

Оригинальная статья / Original article
УДК 634.8:631.5
DOI: 10.18470/1992-1098-2025-3-11



Регенерационная и фотосинтетическая активность сортов винограда при засолении среды

Калимат К. Мамедова¹, Елена В. Власова², Зарина М. Алиева¹

¹Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

²Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН, Махачкала, Россия

Контактное лицо

Мамедова К.К., старший преподаватель
биологического факультета ДГУ; 367000 Россия,
г. Махачкала, ул. М. Гаджиева 43А.
Тел. +79665000320
Email kalimat.mamedova@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-5591-5529>

Формат цитирования

Мамедова К.К., Власова Е.В., Алиева З.М.
Регенерационная и фотосинтетическая
активность сортов винограда при засолении
среды // Юг России: экология, развитие. 2025.
Т. 20, N 3. С. 122-132. DOI: 10.18470/1992-1098-
2025-3-11

Получена 15 апреля 2025 г.

Прошла рецензирование 20 июня 2025 г.

Принята 25 июля 2025 г.

Резюме

Цель: изучение стрессоустойчивости сортов винограда путем оценки их ростовых параметров, пигментного состава и фотосинтетической активности в условиях NaCl засоления.

Проведено измерение ростовых и регенерационных показателей у черенков сортов винограда в условиях солевого стресса, определение содержания фотосинтетических пигментов методом спектрофотометрии, измерение флуоресценции РАМ-флуорометрией.

Наиболее высокими ростовыми и регенерационными показателями черенков в условиях солевого стресса (100 мМ NaCl) характеризовался сорт Августин. Максимальное содержание суммы хлорофиллов а и b отмечено у сортов Агадаи и Молдова. Исследования флуоресцентных параметров позволили оценить чувствительность фотосинтетического аппарата (ФСА) к действию стрессовых факторов. Наблюдаемая интенсификация фотохимического выхода фотосистемы 2 (ФС2) указывает на эффективную работу защитных механизмов, реализация которых приводит к устойчивости при засолении. Высокие показатели интенсивности фотосинтеза ($\dot{Y}$ (II)) коррелировали со скоростью переноса электронов по электронно-транспортной цепи. У сорта Августин относительная скорость электронного транспорта опытных и контрольных образцов совпадали, у сорта Ркацители опытные превышали контрольные значения на 30 %, у сортов Агадаи и Молдова уступали им.

В целом изменения в содержании фотосинтетических пигментов, эффективности работы фотосинтетического аппарата и продуктивности свидетельствуют об устойчивости изучаемых сортов к условиям засоления.

Ключевые слова

Засоление, виноград, фотосинтез, пигменты, флуоресценция.

Regenerative and photosynthetic activity of grape varieties during salinisation of medium

Kalimat K. Mamedova¹, Elena V. Vlasova² and Zarina M. Alieva¹

¹Dagestan State University, Makhachkala, Russia

²Caspian Institute of Biological Resources, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

Principal contact

Kalimat K. Mamedova, Chief Lecturer, Faculty of Biology, Dagestan State University; 43A M. Gadzhieva St., Makhachkala, Russia 367000. Tel. +79665000320

Email kalimat.mamedova@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-5591-5529>

How to cite this article

Mamedova K.K., Vlasova E.V., Alieva Z.M. Regenerative and photosynthetic activity of grape varieties during salinisation of medium. *South of Russia: ecology, development*. 2025; 20(3):122-132. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2025-3-11

Received 15 April 2025

Revised 20 June 2025

Accepted 25 July 2025

Abstract

Aim. To study the stress resistance of grape varieties by evaluating their growth parameters, pigment composition and photosynthetic activity under conditions of NaCl salinity.

Measurement of growth and regeneration parameters in grape cuttings under salt stress, determination of photosynthetic pigment content by spectrophotometry and measurement of fluorescence by PAM – fluorometry.

