

ПРИМЕНЕНИЕ ХЛОРОФИЛЛ-ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ДЛЯ ДИАГНОСТИКИ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ РАСТЕНИЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ СОЗДАНИИ РИЗОСФЕРНОЙ АЗОТФИКСИРУЮЩЕЙ АССОЦИАЦИИ

Н. Н. Шулико, О. А. Юсова, А. А. Киселёва, Е. В. Кубасова, Е. В. Тукмачева, В. С. Юсов  
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Омский аграрный научный центр»,  
644012, г. Омск, пр. Королева, д. 26,  
E-mail: shuliko@anc55.ru

Поступила в редакцию 02.07.2024, принята к печати 02.09.2024

Фотосинтез является основным функциональным процессом растений, позволяющим осуществлять его питание, а также накопление пластических веществ, участвующих в дальнейшем в формировании компонентов урожайности и качества растения. Для эффективного управления данными процессами необходимо их тщательное изучение. Для определения параметров функционирования растений измеряются характеристики флуоресценции хлорофилла. Данная методика позволяет регистрировать значения на уровне неотделенного листа целого растения и проследивать восстановление акцепторов электронов в фотосинтетическом пути на определенных этапах фотосинтеза в режиме реального времени. В статье представлены результаты исследования влияния бактериальных препаратов на рост, развитие и формирование продуктивности сортов яровой пшеницы путем измерения характеристик флуоресценции хлорофилла. Исследование проводилось в рамках полевых опытов на сортах яровой мягкой пшеницы Омская 42, Омская 44, Тарская 12 и сорте яровой твердой пшеницы Омский коралл. Предпосевная бактериализация семян осуществлялась инокулянтом diaзотрофных бактерий рода *Arthrobacter mysorens* 7 и инокулянтом бактерий фунгицидно-стимулирующего действия рода *Flavobacterium sp.* L-30. Отбор проб ризосферы и флуориметрия растений проводились в следующие фазы: кушение (июнь), колошение (июль), налив зерна (август). Флуориметрический анализ показал наличие реакции растений на предпосевную обработку семян в течение всего периода вегетации. Все исследуемые сорта характеризовались значительной сортовой спецификой по вегетационным индексам. Общими для всех сортов являются индексы выхода флуоресценции (Fm, Ft, Fo) и эффективный фотохимический квантовый выход  $\Phi$  (II). Активность процесса ассоциативной азотфиксации в ризосфере зерновых существенно изменялась в зависимости от применения биопрепаратов и фазы роста. В процессе выращивания зерновых культур на протяжении вегетационного периода при внесении бактерий *Flavobacterium sp.* и *Arthrobacter mysorens* 7 установлено усиление азотфиксирующей активности в ризосфере и активная приживаемость интродуцированных бактерий. Наиболее высокий уровень азотфиксирующей активности отмечен в ризосфере мягкой пшеницы сорта Омская 42 и твердой пшеницы сорта Омский коралл, он составлял 150,7–322,0 и 140,0–393,0 нМ  $C_2H_2$  100 г<sup>-1</sup> почвы при интродукции бактерий рода *Arthrobacter mysorens* 7, а также 149,0–281,0 и 86,2–554,5 нМ  $C_2H_2$  100 г<sup>-1</sup> почвы при внесении *Flavobacterium sp.* соответственно. Параллельно наблюдался рост количества КОЕ интродуцированных бактерий, в результате чего активизировался процесс азотфиксации. У сорта яровой мягкой пшеницы Омская 42 зафиксирована повышенная урожайность в результате инокуляции семян Мизорином (+0,41 т га<sup>-1</sup> к контролю) и Флавобактерином (на 0,64 т га<sup>-1</sup>), однако характер взаимодействия с ними растений данного сорта различен. Отмечены повышенные значения индексов текущего выхода флуоресценции в свете (Ft) и максимального фотохимического квантового выхода нефотохимического тушения в темноте ( $Y(NO)$ ): +32,1...76,9% к контролю при использовании Мизорина; при применении Флавобактерина максимальный фотохимический квантовый выход нефотохимического тушения на свету ( $Y(NPQ)$ ) в 3,5 раза превышал контроль. Сортовая специфика подтверждается внутрисортными отрицательными корреляционными связями, уникальными для каждого сорта.

**Ключевые слова:** пшеница, флуоресценция хлорофилла, газохроматографический анализ, ризосферные бактерии, ассоциативная азотфиксация, урожайность.

## CHLOROPHYLL FLUORESCENCE: APPLICATION FOR DIAGNOSTICS OF FUNCTIONAL STATE OF SPRING WHEAT PLANTS WHILE CREATING RHIZOSPHERIC NITROGEN-FIXING ASSOCIATION

N. N. Shuliko, O. A. Yusova, A. A. Kiseleva, E. V. Kubasova, E. V. Tukmacheva, V. S. Yusov

*Federal State Budgetary Scientific Institution «Omsk Agrarian Scientific Center»*

*26, Koroleva pr., Omsk, 644012*

*E-mail: shuliko@anc55.ru*

Photosynthesis is the main functional process of plants, which allows for its nutrition, as well as accumulation of plastic substances involved in the further formation of the crop yield and plant quality. For effective management of these processes, their careful study is necessary. To determine the parameters of plant functioning, the characteristics of chlorophyll fluorescence were measured. This technique allows readings at the level of an unseparated leaf of a whole plant and shows the restoration of electron acceptors in the photosynthetic pathway at certain stages of photosynthesis in real time. This paper presents the results of a study of the bacterial preparations effect on the growth, development and formation of productivity of spring wheat varieties by measuring the characteristics of chlorophyll fluorescence. The work was performed in field experiments on the varieties of spring soft wheat Omsk 42, Omsk 44, Tarskaya 12 and the variety of spring durum wheat Omsk coral. Pre-sowing bacterization of seeds was carried out with an inoculant of diazotrophic bacteria of the genus *Arthrobacter mysorens* 7 and an inoculant of fungicidal-stimulating bacteria of the genus *Flavobacterium* sp. L-30. Rhizosphere sampling and plant fluorimetry were carried out in tillering (June), earing (July) and grain filling (August) stages of plant development. Fluorimetric analysis showed the presence of a plant reaction to pre-sowing seed treatment during the entire growing season. All the studied varieties were characterized by significant varietal specificity in terms of vegetation indices. The fluorescence yield indices (Fm, Ft, Fo) and the effective photochemical quantum yield Y(II) were common for all varieties. The activity of the associative nitrogen fixation process in the rhizosphere of the cereals varied significantly depending on the use of biological products and the growth phase. In the process of crop growing an increase in nitrogen-fixing activity in the rhizosphere and active survival of introduced bacteria were found with the introduction of *Flavobacterium* sp bacteria and *Arthrobacter mysorens* 7. The highest level of nitrogen-fixing activity was characteristic for the rhizosphere of the soft wheat variety Omsk 42 and durum wheat Omsk coral, amounting to 150.7–322.0 and 140.0–393.0 nM C<sub>2</sub>H<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> soil, respectively, with the introduction of bacteria of the genus *Arthrobacter mysorens* 7 and to 149.0–281.0 and 86.2–554.5 nM C<sub>2</sub>H<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> soil, respectively, with the introduction of *Flavobacterium* sp. In parallel, an increase in the number of CFU introduced bacteria was observed, as a result of which the nitrogen fixation process was activated. The spring soft wheat of Omsk 42 variety had the increased yield from inoculation of the seeds with Mizorin (+0.41 t ha<sup>-1</sup> to control) and Flavobacterin by 0.64 t ha<sup>-1</sup>, however, the nature of interaction of plants of this variety with these components was different. Thus, increased values of the indices of the current fluorescence yield in the light (Ft) and the maximum photochemical quantum yield of non-photochemical quenching in the dark (Y(NO)) were noted. When Mizorin was used it was +32.1...76.9% to the control and when Flavobacterin was used the maximum photochemical quantum yield of non-photochemical quenching in the light (Y(NPQ)) was 3.5 times higher than the control. Varietal specificity was confirmed by intra-varietal negative correlations, unique for each variety.

**Key words:** wheat, chlorophyll fluorescence, gas chromatographic analysis, rhizospheric bacteria, associative nitrogen fixation, yield.

### ВВЕДЕНИЕ

Фотосинтетические процессы растения оказывают прямое влияние на метаболизм растений и неразрывно связаны с формированием урожайности. Поэтому весьма актуальным является направление изучения особенностей протекания данных процессов и способов их регулирования (Амелин и др., 2020). Многие авторы отмечают высокую трудоемкость изучения морфологических признаков растений при помощи традиционных методов (Городов и др., 2020). В настоящее время существует множество методов, с помощью которых возможно оценить влияние окружающих условий на рост и развитие растений (Смашевский, 2014; Вертебный и др., 2019). Среди них особое место занимают подходы, основанные на определении состояния и функциональной активности клеточных мембран и фотосинтетического аппарата растений. Оценка степени повреждения клеточных

мембран кондуктометрическим методом – один из наиболее эффективных и быстрых способов. При действии неблагоприятного фактора повышается транспирация электролитов из тканей, что свидетельствует о нарушении избирательной проницаемости клеточных мембран – это, в свою очередь, может быть связано с нарушением их структуры или состояния их липидного комплекса (Лукаткин, 2002). Для того, чтобы быстро и неинвазивно определить параметры функционирования растений, можно осуществить измерение характеристик флуоресценции хлорофилла на РАМ-флуориметре (Бишарова, 2019). Данная методика позволяет регистрировать значения на уровне неотделенного листа целого растения (Лукаткин, Тютяев, 2017) и проследивать восстановление акцепторов электронов в фотосинтетическом пути (Kautsky et al, 1960).

