

УДК (577.118+581.132.1+631.813):633.11

ВЛИЯНИЕ ОБРАБОТКИ РАСТЕНИЙ КАРБОКСИЛАТАМИ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПИГМЕНТЫ В ЛИСТЯХ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

О. С. КАПИТАНСКАЯ¹⁾, Г. А. ПРЯДКИНА¹⁾, О. О. СТАСИК¹⁾

¹⁾Институт физиологии растений и генетики НАН Украины,
ул. Васильковская, 31/17, 03022, г. Киев, Украина

Проведено исследование влияния обработки растений микроэлементным комплексом на основе карбоновых кислот, созданным с помощью нанотехнологических методов, на пигментный комплекс различных сортов озимой пшеницы. Установлено, что обработка растений комплексом способствовала увеличению содержания хлорофиллов *a* и *b* и общих каротиноидов, по сравнению с контролем, на поздних фазах онтогенетического развития. Большую эффективность внекорневой обработки растений карбоксилатами микроэлементов наблюдали в год с засушливыми условиями в период налива зерна. Содержание обеих форм хлорофилла и их суммы в фазу молочно-восковой спелости зерна при таких условиях возросло на 13–19 %, каротиноидов – на 14–15 %, тогда как в год с лучшими условиями влагообеспеченности их концентрация повышалась на 4–8 и 7–12 % соответственно. Установлено также увеличение соотношения между содержанием хлорофиллов (*a* + *b*) и каротиноидов в условиях засухи. Это свидетельствует о том, что обработка растений микроэлементным комплексом способствовала продлению функционирования пигментного комплекса в репродуктивный период развития. В то же время не наблюдали существенных различий между обработанными и контрольными растениями по величине соотношения хлорофиллов *a* и *b*. То есть обработка растений карбоксилатами микроэлементов не влияла на стехиометрию между комплексами реакционных центров фотосистем и светособирающими комплексами фотосистемы II. Активация регуляторных механизмов у растений озимой пшеницы под действием исследуемого комплекса связана с наличием в его составе ряда важных микроэлементов.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L.; комплекс микроэлементов; хлорофилл; каротиноиды; соотношение.

THE EFFECT OF FOLIAR APPLICATION OF MICROELEMENTS CARBOXYLATE ON PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN WINTER WHEAT LEAVES

O. S. KAPITANSKA^a, G. A. PRIADKINA^a, O. O. STASIK^a

^aInstitute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine,
31/17 Vasylkivska Street, Kyiv 03022, Ukraine

Corresponding author: O. S. Kapitanska (oskapitanska@gmail.com)

A study was made of the effect of foliar application of complex of microelements chelated on carboxylic acids, obtained using nanotechnology methods, on the pigment complex of various varieties of winter wheat. It was established

Образец цитирования:

Капитанская ОС, Прядкина ГА, Стасик ОО. Влияние обработки растений карбоксилатами микроэлементов на фотосинтетические пигменты в листьях озимой пшеницы. *Журнал Белорусского государственного университета. Биология*. 2018;2:85–94.

For citation:

Kapitanska OS, Priadkina GA, Stasik OO. The effect of foliar application of microelements carboxylate on photosynthetic pigments in winter wheat leaves. *Journal of the Belarusian State University. Biology*. 2018;2:85–94 (in Russ.).

Авторы:

Ольга Сергеевна Капитанская – аспирантка отдела физиологии и экологии фотосинтеза. Научный руководитель – Г. А. Прядкина.

Галина Алексеевна Прядкина – доктор биологических наук; старший научный сотрудник отдела физиологии и экологии фотосинтеза.

Олег Остапович Стасик – член-корреспондент НАН Украины, доктор биологических наук; заместитель директора по научной работе.

Authors:

Olga S. Kapitanska, postgraduate student at the department of physiology and ecology of photosynthesis.

oskapitanska@gmail.com

Galina A. Priadkina, doctor of science (biology); senior researcher at the department of physiology and ecology of photosynthesis.

galpryadk@gmail.com

Oleg O. Stasik, corresponding member of the National Academy of Sciences of Ukraine, doctor of science (biology); deputy director for science.

that the treatment of plants with the complex increased the content of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids in comparison with the control in the late phases of plants development. The high efficiency of foliar treatment of plants with carboxylates of microelements was observed in the year with arid conditions during the grain filling period. The content of both forms of chlorophyll and their amount during the phase of milk-waxy ripeness under such conditions increased by 13–19 %, carotenoids by 14–15 %, while in year with the best conditions of moisture supply their concentration, respectively, increased by 4–8 and by 7–12 %. An increase in the ratio of chlorophylls (*a* + *b*) to carotenoids under conditions of drought has also been established. This indicates that the foliar application of plants with a microelement complex contributed to the prolongation of the functioning of the pigment complex during the reproductive period of development. At the same time, not observed significant differences between treated and control plants in the ratio of chlorophylls *a* and *b*. Therefore, the treatment of plants with carboxylates of microelements did not affect on the stoichiometry between the complexes of the reaction centers of photosystems and light-harvesting complexes of photosystem II. Activation of regulatory mechanisms in winter wheat plants under the influence of microelements complex is associated with the presence in its composition of a number of important trace elements.

Key words: *Triticum aestivum* L.; complex of microelements; chlorophyll; carotenoids; ratio.

Введение

В литературе имеется много работ по исследованию значения микроэлементов и их участия в различных физиологических процессах растений [1–3], однако сведения об их влиянии на регуляторные механизмы начали появляться только в последние годы [4]. Исследования участия микроэлементов в активации регуляторных механизмов растений особенно актуальны в условиях изменения климата. Мало изучено также влияние низких концентраций микроэлементов на физиологические процессы. Актуальность этой проблемы обусловлена потребностью в уменьшении техногенной нагрузки на окружающую среду. В настоящее время наряду с традиционными хелатированными микроудобрениями появляются препараты нового поколения, созданные с использованием нанотехнологий, характеризующиеся более низкими дозами применения. В частности, созданный в Украине с помощью эрозивно-взрывной технологии микроэлементный комплекс «Аватар-1» содержит высокореакционные наночастицы металлов, хелатированные органическими кислотами [5].

