на свету или в темноте осуществлялось дыхание. Процесс дыхания отзывался на содержание в почве ЛС усилением интенсивности в большей степени в условиях темноты, чем на свету. При этом усиление темного дыхания не было обусловлено активизацией альтернатив-

ного пути дыхания. Напротив, в присутствии ЛС в почве чувствительность дыхания листьев растений к ингибитору альтернативной оксидазы снижалась. Низкая температура роста ингибировала основные физиологические процессы жизнедеятельности растений огурца, а внесение ЛС в почву не влияло на устойчивость растений огурца к понижению температуры.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Научного Фонда (проект № 22-16-00145). Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гармаш Е.В.* Митохондриальное дыхание фотосинтезирующей клетки // Физиология растений. 2016. Т. 63. № 1. С. 17–30.
<https://doi.org/10.7868/S001533031506007X>
- Икконен Е.Н., Грабельных О.И., Шерудило Е.Г., Шибалева Т.Г.* Устойчивое и чувствительное к салицил-гидроксамовой кислоте дыхание теплолюбивых растений в условиях кратковременных ежесуточных понижений температуры // Физиология растений. 2020а. Т. 67. № 1. С. 67–74.
<https://doi.org/10.31857/S0015330319050063>
- Икконен Е.Н., Шибалева Т.Г., Шерудило Е.Г., Титов А.Ф.* Реакция дыхания проростков озимой пшеницы на продолжительное и кратковременное ежесуточное понижение температуры // Физиология растений. 2020б. Т. 67. № 3. С. 312–318.
<https://doi.org/10.31857/S0015330320020062>
- Максимов В.Ф., Стадницкий Г.В.* Введение в специальность: учебное пособие для Вузов. Л.: Химия, 1988. С. 168.
- Панкова Е.И., Конюшкова М.В., Горохова И.Н.* О проблеме оценки засоленности почв и методике крупномасштабного цифрового картографирования засоленных почв // Экосистемы: экология и динамика. 2017. Т. 1. № 1. С. 26–54.
- Рахманкулова З.Ф., Федяев В.В., Абдуллина О.А., Усманов И.Ю.* Формирование адаптационных механизмов у пшеницы и кукурузы к повышенному содержанию цинка // Вестник башкирского университета. 2008. Т. 13. № 1. С. 43–46.
- Семихатова О.А.* Оценка адаптационной способности растения на основании исследований темного дыхания // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 1. С. 142–148.
- Хабаров Ю.Б., Вешняков В.А., Кузяков Н.Ю.* Получение и применение комплексов лигносульфоновых кислот с катионами железа // Лесной журнал. 2019. № 5. С. 167–187.
<https://doi.org/10.37482/0536-1036-2019-5-167>
- Atkin O.K., Bruhn D., Hurry V.M., Tjoelker M.G.* The hot and the cold: unraveling the variable response of plant respiration to temperature // Funct. Plant Biol. 2005.