Одним из средств измерения флуоресценции является импульсный портативный флуориметр MINI-RAM-II – это высокочувствительное устройство, позволяющее измерить эффективность фотосинтеза путем вычисления и отображения параметров анализа импульсного насыщения. Анализ флуоресценции хлорофилла позволяет сделать выводы о состоянии растения и его устойчивости к различным стрессовым факторам в течение периода вегетации по параметрам хлорофилл-флуоресценции.

Комплексная оценка влияния биологически активных веществ на рост и развитие растений может создать основу для регулирования процессов формирования продуктивности и повышения качества зерновых (Авезов и др., 2020).

Растения поглощают доступный азот из почвы через корни в виде аммония и нитратов (Минеев и др., 1992; Emerich et al, 2009). Фактором, определяющим эффективность азотфиксации, является применение биологических препаратов, созданных на основе активных штаммов микроорганизмов, обладающих повышенной способностью к ассоциации с культурными растениями и отличающихся интенсивной азотфиксацией (Тихонович и др., 2016; Тихонович и др., 2011; Умаров и др., 2007; Божко и др., 2019; Шулико и др., 2021). Микробная азотфиксация играет ключевую роль в балансе азота в биосфере и по своей значимости для живой природы сравнима только с другим глобальным процессом – фотосинтезом (Умаров и др., 2009). Активизация азотфиксации может происходить как при бактериализации семян, так при синтезе физиологически активных веществ (Злотников, 1998). Интенсивность стимулирования культур, особенно зерновых, включая перенос фиксированного азота от бактерий к растению, зависит от эффективного взаимодействия генотипа растения, вида бактерий и типа почв (Алметов и др., 2001; Алферов и др., 2018; Souza et al, 2014).

Азотфиксирующие бактерии развиваются внутри растения, успешно колонизируют корни, стебли и листья, в результате чего усиливается рост растений, увеличивается урожайность и т. д. В этом отношении разнообразие азотфиксирующей флоры небобовых растений открывает перспективы для разработки экологически чистой альтернативы азотным удобрениям (Bhattacharjee et al, 2008). Внесение в почву (с семенами) активных штаммов ризосферных микроорганизмов в большинстве случаев обеспечивает существенный рост интенсивности связывания атмосферного азота в злаковых агроценозах (Шотт, 2007). Интродукция ризосферных бактерий *Arthrobacter mysorens* 7 и *Flavobacterium sp.* стимулирует рост растений благодаря подавлению фитопатогенных микроорганизмов, увеличению доступности в почве и поглощения растениями питательных элементов, а также активизирует микробиологическую азотфиксацию в ризосфере (Шабаев, 2006; Glick et al, 2007).

Вопросы эффективности внесения данных бактерий в ризосферу зерновых, их воздействия на рост и развитие растений, активность процесса ассоциативной азотфиксации, приживаемость, а также

урожайность возделываемых растений в условиях Западной Сибири изучены недостаточно.

В связи с этим цель исследований заключалась в анализе влияния бактериальных препаратов комплексного действия на рост, развитие (по параметрам хлорофилл-флуоресценции) растений и формирование продуктивности сортов яровой пшеницы в условиях Западной Сибири путем измерения характеристик флуоресценции хлорофилла.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Опытный участок расположен в южной лесостепной зоне (Омская область, Омский район, 55.04192 с. ш., 73.46504 в. д.). Территория относится к Приомской равнине, являющейся составной частью Барабинской неогеновой равнины. Исследовано влияние биопрепаратов Мизорин и Флавобактерин (производство ВНИСХМ, г. Санкт-Петербург, Пушкин) на интенсивность роста и развития растений пшеницы в зависимости от активности процесса азотфиксации в ризосфере. Испытания проводились на сортах яровой мягкой пшеницы селекции Омского АНЦ Омская 42, Тарская 12, Омская 44 и твердой пшенице сорта Омский коралл. Выбор сортов обусловлен различными морфологическими и производственными характеристиками, группами спелости, а также генотипическими особенностями.

**Омская 42.** Сорт включен в Госреестр РФ по Западно-Сибирскому (10) региону в 2019 г. Высота растений – 98 см. Масса 1000 зерен – 39,5 т га<sup>-1</sup>. Устойчивость к полеганию высокая (5,0 баллов против 4,7 у стандарта). Максимальная урожайность составляет 5,55 т га<sup>-1</sup>, средняя – 3,72 т га<sup>-1</sup>. Данный сорт включен в список сильных пшениц.

**Омская 44.** Сорт включен в Госреестр РФ с 2021 г. и допущен к использованию в Западно-Сибирском (10) и Восточно-Сибирском (11) регионах. Высота растений – 115 (110–117) см. Масса 1000 зерен – 35,3 (32,2–37,9) г. Максимальная урожайность составляет 4,09 т га<sup>-1</sup>, средняя – 3,11 т га<sup>-1</sup>. Данный сорт относится к сильным пшеницам.

**Сорт Тарская 12.** Сорт включен в Госреестр РФ с 2020 г. и допущен к использованию в Западно-Сибирском (10) регионе РФ. Высота растений – 91 см. Масса 1000 зерен – 32,9 г. Сорт среднеранний, созревает за 84 сут. Максимальная урожайность составляет 4,00 т га<sup>-1</sup>, средняя – 3,39 т га<sup>-1</sup>. Сорт характеризуется повышенным качеством зерна (одним из преимуществ является стабильно высокое содержание белка и клейковины в зерне – в среднем на 1,95% и 3,6% соответственно выше, чем у сравниваемого стандартного сорта).

**Омский коралл.** Сорт включен в Государственный реестр селекционных достижений РФ по Западно-Сибирскому (10) региону с 2021 г. Высота растений – 103,2 м. Масса 1000 зерен – 43,0 г. Максимальная урожайность – 6,20 т га<sup>-1</sup>, средняя урожайность составляет 3,87 т га<sup>-1</sup>.

Для инокуляции семян использовались препараты комплексного действия, изготовленные во Всероссийском НИИ сельскохозяйственной микробиологии (ФГБНУ ВНИИСХМ, г. Санкт-Петербург, Пушкин): Мизорин (*Arthrobacter mysorens*)

и Флавобактерин (*Flavobacterium sp.* L-30). Инокуляция семян всех сортов проводилась в день посева. Мизорин (*Arthrobacter mysorens* 7) – бактериальный препарат для повышения урожайности и улучшения качества продукции. Норма внесения – 0,3 т га<sup>-1</sup> на норму семян (1,5 кг на 1 т семян). Флавобактерин (*Flavobacterium sp.* L-30) – биопестицид на основе высокоэффективного штамма ассоциативных азотфиксаторов, выращенных на торфяном субстрате, препарат фунгицидно-стимулирующего действия, рекомендуется для предпосевной обработки семенного материала зерновых культур. Норма внесения – 0,3 т га<sup>-1</sup> на норму семян (1,5 кг на 1 т семян).

Схема опыта предполагала изучение следующих вариантов: фактор А – сорт яровой пшеницы: Омская 42, Омская 44, Тарская 12, Омский коралл; фактор В – применение биопрепаратов для предпосевной инокуляции семян: без препарата, Мизорин, Флавобактерин.

Почва опытного участка – лугово-черноземная среднесуглинистая среднегумусная тяжелосуглинистая, содержание гумуса в пахотном (0...20 см) слое составляло 6,5%, общего азота – 0,32%, рН водн. – 6,5. Содержание нитратного азота в почве – до 10 мг кг<sup>-1</sup> в слое 0–20 см (очень низкое), подвижного фосфора и калия (по Чирикову) – 120 и 297 мг кг<sup>-1</sup> соответственно (высокое и очень высокое).

Посев культур проводился рядовым способом с помощью сеялки ССФК-7,0 19-20 мая, норма высева – 4,5 млн. всхожих семян на 1 га, глубина заделки семян – 5–7 см. Площадь делянки составляла 20 м<sup>2</sup>. Учет урожая в фазу полной спелости осуществлялся прямым комбайнированием при помощи комбайна Wintersteiger Classic. Урожай приводился к 100%-й чистоте и 14%-й влажности.

Азотфиксирующая активность ризосферы определялась при помощи ацетиленового метода (по восстановлению ацетилена в этилен методом газовой хроматографии на газовом хроматографе «Хроматэк-Кристалл 5000») (Умаров, 1976). Отбор проб для исследований проводился в стерильные пергаментные пакеты три раза в течение периода вегетации растений (фазы кушения, колошения, налива зерна). В качестве ризосферной рассматривалась почва, непосредственно прилегающая к корням и отделяющаяся посредством механического очищения стерильной кистью.

Общая численность *Flavobacterium sp.* и *Arthrobacter mysorens* 7 учитывалась на агаре Федорова-Калининской (основная среда для культивирования ассоциативных азотфиксирующих микроорганизмов (ассоциативных диазотрофов) почвы) (Теппер, 2004).