Особая значимость изучения особенностей регуляции фотосинтетического аппарата растений обусловлена тем, что благодаря фотосинтезу образуется до 90 % массы сухого вещества. Основой для фотосинтетического преобразования энергии солнечного света в энергию химических связей является пигментный комплекс растений. Хлорофиллы поглощают фотоны света и передают энергию возбуждения в фотосинтетические реакционные центры [6–8]. Каротиноиды также могут выполнять светособирающую функцию в той области спектра, где не поглощают хлорофиллы, а в условиях избытка освещения выступают в качестве фотопротекторов [9].

Известно, что адаптация работы фотосинтетического аппарата на изменение условий освещения, которые могут значительно отличаться в течение дня вследствие движения солнца и метеорологических условий, осуществляется благодаря изменениям количества и соотношения пигмент-белковых комплексов в тилакоидных мембранах хлоропластов [10; 11]. Это связано с различными функциональными свойствами молекул хлорофилла, одни из которых входят в состав реакционных центров фотосистем, другие выполняют только светособирающую функцию [12]. Увеличение содержания каротиноидов связывают со старением или воздействием неблагоприятных факторов [13]. Поэтому сравнение соотношений форм хлорофиллов *a* и *b* и (или) их суммарного содержания к каротиноидам позволяет оценивать адаптационные способности фотосинтетического аппарата. Поскольку необходимым элементом современных технологий выращивания растений является применение микроэлементов, то исследование их влияния на фотосинтетический аппарат актуально для разработки биоэкологических технологий.

Одной из трех главных зерновых культур, которые составляют основу пищевого рациона человека, является пшеница [14]. Поиск путей увеличения производства зерна пшеницы становится особенно важным в условиях, наблюдаемых в последние десятилетия. В частности, это повышение температуры воздуха, а также увеличение продолжительности непрерывных периодов с высокой температурой, длительные грунтовые и воздушные засухи, ливневый характер осадков.

Цель данной работы – оценка влияния комплекса микроэлементов, полученных с помощью нанотехнологий, на содержание и соотношение фотосинтетических пигментов в листьях озимой пшеницы.

Материалы и методы исследований

Исследование проведено в полевых условиях на участках сортоиспытания Института физиологии растений и генетики НАН Украины (с. Глеваха, Васильковский район, Киевская область). Почвы на

участках светло-серые, оподзоленные, легкосуглинистые. Агротехника ухода за посевами – общепринятая для посевов озимой пшеницы в лесостепной агроклиматической зоне [15]. Нормы высева семян 5,5–6,0 млн зерен на гектар. За период вегетации было внесено 145 кг/га действующего вещества азота и по 90 кг фосфора и калия ($N_{145}P_{90}K_{90}$). Фенологические наблюдения за фазами развития растений выполняли по внешним морфологическим изменениям растений [16]. Учетная площадь каждой из четырех повторностей – 20 м². Учет урожая проводили методом прямого комбайнирования в 4-разовой повторности. Объектом исследований служили высокоурожайные сорта озимой пшеницы селекции Института физиологии растений и генетики НАН Украины и Мироновского института пшеницы имени В. М. Ремесла: Подолянка, Смуглянка, Астарт и Малиновка.

Для определения содержания фотосинтетических пигментов в каждом повторении отбирали по 20 побегов. Содержание хлорофиллов *a* и *b*, а также общих каротиноидов находили безмацерационным методом экстрагирования пигментов с последующим определением коэффициентов поглощения полученных растворов на спектрофотометре. Параллельно определяли содержание сухого вещества листьев и проводили пересчет содержания пигментов на грамм сухого вещества [17].

Внекорневую обработку растений микроэлементным комплексом «Аватар-1», полученным нанотехнологическими методами (ООО «Аватар», Украина), проводили в фазы выхода в трубку и начала колошения. В состав этого комплекса входят 7 наиболее важных для растительного метаболизма микроэлементов, хелатированных природными органическими кислотами [5]. Концентрация (по содержанию действующего вещества) магния составляла 0,05 %, железа и меди – 0,02, цинка – 0,003, марганца – 0,005, молибдена – 0,005, кобальта – 0,001 %. Хелатирующим лигандом служила лимонная кислота. Дозы применения микроэлементного комплекса «Аватар-1» в оба года исследований были одинаковыми и составляли 2 л/га в 2014 г. и 250 мл/га в 2016 г. в связи с тем, что производитель увеличил концентрацию препарата. Контролем служили растения, обработанные водой.

Метеорологические условия весенне-летней вегетации пшеницы в годы исследований значительно отличались между собой. Температура воздуха в апреле 2014 г. превышала средние многолетние значения на 1,0 °C, а в июне, наоборот, была меньше на 0,3 °C; в 2016 г. в эти месяцы она превышала норму на 3,1 и 2,1 °C соответственно. Отличительной чертой мая 2014 и 2016 гг. было значительно большее (в 2,6–3,0 раза) по сравнению с нормой количество осадков. Однако в июне 2016 г. сумма осадков составила только 18 % от нормы, а в 2014 г. – 66 %. Высокие значения гидротермического коэффициента, характеризующего естественную влагообеспеченность территории [18], свидетельствуют об избыточном увлажнении в мае 2014 и 2016 гг., а его наименьшее значение (0,25) в июне 2016 г. – о значительной засухе. Таким образом, влияние обработки растений было исследовано в годы с разными условиями в период налива зерна.

Статистическая обработка результатов проведена по Б. А. Доспехову [19] с использованием программ *Microsoft Excel*.

