

**Растениеводство, защита и биотехнология растений**

УДК 633.13:581.131

DOI: 10.31857/S2500262723050022, EDN: PKMGSR

**ИЗМЕНЕНИЕ ОРГАНИЗАЦИИ РАБОТЫ ФОТОСИСТЕМЫ II ЛИСТЬЕВ ОВСА ПОД ДЕЙСТВИЕМ ОСМОТИЧЕСКОГО СТРЕССА****С. А. Чуракова, Е. М. Лисицын**, доктор биологических наук,  
**Г. А. Баталова**, доктор сельскохозяйственных наук, академик РАНФедеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого,  
610007, Киров, ул. Ленина, 166а  
E-mail: edaphic@mail.ru

На двухнедельных растениях пленчатого (*Avena sativa* subsp. *sativa*) и голозерного (*Avena sativa* subsp. *nudisativa*) овса оценивали параметры быстрой флуоресценции хлорофилла *a*. Цель исследования – выявление различий между подвидами по контролю первичных процессов запасаения энергии в условиях осмотического стресса для последующего выбора параметров и стратегии селекции овса на повышение фотосинтетической продуктивности в условиях ранней засухи. Растения выращивали на полной питательной смеси Кнопа, стресс создавали добавлением 10 % полиэтиленгликоля (осмотическое давление 0,709 мПа). Параметры флуоресценции определяли на флуориметре Fluor Pen FP 110/S (Photon Systems Instruments, Czech Republic). Данные обрабатывали методом анализа главных компонент. У пленчатых генотипов четыре главных фактора были ответственны за 94,2 % (контроль) и 91,4 % (стресс) варибельности оцениваемых параметров. У голозерных овсов в отсутствие стресса выявлено три главных фактора (90,5 % варибельности), в условиях стресса – четыре (97,1 % варибельности). У голозерных овсов в условиях стресса потоки захваченной энергии ( $TR_f/RC$ ) и электронного транспорта ( $ET_f/RC$ ) контролировал один и тот же фактор, в отсутствие стресса – два разных; у пленчатых генотипов, наоборот, в отсутствие стресса – один фактор, при стрессе – два разных. Осмотический стресс привел к переходу контроля над потоками адсорбированной ( $ABS/RC$ ) и захваченной ( $TR_f/RC$ ) энергии со стороны одного фактора к двум факторам у пленчатых овсов, но не повлиял на голозерные овсы. Показатель эффективности переноса электронов к первичным акцепторам фотосистемы I ( $\delta RE$ ) контролировали два разных фактора, действие которых он усиливал (факторные нагрузки от 0,564 до 0,740). В условиях стресса параметр  $\delta RE$  у голозерных генотипов снижал действие обоих факторов (факторные нагрузки –0,625 и –0,705), у пленчатых генотипов действие одного фактора снижал, второго – усиливал (факторные нагрузки –0,552 и 0,687).

**CHANGES IN ORGANIZATION OF ACTION OF PHOTOSYSTEM II IN OAT LEAVES UNDER OSMOTIC STRESS****S. A. Churakova, E. M. Lisitsyn, G. A. Batalova**Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky,  
610007, Kirov, ul. Lenina, 166a,  
E-mail: edaphic@mail.ru