Хлорофилл-флуоресценция растений проведена при помощи импульсного портативного флуориметра MINI-PAM-II по следующим показателям:

Y (II) (ФС II) – эффективный фотохимический квантовый выход, скорость электронного транспорта

(ETR); NPQ, qN – показатели фото- и нефотохимического тушения флуоресценции ФС II (qP и qL); Fv/Fm (ФС II) – максимальный фотохимический квантовый выход нефотохимического тушения на свету (Y (NPQ)) и в темноте (Y (NO)) (для большинства видов растений его величина составляет около 0,7–0,8; снижение данного значения может свидетельствовать о стрессовом состоянии растения и о частичном повреждении ФС II); Fm – максимальная флуоресценция (максимальный фотохимический выход ФС II), данный коэффициент часто используется, когда необходимо оценить отклик фотосинтеза на высокий уровень освещения; Ft – текущий выход флуоресценции в свете; Fo – выход флуоресценции при отсутствии актинического света (возбуждается измерительным светом с очень низкой интенсивностью, сохраняющим все реакционные центры ФС II открытыми).

Принцип работы прибора MINI-PAM-II заключается в том, что во время импульсной вспышки света выход флуоресценции достигает значения, равного тому, которое было бы достигнуто при отсутствии какого-либо фотохимического гашения, – максимальной флуоресценции (Fm). Сравнение данного значения с текущим выходом флуоресценции в свете (Ft) и выходом флуоресценции при отсутствии актинического света (Fo) позволяет получить информацию об эффективности фотохимического выхода и, соответственно, о производительности PSII (Федулов, 2019; Krause et al., 2004).

Измерения проводились на 10 флаговых листьях каждого сорта в фазы колошения и налива зерна. Определены эффекты аддитивных и мультипликативных взаимодействий (АММИ анализ) (Mondo et al, 2019; Мальчиков и др., 2022).

Математическая обработка полученных данных проводилась при помощи методов вариационной статистики (Доспехов, 1985) (среднее арифметическое, стандартное отклонение) с использованием программного пакета Microsoft Office Excel 2007.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Уровень азотфиксирующей активности в процессе роста инокулированных растений яровой мягкой пшеницы сорта Омская 42 был на 123% и 122% выше контроля в период кушения и на 87% и 63% выше в период налива зерна (табл. 1). Стоит отметить рост абсолютных значений активности ассоциативной азотфиксации от фазы кушения до налива зерна, что свидетельствует о хорошей приживаемости интродуцированных бактерий. Численность бактерий рода *Arthrobacter mysorens* 7 в ризосфере пшеницы в течение указанного периода времени изменялась от 1,98 до 2,15×10<sup>6</sup> КОЕ г<sup>-1</sup> абс. сух. почвы, *Flavobacterium sp.* – от 1,00 до 1,38×10<sup>6</sup> КОЕ г<sup>-1</sup> абс. сух. почвы.

Таблица 1. Активность ассоциативной азотфиксации ( $nM C_2H_4$   $100\text{ г}^{-1}$  почвы) в ризосфере зерновых при бактериализации семян и численность интродуцированных бактерий (*Flavobacterium sp.*, *Arthrobacter mysorens* 7, КОЕ  $\text{г}^{-1} \times 10^6$ ) ( $n=3$ ,  $m \pm SD$ ).

Вариант	Фазы развития			
	кущение	колошение	налив зерна	
Пшеница мягкая Омская 42	контроль (без инокуляции)	67,3 ± 10,3	134,3 ± 13,4	172,0 ± 4,0
	Мизорин	150,7 ± 13,3	237,0 ± 15,9	322,0 ± 39,1
	Флавобактерин	149,0 ± 30,4	269,0 ± 48,5	281,0 ± 22,6
	<i>Arthrobacter mysorens</i> 7*	1,98 ± 0,20	2,33 ± 0,24	2,15 ± 0,10
	<i>Flavobacterium sp.</i> *	1,00 ± 0,13	1,76 ± 0,13	1,38 ± 0,22
Пшеница мягкая Тарская 12	контроль (без инокуляции)	114,3 ± 7,7	160,0 ± 14,4	120,3 ± 7,7
	Мизорин	79,8 ± 2,0	166,0 ± 5,1	142,7 ± 11,7
	Флавобактерин	154,3 ± 12,2	189,3 ± 16,3	180,7 ± 34,9
	<i>Arthrobacter mysorens</i> 7*	1,04 ± 0,13	2,52 ± 0,36	1,78 ± 0,43
	<i>Flavobacterium sp.</i> *	1,33 ± 0,14	2,58 ± 0,27	1,95 ± 0,36
Пшеница мягкая Омская 44	контроль (без инокуляции)	124,7 ± 15,8	138,7 ± 11,1	192,0 ± 33,2
	Мизорин	131,7 ± 17,2	188,3 ± 6,2	278,0 ± 37,3
	Флавобактерин	184,0 ± 15,6	189,5 ± 35,0	269,7 ± 12,6
	<i>Arthrobacter mysorens</i> 7*	0,86 ± 0,11	1,38 ± 0,21	1,12 ± 0,15
	<i>Flavobacterium sp.</i> *	0,90 ± 0,09	2,60 ± 0,26	1,75 ± 0,49
Пшеница твердая Омский коралл	контроль (без инокуляции)	133,7 ± 12,8	136,3 ± 12,2	375,4 ± 25,3
	Мизорин	217,6 ± 23,4	140,0 ± 14,6	393,2 ± 31,7
	Флавобактерин	181,0 ± 28,9	86,2 ± 12,1	554,5 ± 112,1
	<i>Arthrobacter mysorens</i> 7*	0,45 ± 0,05	2,5 ± 0,25	1,48 ± 0,59
	<i>Flavobacterium sp.</i> *	<b>0,82 ± 0,11</b>	<b>1,76 ± 0,23</b>	<b>1,29 ± 0,27</b>

**Примечание:** *Arthrobacter mysorens* 7 – действующее начало биопрепарата Мизорин, *Flavobacterium sp.* – действующее начало биопрепарата Флавобактерин;  $m \pm SD$  – средняя  $\pm$  ошибка средней.

В ризосфере пшеницы Тарская 12 и Омская 44 наблюдалось усиление активности азотфиксации при внесении диазотрофных бактерий. Максимальные показатели жизнедеятельности бактерий отмечены у сорта Тарская 12 при применении Флавобактерина, увеличение относительно контроля составило 30–35% в зависимости от фазы. Применение Мизорина приводило к снижению процесса в фазу кущения: можно предположить конкуренцию внесенных микроорганизмов с аборигенной микрофлорой; в дальнейшем, по мере развития культуры, азотфиксирующая способность несущественно возрастала по отношению к контролю. На активность ассоциативной азотфиксации в ризосфере пшеницы Омская 44 наибольшее положительное воздействие также оказала интродукция в почву бактерий рода *Flavobacterium sp.*, усиление процесса составило от 37% до 48% к контролю, влияние *Arthrobacter mysorens* 7 также было стимулирующим, рост составил от 10% до 45%. Численность бактерий рода *Flavobacterium sp.* в ризосфере пшеницы Тарская 12 и Омская 44 находилась на уровне  $1,33\text{--}2,58 \times 10^6$  КОЕ  $\text{г}^{-1}$  и  $0,90\text{--}2,60 \times 10^6$  КОЕ  $\text{г}^{-1}$ , что выше, чем количество *Arthrobacter mysorens* 7. Это привело к преобладающему стимулирующему воздействию на процесс азотфиксации биопрепарата Флавобактерин.

Обнаружение азотфиксирующей активности в ризосфере зерновых культур при инокуляции фиксирующими атмосферный азот бактериями подтверждает, что происходит образование ассоциаций внесенных бактерий с аборигенными диазотрофными бактериями, также обладающими способностью к фиксации азота воздуха (Умаров, 1986). Усиление азотфиксирующей активности в

ризосфере при внесении бактерий *Arthrobacter mysorens* и *Flavobacterium sp.* может быть связано с увеличением доступности в почве химических элементов, участвующих в микробиологической фиксации молекулярного азота (Минеев и др., 1992).

В ризосфере растений сорта яровой твердой пшеницы Омский коралл при применении Флавобактерина наблюдалось снижение активности азотфиксации на 37% к контролю. Известно, что эффективность применяемых препаратов во многом определяется взаимодействием с коренными обитателями почвы. При инокуляции в почву попадают микроорганизмы, способные оказывать определенное воздействие (в том числе и негативное) на аборигенную микрофлору и вмешиваться в ход микробных сукцессий с нарушением определенного равновесия в сообществе (Кожевин, 2007). Применение Мизорина способствовало увеличению размеров ассоциативной азотфиксации от 3% до 65% к контролю. Число клеток *Arthrobacter mysorens* 7 и *Flavobacterium sp.* в ризосфере культуры в течение периода вегетации варьировалось в пределах  $0,45\text{--}2,5 \times 10^6$  КОЕ  $\text{г}^{-1}$  и  $0,82$  и  $1,76 \times 10^6$  КОЕ  $\text{г}^{-1}$ .

При проведении комплексных исследований была установлена взаимосвязь между микробиологическими процессами в почве и характеристиками фотосинтетической активности растений. Регулирование адаптации сельскохозяйственных культур к стрессорам различной природы является главной задачей науки, так как продуктивность растительных культур определяются не столько потенциальными возможностями их фотосинтетического аппарата, сколько способностью растения эффективно

функционировать при неблагоприятных условиях среды (Гольцев и др., 2016). Реакция растений на стресс возникает не только на морфологическом, но и на физиолого-биохимическом уровне (Алиева и др., 2016; Николаев и др., 2020; Юсова и др., 2021). Одним из перспективных способов данной оценки является регистрация флуоресцентных параметров, в частности флуоресценции хлорофилла (Кунина, 2022; Бишаров, 2019).