The Augustine variety was characterized by the highest growth and regeneration rates of cuttings under salt stress (100 mM NaCl). The maximum amount of chlorophylls a and b was found in Agadai and Moldova varieties. Studies of the fluorescent parameters made it possible to assess the sensitivity of the photosynthetic apparatus (PSA) to the effects of stress factors. The intensification of the photochemical output of photosystem 2 (FS2) observed, indicates the effective operation of protective mechanisms and the implementation of which leads to stability during salinity. High rates of photosynthesis intensity (Y (II)) correlated with the rate of electron transfer along the electron transport chain. In the Augustine variety, the relative speed of electronic transport of the experimental and control samples coincided, in the Rkatsiteli variety they exceeded the control values by 30% and in the Agadai and Moldova varieties they were inferior to them.

Overall, changes in the content of photosynthetic pigments and the efficiency of the work of the photosynthetic apparatus and productivity indicate the resistance of the studied varieties to salinisation conditions.

Key Words

Salinisation, grapes, photosynthesis, pigments, fluorescence.

ВВЕДЕНИЕ

Почвенное засоление – один из наиболее распространённых стрессовых факторов, существенно влияющих на метаболизм и жизненный цикл растений [1]. Особенно остро эта проблема стоит для культурных растений, подавляющее большинство из которых являются гликофитами [2]. Для многих из них регионы возделывания приходится на засоленные территории. Явные признаки засоления отмечены на низменности Дагестана на площади 2128,0 тыс. га, только 320 тыс. га представлены незасоленными почвами и заняты они под высеv бахчевых [3; 4]. В связи с этим привлекает внимание виноград – одна из относительно солеустойчивых культур, имеющих важное значение для экономики страны в целом и для республики Дагестан, в частности. Большинство исследователей виноград признан среднесолеустойчивой культурой [5; 6]. При этом виноградарству, как отрасли сельского хозяйства, угрожает и обострение проблемы вторичного засоления. Показано, что виноградное растение погибает при содержании в почве 0,1 % NaCl [7–9]. Реакция на засоление у виноградного растения имеет явно выраженную сортовую специфику. В связи с этим возникает необходимость отбора солеустойчивых сортов винограда.

Засоление приводит к заметным морфофизиологическим и биохимическим изменениям в тканях растений. Так, интегральным показателем, отражающим состояние черенков в условиях стрессовых воздействий, является рост вегетативных органов растений [10]. Привлекает интерес и анализ регенерационных процессов на засолении [11; 12]. Среди биохимических маркеров устойчивости выделяют содержание пролина, ПОЛ [13]. Для мониторинга устойчивости и адаптивных реакций растения актуально изучение содержания фотосинтетических пигментов [14]. Одним из общепринятых индикаторов состояния растений служит оценка изменений эффективности первичных процессов фотосинтеза. Значение этого показателя определяется как важностью фотосинтетической функции в жизни растения, так и высокой чувствительностью фотосинтетического аппарата (ФСА) к повреждающим воздействиям. Измерение и анализ флуоресцентных параметров растений позволяют диагностировать физиологическое состояние растения, проследить изменения на различных участках ФСА в процессе адаптации к абиотическим факторам, а также оценивать потенциальные возможности растения [15].

В работе проведена сравнительная оценка реакции на солевой стресс четырех сортов винограда (Августин, Агадаи, Молдова, Ркацители) путем оценки ростовых и регенерационных показателей (образование и рост побегов и корней), содержания пигментов фотосинтеза и параметров флуоресценции хлорофилла.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ морфофизиологических показателей. В опытах использованы 2–3 глазковые черенки винограда (*Vitis vinifera*) сортов Августин, Агадаи, Ркацители, Молдова, которые культивировали в условиях водной культуры. Условия засоления моделировали путем 24-часовой экспозиции черенков в 100 мМ растворе NaCl. Контролем служило постоянное культивирование

в воде. Морфофизиологическое состояние черенков оценивали по показателям активности корнеобразования и побегообразования, которые определяли как число черенков, сформировавших корни или побеги, выраженное в процентах от общего числа черенков в варианте, а также размерам корней и побегов определяемые линейными изменениями ростовых параметров на каждые 5 суток.