The parameters of chlorophyll *a* fast fluorescence were estimated with husked oats (*A. sativa* subsp. *sativa*) and naked oats (*A. sativa* subsp. *nudisativa*). The purpose of the study was to identify differences in the control of primary energy storage processes in two subspecies of oats under the influence of osmotic stress for the subsequent selection of parameters and strategies for oat breeding to increase photosynthetic productivity in early drought conditions. Plants were grown on a complete Knop's nutrient solution; osmotic stress was created by 10 % polyethylene glycol (PEG-400), osmotic pressure 0.709 mPa. Fluorescence parameters were determined using a Fluor Pen FP 110/S fluorometer (Photon Systems Instruments, Czech Republic). The data was processed by principal component analysis. In husked genotypes, the four main factors were responsible for 94.2 % (control) and 91.4 % (stress) variability of the parameters assessed. In naked oats, three main factors were governed 90.5 % of variability in the absence of stress, four factors (97.1 % variability) – under stress conditions. In naked oats, the flows of trapped energy ( $TR_f/RC$ ) and electronic transport ( $ET_f/RC$ ) under stress were controlled by the same factor and in the absence of stress – by two different factors; in husked genotypes – on the contrary, by one factor in the absence of stress and by two different factors under stress. Osmotic stress led to the transition of control of absorbed ( $ABS/RC$ ) and trapped ( $TR_f/RC$ ) energy flows from one factor to two factors in husked oats, but did not affect naked oats. The parameter of efficiency of electron transfer until the primary acceptors of photosystem I ( $\delta RE$ ) was controlled by two different factors and enhanced their effect (factor loads from 0.564 to 0.740). Under stress, the  $\delta RE$  parameter reduced the effect of both factors in naked genotypes (factor loads –0.625 and –0.705), decreased the effect of one factor and strengthened the second factor in husked genotypes (factor loads –0.552 and 0.687).

**Ключевые слова:** овес пленчатый (*Avena sativa* subsp. *sativa*), овес голозерный (*Avena sativa* subsp. *nudisativa*), селекция, фотосистема II, анализ главных компонент.**Key words:** husked oat (*Avena sativa* subsp. *sativa*), naked oat (*Avena sativa* subsp. *nudisativa*), breeding, photosystem II, principal component analysis.

На сегодняшний день в Российской Федерации возделывают два подвида овса посевного (*Avena sativa* L.): пленчатый (*A. sativa* subsp. *sativa* L.) и голозерный (*A. sativa* subsp. *nudisativa* (Husn.) Rod. et Sold.) [1, 2]. При их сравнительном анализе чаще всего оценивают

биохимические характеристики зерна – содержание белка, крахмала и амилозы, зольность, содержание масла, жирных кислот и  $\beta$ -глюканов [3, 4]. Известны результаты исследований по сравнительному метаболическому профилю зерна овса (жирных кислот, фенольных соеди-

нений, фитостеролов, органических кислот и сахаров) [5]. Однако для повышения эффективности фотосинтеза и накопления органического вещества в зерне, необходимо знать особенности функционирования фотосинтетического аппарата листьев растений в нормальных и стрессовых условиях роста. Ранее мы сравнили голозерные и пленчатые сорта овса по абсолютным характеристикам работы фотосистемы II (PSII) листьев [6] и показали статистически значимые различия между этими группами сортов. В частности, абсолютные величины потоков адсорбированной (ABS/RC) и максимальной захваченной (TRo/RC) световой энергии были выше (на 7,8 и 7,4 % соответственно) в группе голозерных форм, а средняя величина эффективности передачи электронов от пластохинона Q<sub>B</sub> к фотосистеме I у них была выше, чем у пленчатых форм, на 8,2 %. В то же время суммарная эффективность работы PSII, оцененная по перфоманс-индексам PI<sub>ABS</sub> и PI<sub>ABS total</sub><sup>1</sup> была больше у пленчатых форм овса (на 39 и 28 % соответственно).

Цель исследования – выявление различий в контроле первичных процессов запасаения энергии у двух подвидов овса под действием осмотического стресса для последующей корректировки параметров и стратегии селекции культуры на повышение фотосинтетической продуктивности в условиях ранней засухи.

**Методика.** Для оценки параметров кинетики индукции флуоресценции хлорофилла *a* использовали двухнедельные растения 16 генотипов (сортов и селекционных линий) пленчатого и 17 генотипов голозерного ярового овса, выращенные на полной питательной среде Кнопа при комнатной температуре, относительной влажности воздуха 40 % и фотопериоде 16/8 ч (день/ночь). Для освещения растений использовали лампы PPG-WP 1200/L Agro (ОПАЛТЕК (ГК) Лимитед, Гонконг, КНР) с фотонным потоком 46 мкмоль/с, соотношение синего (450 нм) и красного (650 нм) света 1:5. Растения выращивали в трехкратной повторности по 35 растений в каждой.