Наблюдения за вегетацией растений в вариантах с использованием биопрепаратов позволили выявить различия индексов флуоресценции по фенологическим

фазам. Отмечена значительная сортовая специфика по исследуемым индексам в течение всего периода вегетации вне зависимости от фона обработки (рис. 1). Так, для сорта Тарская 12 основными процессами являлись нефотохимическое тушение флуоресценции и максимальный фотохимический квантовый выход нефотохимического тушения на свету:  $qN$  (0,052...0,61), NPQ (3,7...96,6) и  $Y(NPQ)$  (0,01...0,113), что свидетельствует об усилении регулируемой тепловой диссипации световой энергии (Данилова и др., 2020).

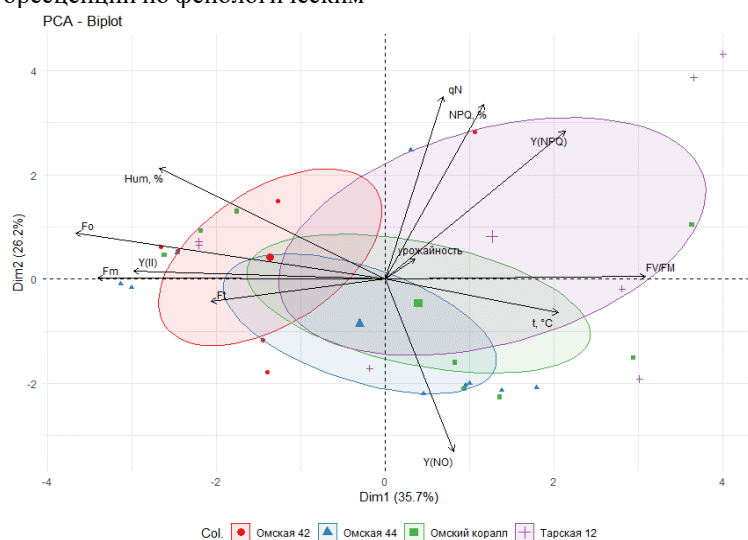


Рис. 1. Анализ главных компонент показателей индексов импульсного портативного флуориметра MINI-PAM-II. Здесь и далее: ось Dim1 демонстрирует вклад в дисперсию первой главной компоненты, Dim2 – вклад в дисперсию второй главной компоненты; эллипс концентрации характеризует достоверность каждой группы

Для сорта Омская 42 определяющими являлись индексы выхода флуоресценции при отсутствии актинического света ( $F_0=392...1032$ ) и максимальной флуоресценции ( $F_m=1310...2142$ ), т. е. для данного сорта характерна быстрая стадия индуцированной флуоресценции хлорофилла. Суть данного процесса состоит в следующем: при нахождении хлорофиллоносной ткани в условиях низкой освещенности реакционные центры фотосистемы 2 (ФС II) открыты, при этом практически вся энергия квантов света расходуется на фотохимические процессы, а флуоресценция хлорофилла находится на уровне  $F_0$ . После воздействия на содержащую хлорофилл ткань светом неразрушающего характера реакционные центры закрываются, и избыток энергии идет на флуоресценцию, которая достигает своего максимума  $F_m$  (Пимкин, Любименко, 2021). Также отличительной особенностью данного сорта является повышенное значение эффективного фотохимического квантового выхода ( $Y(II)=0,652...0,828$ ), что характеризует эффективность фотохимических реакций растений (Данилова и др., 2020).

Сорта Омская 44 и Омский коралл более близки друг к другу по флуоресцентным индексам по сравнению с остальными сортами. Отличительными особенностями данных сортов являются повышенные

значения текущего выхода флуоресценции в свете у сорта Омская 44 ( $F_t=391...505$ ) и увеличение урожайности у сорта Омский коралл (+0,5 и 1,0 т га<sup>-1</sup> к контролю).

У всех исследуемых сортов отмечена активность как флуоресценции ( $F_m$ ,  $F_t$ ,  $F_0$ ), так и эффективного фотохимического квантового выхода  $Y(II)$ . Параметр  $Y(II)$  – это одна из ключевых характеристик комплексов ФСII, определяющих эффективный квантовый выход фотохимической реакции, т. е. соотношение числа квантов, используемых в разделении зарядов, к общему количеству поглощенных квантов в ФСII. В ряде работ обнаружена линейная зависимость между  $Y(II)$  и скоростью фиксации  $CO_2$  в процессе фотосинтеза (Baker, 2008; Молчан и др., 2023).

Вне зависимости от применяемого биопрепарата урожайность на уровне контроля сформировали сорта Тарская 12 (3,65 и 3,74 т га<sup>-1</sup>) и Омская 44 (2,69 и 2,56 т га<sup>-1</sup>) (табл. 2). Предпосевная обработка семян Флавобактерином способствовала увеличению урожайности пшеницы сорта Омская 42 на 0,64 т га<sup>-1</sup>, реакция сортов Тарская 12 и Омская 44 на инокуляцию вышеупомянутым биопрепаратом была отрицательной (снижение урожайности зерна в пределах ошибки опыта).

Таблица 2. Урожайность с.-х. культур в зависимости от применения биопрепаратов, т га<sup>-1</sup>

Варианты		Урожайность	Прибавка к контролю
Пшеница мягкая Омская 42	контроль	1,70 ± 0,26	–
	Мизорин	2,11 ± 0,51	0,41
	Флавобактерин	2,34 ± 0,71	0,64
Пшеница мягкая Тарская 12	контроль	3,69 ± 0,14	–
	Мизорин	3,74 ± 0,21	0,06
	Флавобактерин	3,65 ± 0,20	–0,04
Пшеница мягкая Омская 44	контроль	2,67 ± 0,39	–
	Мизорин	2,69 ± 0,42	0,02
	Флавобактерин	2,56 ± 0,44	–0,11
Пшеница твердая Омский коралл	контроль	1,09 ± 0,43	–
	Мизорин	1,14 ± 0,37	0,05
	Флавобактерин	1,19 ± 0,43	0,10

$HCP_{05A} = 0,44; HCP_{05B} = 0,31; HCP_{05AB} = 0,77$

Применение биопрепаратов ассоциативных азотфиксаторов для инокуляции семян пшеницы оказало положительное влияние на урожайность зерна одних сортов и привело к снижению продуктивности других. Таким образом, подтвердилось мнение, что для установления эффективных ассоциативных взаимоотношений между растениями и микроорганизмами необходим тщательный подбор соответствующего штамма не только к культуре, но и к сорту (Воробейников и др., 2011). Флуориметрический анализ показал наличие реакции растений на предпосевную обработку семян в течение всего периода вегетации.

В зоне южной лесостепи положительный эффект от инокуляции семян Мизорином был отмечен у пшеницы сорта Омская 42 (+ 0,41 т га<sup>-1</sup> к контролю), предпосевная обработка семян Флавобактерином привела к увеличению урожайности на 0,64 т га<sup>-1</sup>. Такая прибавка на фоне применения обоих биопрепаратов может быть объяснена активным характером их взаимодействия с растениями данного сорта. Согласно биplotу рис. 2, у сорта Омская 42

отмечены повышенные значения текущего выхода флуоресценции в свете (Ft) и максимального фотохимического квантового выхода нефотохимического тушения в темноте (Y(NO)) при применении Мизорина (+32,1...76,9% к контролю); при использовании Флавобактерина наблюдалось усиление регулируемой тепловой диссипации световой энергии (Y(NPQ)) в 3,5 раза по отношению к контролю. Максимальный фотохимический квантовый выход нефотохимического тушения в темноте Y(NO) находится в 1-й группе биplotа и отрицательно коррелирует с индексами 3-й группы – эффективностью фотохимических реакций растений (Y(II)), выходом флуоресценции при отсутствии актинического света (Fo), а также показателями температуры и влажности растений. Учитывая отрицательную корреляцию 2-й и 4-й групп биplotа, можно сделать вывод, что урожайность данного сорта будет возрастать при снижении фотохимического квантового выхода нефотохимического тушения на свету, а также фото- и нефотохимического тушения флуоресценции.

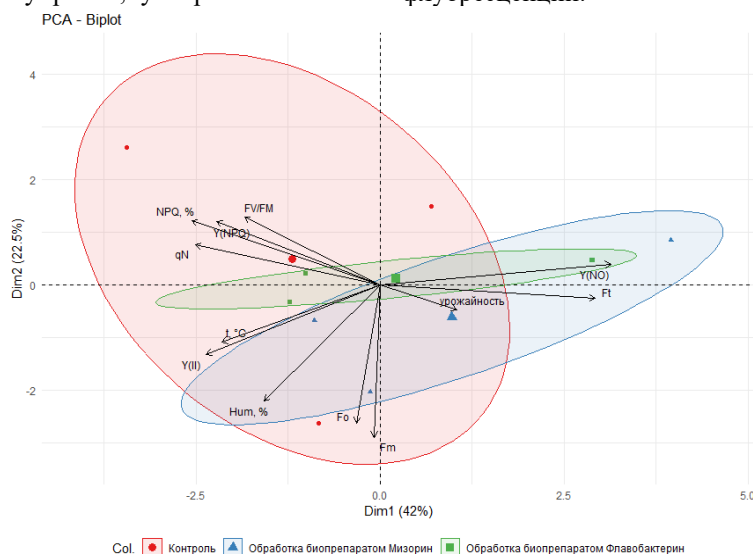


Рис. 2. Анализ главных компонент показателей индексов импульсного портативного флуориметра MINI-PAM-II в зависимости от уровня интенсификации яровой мягкой пшеницы сорта Омская 42.