Определение фотосинтетических пигментов

Экстракцию пигментов проводили в закрытых пробирках в 96 % ацетоне. Гомогенизированную смесь разделяли центрифугированием при 3000 об/мин в течение 10 минут. Аналитическое определение проводили с помощью спектрофотометра Shimadzu UV-1800 при длинах волн $\lambda=661,6$, (644,8) нм для хлорофилла *a* (*b*) и $\lambda=470$ нм для общего каротина. Содержание рассчитывали по методике Lichtenthaler [16] для ацетона (96 %) и выражали в мг/г сырой массы листьев. Дополнительно рассчитывали отношения суммы хлорофиллов к каротиноидам ($Xл(a+b)/Кар.$) Долю хлорофиллов в составе светособирающего комплекса (ССК) рассчитывали согласно Lichtenthaler [16] (исходя из того, что весь $Xл b$ находится в ССК, а отношение $Xл a/Xл b$ в этом комплексе составляет 1.2): $(C_{Xlb} + 1,2C_{Xla})/(C_{Xla} + C_{Xlb})$.

PAM-флуориметрия

Измерения флуоресцентных показателей проводили в 8-ми биологических повторностях на сформированных листьях растений импульсным флуориметром MINI-PAM (Walz, Германия). В образцах регистрировали фоновую (F_0'), максимальную (F_m') флуоресценцию (зондирующие импульсы возбуждающего света интенсивностью $0,15 \text{ мкмоль/м}^2 \cdot \text{с}$ ФАР, длительностью 3 мкс и модуляционной частотой 600 Гц, галогеновый светодиод H-3000 Stanley, $\lambda=650$ нм), максимальный ($F_v/F_m = F_m - F_0$) и эффективный ($Y(II) = (F_m' - F_0')/F_m'$) фотохимический выход ФС2. Вариабельная флуоресценция ($F_v = F_m - F_0$); NPQ – нефотохимическое тушение флуоресценции [17] рассчитывалась как нормализованный коэффициент тушения по Штерну-Фольмеру ($NPQ = (F_m/F_0') - 1$; относительную скорость нециклического электронного транспорта ($ETR = ФАР \cdot ETR \text{ Factor} \cdot Y(II) \cdot 0,5$) измеряли от $0-820 \text{ мкмоль } e^- \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}$ при восьми заданных интенсивностях света ($0,65, 90, 125, 190, 285, 420, 625$ и $820 \text{ мкмоль/м}^2 \cdot \text{с}$), где ФАР – квантовая плотность потока фотосинтетически активного излучения, ($\text{мкмоль/м}^2 \cdot \text{с}$). Долю тепловой диссипации в реализации поглощенной световой энергии рассчитывали по формуле $D = 1 - F_v'/F_m'$ [18]. Коэффициент фотохимического тушения флуоресценции, $qP = (F_m' - F_0')/(F_m' - F_0)$. Дополнительные квантовые выходы [19]: $Y(NO)$ – квантовый выход нерегулируемых нефотохимических потерь энергии в ФС2, $Y(NPQ)$ – квантовый выход регулируемых нефотохимических потерь энергии в ФС2.

Перед измерением индукционных кривых листовые пластинки были адаптированы к темноте в течение 30 мин. Измерения световых зависимостей проводились при последовательном увеличении интенсивности ($0, 25, 45, 65, 90, 125, 190, 285, 420, 625, 820, 1150$ и $1500 \text{ мкмоль/м}^2 \cdot \text{с}$). На основании полученных световых кривых оценивали

дополнительные фотосинтетические параметры: (α) – начальный наклон световой кривой, отражает эффективность использования световой энергии, (ETRmax) – максимальную относительную скорость электронов по электрон-транспортной цепи, ($I_k = \text{ETRm}/\alpha$) минимальную насыщающую интенсивность света; β – параметр ингибирования (I_b) – «индекс фотоингибирования» ($I_b = \text{ETRmPot}/\beta$) [20]. Обозначения и описание фотосинтетических параметров представлены в соответствии с общепринятой номенклатурой [21].