Результаты и их обсуждение

В 2014 г. содержание суммарного хлорофилла (*a* + *b*) в листьях озимой пшеницы сорта Смуглянка в фазу колошения как в контрольном, так и в опытном варианте составляло около 12 мг/г сухого вещества, однако у сорта Подолянка в эту фазу под действием обработки растений микроэлементным комплексом данная величина увеличивалась по сравнению с контролем на 1,4 мг/г сухого вещества (табл. 1). В две последующие фазы у сортов не наблюдали существенных различий по содержанию хлорофиллов между контрольными и опытными вариантами. В фазу молочно-восковой спелости содержание хлорофиллов (*a* + *b*) в вариантах с обработкой как у сорта Смуглянка, так и у сорта Подолянка превышало соответствующие значения контроля на 4–8 %. Обработка растений микроэлементным комплексом аналогично повлияла на количество общих каротиноидов. У сорта Подолянка в фазу колошения их содержание, по сравнению с контролем, возросло на 0,26 мг/г сухого вещества, а в фазу молочно-восковой спелости превышало соответствующие контрольные значения на 7–12 %. Таким образом, в 2014 г. положительное влияние обработки проявилось на поздних фазах онтогенетического развития растений. Следовательно, обработка растений комплексом микроэлементов, хелатированных карбоновыми кислотами, способствовала продлению функционирования фотосинтетического аппарата.

В 2016 г. содержание пигментов в листьях было ниже, чем в 2014 г. (см. табл. 1 и 2). В частности, в фазы цветения и молочно-восковой спелости содержание суммарного хлорофилла (*a* + *b*) в листьях сорта Смуглянка в 2014 г. было выше, чем в 2016 г., в 1,3–1,6 раза, а каротиноидов – в 1,2–2,5 раза. Это связано с метеорологическими особенностями указанных лет: большим количеством пасмурных дней и, соответственно, меньшей интенсивностью освещения в начале летней вегетации 2014 г. и большим

количеством ясных солнечных дней в 2016 г. В таких условиях содержание суммарного хлорофилла в фазу цветения в листьях озимой пшеницы сорта Смуглянка в варианте с обработкой растений составило ($10,06 \pm 0,40$) мг/г сухого вещества листа, в контрольном – ($8,90 \pm 0,32$) мг/г, у сорта Малиновка – ($7,55 \pm 0,18$) и ($6,62 \pm 0,09$) мг/г соответственно, у сорта Астарта – ($9,62 \pm 0,44$) и ($8,08 \pm 0,26$) мг/г сухого вещества (см. табл. 2). Достоверное увеличение содержания общих каротиноидов в эту фазу, по сравнению с соответствующими контрольными вариантами, установлено для сортов Малиновка и Астарта. В фазу молочно-восковой спелости, как и в 2014 г., содержание хлорофиллов в листьях растений, обработанных микроэлементным комплексом, превышало соответствующие контрольные значения. У всех сортов в вариантах с обработкой растений комплексом карбоксилатов металлов содержание обеих форм хлорофилла и их суммы возросло на 13–19 %, каротиноидов – на 14–15 %. Таким образом, в 2016 г. также сохранялось положительное влияние обработки на содержание хлорофилла в поздних фазах онтогенетического развития растений.

Таблица 1

Влияние обработки растений комплексом хелатированных микроэлементов (КХМ) на содержание фотосинтетических пигментов, мг/г сухого вещества, в листьях озимой пшеницы в отдельные фазы репродуктивного периода 2014 г.

Table 1

The effect of foliar application of complex of chelated microelements (CCM) on the photosynthetic pigments content, mg/g of dry matter, in winter wheat leaves in some phases of the reproductive period in 2014

Сорт	Вариант	Фаза			
		Колошение	Цветение	Молочная спелость	Молочно-восковая спелость
Содержание хлорофилла <i>a</i>					
Смуглянка	Контроль	9,17 ± 0,49	10,21 ± 0,08	7,24 ± 0,33	6,82 ± 0,07
	КХМ	9,54 ± 0,28	10,58 ± 0,31	7,57 ± 0,22	7,36 ± 0,13*
Подоянка	Контроль	12,70 ± 0,59	13,14 ± 0,19	7,84 ± 0,21	6,20 ± 0,17
	КХМ	13,87 ± 0,07*	13,38 ± 0,21	7,88 ± 0,13	6,39 ± 0,09*
Содержание хлорофилла <i>b</i>					
Смуглянка	Контроль	2,75 ± 0,23	2,96 ± 0,09	2,13 ± 0,12	1,87 ± 0,03
	КХМ	2,87 ± 0,13	3,00 ± 0,14	2,16 ± 0,10	2,00 ± 0,03*
Подоянка	Контроль	3,91 ± 0,23	3,92 ± 0,07	2,26 ± 0,12	1,81 ± 0,05
	КХМ	4,13 ± 0,03	4,04 ± 0,05	2,24 ± 0,06	1,92 ± 0,04*
Содержание хлорофиллов (<i>a + b</i>)					
Смуглянка	Контроль	11,92 ± 0,68	13,16 ± 0,17	9,36 ± 0,31	8,69 ± 0,10
	КХМ	12,41 ± 0,42	13,58 ± 0,44	9,73 ± 0,44	9,36 ± 0,15*
Подоянка	Контроль	16,61 ± 0,82	17,06 ± 0,20	10,10 ± 0,34	8,01 ± 0,18
	КХМ	18,01 ± 0,09*	17,42 ± 0,23	10,12 ± 0,19	8,32 ± 0,13*
Содержание общих каротиноидов					
Смуглянка	Контроль	4,54 ± 0,31	4,93 ± 0,02	1,60 ± 0,05	1,69 ± 0,05
	КХМ	4,46 ± 0,30	4,86 ± 0,09	1,70 ± 0,03	1,90 ± 0,03*
Подоянка	Контроль	3,77 ± 0,08	3,76 ± 0,02	1,71 ± 0,08	1,43 ± 0,03
	КХМ	4,03 ± 0,02*	3,80 ± 0,04	1,70 ± 0,04	1,53 ± 0,07*

* Разница между контрольным и опытным вариантами достоверна при $P < 0,05$.