Здесь и далее: ось Dim1 демонстрирует вклад в дисперсию первой главной компоненты, Dim2 – вклад в дисперсию второй главной компоненты; эллипс концентрации характеризует достоверность каждой группы

Согласно данным рис. 3, у сорта Тарская 12 отмечается увеличение выхода флуоресценции в отсутствие актинического света при возбуждении измерительным светом с очень низкой интенсивностью, сохраняющим все реакционные центры ФС II открытыми; также возрастает максимальная флуоресценция, что свидетельствует об ускорении быстрой стадии индуцированной флуоресценции хлорофилла на фоне применения биопрепаратов.

Дальнейшая активизация перечисленных процессов будет способствовать снижению стрессового состояния растений. Также на фоне применения биопрепаратов отмечается повышение активности процессов фотохимического квантового выхода нефотохимического тушения. Сорт Тарская 12 сформировал повышенную урожайность при применении Мизорина (+ 0,6 т га<sup>-1</sup>), очевидно, за счет повышенного значения фотохимического квантового выхода нефотохимического тушения в темноте.

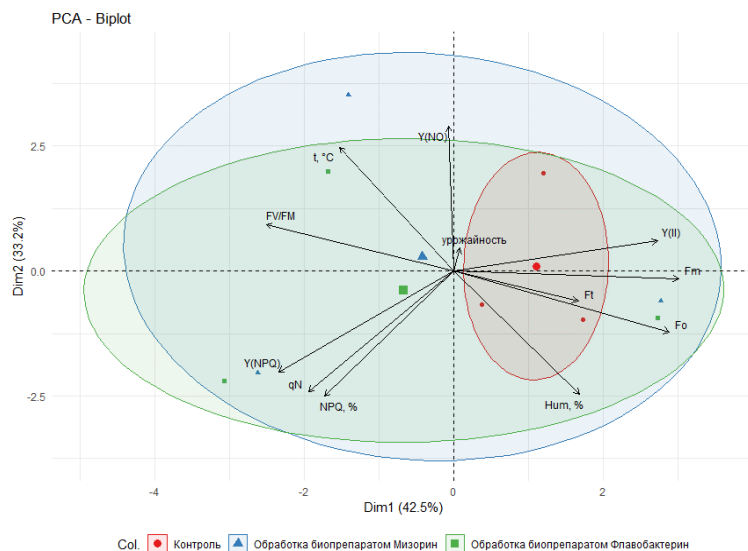


Рис. 3. Анализ главных компонент показателей индексов импульсного портативного флуориметра MINI-PAM-II в зависимости от уровня интенсификации яровой мягкой пшеницы сорта Тарская 12.

Здесь и далее: ось Dim1 демонстрирует вклад в дисперсию первой главной компоненты, Dim 2 – вклад в дисперсию второй главной компоненты; эллипс концентрации характеризует достоверность каждой группы

У сорта Омская 44 на фоне обработки семян Флавобактерином наблюдались повышенные значения показателей фото- и нефотохимического тушения флуоресценции ФС II, а также текущего выхода флуоресценции в свете; на фоне обработки семян Мизорином возрастал максимальный фотохимический квантовый выход нефотохимического тушения в темноте (рис. 4). Параметр FV/FM характеризует эффективность использования энергии света и пропускную способность, а также является показателем, позволяющим оценить уровень стресса у растений, он снижается при возрастании дефектов в комплексах ФС II (Бишарова, 2019). В настоящем исследовании наблюдалось ярко выраженное стрессовое состояние у растений данного сорта в контроле (FV/FM), а в вариантах с применением биопрепаратов уровень стресса снижался. Учитывая отрицательную корреляцию 1-й и 3-й групп биплота, можно сделать вывод, что стресс у растений будет снижаться при уменьшении эффективного фотохимического квантового выхода, максимальной флуоресценции и при отсутствии актинического света.

Снижение уровня флуоресценции хлорофилла может быть вызвано нарушением свойств тилакоидных мембран при уменьшении потенциального квантового выхода и эффективности использования энергии света (Бишарова, 2019).

Сорт яровой твердой пшеницы Омский коралл характеризовался различной реакцией растений на варианты опыта (рис. 5). Так, при обработке Мизорином отмечено увеличение индексов флуоресценции (Fm, Ft и F0), что привело к снижению уровня стресса растений (Fv/Fm). В варианте с обработкой Флавобактерином наблюдалась увеличение эффективного фотохимического квантового выхода и максимального фотохимического квантового выхода нефотохимического тушения в темноте. Данные особенности развития растений, несмотря на различный характер их взаимодействия, послужили причиной формирования повышенной урожайности сорта (+0,5 т га<sup>-1</sup> при использовании Мизорина и +1,0 т га<sup>-1</sup> при применении Флавобактерина).

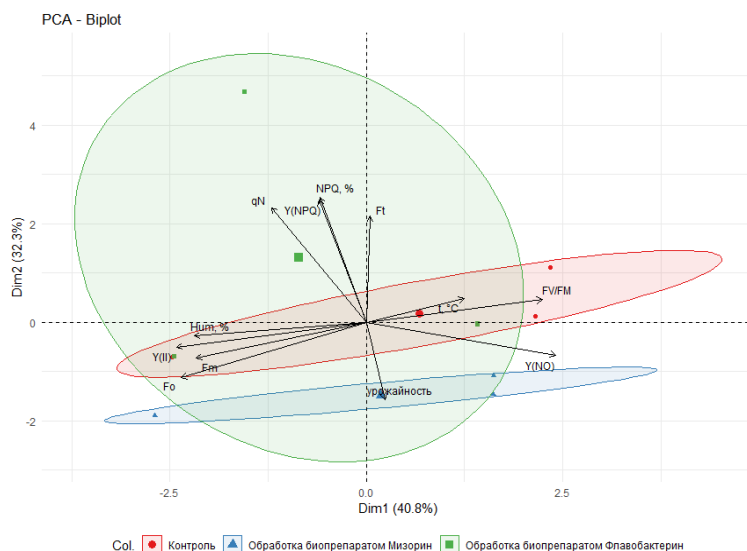


Рис. 4. Анализ главных компонент показателей индексов импульсного портативного флуориметра MINI-PAM-II в зависимости от уровня интенсификации яровой мягкой пшеницы сорта Омская 44. Здесь и далее: ось Dim1 демонстрирует вклад в дисперсию первой главной компоненты, Dim 2 – вклад в дисперсию второй главной компоненты; эллипс концентрации характеризует достоверность каждой группы.

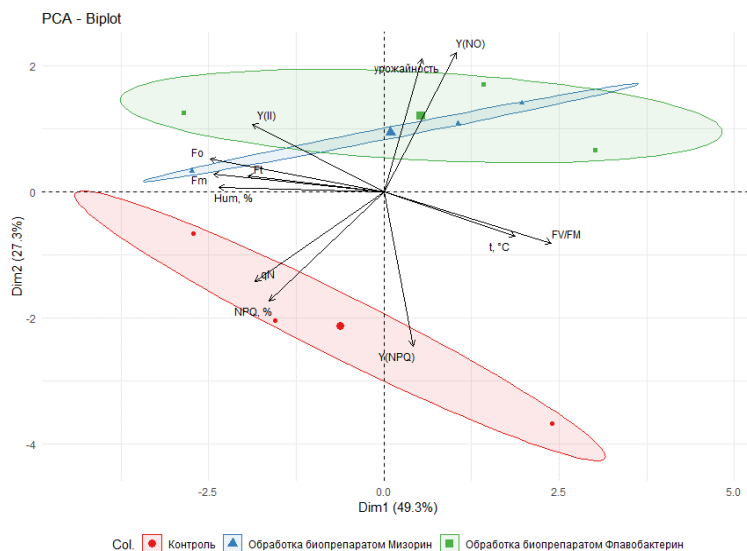


Рис. 5. Анализ главных компонент показателей индексов импульсного портативного флуориметра MINI-PAM-II в зависимости от уровня интенсификации яровой твердой пшеницы сорта Омский коралл. Здесь и далее: ось Dim1 демонстрирует вклад в дисперсию первой главной компоненты, Dim 2 – вклад в дисперсию второй главной компоненты; эллипс концентрации характеризует достоверность каждой группы.

Для всех исследуемых сортов характерна отрицательная корреляция урожайности с показателями фото- и нефотохимического тушения флуоресценции.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. На основании вышеизложенного можно констатировать, что внесенные в почву бактерии успешно колонизировали корневую систему растений и усиливали азотфиксирующую активность в ризосфере. В результате проведенного опыта установлено, что в условиях южной лесостепи Западной Сибири размеры ассоциативной азотфиксации были стабильно высокими в ризосфере пшеницы сортов Омская 42 и Омский коралл, составляя 150,7–322,0 и 140,0–393,0 нМ  $C_2H_2100\text{ г}^{-1}$  почвы при интродукции бактерий рода *Arthrobacter*

*mysorens* 7, а также 149,0–281,0 и 86,2–554,5 нМ  $C_2H_2100\text{ г}^{-1}$  почвы при внесении *Flavobacterium sp.* соответственно. Определено, что при увеличении КОЕ клеток интродуцированных бактерий активизировался процесс азотфиксации в ризосфере сортов пшеницы.