Статистическая обработка результатов

Данные обрабатывали с использованием пакетов прикладных программ Statistica 8.0 (StatSoft, Inc., США) и SPSS Statistics 22 (IBM, США). Нормальность распределения определяли критерием Шапиро-Уилка. Для множественных сравнений независимых групп использовали дисперсионный анализ ANOVA и критерий Фишера (F-test), различия считали достоверными при значениях $p < 0,05$. При обнаружении статистически значимых различий между

группами проводили апостериорные сравнения с помощью критерия Стьюдента.

Исследования проводили на базе лаборатории физиологии и биотехнологии растений им. проф. А.Г. Юсупова биологического факультета ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный университет».

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изучаемые сорта винограда отличались по характеру морфологических изменений у черенков в условиях засоления. Солевой стресс в меньшей степени подавлял развитие побегов у черенков, чем корней (табл. 1) Так, показатель побегообразования у черенков на засолении варьировал по сортам от 84 до 100 % к контролю. Образование же корней снижалось у черенков сортов Августин, Агадаи, Ркацители до уровня 50–56 %, а сорта Молдова – 40 % к контролю. Показатели роста новообразованных побегов на засолении снижались до уровня 39 % к контролю у сорта Агадаи, 56 % – сорта Молдова и 67 % – сорта Ркацители. У сорта Августин они оставались на уровне контрольных значений. В большей степени на засолении снижались размеры корней.

Таблица 1. Состояние жизнеспособности черенков у сортов в контроле (К) и при импульсном засолении NaCl (100мМ) на 35 сутки культивирования

Table 1. State of viability of cuttings in varieties in control (K) and with pulsed salinity of NaCl (100mM) on the 35th day of cultivation

Варианты опыта Variants experience	Образование, % Formation, %				Рост, см Growth, cm			
	Побегов shoot	% к % k	Корней roots	% к % k	Побегов shoot	% к % k	Корней roots	% к % k
Августин / Augustine								
K	100	100	100	100	90±09	100	5,5±0,4	100
NaCl	100	100	50	50	99±09	110	2,3±0,3	42
Ркацители / Rkatsiteli								
K	90	100	80	100	95±10	100	4,7±0,3	100
NaCl	80	89	40	50	64±06	67	2,7±0,1	57
Агадаи / Agadai								
K	95	100	90	100	110±1,3	100	7,1±1,3	100
NaCl	80	84	50	56	46±1,1	39	3,4±1,2	48
Молдова / Moldova								
K	100	100	75	100	135±1,0	100	4,5±0,8	100
NaCl	100	100	30	40	90±0,3	56	2,3±0,2	51

Содержание зеленых пигментов в листьях черенков винограда как в контроле, так и в условиях засоления, имело сортовую специфику (табл. 2). Максимальное содержание пигментов в контрольном варианте наблюдалось у сорта Ркацители – 2,21 мг/г сырого веса, минимальное у сорта Агадаи – 0,99 мг/г. В условиях модельного засоления у сорта Ркацители уровень хлорофилла *a* незначительно отличался от контроля (94 %), несколько уступал ему сорт Августин с показателем (89 %), содержание же хлорофилла *a* в листьях новообразованных побегов у черенков сортов Молдова (120 %) и Агадаи (131 %) повышалось по сравнению с контролем.

Содержание хлорофилла *b* у всех сортов на засолении повышалось по сравнению с контрольными значениями. Наибольшие значения содержания хлорофилла *b* наблюдались также у сортов Агадаи (260 %) и Молдова (177 %). У сортов Ркацители и

Августин этот показатель незначительно отличался от контроля, составив 108 % и 122 % соответственно.

Максимальное значение суммы пигментов относительно контроля отмечено у сорта Агадаи, у которого оно составило 1,62 мг, что на 64 % выше контроля. У сорта Молдовы содержание пигментов составило 1,99 мг (на 34 % выше контроля). Достоверных различий по содержанию суммы пигментов относительно контроля у сортов Ркацители и Августин не наблюдалось.

Содержание каротиноидов у всех сортов при воздействии NaCl в концентрации 100 мМ сохранялись на уровне контрольных значений.