Таблица 2

Влияние обработки растений комплексом хелатированных микроэлементов (КХМ) на содержание фотосинтетических пигментов, мг/г сухого вещества, в листьях озимой пшеницы в фазы цветения и молочно-восковой спелости в 2016 г.

Table 2

The effect of foliar application of complex of chelated microelements (CCM) on the content of photosynthetic pigments, mg/g of dry matter, in winter wheat leaves at anthesis and milk-waxy ripeness in 2016

Сорт	Вариант	Фаза	
		Цветение	Молочно-восковая спелость
Содержание хлорофилла <i>a</i>			
Смуглянка	Контроль	7,01 ± 0,28	4,31 ± 0,10
	КХМ	7,89 ± 0,28*	4,53 ± 0,14
Малиновка	Контроль	5,19 ± 0,06	4,22 ± 0,06
	КХМ	5,93 ± 0,17*	4,88 ± 0,09*
Астарта	Контроль	6,37 ± 0,19	4,77 ± 0,39
	КХМ	7,59 ± 0,35*	5,41 ± 0,24*
Содержание хлорофилла <i>b</i>			
Смуглянка	Контроль	1,89 ± 0,06	1,16 ± 0,04
	КХМ	2,18 ± 0,13*	1,21 ± 0,05
Малиновка	Контроль	1,43 ± 0,03	1,14 ± 0,03
	КХМ	1,61 ± 0,01*	1,30 ± 0,04*
Астарта	Контроль	1,71 ± 0,08	1,28 ± 0,09
	КХМ	2,03 ± 0,10*	1,43 ± 0,08*
Содержание хлорофиллов (<i>a + b</i>)			
Смуглянка	Контроль	8,90 ± 0,32	5,47 ± 0,11
	КХМ	10,06 ± 0,40*	5,75 ± 0,12*
Малиновка	Контроль	6,62 ± 0,09	5,36 ± 0,09
	КХМ	7,55 ± 0,18*	6,18 ± 0,13*
Астарта	Контроль	8,08 ± 0,26	6,05 ± 0,48
	КХМ	9,62 ± 0,44*	6,84 ± 0,32*
Содержание общих каротиноидов			
Смуглянка	Контроль	1,84 ± 0,11	1,37 ± 0,03
	КХМ	1,96 ± 0,07	1,39 ± 0,06
Малиновка	Контроль	1,41 ± 0,04	1,35 ± 0,01
	КХМ	1,55 ± 0,03*	1,55 ± 0,05*
Астарта	Контроль	1,63 ± 0,05	1,46 ± 0,11
	КХМ	1,86 ± 0,11*	1,66 ± 0,09*

* Разница между контрольным и опытным вариантами достоверна при $P < 0,05$.

Определенных закономерностей по величине соотношения хлорофиллов *a* и *b* в разные годы и в отдельные фазы онтогенеза не обнаружено. Средние значения варьировали от 3,3 до 3,8 в оба года испытаний (табл. 3 и 4). Величина этого соотношения в контрольных и опытных вариантах также несущественно отличалась для всех исследованных сортов в оба года вегетации.

Таблица 3

Влияние обработки растений комплексом хелатированных микроэлементов (КХМ) на соотношение фотосинтетических пигментов в листьях озимой пшеницы в отдельные фазы репродуктивного периода 2014 г.

Table 3

The effect of foliar application of complex of chelated microelements (CCM) on the ratio of photosynthetic pigments in winter wheat leaves in some phases of the reproductive period in 2014

Сорт	Вариант	Фаза			
		Колошение	Цветение	Молочная спелость	Молочно-восковая спелость
Соотношение хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i>					
Смуглянка	Контроль	3,36 ± 0,20	3,46 ± 0,08	3,41 ± 0,06	3,66 ± 0,13
	КХМ	3,33 ± 0,06	3,53 ± 0,06	3,51 ± 0,09	3,69 ± 0,02
Подоянка	Контроль	3,25 ± 0,04	3,35 ± 0,09	3,49 ± 0,10	3,43 ± 0,08
	КХМ	3,36 ± 0,10	3,31 ± 0,05	3,52 ± 0,04	3,32 ± 0,04
Соотношение содержания хлорофиллов и каротиноидов					
Смуглянка	Контроль	4,11 ± 0,12	4,17 ± 0,08	5,86 ± 0,18	5,14 ± 0,09
	КХМ	4,37 ± 0,17	4,38 ± 0,23	5,72 ± 0,09	5,15 ± 0,10
Подоянка	Контроль	4,41 ± 0,13	4,54 ± 0,03	5,93 ± 0,08	5,63 ± 0,06
	КХМ	4,47 ± 0,01	4,58 ± 0,07	5,94 ± 0,04	5,52 ± 0,20

Таблица 4

Влияние обработки растений комплексом хелатированных микроэлементов (КХМ) на соотношение фотосинтетических пигментов в листьях озимой пшеницы в фазы цветения и молочно-восковой спелости в 2016 г.

Table 4

The effect of foliar application of complex of chelated microelements (CCM) on the ratio of photosynthetic pigments in winter wheat leaves at anthesis and milk-waxy ripeness in 2016

Сорт	Вариант	Фаза	
		Цветение	Молочно-восковая спелость
Соотношение хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i>			
Смуглянка	Контроль	3,72 ± 0,12	3,73 ± 0,13
	КХМ	3,64 ± 0,10	3,73 ± 0,07
Малиновка	Контроль	3,67 ± 0,05	3,69 ± 0,05
	КХМ	3,74 ± 0,10	3,76 ± 0,05
Астарта	Контроль	3,74 ± 0,10	3,72 ± 0,11
	КХМ	3,73 ± 0,08	3,79 ± 0,07

Окончание табл. 4
Ending table 4

Сорт	Вариант	Фаза	
		Цветение	Молочно-восковая спелость
Соотношение содержания хлорофиллов и каротиноидов			
Смуглянка	Контроль	4,84 ± 0,13	4,00 ± 0,06
	КХМ	5,13 ± 0,05*	4,14 ± 0,04*
Малиновка	Контроль	4,69 ± 0,09	3,96 ± 0,08
	КХМ	4,87 ± 0,03*	3,99 ± 0,07
Астарта	Контроль	4,94 ± 0,03	4,17 ± 0,05
	КХМ	5,18 ± 0,06*	4,12 ± 0,11

* Разница между контрольным и опытным вариантами достоверна при $P < 0,05$.