Осмотический стресс создавали добавлением в питательную среду 10 % ПЭГ-400 (осмотическое давление 0,709 мПа, или 7 атмосфер). Подробная методика выращивания растений и оценки быстрой флуоресценции хлорофилла была изложена ранее [6].

Флуоресценцию хлорофилла *a* регистрировали с использованием флуорометра Fluor Pen FP 110/S (Photon Systems Instruments, Czech Republic) согласно руководству производителя. Оценивали следующие параметры: начальную, максимальную и вариабельную флуоресценции (соответственно F<sub>0</sub>, F<sub>m</sub> и F<sub>v</sub> = F<sub>m</sub> - F<sub>0</sub>); максимальный квантовый выход первичного разделения зарядов (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>); соотношение констант скорости фотохимиче-

ской реакции и нефотохимической дезактивации возбуждений (F<sub>v</sub>/F<sub>0</sub>); эффективность переноса электронов – от пластохинона Q<sub>A</sub> к пластохинону Q<sub>B</sub> (ψ<sub>0</sub>), от Q<sub>B</sub> к первичным акцепторам фотосистемы I (δ<sub>RE</sub>) и от PSII к первичным акцепторам фотосистемы I (ψ<sub>RE</sub>); величины потоков энергии – адсорбированной (ABS/RC), захваченной реакционным центром (TR<sub>0</sub>/RC), электронного транспорта от Q<sub>A</sub> к Q<sub>B</sub> (ET<sub>0</sub>/RC) и рассеянной в виде тепла (DI<sub>0</sub>/RC). Кроме того, рассчитывали интегральные показатели функциональной активности PSII (PI<sub>ABS</sub>) и фотосинтетического аппарата в целом (PI<sub>ABS total</sub>).

Статистическую обработку данных проводили методом анализа главных компонент (PCA = principal component analysis), реализованном в надстройке XLSTAT 2016.02.28451 для программы работы с электронными таблицами MS Excel 2013. Оптимальное число факторов выделяли по критерию Кайзера (учитывали только факторы с собственным значением (eigenvalue) выше 1,0). Это наиболее часто используемый в научной литературе критерий для выделения главных компонент по корреляционной матрице исходных данных. Факторную нагрузку признавали значимой, если ее абсолютное значение превышало 0,5 [7]. Чем выше значение факторной нагрузки, тем сильнее сила связи фактора с изучаемым признаком.

**Результаты и обсуждение.** Одновременный анализ 13 показателей структурно-функциональной организации работы фотосистемы II листьев групп генотипов пленчатого и голозерного овса позволил выявить значительные различия между ними как по числу значимых факторов, ответственных за вариабельность величин оцениваемых показателей, так и по связи отдельных показателей с выявленными факторами.

В контрольных условиях (отсутствие действия осмотического стресса) для группы голозерных генотипов выявлено только три главных фактора (компонента), суммарно объясняющих 90,5 % изменчивости. Для группы генотипов пленчатого овса выявлено четыре основных фактора (компонента), объясняющих 94,2 % вариабельности всех тринадцати показателей работы PSII (табл. 1).