Одним из общепринятых индикаторов состояния растений служит оценка изменений эффективности первичных процессов фотосинтеза. Значение этого показателя определяется как важностью фотосинтетической функции в жизни растения, так и высокой чувствительностью

фотосинтетического аппарата (ФСА) к повреждающим воздействиям. Измерение и анализ флуоресцентных параметров растений позволяет диагностировать физиологическое состояние растения, проследить

изменения на различных участках ФСА в процессе адаптации к абиотическим факторам, а также оценить потенциальные возможности растения [15].

Таблица 2. Влияние хлоридного засоления (100 мМ) на уровень фотосинтетических пигментов

Table 2. Effect of chloride salinity (100 мМ) on the level of photosynthetic pigments

Показатели Варианты Experimental Variants	Содержание пигментов, мг/г сырого веса Pigment content, mg/g of raw weight							
	Chl <i>a</i>		Chl <i>b</i>		ССК светособирающий хлорофилл (a + b) light-harvesting chlorophyll		Car	
	% к % к	% к % к	% к % к	% к % к	% к % к	% к % к	% к % к	% к % к
Молдова / Moldova								
К	1,09±0,05	100	0,39±0,02	100	(0,58) 1,48±0,07	100	0,21±0,04	100
NaCl	1,31±0,08	120	0,69±0,01*	177	(0,76) 1,99±0,08	134	0,19±0,02	90
Агадаи / Agadai								
К	0,74±0,04	100	0,25±0,02	100	(0,56) 0,99±0,06	100	0,15±0,01	100
NaCl	0,97±0,12	131	0,65±0,07*	260	(0,88) 1,62±0,18	164	0,14±0,03	93
Августин / Augustine								
К	1,51±0,24	100	0,58±0,11	100	(0,61) 2,09±0,35	100	0,27±0,03	100
NaCl	1,34±0,16	89	0,71±0,02	122	(0,76) 2,05±0,17	98	0,24±0,05	89
Ркацители / Rkatsiteli								
К	1,58±0,17	100	0,63±0,86	100	(0,63) 2,21±0,25	100	0,26±0,04	100
NaCl	1,48±0,04	94	0,68±0,01	108	(0,69) 2,16±0,05	98	0,25±0,01	96

Примечание: (*) Контрольные значения приведены на 28 сутки опыта, опытные – на 35-е в связи с задержкой роста побегов

Note: (*) Control values were recorded on day 28 of the experiment, while experimental values were obtained on day 35 due to a delay in shoot growth

Нами были проведены исследования флуоресцентных параметров 4 сортов винограда на свето-адаптированных листьях в естественных условиях. На рис. 1а представлены стартовые значения квантовых выходов F_0' , F_m' . Видно, что фоновая флуоресценция в контрольных вариантах у всех сортов практически одинакова и варьирует незначительно в пределах от 37 (Августин) до 44 (Молдова). Разброс значений энергетических потерь в виде F_m' у сортов различен: наименьшие потери у сорта Августин, затем Ркацители, Агадаи и наибольшие – у сорта Молдова. На рис. 1б указаны квантовые выходы вариабельной флуоресценции (F_v), которая представляет собой разницу между величинами флуоресценции хлорофилла F_m' и F_0' , высокие показатели у сорта Молдова связаны с увеличением F_m' . Эффективность преобразования поглощенного света в фотохимию ($Y(II)$) у всех сортов не высока и отличается незначительно (рис. 1б).

При моделировании условий засоления (рис. 2а) квантовые выходы фоновой и максимальной флуоресценции изменяются у всех сортов в разной степени: у сорта Агадаи повышается F_0' на 21,4 %, F_m' на 10,2 %, у Ркацители F_0' снижен относительно контроля на 8,1 %, F_m' увеличивается на 9,8 %, у Молдовы F_0' не меняется, но F_m' повышается на 11,5 %

и у Августина на фоне небольшого подъема F_0' на 8,1 % повышение F_m' весьма значительно – 40,6 %. В условиях солевого стресса эффективность фотосинтеза ($Y(II)$) у опытных образцов по сравнению с контрольными растениями также увеличивается: у сорта Августин на 16,9 %, Ркацители – 13,5 %, Агадаи – 11,4 % и Молдова – 6,3 % (рис. 2б). Обычно солевой стресс ведет к снижению эффективности работы ФСА, полученные данные по интенсификации $Y(II)$ указывают на эффективную работу защитных механизмов, реализация которых приводит к устойчивости при засолении.