Известно, что белки светособирающих комплексов фотосистемы I в тилакоидных мембранах хлоропластов связывают в 3–4 раза больше хлорофилла *a*, чем *b*, тогда как в светособирающих комплексах фотосистемы II обе формы содержатся примерно в одинаковом количестве [20; 21]. Считают, что соотношение хлорофиллов *a* и *b* косвенно характеризует соотношение между комплексами реакционных центров фотосистем I и II и размером периферической антенны фотосистемы II [22]. Отсутствие существенных различий между опытными и контрольными вариантами по величине соотношения хлорофиллов *a* и *b* свидетельствует о том, что обработка растений комплексом хелатированных микроэлементов не повлияла на стехиометрию между комплексами реакционных центров фотосистем и светособирающими комплексами фотосистемы II.

В 2014 г. не наблюдали существенного влияния обработок на соотношение содержания хлорофиллов (*a* + *b*) и каротиноидов (см. табл. 3), тогда как в 2016 г. указанная величина увеличивалась на 4–6 % в фазу колошения у всех сортов и в фазу молочно-восковой спелости у сорта Смуглянка (см. табл. 4). Это может быть обусловлено тем, что под влиянием обработки растений микроэлементами не увеличивалось содержание каротиноидов, которое, как считают, свидетельствует о неблагоприятных условиях [12; 13].

Таким образом, установлено, что обработка растений озимой пшеницы комплексом микроэлементов, хелатированных лимонной кислотой, способствовала продлению функционирования фотосинтетического аппарата. Об этом свидетельствует более высокое содержание суммарного хлорофилла на поздних этапах онтогенеза и увеличение соотношения содержания хлорофиллов (*a* + *b*) и каротиноидов. В то же время обработка не влияла на стехиометрию между комплексами реакционных центров фотосистем и светособирающими комплексами фотосистемы II.

Эффективность применения низких доз микроэлементов подтверждается в последние годы и многочисленными литературными источниками. Это связано с развитием нанотехнологий на современном этапе [23]. Так, выявлено положительное влияние внескорневой обработки растений нанохелатами цинка, железа и диоксида титана на урожай пшеницы [24] и ячменя [25]. В ряде работ установлено положительное воздействие нанокомплексов на пигментные показатели. В частности, показано увеличение содержания хлорофилла в листьях растений томатов под действием диоксида титана [26]. Также установлен рост содержания железа в листьях проростков кукурузы, выращенных на растворе с добавлением наночастиц оксида железа [27]. Имеются свидетельства высокой эффективности применения нанохелатов цинка и меди при стрессовых условиях, и выявлена сортоспецифичность их действия [28]. В то же время показано и негативное влияние отдельных наночастиц на фотосинтетические показатели. Так, применение наночастиц серебра, наоборот, уменьшало содержание хлорофилла в листьях овса [29] и гороха [30].

Основываясь на представленных данных, можно предположить, что низкие дозы применяемых микроэлементов могут не столько улучшать питание растений, сколько активировать их регуляторные механизмы. Базой для такого предположения служат работы многих исследователей. В частности, по данным М. Кобаяши и др. (М. Kobayashi et al.) [31], дефицит бора влиял на уровень экспрессии генов, связанных с окислительным стрессом. Авторы предполагают, что бор может действовать как сигнальная молекула и играть регуляторную роль благодаря более быстрой передаче сигнала от стенки клетки

в цитоплазму, которая может быть вовлечена в индукцию гена. Есть также свидетельства значительных различий экспрессии генов арабидопсиса при дефиците магния. Эти гены связаны с циркадным ритмом, синтезом этилена, фотозащитными системами фотосинтетического аппарата и процессами катаболизма хлорофилла. Поэтому действие магния может быть обусловлено активацией нескольких регуляторных механизмов. В пользу гипотезы о регуляторной роли микроэлементов (в частности, цинка) также свидетельствуют данные о повышении относительного уровня экспрессии двух антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутазы и пероксидазы), четырех генов аскорбат-глутатионового цикла и двух генов, контролирующих синтез флавоноидов в обработанных цинком растениях в условиях засухи, по сравнению с контролем [32]. То есть в стрессовых условиях обработка растений цинком влияла на регуляцию нескольких антиоксидантных защитных систем на уровне транскрипции.

По данным наших предыдущих исследований, опрыскивание растений микроэлементным комплексом «Аватар-1» повышало активность антиоксидантных ферментов и урожайность озимой пшеницы. В отдельные фазы репродуктивного периода активность супероксиддисмутазы и аскорбат-пероксидазы флагового листка растений, обработанных микроэлементным комплексом, хелатированных лимонной и янтарной кислотами, увеличивалась на 24–60 % [33]. Урожайность сортов озимой пшеницы в вариантах с обработкой превышала соответствующие значения контрольных вариантов на 9–10 % в 2014 г. и на 7–9 % в 2016 г. [34].

Таким образом, положительное влияние обработки растений микроэлементным комплексом «Аватар-1» с невысокой концентрацией металлов-микроэлементов на пигментный комплекс, активность антиоксидантных ферментов, зерновую продуктивность различных сортов озимой пшеницы показывает, что действие этого комплекса связано с активацией регуляторных механизмов.