Такие результаты позволяют предположить, что организационная структура функционирования фотосистемы II у пленчатых и голозерных генотипов несколько различается. В частности, параметры F<sub>0</sub>, F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>, F<sub>v</sub>/F<sub>0</sub> у голозерных генотипов контролирует тот же фактор, что и потоки адсорбированной и захваченной энергии (параметры ABS/RC, TR<sub>0</sub>/RC), тогда как для пленчатых сортов контроль этих двух групп параметров осуществляют разные ортогональные (не связанными между собой) факторы. Тот факт, что контроль некоторых по-

**Табл. 1. Величины факторных нагрузок параметров работы фотосистемы II листьев овса в отсутствии стресса (контроль)**

Параметр	Голозерные генотипы			Пленчатые генотипы			
	фактор 1	фактор 2	фактор 3	фактор 1	фактор 2	фактор 3	фактор 4
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	-0,983	- <sup>1</sup>	-	-0,915	-	-	-
F <sub>v</sub> /F <sub>0</sub>	-0,979	-	-	-0,698	0,685	-	-
ψ <sub>0</sub>	-	0,963	-	-	0,590	-	-0,505
δ <sub>RE</sub>	0,564	-	0,697	0,632	-	-	0,740
ψ <sub>RE</sub>	0,569	0,713	-	0,830	-	-	-
ABS/RC	0,968	-	-	-	-0,690	0,508	-
TR <sub>0</sub> /RC	0,557	-	-	-	-0,573	0,522	-
ET <sub>0</sub> /RC	-	0,907	-	-	-	0,867	-
DI <sub>0</sub> /RC	0,984	-	-	0,894	-	-	-
PI <sub>ABS</sub>	-0,624	0,739	-	-	0,962	-	-
PI <sub>ABS total</sub>	-	0,827	-	-	0,853	-	-
F <sub>0</sub>	0,871	-	-	-0,752	-	-	-
F <sub>m</sub>	-	-	-0,693	-0,834	-	-	-
Объясняемая вариабельность, %	47,3	29,9	13,3	40,5	29,8	14,0	9,9

<sup>1</sup>здесь и в табл. 2 прочерк означает, что нагрузки статистически незначимы при p ≤ 0,05.

казателей осуществляют в равной степени два разных фактора, может быть связан с тем, что пластидный аппарат белкового синтеза (в том числе и фотосистемы II) находится под двойным генетическим контролем – как со стороны ядерных генов, так и со стороны собственных генов пластид [8]. Отсюда можно предположить, что те показатели, которые связаны одновременно с двумя главными факторами, в приблизительно равной степени контролируют два типа генов, а остальные – преимущественно или ядерные, или пластидные.

Параметры начальной и максимальной флуоресценции у пленчатых генотипов связаны с одним и тем же фактором, у голозерных их контролируют разные факторы. Наоборот, параметр  $\delta_{RE}$  у пленчатых генотипов контролирует отдельный фактор, а у голозерных – тот же, который контролирует максимальную флуоресценцию. Следует отметить, что потоки адсорбированной и захваченной энергии у голозерных генотипов четко связаны только с одним фактором, а у пленчатых на эти параметры влияют в равной степени два разных фактора.

В то же время в обоих наборах генотипов совместно контролируются (связаны с одним фактором) такие группы параметров, как  $[F_v/F_m, F_v/F_0, DI_0/RC \text{ и } F_0]$ ,  $[ABS/RC \text{ и } TR_0/RC]$  и  $[PI_{ABS} \text{ и } PI_{ABS\_total}]$ . Понимание этого факта необходимо в селекционной практике в процессе выбора критериев оценки функционирования фотосистемы II у отдельных генотипов, родительских форм и их гибридов и др., поскольку на сегодня среди исследователей нет единообразного подхода к этой проблеме. Так, при решении разных частных вопросов, связанных с селекцией и выращиванием овса, исследователи всегда используют параметры  $F_0, F_m, F_v/F_m$  [9, 10, 11], вдобавок к ним, разные авторы дополнительно применяют показатели  $F_v/F_0$  [10, 12],  $PI_{ABS}$ ,  $ABS$  [10, 13],  $ET_0$  [12, 13],  $TR_0, DI_0$  [13].

Воздействие на растения осмотического стресса отражается не только на абсолютных значениях показателей, что отмечено в работах многих исследователей [14, 15, 16], но и на организации работы фотосистемы II листьев. При этом для набора голозерных форм овса в нашем исследовании отмечено увеличение числа главных компонент с трех до четырех, то есть проявился еще один фактор, значимо влияющий на вариабельность оцениваемых параметров (табл. 2).