2. Анализ хлорофилл-флуоресценции показал наличие реакции растений на предпосевную обработку семян в течение всего периода вегетации. Общими для всех сортов яровой мягкой и твердой пшеницы являлись следующие показатели: максимальная флуоресценция, текущий выход флуоресценции в свете и при отсутствии актинического света, а также эффективный фотохимический квантовый выход. Отмечена отрицательная корреляция урожайности с показателями фото- и нефотохимического тушения флуоресценции.

3. Посредством анализа хлорофилл-флуоресценции на различных фонах предпосевной обработки семян биопрепаратами выявлена значительная сортовая специфика, которая отразилась на формировании урожайности:

– сорт яровой мягкой пшеницы Тарская 12 характеризовался прибавкой урожайности при применении Мизорина (+0,6 т га<sup>-1</sup>) за счет повышенного значения фотохимического квантового выхода нефотохимического тушения в темноте (Y(NO));

– у сорта яровой твердой пшеницы Омский коралл на фоне Мизорина отмечено ускорение стадии индуцированной флуоресценции хлорофилла Fm, Ft и

F0 (что привело к увеличению накопления пластических веществ и снижению уровня стресса у растений Fv/Fm) и, как следствие, повышение урожайности (+0,5 т га<sup>-1</sup>). В варианте с обработкой Флавобактерином наблюдалось усиление регулируемой тепловой диссипации световой энергии (Y(II) и Y(NO)), благодаря чему растения сорта сформировали повышенную урожайность (+1,0 т га<sup>-1</sup>).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда №23-76-10064, <https://rscf.ru/project/23-76-10064/>.

#### Список литературы

- Авезов Т.Ш., Эргашев А. Влияние антиоксидантов на содержание фотосинтетических пигментов и интенсивность фотосинтеза у некоторых сортов пшеницы // Доклады Академии наук Республики Таджикистан. 2020. Т. 63. № 3–4. С. 269–273.
- Алиева М.Ю., Маммаев А.Т., Магомедова М.Х.-М., Пиняскина Е.В. Изучение параметров флуоресценции хлорофилла древесных растений в условиях различной транспортной нагрузки // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2014. № 16 (1–3). С. 701–704.
- Алметов Н.С., Бердников В.В., Волков Е.Г., Семенов П.Н. Эффективность использования ассоциативных азотфиксирующих биопрепаратов на посевах зерновых культур // Бюллетень ВИУА. 2001. № 114. С. 56.
- Алферов А.А., Завалин А.А., Чернова Л.С. Урожайность и качество зерна яровой пшеницы при инокуляции семян Ризоагрином // Вестник сельскохозяйственной науки. 2018. №2. С. 12–16. DOI: <https://doi.org/10.30850/vrsn/2018/2/12-16>
- Амелин А.В., Чекалин Е.И., Заикин В.В., Мазалов В.И., Икусов Р.А. Интенсивность фотосинтеза листьев у растений озимой пшеницы // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. 2020. № 9. С. 41–48.
- Бишарова И.Л. Использование кондуктометрического метода и определения флуоресценции хлорофилла для оценки влияния стрессовых факторов на растения // Инновационная наука в глобализующемся мире. 2019. №1 (6). С. 7–10.
- Божко А.А., Поползухина Н.А., Хамова О.Ф., Поползухин П.В., Сейтуарова А.Д., Шулико Н.Н., Паршуткин Ю.Ю. Биологическая активность почвы ризосферы овса посевного (*Hordeum vulgare* L.) при инокуляции семян ассоциативными диазотрофами // Проблемы агрохимии и экологии. 2019. № 2. С. 60–64. <https://doi.org/10.26178/AE.2019.15.54.010>
- Вертебный В.Е., Гурова Т.А., Дубовицкая В.И., Конончук П.Ю. Изменение состояния яровой пшеницы при применении некорневых азотных подкормок и обработки стимуляторами роста // Экология и строительство. 2019. № 4. С. 53–61. DOI: 10.35688/2413-8452-2019-04-006
- Воробейков Г.А., Павлова Т.К., Кондрат С.В., Лебедев В.Н., Юргина В.С., Муратова Р.Р., Макаров П.Н., Дубенская Г.И., Хмелевская И.А. Исследование эффективности штаммов ассоциативных ризобактерий в посевах различных видов растений // Известия Российского ГПУ им. А. И. Герцена. 2011. № 141. С. 114–121.
- Гольцев В.Н., Каладжи Х.М., Паунов М. и др. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений // Физиология растений. 2016. № 63 (6). С. 881–907. DOI: 10.7868/S0015330316050055
- Городов В.Т., Амелин А.В., Чекалин Е.И., Заикин В.В., Икусов Р.А. Повышение фотоактивности листьев растений яровой пшеницы селекционным путем // Инновации в АПК: проблемы и перспективы. 2020. №2(26). С. 151–162.
- Данилова Е.Д., Ефимова М.В., Коломейчук Л.В., Кузнецов В.В. Мелатонин поддерживает фотохимическую активность ассимиляционного аппарата и замедляет старение листьев однодольных растений // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2020. Т. 495. № 1. С. 545–550.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
- Злотников А.К. Ризосферная азотфиксирующая ассоциация *Bacillus firmus* – *Klebsiella terrigena* и ее влияние на яровой ячмень при инокуляции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 26 с.
- Кожевин П.А. Показатели почвенного «здоровья» в оценке почв (обзор) // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 2023. № 2. С. 16–25. DOI: 10.55959/MSU0137-0944-17-2023-78-2-16-25
- Кунина В.А. Использование хлорофилл-флуоресценции для диагностики функционального состояния растений (литературный обзор) // Субтропическое и декоративное садоводство. 2022. № 83. С. 157–167.
- Лукаткин А.С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск: Изд-во Мордовского университета, 2002. 208 с.
- Лукаткин А.С., Тютяев Е.В. Определение состояния фотосинтетического аппарата высших растений при неблагоприятных воздействиях: Учеб. пособие. Саранск: Изд-во Мордовского университета, 2017. 64 с.
- Мальчиков П.М., Мясникова М.Г., Чахеева Т.В. Графический (с применением GGEbiplot методов) анализ урожайности и ее стабильности в процессе селекции яровой твердой пшеницы в Среднем Поволжье // Достижения науки и техники АПК. 2022. Т. 36. № 6. С. 11–16. DOI: 10.53859/02352451\_2022\_36\_6\_11
- Минеев В.Г., Сафрина О.С., Шабаев В.П. Влияние бактерий рода *Pseudomonas* на некоторые физиолого-биохимические процессы в растениях столовой свеклы // Доклады ВАСХНИЛ. 1992. № 1. С. 16–21.