Заключение

Установлено, что обработка растений микроэлементным комплексом способствовала увеличению содержания фотосинтетических пигментов на поздних этапах онтогенеза при разных погодных условиях весенне-летней вегетации. Не выявлено влияния обработки на стехиометрию между комплексами реакционных центров фотосистем и светособирающими комплексами фотосистемы II. Активация регуляторных механизмов у растений озимой пшеницы под действием комплекса «Аватар-1» связана с наличием в его составе ряда важных микроэлементов, регуляторная роль которых уже установлена.

Библиографические ссылки

1. Marschner P. *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. 3rd ed. London: Academic Press; 2011.
2. Kumar A, Sebastian A, Prasad MNV, Malec P, Strzalka K. Functional tuning of photosynthetic pigments in response to trace elements. In: Golovko TK, Gruszecki WI, Prasad MNV, Strzalka K (eds.) *Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology*. Syktyvkar: Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 2014. p.356–381.
3. Zhang F, Chen J. A paradigm of nutrient management for fertilizer industry and global society. In: *XVII International Plant Nutrition Colloquium, 21–24 August 2017, Copenhagen, Denmark*. Copenhagen: University of Copenhagen faculty of science; 2017. p.79–80.
4. Verbruggen N, Hermans Ch. Physiological and molecular responses to magnesium nutritional imbalance in plants. *Plant and Soil*. 2013;368(1–2):87–99. DOI: 10.1007/s11104-013-1589-0.
5. Косінов МВ, Каплуненко ВГ. Спосіб отримання карбоксилатів металів. Нанотехнологія отримання карбоксилатів металів: пат. України на корисну модель № 38391; опубл. 12.01.2009. Бюл. № 1/2009.
6. Lichtenthaler HK. Chlorophyll and carotenoids: Pigments of photosynthetic membranes. *Methods in enzymology*. 1987;148: 350–382. DOI: 10.1016/0076-6879(87)48036-1.
7. Бухов НГ, Бондарь ВВ, Дроздова ИС. Действие низкоинтенсивного синего и красного света на содержание хлорофиллов *a* и *b* и световые кривые фотосинтеза у листьев ячменя. *Физиология растений*. 1998;45(4):507–512.
8. Golovko T, Tabalenkova G. Pigments and productivity of the crop plants. In: Golovko TK, Gruszecki WI, Prasad MNV, Strzalka KJ (eds.) *Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology*. Syktyvkar: Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 2014. p.207–220.
9. Sun T, Yuan H, Cao H, Yazdani M, Tadmor Y, Li L. Carotenoid Metabolism in Plants: The Role of Plastids. *Molecular Plant*. 2018;11(1):58–74. DOI: 10.1016/j.molp.2017.09.010.
10. Тютерева ЕВ, Войцеховская ОВ. Реакции лишнего хлорофилла *b* мутанта ячменя chlorine 3613 на пролонгированное снижение освещенности. 1. Динамика содержания хлорофиллов, рост и продуктивность. *Физиология растений*. 2011; 58(1):3–11.
11. Dymova O, Fiedor L. Chlorophylls and their role in photosynthesis. In: Golovko T K, Gruszecki WI, Prasad MNV, Strzalka KJ (eds.) *Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology*. Syktyvkar: Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 2014. p.140–160.
12. Peter GF, Thornber GP. Biochemical composition and organization of higher plant photosystem 2 light-harvesting pigment proteins. *Journal of Biological Chemistry*. 1991;266(25):16745–16754. PMID: 1885603.
13. Vermaas W. Molecular-biological approaches to analyze photosystem 2 structure and function. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1993;44:457–481. DOI: 10.1146/annurev.pp.44.060193.002325.