В отношении качественных аспектов организации работы этой фотосистемы, для голозерных генотипов овса можно отметить переход контроля показателя  $\psi_{RE}$  к обособленному фактору 4, тогда как в контрольных условиях (см. табл. 1) его контролировали факторы,

связанные с восемью (фактор 1) или четырьмя (фактор 2) другими показателями. В условиях засухи контроль показателей начальной и максимальной флуоресценции у этой группы генотипов осуществляет один и тот же фактор (фактор 3), а в отсутствии стресса – разные факторы (соответственно фактор 1 и фактор 3). Аналогичную картину наблюдали для пар показателей  $[\psi_0 \text{ и } \delta_{RE}]$  и  $[TR_0/RC \text{ и } ET_0/RC]$ . Так, в условиях стресса каждую из пар контролируют одни и те же факторы, а в отсутствии стресса – разные.

В группе пленчатых генотипов осталось таким же, как и в контрольных. В то же время, если при отсутствии стресса такие показатели как  $DI_0/RC$  и  $ABS/RC$  контролировали разные факторы, то под действием осмотического стресса их контроль осуществлял один фактор. Для пары показателей  $ABS/RC$  и  $TR_0/RC$  характерна обратная ситуация – в случае стресса контроль этих показателей перешел к двум разным факторам. Шесть показателей  $[F_0, F_m, DI_0/RC, \delta_{RE}, \psi_{RE} \text{ и } F_v/F_m]$  контролировал один фактор как в присутствии стрессора, так и в его отсутствии, но если в отсутствии стресса показатель  $DI_0/RC$  усиливал его (положительный вклад), то в случае стресса, наоборот, ослаблял (отрицательный вклад), показатель  $F_v/F_m$  усиливал фактор в стрессовых условиях.

Использование результатов анализа главных компонент, построенного на основе матрицы парных корреляций, позволяет снизить количество оцениваемых показателей без потери эффективности отбора. Так, если к одному фактору относятся сразу несколько параметров, и они имеют высокую факторную нагрузку, значит они тесно коррелируют как между собой, так и с самим главным фактором. Поэтому часть таких параметров может быть исключена из анализа. Например, в наборе параметров  $F_v/F_m, F_v/F_0, DI_0/RC$  и  $F_0$  можно уделить внимание только индексу  $F_v/F_0$  (характеризует способность антенных комплексов ФСII улавливать энергию возбуждения) и показателю  $DI_0/RC$  (характеризует размеры непроизводительно потраченной энергии). Величину первого показателя желательно повышать, второго – снижать. Оба достаточно сильно варьируют в использованных наборах сортов: для голозерных – 12,4 и 19,0 % соответственно, для пленчатых – 10,5 и 25,5 %.

В то же время, в условиях осмотического стресса (моделирующего условия ранней почвенной засухи, часто наблюдающейся в реальных условиях европейского Нечерноземья России) селекционная работа по усилению эффективности фотосинтеза листьев овса должна учитывать перестройку организации работы фотосистемы

**Табл. 2. Величины факторных нагрузок параметров работы фотосистемы II листьев овса в условиях осмотического стресса**

Параметр	Голозерные генотипы				Пленчатые генотипы			
	фактор 1	фактор 2	фактор 3	фактор 4	фактор 1	фактор 2	фактор 3	фактор 4
$F_v/F_m$	0,944	-	-	-	0,505	0,784	-	-
$F_v/F_0$	0,946	-	-	-	-	0,801	-	-
$\psi_0$	0,679	0,683	-	-	0,703	-	-	-
$\delta_{RE}$	-0,705	-0,625	-	-	0,687	-0,552	-	-
$\psi_{RE}$	-	-	-	0,945	0,864	-	-	-
$ABS/RC$	-0,845	0,506	-	-	-0,873	-	-	-
$TR_0/RC$	-0,702	0,636	-	-	-	0,630	-	-
$ET_0/RC$	-	0,929	-	-	-	-	0,522	0,517
$DI_0/RC$	-0,943	-	-	-	-0,904	-	-	-
$PI_{ABS}$	0,947	-	-	-	0,867	-	-	-
$PI_{ABS\_total}$	0,881	-	-	-	0,926	-	-	-
$F_0$	-0,642	-	0,706	-	-0,799	-	0,507	-
$F_m$	-	-	0,976	-	-0,717	-	0,545	-
Объясняемая вариабельность, %	54,7	20,2	12,3	9,9	52,3	21,0	10,7	7,4