- Молчан О.В., Куделина Т.Н., Кабашникова Л.Ф., Солдатов А.Г. Модификация функциональной активности фотосистемы II при инфильтрации листьев *Arabidopsis thaliana* (L.) Neunh. многостенными углеродными нанотрубками // Ботаника (исследования): сб. науч. тр. Выпуск 52. Ин-т эксперим. ботаники НАН Беларуси. Минск: Колорград, 2023. С. 267–273.
- Николаев П.Н., Юсова О.А. Стрессоустойчивость сортов ярового ячменя омской селекции в условиях Западной Сибири // Таврический вестник аграрной науки. 2020. № 4 (24). С. 135–142. DOI 10.33952/2542-0720-2020-4-24-135-142
- Пимкин М.Ю., Любименко О.А. Индуцированная флуоресценция хлорофилла и ее использование для диагностики функциональной активности растений // Тенденции развития науки и образования. 2021. №79–1. С. 95–98. DOI: 10.18411/trnio-11-2021-31
- Смашевский Н.Д. Экология фотосинтеза // Астраханский вестник экологического образования. 2014. №2(28). С. 165–180.
- Теппер Е.З., Шильникова В.К. Практикум по микробиологии: Учебное пособие для вузов / Под ред. В. К. Шильниковой. 5-е изд., перераб. и доп. М.: Дрофа, 2004. 256 с.
- Тихонович И.А., Завалин А.А. Перспективы использования азотфиксирующих и фитостимулирующих микроорганизмов для повышения эффективности агропромышленного комплекса и улучшения агроэкологической ситуации в РФ // Плодородие. 2016. № 5. С. 28–32.
- Тихонович И.А., Проворов Н.А. Сельскохозяйственная микробиология как основа экологически устойчивого агропроизводства: фундаментальные и прикладные аспекты // Сельскохозяйственная биология. 2011. № 3. С. 3–9.
- Умаров М.М. Азотфиксация в ассоциациях организмов // Проблемы агрохимии и экологии. 2009. № 2. С. 22–26.
- Умаров М.М. Ассоциативная азотфиксация. М.: МГУ, 1986. 136 с.
- Умаров М.М. Ацетиленовый метод изучения азотфиксации в почвенно-микробиологических исследованиях // Почвоведение. 1976. № 11. С. 92–95.
- Умаров М.М., Кураков А.В., Степанов А.Л. Микробиологическая трансформация азота в почве. М.: ГЕОС, 2007. 138 с.
- Федулов Ю.П. Фотосинтез и дыхание растений: Учебное пособие. Краснодар: КубГАУ, 2019. 101 с.
- Шабаев В.П. Микробиологическая азотфиксация и рост растений при внесении ризосферных микроорганизмов и минеральных удобрений // Сб. научных трудов: Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. М.: Наука, 2006. С. 195–211.
- Шотт П.Р. Фиксация атмосферного азота в однолетних агроценозах. Барнаул: Азбука, 2007. 176 с.
- Шулико Н.Н., Тимохин А.Ю., Тукмачева Е.В. Экологическое состояние лугово-черноземной почвы при длительном орошении // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. 2021. №3(55). С. 79–85. DOI: 10.18286/1816-4501-2021-3-79-85
- Юсова О.А., Николаев П.Н., Аниськов Н.И., Сафонова И.В. Экологическая реакция сортов ярового ячменя на абиотические и биотические факторы южной лесостепи Омского региона // Таврический вестник аграрной науки. 2021. № 1 (25). С. 224–235. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-1-25-224-235
- Baker N.R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo // Annu. Rev. Plant Biol. 2008. Vol. 59. pp. 89–113.
- Bhattacharjee R.B., Singh A., Mukhopadhyay S.N. Use of nitrogen-fixing bacteria as biofertiliser for non-legumes: prospects and challenges // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2008. №80(2). pp. 199–209. <https://doi.org/10.1007/s00253-008-1567-2>
- Emerich D.W., Krishnan H.B., Westhoff P. The economics of biological nitrogen fixation in the global economy // Nitrogen fixation in crop production. Madison: WI American Society of Agronomy, 2009. pp. 309–328.
- Glick B.R., Todorovic B., Czarny J., Cheng Z., Duan J., McConkey B. Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase // Critical Reviews in Plant Sciences. 2007. Vol. 26. № 1. pp. 227–242. <https://doi.org/10.1080/07352680701572966>
- Kautsky H., Appel W., Amann H. Chlorophyllfluoreszenz und kohlenstoffassimilation // Biochemische Zeitschrift. 1960. 322. pp. 277–292.
- Krause G.H., Jahns P. Non-photochemical energy-dissipation determined by chlorophyll fluorescence quenching: characterization and function // Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis. Springer. 2004. Vol. 19. pp. 463–495.
- Mondo J.M., Kimani P.M., Narla R.D. Genotype x environment interactions on seed yield of inter-racial common bean lines in Kenya // World Journal of Agricultural Research. 2019. Vol. 7 (3). pp. 76–87.
- Souza E.M., Chubatsu L.S., Huergo L.F., Monteiro R., Camilios-Neto D., Wassem R., Pedrosa F.O. Use of nitrogen-fixing bacteria to improve agricultural productivity // BMC Proceedings. 2014. № 8 (Suppl 4: O23). <https://doi.org/10.1186/1753-6561-8-S4-O23>

## References

- Avezov T.Sh., Ergashev A. Vliyaniye antioksidantov na sodержaniye fotosinteticheskikh pigmentov i intensivnost' fotosinteza u nekotorykh sortov pshenitsy [The effect of antioxidants on the content of photosynthetic pigments and the intensity of photosynthesis in some wheat varieties] // *Doklady Akademii nauk Respubliki Tadzhikistan*, 2020, vol. 63, no. 3–4, pp. 269–273.
- Aliyeva M.Yu., Mammayev A.T., Magomedova M.H.-M., Pinyaskina Ye.V. Izucheniye parametrov fluoretsentsii khlorofilla drevesnykh rasteniy v usloviyakh razlichnoy transportnoy nagruzki [Study of chlorophyll fluorescence parameters of woody plants under different transport loads] // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*, 2014, no. 16 (1–3), pp. 701–704.
- Almetov N.S., Berdnikov V.V., Volkov Ye.G., Semenov P.N. Effektivnost' ispol'zovaniya assotsiativnykh azotfiksiruyushchikh biopreparatov na posevakh zernovykh kul'tur [The effectiveness of the use of associative nitrogen-fixing biologics on crops of grain crops] // *Byulleten' VIUA*, 2001, no. 114, pp. 56.
- Alferov A.A., Zavalin A.A., Chernova L.S. Urozhaynost' i kachestvo zerna yarovoy pshenitsy pri inokulyatsii semyan Rizoagrinom [Yield and grain quality of spring wheat during inoculation of seeds with Rizoagrin] // *Vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki*, 2018, no. 2, pp. 12–16. DOI: <https://doi.org/10.30850/vrsn/2018/2/12-16>

- Amelin A.V., Chekalin Ye.I., Zaikin V.V., Mazalov V.I., Ikusov R.A. Intensivnost' fotosinteza list'yev u rasteniy ozimoy pshenitsy [Intensity of leaf photosynthesis in winter wheat plants] // *Vestnik Kurskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii*, 2020, no. 9, pp. 41–48.
- Bisharova I.L. Ispol'zovaniye konduktometricheskogo metoda i opredeleniya fluorestsentsii khlorofilla dlya otsenki vliyaniya stressovykh faktorov na rasteniya [Use of conductometric method and determination of chlorophyll fluorescence to assess the impact of stress factors on plants] // *Innovatsionnaya nauka v globalizuyushchetsya mire*, 2019, no. 1 (6), pp. 7–10.
- Bozhko A.A., Popolzhina N.A., Hamova O.F., Popolzhin P.V., Sejtuarova A.D., Shuliko N.N., Parshutkin Yu.Yu. Biologicheskaya aktivnost' pochvy rizosfery ovsa posevnogo (*Hordeum vulgare* L.) pri inokulyacii semyan associativnymi diazotrofami [Biological activity of the soil of the rhizosphere of oats (*Hordeum vulgare* L.) during seed inoculation with associative diazotrophs] // *Problemy agrohimii i ekologii*, 2019, no. 2, pp. 60–64. <https://doi.org/10.26178/AE.2019.15.54.010>
- Vertebnyy V.Ye., Gurova T.A., Dubovitskaya V.I., Kononchuk P.Yu. Izmeneniye sostoyaniya yarovoy pshenitsy pri primeneni nekornevnykh azotnykh podkormok i obrabotki stimulyatorami rosta [Changes in the condition of spring wheat with the use of non-root nitrogen fertilizing and treatment with growth stimulants] // *Ekologiya i stroitel'stvo*, 2019, no. 4, pp. 53–61. DOI: 10.35688/2413-8452-2019-04-006
- Vorobeykov G.A., Pavlova T.K., Kondrat S.V., Lebedev V.N., Yurgina V.S., Muratova R.R., Makarov P.N., Dubenskaya G.I., Khmelevskaya I.A. Issledovaniye effektivnosti shtammov assotsiativnykh rizobakteriy v posevakh razlichnykh vidov rasteniy [Investigation of the effectiveness of strains of associative rhizobacteria in crops of various plant species] // *Izvestiya Rossiyskogo GPU im. A. I. Gertsena*, 2011, no. 141, pp. 114–121.
- Gol'tsev V.N., Kaladzi H.M., Paunov M. i dr. Ispol'zovaniye peremennoy fluorestsentsii khlorofilla dlya otsenki fiziologicheskogo sostoyaniya fotosinteticheskogo apparata rasteniy [Using variable chlorophyll fluorescence to assess the physiological state of the photosynthetic apparatus of plants] // *Fiziologiya rasteniy*, 2016, no. 63 (6), pp. 881–907. DOI: 10.7868/S0015330316050055
- Gorodov V.T., Amelin A.V., Chekalin Ye.I., Zaikin V.V., Ikusov R.A. Povysheniye fotoaktivnosti list'yev rasteniy yarovoy pshenitsy selektsionnym putem [Increasing the flotation activity of leaves of spring wheat plants by breeding] // *Innovatsii v APK: problemy i perspektivy*, 2020, no. 2 (26), pp. 151–162.
- Danilova Ye.D., Yefimova M.V., Kolomeychuk L.V., Kuznetsov V.V. Melatonin podderzhivayet fotokhimicheskuyu aktivnost' assimilyatsionnogo apparata i zamedlyayet starenie list'yev odnodol'nykh rasteniy [Melatonin maintains the photochemical activity of the assimilation apparatus and slows down the aging of leaves of monocotyledonous plants] // *Doklady Rossiyskoy akademii nauk. Nauki o zhizni*, 2020, vol. 495, no. 1, pp. 545–550.
- Dospekhov B.A. *Metodika polevogo opy'ta* [Methodology of field experiment]. M.: Agropromizdat, 1985, 351 p.
- Zlotnikov A.K. *Rizosfernaya azotfiksiruyushchaya assotsiatsiya Bacillus firmus - Klebsiella terrigena i yeye vliyaniye na yarovoy yachmen' pri inokulyatsii* [Rhizospheric nitrogen-fixing association of *Bacillus firmus* - *Klebsiella terrigena* and its effect on spring barley during inoculation]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 1998, 26 p.
- Kozhevina P.A. Pokazateli pochvennogo "zdorov'ya" v ocenke pochv (obzor) [Indicators of soil "health" in soil assessment (review)] // *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2023, no. 2, pp. 16–25. DOI: 10.55959/MSU0137-0944-17-2023-78-2-16-25
- Kunina V.A. Ispol'zovaniye khlorofill-fluorestsentsii dlya diagnostiki funktsional'nogo sostoyaniya rasteniy (literaturnyy obzor) [Using chlorophyll fluorescence to diagnose the functional state of plants (literature review)] // *Subtropicheskoye i dekorativnoye sadovodstvo*, 2022, no. 83, pp. 157–167.
- Lukatkin A.S. *Kholodovoye povrezhdeniye teplolyubivyykh rasteniy i okislitel'nyy stress* [Cold injury to heat-loving plants and oxidative stress]. Saransk: Izd-vo Mordovskogo universiteta, 2002, 208 p.
- Lukatkin A.S., Tyutyayev Ye.V. *Opredeleniye sostoyaniya fotosinteticheskogo apparata vysshikh rasteniy pri neblagopriyatnykh vozdeystviyakh* [Determination of the state of the photosynthetic apparatus of higher plants under adverse influences]: Uchebnoye posobiye. Saransk: Izd-vo Mordovskogo universiteta, 2017, 64 p.
- Mal'chikov P.M., Myasnikova M.G., Chakheyeva T.V. Graficheskiy (s primeneniym GGEbiplot metodov) analiz urozhaynosti i yeye stabil'nosti v protsesse selektsii yarovoy tverдой pshenitsy v Srednem Povolzh'ye [Graphical (using GE biplot methods) analysis of yield and its stability in the process of breeding spring durum wheat in the Middle Volga region] // *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*, 2022, vol. 36, no. 6, pp. 11–16. DOI: 10.53859/02352451\_2022\_36\_6\_11
- Mineyev V.G., Safrina O.S., Shabayev V.P. Vliyaniye bakteriy roda *Pseudomonas* na nekotoryye fiziologo-biokhimicheskiye protsessy v rasteniyakh stolovoy svekly [The influence of *Pseudomonas* bacteria on some physiological and biochemical processes in table beet plants] // *Doklady VASKhNIL*, 1992, no. 1, pp. 16–21.
- Molchan O.V., Kudelina T.N., Kabashnikova L.F., Soldatov A.G. Modifikatsiya funktsional'noy aktivnosti fotosistemy II pri infil'tratsii list'yev *Arabidopsis thaliana* (L.) heynh. mnogostennymi uglerodnymi nanotrubkami [Modification of the functional activity of photosystem II upon infiltration of *Arabidopsis thaliana* (L.) heynh. leaves with multi-walled carbon nanotubes] // *Botanika. Issledovaniya*, 2023, no. 52, pp. 267–273.
- Nikolaev P.N., Yusova O.A. Stressoustojchivost' sortov yarovogo yachmenya omskoj selektsii v usloviyakh Zapadnoy Sibiri [Stress resistance of spring barley varieties of Omsk breeding in Western Siberia] // *Tavrisheskiy vestnik agrarnoy nauki*, 2020, no. 4 (24), pp. 135–142. DOI: 10.33952/2542-0720-2020-4-24-135-142
- Pimkin M.Yu., Lyubimenko O.A. Indutsirovannaya fluorestsentsiya khlorofilla i yeye ispol'zovaniye dlya diagnostiki funktsional'noy aktivnosti rasteniy [Induced chlorophyll fluorescence and its use for diagnostics of functional activity of plants] // *Tendentsii razvitiya nauki i obrazovaniya*, 2021, no. 79–1, pp. 95–98. DOI: 10.18411/trnio-11-2021-31
- Smashevskiy N.D. Ekologiya fotosinteza [The ecology of photosynthesis] // *Astrakhanskiy vestnik ekologicheskogo obrazovaniya*, 2014, no. 2 (28), pp. 165–180.
- Tepper Ye.Z., Shil'nikova V.K. *Praktikum po mikrobiologii. Uchebnoye posobiye dlya vuzov* [Microbiology Workshop: textbook for universities] / Pod red. V.K. Shil'nikovoy. 5-ye izd., pererab. i dop. M.: Izd-vo Drofa, 2004, 256 p.