14. Reynolds MP, Rajaram S, Sayre KD. Physiological and genetic changes of irrigated wheat in the post-green revolution period and approaches for meeting projected global demand. *Crop Science*. 1999;39(6):1611–1621. DOI: 10.2135/cropsci1999.3961611x.
15. Моргун ВВ, Санін ЄВ, Швартау ВВ, Омеляненко ОА. *Клуб 100 центнерів. Сорти та технології вирощування високих урожаїв озимої пшениці*. Київ: Логос; 2011.
16. Куперман ФМ. *Морфофизиология растений*. Москва: Высшая школа; 1977.
17. Wellburn AP. The spectral determination of chlorophyll *a* and *b*, as well as carotenoids using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*. 1994;144(3):307–313. DOI: 10.1016/S0176-1617(11)81192-2.
18. Селянинов ГТ. Происхождение и динамика засух. В: *Засухи в СССР. Их происхождение, повторяемость и влияние на урожай*. Ленинград: Гидрометеиздат; 1958.
19. Доспехов Б. А. *Методика полевого опыта*. Москва: Колос; 1973.
20. Melis A. Dynamics of photosynthetic membrane composition. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1991;1058(2):87–106. DOI: 10.1016/S0005-2728(05)80225-7.
21. Biswal AK, Pattanayak GK, Pandey SS, Leelavathi S, Reddy VS, Govindjee, et al. Light intensity-dependent modulation of chlorophyll *b* biosynthesis and photosynthesis by overexpression of chlorophyllide *a* oxygenase in tobacco. *Plant Physiology*. 2012; 159(1):433–449. DOI: 10.1104/pp.112.195859.
22. Eggink LL, Park H, Hooper JK. The role of chlorophyll *b* in photosynthesis: Hypothesis. *BMC Plant Biology*. 2001;1:450–465. DOI: 10.1186/1471-2229-1-2.
23. Indira TK, Lakshmi PK. Magnetic nanoparticles – a review. *Internatinal Journal of Pharmaceutical Sciences and Nanotechnology*. 2010;3(3):1035–1042.
24. Habib M. Effect of foliar application of Zn and Fe on wheat yield and quality. *Journal of Biotechnology*. 2009;8(24):6795–6798. DOI: 10.4314/ajb.v8i24.68671.
25. Janmohammadi M, Sabaghnia N, Dashti Sh, Nouraein M. Investigation of foliar application of nano-micronutrient fertilizers and a nano-titanium dioxide on some traits of barley. *Biologija*. 2016;62(2):148–156. DOI: 10.6001/biologija.v62i2.3340.
26. Raliya R, Nair R, Chavalmane S, Wang WN, Biswas P. Mechanistic evaluation of translocation and physiological impact of titanium dioxide and zinc oxide nanoparticles on the tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plant. *Metallomics*. 2015;7(12):1584–1594. DOI: 10.1039/C5MT00168D.
27. Pariona N, Martinez AI, Hdz-García HM, Cruz LA, Hernandez-Valdesa A. Effect of hematite and ferrihydrite nanoparticles on germination and grown of maize seedlings. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2017;24(7):1547–1554. DOI: 10.1016/j.sjbs.2016.06.004.
28. Taran N, Storozhenko V, Svetlova N, Batsmanova L, Shvartau V, Kovalenko M. Effect of Zinc and Copper Nanoparticles on Drought Resistance of Wheat Seedlings. *Nanoscale Research Letters*. 2017;12:60. DOI: 10.1186/s11671-017-1839-9.
29. Mirzajani F, Askari H, Hamzelou S, Farzaneh M, Ghassempour A. Effect of silver nanoparticles on *Oryza sativa* L. and its rhizosphere bacteria. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2013;88:48–54. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2012.10.018.
30. Tripathi DK, Singh VP, Prasad SM, Chauhan DK, Dubey NK. Silicon nanoparticles (SiNp) alleviate chromium (VI) phytotoxicity in *Pisum sativum* (L.) seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2015;96:189–198. DOI: 10.1016/j.plaphy.2015.07.026.
31. Kobayashi M, Mutoh T, Matoh T. Boron nutrition of cultured tobacco BY-2 cells. IV. Genes induced under low boron supply. *Journal of Experimental Botany*. 2004;55(401):1441–1443. DOI: 10.1093/jxb/erh142.
32. Ma D, Sun D, Wang Ch, Ding H, Qin H, Hou J, et al. Physiological responses and yield of wheat plants in Zinc-mediated alleviation of drought stress. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:860. DOI: 10.3389/fpls.2017.00860.
33. Соколовська-Сергієнко ОГ, Прядкіна ГО, Капітанська ОС. Активність фотосинтетичного апарату та продуктивність озимої пшениці за обробки хелатованим мікродобривом і стимулятором росту. *Физиология растений и генетика*. 2015;47(4): 321–329.
34. Капітанська ОС, Прядкіна ГО, Стасик ОО. Вплив обробки рослин комплексом карбоксилатів мікроелементів на фотосинтетичні показники та врожай озимої пшениці. *Физиология растений и генетика*. 2017;48(3):248–255.

References

1. Marschner P. *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. 3rd ed. London: Academic Press; 2011.
2. Kumar A, Sebastian A, Prasad MNV, Malec P, Strzalka K. Functional tuning of photosynthetic pigments in response to trace elements. In: Golovko TK, Gruszecki WI, Prasad MNV, Strzalka K (eds.) *Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology*. Syktyvkar: Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 2014. p.356–381.
3. Zhang F, Chen J. A paradigm of nutrient management for fertilizer industry and global society. In: *XVII International Plant Nutrition Colloquium, 21–24 August 2017, Copenhagen, Denmark*. Copenhagen: University of Copenhagen faculty of science; 2017. p.79–80.
4. Verbruggen N, Hermans Ch. Physiological and molecular responses to magnesium nutritional imbalance in plants. *Plant and Soil*. 2013;368(1–2):87–99. DOI: 10.1007/s11104-013-1589-0.
5. Kosinov MV, Kaplunenko VG. Method for obtaining metal carboxylates. Nanotechnology for the production of metal carboxylates: Patent of Ukraine for Utility Model No. 38391; published 12.01.2009. Bulletin No. 1/2009 (in Ukrainian).
6. Lichtenthaler HK. Chlorophyll and carotenoids: Pigments of photosynthetic membranes. *Methods in enzymology*. 1987;148: 350–382. DOI: 10.1016/0076-6879(87)48036-1.
7. Bukhov NG, Bondar' VV, Drozdova IS. Deistvie nizkointensivnogo sinego i krasnogo sveta na sodержanie khlorofillov *a* i *b* i svetovye krivye fotosinteza u list'ev yachmenya [The effect of low-intensity blue and red light on the content of chlorophylls *a* and *b* and the light curves of photosynthesis in barley leaves]. *Fiziologiya rastenii*. 1998;45(4):507–512 (in Russ.).
8. Golovko T, Tabalenkova G. Pigments and productivity of the crop plants. In: Golovko TK, Gruszecki WI, Prasad MNV, Strzalka KJ (eds.) *Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology*. Syktyvkar: Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 2014. p.207–220.
9. Sun T, Yuan H, Cao H, Yazdani M, Tadmor Y, Li L. Carotenoid Metabolism in Plants: The Role of Plastids. *Molecular Plant*. 2018;11(1):58–74. DOI: 10.1016/j.molp.2017.09.010.