II и изменения характера взаимодействия различных показателей этой системы.

**Выводы.** Характер влияния осмотического стресса на контроль параметров быстрой флуоресценции хлорофилла у двух подвидов овса значительно отличается. У пленчатых генотипов четыре главных фактора ответственны за 94,2 % (контроль) и 91,4 % (стресс) варибельности оцениваемых параметров. У голозерных овсов в отсутствии стресса выявлено 3 главных фактора (отвечают за 90,5 % варибельности), в условиях стресса – четыре (97,1 % варибельности). Показатели  $F_0$ ,  $DI_0/RC$ ,  $\delta_{RE}$ , и  $F_v/F_m$  в обоих наборах генотипов контролировал совместно один фактор, однако направления действия на это фактор показателей  $DI_0/RC$  и  $F_v/F_m$  были прямо противоположными в контроле и в стрессовых условиях: показатель  $DI_0/RC$  в контроле снижал действие фактора, а при стрессе усиливал (факторные нагрузки от –0,904 до 0,984); показатель  $F_v/F_m$ , наоборот, усиливал в контроле и снижал при стрессе (величины нагрузок от 0,944 до –0,915). Показатель  $\delta_{RE}$  в обоих наборах генотипов овса в отсутствии стресса усиливал действие контролирующих факторов (факторные нагрузки от 0,564 до 0,740); в условиях осмотического стресса – у голозерных генотипов снижал (факторные нагрузки от –0,625 до –0,705), у пленчатых генотипов действие одного фактора снижал, а второго – усиливал (факторные нагрузки соответственно –0,552 и 0,687). В контрольных условиях в обоих наборах генотипов совместно контролировались группы параметров [ $F_v/F_m$ ,  $F_v/F_0$ ,  $DI_0/RC$  и  $F_0$ ] и [ $ABS/RC$  и  $TR_0/RC$ ]. Под действием осмотического стресса у голозерных генотипов картина не изменялась, а у пленчатых образцов контроль показателей  $ABS/RC$  и  $TR_0/RC$  переходил к разным факторам, контроль показателя  $F_v/F_0$  – к другому главному фактору.

В целом, селекционная работа по усилению эффективности фотосинтеза листьев в условиях ранней почвенной засухи должна учитывать различия в контроле параметров работы PSII двух подвидов овса.