- Tihonovich I.A., Zavalin A.A. Perspektivy ispol'zovaniya azotfiksiruyushchikh i fitostimuliruyushchikh mikroorganizmov dlya povysheniya effektivnosti agropromyshlennogo kompleksa i uluchsheniya agroekologicheskoy situatsii v RF [Prospects for the use of nitrogen-fixing and phytostimulating microorganisms to increase the efficiency of the agro-industrial complex and improve the agroecological situation in the Russian Federation] // *Plodorodiye*, 2016, no. 5, pp. 28–32.
- Tikhonovich I.A., Provorov N.A. Sel'skokhozyaystvennaya mikrobiologiya kak osnova ekologicheskoi ustoychivogo agropromyshlennogo kompleksa: fundamental'nyye i prikladnyye aspekty [Agricultural microbiology as the basis of environmentally sustainable agricultural production: fundamental and applied aspects] // *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya*, 2011, no. 3, pp. 3–9.
- Umarov M.M. Azotfiksatsiya v assotsiativnykh organizmakh [Nitrogen fixation in associations of organisms] // *Problemy agrokhemii i ekologii*, 2009, no. 2, pp. 22–26.
- Umarov M.M. *Assotsiativnaya azotfiksatsiya* [Associative nitrogen fixation]. M.: Izd-vo MGU, 1986, 136 p.
- Umarov M.M. Atsetilenovyy metod izucheniya azotfiksatsii v pochvenno-mikrobiologicheskikh issledovaniyakh [Acetylene method for studying nitrogen fixation in soil microbiological studies] // *Pochvovedeniye*, 1976, no. 11, pp. 92–95.
- Umarov M.M., Kurakov A.V., Stepanov A.L. *Mikrobiologicheskaya transformatsiya azota v pochve* [Microbiological transformation of nitrogen in the soil]. M.: Izd-vo GEOS, 2007, 138 p.
- Fedulov Yu.P. *Fotosintez i dykhanie rasteniy* [Photosynthesis and respiration of plants]: Uchebnoye posobiye. Krasnodar: Izd-vo KubGAU, 2019, 101 p.
- Shabayev V.P. *Mikrobiologicheskaya azotfiksatsiya i rost rasteniy pri vnesenii rizosfernykh mikroorganizmov i mineral'nykh udobreniy* [Microbiological nitrogen fixation and plant growth during the application of rhizosphere microorganisms and mineral fertilizers] // Sb. nauchnykh trudov: Pochvennyye protsessy i prostranstvenno-vremennaya organizatsiya pochv. M.: Izd-vo Nauka, 2006, pp. 195–211.
- Shott P.R. *Fiksatsiya atmosfernogo azota v odnoletnikh agrotsenozakh* [Fixation of atmospheric nitrogen in annual agrocenoses]. Barnaul: Izd-vo Azbuka, 2007, 176 p.
- Shuliko N.N., Timohin A.Yu., Tukmacheva E.V. Ekologicheskoe sostoyanie lugovo-chernozemnoy pochvy pri dlitel'nom oroshenii [Ecological condition of meadow-chernozem soil under long-term irrigation] // *Vestnik Ul'yanovskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii*, 2021, no. 3 (55), pp. 79–85. DOI: 10.18286/1816-4501-2021-3-79-85
- Yusova O.A., Nikolaev P.N., Anis'kov N.I., Safonova I.V. Ekologicheskaya reaktsiya sortov yarovogo yachmenya na abioticheskie i bioticheskie faktory yuzhnoy lesostepi Omskogo regiona [Ecological reaction of spring barley varieties to abiotic and biotic factors of the southern forest steppe of the Omsk region] // *Tavricheskij vestnik agrarnoy nauki*, 2021, no. 1 (25), pp. 224–235. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-1-25-224-235
- Baker N.R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo // *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2008, vol. 59, pp. 89–113.
- Bhattacharjee R.B., Singh A., Mukhopadhyay S.N. Use of nitrogen-fixing bacteria as biofertiliser for non-legumes: prospects and challenges // *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 2008, no. 80 (2), pp. 199–209. <https://doi.org/10.1007/s00253-008-1567-2>
- Emerich D.W., Krishnan H.B., Westhoff P. *The economics of biological nitrogen fixation in the global economy* // Nitrogen fixation in crop production. Madison: WI American Society of Agronomy, 2009, pp. 309–328.
- Glick B.R., Todorovic B., Czarny J., Cheng Z., Duan J., McConkey B. Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase // *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2007, vol. 26, no. 1, pp. 227–242. <https://doi.org/10.1080/07352680701572966>
- Kautsky H., Appel W., Amann H. Chlorophyll fluoreszenz und kohlenstoffassimilation // *Biochemische Zeitschrift*, 1960, 322, pp. 277–292.
- Krause G.H., Jahns P. Non-photochemical energy-dissipation determined by chlorophyll fluorescence quenching: characterization and function // *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*. Springer, 2004, vol. 19, pp. 463–495.
- Mondo J.M., Kimani P.M., Narla R.D. Genotype x environment interactions on seed yield of inter-racial common bean lines in Kenya // *World Journal of Agricultural Research*, 2019, vol. 7 (3), pp. 76–87.
- Souza E.M., Chubatsu L.S., Huergo L.F., Monteiro R., Camilios-Neto D., Wasseem R., Pedrosa F.O. Use of nitrogen-fixing bacteria to improve agricultural productivity // *BMC Proceedings*, 2014, no. 8 (Suppl 4: O23). <https://doi.org/10.1186/1753-6561-8-S4-O23>