10. Tyutereva EV, Voitsekhovskaja OV. Responses of chlorophyll *b*-Free chlorina 3613 barley mutant to a prolonged decrease in illuminance. 1. Dynamics of chlorophyll content, growth, and productivity. *Fiziologiya rastenii*. 2011;58(1):3–11 (in Russ.).
11. Dymova O, Fiedor L. Chlorophylls and their role in photosynthesis. In: Golovko TK, Gruszecki WI, Prasad MNV, Strzalka KJ (eds.) *Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology*. Syktyvkar: Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 2014. p.140–160.
12. Peter GF, Thornber GP. Biochemical composition and organization of higher plant photosystem 2 light-harvesting pigment proteins. *Journal of Biological Chemistry*. 1991;266(25):16745–16754. PMID: 1885603.
13. Vermaas W. Molecular-biological approaches to analyze photosystem 2 structure and function. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1993;44:457–481. DOI: 10.1146/annurev.pp.44.060193.002325.
14. Reynolds MP, Rajaram S, Sayre KD. Physiological and genetic changes of irrigated wheat in the post-green revolution period and approaches for meeting projected global demand. *Crop Science*. 1999;39(6):1611–1621. DOI: 10.2135/cropsci1999.3961611x.
15. Morgun VV, Sanin EV, Shvartau VV, Omeljanenko OA. Klub 100 centneriv. *Sorty ta tehnologii' vyroshhuvannya vysokoh urozhai'v ozymoi' pshenyci* [Club 100 centners. Varieties and technologies of growing high winter wheat crops]. Kiev: Logos; 2011 (in Ukrainian).
16. Kuperman FM. *Morfofiziologiya rastenii* [Plant morphophysiology]. Moscow: Vysshaya shkola; 1977 (in Russ.).
17. Wellburn AP. The spectral determination of chlorophyll *a* and *b*, as well as carotenoids using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*. 1994;144(3):307–313. DOI: 10.1016/S0176-1617(11)81192-2.
18. Selyaninov GT. Proiskhozhdenie i dinamika zasukh [The origin and dynamics of droughts]. In: Rudenko AI (eds.) *Zasukhi v SSSR. Ikh proiskhozhdenie, povtoryaemost' i vliyanie na urozhai*. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1958 (in Russ.).
19. Dospekhov BA. *Metodika polevogo opyta* [Methodology of field experience]. Moscow: Kolos; 1973 (in Russ.).
20. Melis A. Dynamics of photosynthetic membrane composition. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1991;1058(2):87–106. DOI: 10.1016/s0005-2728(05)80225-7.
21. Biswal AK, Pattanayak GK, Pandey SS, Leelavathi S, Reddy VS, Govindjee, et al. Light intensity-dependent modulation of chlorophyll *b* biosynthesis and photosynthesis by overexpression of chlorophyllide *a* oxygenase in tobacco. *Plant Physiology*. 2012; 159(1):433–449. DOI: 10.1104/pp.112.195859.
22. Eggink LL, Park H, Hooper JK. The role of chlorophyll *b* in photosynthesis: Hypothesis. *BMC Plant Biology*. 2001;1: 450–465. DOI: 10.1186/1471-2229-1-2.
23. Indira TK, Lakshmi PK. Magnetic nanoparticles – a review. *Internatinal Journal of Pharmaceutical Sciences and Nanotechnology*. 2010;3(3):1035–1042.
24. Habib M. Effect of foliar application of Zn and Fe on wheat yield and quality. *Journal of Biotechnology*. 2009;8(24):6795–6798. DOI: 10.4314/ajb.v8i24.68671.
25. Janmohammadi M, Sabaghnia N, Dashti Sh, Nouraein M. Investigation of foliar application of nano-micronutrient fertilizers and a nano-titanium dioxide on some traits of barley. *Biologija*. 2016;62(2):148–156. DOI: 10.6001/biologija.v62i2.3340.
26. Raliya R, Nair R, Chavalmane S, Wang WN, Biswas P. Mechanistic evaluation of translocation and physiological impact of titanium dioxide and zinc oxide nanoparticles on the tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plant. *Metallomics*. 2015;7(12):1584–1594. DOI: 10.1039/C5MT00168D.
27. Pariona N, Martinez AI, Hdz-García HM, Cruz LA, Hernandez-Valdesa A. Effect of hematite and ferrihydrite nanoparticles on germination and grown of maize seedlings. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2017;24(7):1547–1554. DOI: 10.1016/j.sjbs.2016.06.004.
28. Taran N, Storozhenko V, Svetlova N, Batsmanova L, Shvartau V, Kovalenko M. Effect of Zinc and Copper Nanoparticles on Drought Resistance of Wheat Seedlings. *Nanoscale Research Letters*. 2017;12:60. DOI: 10.1186/s11671-017-1839-9.
29. Mirzajani F, Askari H, Hamzelou S, Farzaneh M, Ghassempour A. Effect of silver nanoparticles on *Oryza sativa* L. and its rhizosphere bacteria. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2013;88:48–54. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2012.10.018.
30. Tripathi DK, Singh VP, Prasad SM, Chauhan DK, Dubey NK. Silicon nanoparticles (SiNp) alleviate chromium (VI) phytotoxicity in *Pisum sativum* (L.) seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2015;96:189–198. DOI: 10.1016/j.plaphy.2015.07.026.
31. Kobayashi M, Mutoh T, Matoh T. Boron nutrition of cultured tobacco BY-2 cells. IV. Genes induced under low boron supply. *Journal of Experimental Botany*. 2004;55(401):1441–1443. DOI: 10.1093/jxb/erh142.
32. Ma D, Sun D, Wang Ch, Ding H, Qin H, Hou J, et al. Physiological responses and yield of wheat plants in Zinc-mediated alleviation of drought stress. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:860. DOI: 10.3389/fpls.2017.00860.
33. Sokolov's'ka-Sergienko OG, Pryadkina GO, Kapitans'ka OS. Aktyvnist' fotosyntetichnogo aparatu ta produktyvnist' ozymoi' pshenyci za obrobky helatovanym mikrodbryvom i stymuljatorom rostu [The activity of the photosynthetic apparatus and the productivity of winter wheat for treatment with chelated micronutrient fertilizer and growth stimulator]. *Fiziologiya rastenii i genetika*. 2015; 47(4):321–329 (in Ukrainian).
34. Kapitans'ka OS, Pryadkina GO, Stasik OO. Vplyv obrobky roslyn kompleksom karboksylativ mikroelementiv na fotosyntetichni pokaznyky ta vrozhaj ozymoi' pshenyci [Influence of plant treatment with carboxylate complex of trace elements on photosynthetic indices and winter wheat harvest]. *Fiziologiya rastenii i genetika*. 2017;48(3):248–255 (in Ukrainian).

Статья поступила в редколлегию 14.05.2018.
Received by editorial board 14.05.2018.