#### Литература

1. Культурная флора. Овес. Т. 2. Ч. 3. / под ред. В. Д. Кобылянского, В. Н. Солдатова. М.: Колос, 1994. 367 с.
2. Селекция голозерного овса, ценного по качеству зерна / Г. А. Баталова, С. Н. Шевченко, М. В. Тулякова и др. // Российская сельскохозяйственная наука. 2016. № 5. С. 6–9.
3. Влияние генотипа и условий выращивания овса на содержание биологически активных компонентов в зерне / С. А. Герасимов, В. И. Полонский, А. В. Сумина и др. // Химия растительного сырья. 2020. № 2. С. 65–71. doi: 10.14258/jcprm.2020025515.
4. Изучение голозерного овса из коллекции ВИР на качественные показатели в условиях Казахстана / А. И. Абуғалиева, И. Г. Лоскутов, Т. В. Савин и др. // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021. Т. 182(1). С. 9–21. doi: 10.30901/2227-8834-2021-1-9-21.
5. Новый подход к структурированию сортового разнообразия голозерных и пленчатых форм культурного овса (*Avena sativa* L.) / И. Г. Лоскутов, Т. В. Шеленга, А. В. Конарев и др. // Экологическая генетика. 2020. Т. 18 (1). С. 27–41.
6. Лисицын Е. М., Чуракова С. А., Баталова Г. А. Генотипическая варибельность функционирования фотосистемы II листьев пленчатого и голозерного овса // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2022. Т. 183 (3). С. 17–26. doi: 10.30901/2227-8834-2022-3-17-26.
7. Comrey A. L. Factor-analytic methods of scale development in personality and clinical psychology // J Consult Clin Psychol. 1988. Vol. 56. P. 754–761. doi: 10.1037//0022-006x.56.5.754.
8. Генетика развития растений / Л. А. Лутова, Н. А. Проворов, О. Н. Тиходеев и др. / под ред. С. Г. Инге-Вечтомова. СПб.: Наука, 2000. 539 с.
9. Effects of drought stress during critical periods on the photosynthetic characteristics and production performance of Naked oat (*Avena nuda* L.) / X. Zhang, W. Liu, Y. Lv, et al. // Scientific Reports. 2022. Vol. 12. Article 11199. URL: <https://www.nature.com/articles/s41598-022-15322-3> (дата обращения: 21.08.2023). doi: 10.1038/s41598-022-15322-3.
10. Stadnik B., Tobiasz-Salach R. Physiological Response of Oat (*Avena sativa* L.) to the Foliar Application of Silicon in Conditions of Increased soil Salinity // Chem. Proc. 2022. Vol. 10. Article 21. URL: <https://www.mdpi.com/2673-4583/10/1/21> (дата обращения: 21.08.2023). doi: 10.3390/IOAG2022-12332.
11. Application of photochemical parameters and several indices based on phenotypical traits to assess intraspecific variation of oat (*Avena sativa* L.) tolerance to drought / I. Marcinska, I. Czyzylo-Mysza, E. Skrzypek, et al. // Acta Physiol Plant. 2017. Vol. 39. Article 153. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11738-017-2453-2> (дата обращения: 21.08.2023). doi: 10.1007/s11738-017-2453-2.
12. PSII Activity Was Inhibited at Flowering Stage with Developing Black Bracts of Oat / B. Liu, D. Zhang, M. Sun, et al. // Int. J. Mol. Sci. 2021. Vol. 22. Article 5258. URL: <https://www.mdpi.com/1422-0067/22/10/5258> (дата обращения: 21.08.2023). doi: 10.3390/ijms22105258.
13. Sunil B., Strasser R. J., Raghavendra A. S. Targets of nitric oxide (NO) during modulation of photosystems in pea mesophyll protoplasts: studies using chlorophyll a fluorescence // Photosynthetica. 2020. Vol. 58. P. 452–459. doi: 10.32615/ps.2019.183.
14. Нестеренко Т. В., Шихов В. Н., Тихомиров А. А. Флуоресцентный метод определения реактивности фотосинтетического аппарата листьев растений // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80. № 3. С. 187–199. doi: 10.1134/S0044459619030060.
15. Photosynthetic activity and metabolic profiling of bread wheat cultivars contrasting in drought tolerance / A. Ghaffar, N. Hussain, R. Ajaj, et al. // Front. Plant Sci. 2023. Vol. 14. Article 1123080. URL: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2023.1123080/full> (дата обращения: 21.08.2023). doi: 10.3389/fpls.2023.1123080.
16. Физиологические реакции линий пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с генетически различным опушением листа на водный дефицит / С. В. Осипова, А. В. Рудиковский, А. В. Пермяков и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020. Т. 24(8). С. 813–820. doi: 10.18699/VJ20.678.

Поступила в редакцию 26.05.2023

После доработки 22.08.2023

Принята к публикации 05.09.2023