- V. 32. P. 87–105.
<https://doi.org/10.1071/FP03176>
- Ayub G., Zaragoza-Castells J., Griffin K.L., Atkin O.K. Leaf respiration in darkness and in the light under pre-industrial, current and elevated atmospheric CO₂ concentrations // *Plant Sci.* 2014. V. 226. P. 120–130.
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.05.001>
- Carrasco J., Kovács K., Czech V., Fodor F., Lucena J., Vértes A., Hernández-Apaolaza L. Influence of pH, iron source, and Fe/ligand ratio on iron speciation in lignosulfonate complexes studied using Mössbauer spectroscopy. Implications on their fertilizer properties // *J. Agr. Food Chem.* 2012. V. 60. P. 3331–3340.
<https://doi.org/10.1021/jf204913s>
- Docquier S., Lambé P., Kevers C., Gaspar T. Beneficial use of lignosulfonates in in vitro plant cultures: Stimulation of growth, of multiplication and of rooting // *Plant Cell Tiss. Org.* 2007. V. 90. P. 285–291.
<https://doi.org/10.1007/s11240-007-9267-7>
- Ertani A., Francioso O., Tugnoli V., Righi V., Nardi S. Effect of Commercial Lignosulfonate-Humate on *Zea mays* L. Metabolism // *J. Agr. Food Chem.* 2011. V. 59. P. 11940–11948.
<https://doi.org/10.1021/jf202473e>
- Farquhar G.D., von Caemmerer S. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B., Ziegler H. (eds). *Encyclopedia of plant physiology*. V. 12B. Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation. Springer Verlag. Berlin. 1982. P. 551–587.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-68150-9_17
- Fernando V., Roberts G.R. The partial inhibition of soil urease by naturally occurring polyphenols // *Plant Soil.* 1976. V. 44. P. 81–86.
<https://doi.org/10.1007/BF00016957>
- Hurry V., Igamberdiev A.U., Keerberg O., Pärnik T.R., Atkin O.K., Zaragoza-Castells J., Gardstrom P. Respiration in photosynthetic cells: gas exchange components, interactions with photorespiration and the operation of mitochondria in the light // *Advances in Photosynthesis and Respiration*, H. Lambers, M. Ribas-Carbo (Eds.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 2005. P. 43–61.
https://doi.org/10.1007/1-4020-3589-6_4
- Kok B. A critical consideration of the quantum yield of *Chlorella*-photosynthesis // *Enzymologia.* 1948. V. 13. P. 1–56.
- Lambers H. Cyanide-resistant respiration: a non-phosphorylating electron transport pathway acting as an energy overflow // *Physiol. Plant.* 1982. V. 55. P. 478–485.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1982.tb04530.x>
- Liu Q., Deng Y., Tang J., Chen D., Li X., Lin Q., Yin G., Zhang M., Hu H. Potassium lignosulfonate as a washing agent for remediating lead and copper co-contaminated soils // *Sci. Total Environ.* 2019. V. 658. P. 836–842.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.228>
- Stapanian M.A., Shea D.W. Lignosulfonates: effects on plant growth and survival and migration through the soil profile // *Int. J. Environ. Studies.* 1986. V. 27. P. 45–56.
<https://doi.org/10.1080/00207238608710276>
- Ta'negonbadi B., Noorzad R. Stabilization of clayey soil using lignosulfonate // *Transp. Geotech.* 2017. V. 12. P. 45–55.
<https://doi.org/10.1016/j.trgeo.2017.08.004>
- Yamori W., Evans J.R., von Caemmerer S. Effects of growth and measurement light intensities on temperature dependence of CO₂ assimilation rate in tobacco leaves // *Plant Cell Environ.* 2010. V. 33. P. 332–343.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02067.x>
- Yamori W., Noguchi K., Hikosaka K., Terashima I. Cold tolerant crop species have greater temperature homeostasis of leaf respiration and photosynthesis than cold-sensitive species // *Plant Cell Physiol.* 2009. V. 50. P. 203–215.
<https://doi.org/10.1093/pcp/pcn189>

Physiological Responses of Cucumber Plants to Sodium Lignosulfonate Application to Sandy Loam Soil

E. N. Ikkonen^{1, #} and M. G. Yrkevich¹

¹ Institute of Biology of the Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Puskinskaja, 11, Petrozavodsk, 185910 Russia

[#]e-mail: likkonen@gmail.com

The use of lignosulfonates (LS) to improve soil fertility is currently under study and discussion. The effect of sodium LS application in the sandy loam soil on the accumulation of biomass, photosynthesis, respiration and their coupling in cucumber plants was studied. The LS rate of 10–25 g/kg did not have a significant effect on the studied parameters of the physiological state of plants. However, at a high LS content (50–100 g/kg), the plant growth rate and activity of the photosynthetic apparatus decreased, and the respiration rate increased, which caused the increase in the ratio of respiration to photosynthesis. The negative effect of high concentrations of LS on the physiological state of cucumber plants and their cold resistance is presumably associated with sodium salinization of the soil.

Keywords: *Cucumis sativus*, photosynthesis, respiration, chlorophyll fluorescence