Показатели молекулярных процессов диссипации энергии, идущих *in vivo*, измеряемых по кинетическим световым кривым (рис. 3), таких как фотосинтеза (Y) и относительная скорость электронов по электронно-транспортной цепи (ETR) и в контрольных вариантах варьируют в пределах нормы. Анализ дозозависимых световых кривых показал, что эффективность преобразования световой энергии в химическую в ФС2 ($Y(II)$) у всех представленных сортов, выросших на хлоридной среде (при солевом стрессе) выше контрольных (рис. 3б). С увеличением интенсивности светового потока эффективность фотосинтеза и коэффициенты фотохимического тушения флуоресценции (qP) снижаются (рис. 3а), доля

открытых реактационных центров (qL) ФС2 составила: 36 % у сорта Молдова, у сорта Августин – 27 %, Агадаи – 39 %, Ркацители – 32 %. Высокие показатели $Y(II)$ коррелировали со скоростью переноса электронов по электронно-транспортной цепи (ETR) (рис. 36). Если у сорта Августин относительная скорость

электронного транспорта у опытных и контрольных образцов совпадала, то у сортов Агадаи и Молдова у опытных она была ниже, чем у контрольных, а у сорта Ркацители отмечена обратная корреляция – у опытных на 30 % выше контрольных.

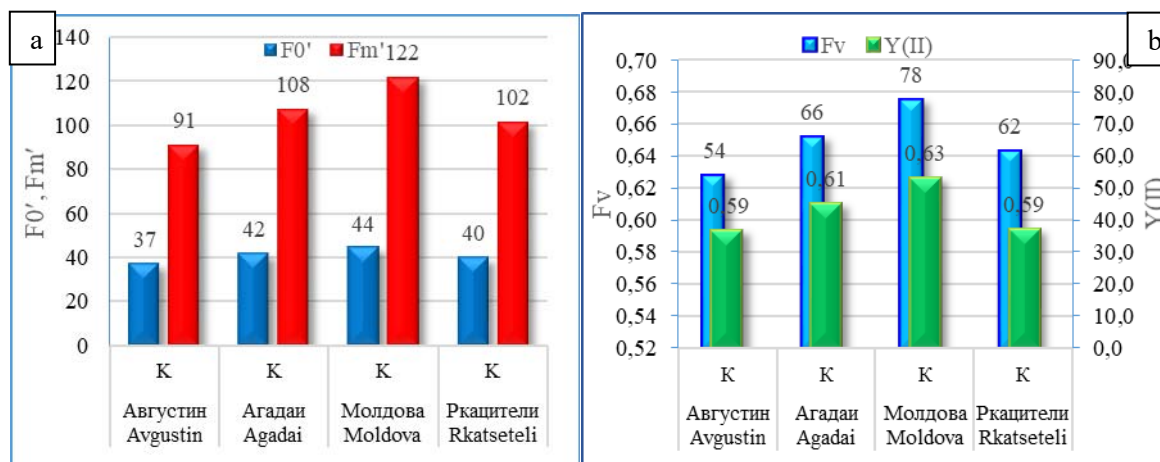


Рисунок 1. Стартовые значения квантовых выходов флуоресценций свето-адаптированных листьев исследуемых сортов: а – фоновая (F_0'), максимальная (F_m'); б – варибельная (F_v') флуоресценция и эффективности фотосинтеза ($Y(II)$) в контроле

Figure 1. Starting values of fluorescence quantum yields of light-adapted leaves in the control: а – background (F_0'), maximum (F_m'); б – variable (F_v') fluorescence, photosynthetic efficiency ($Y(II)$) Y-axis, intensity (rel. units)

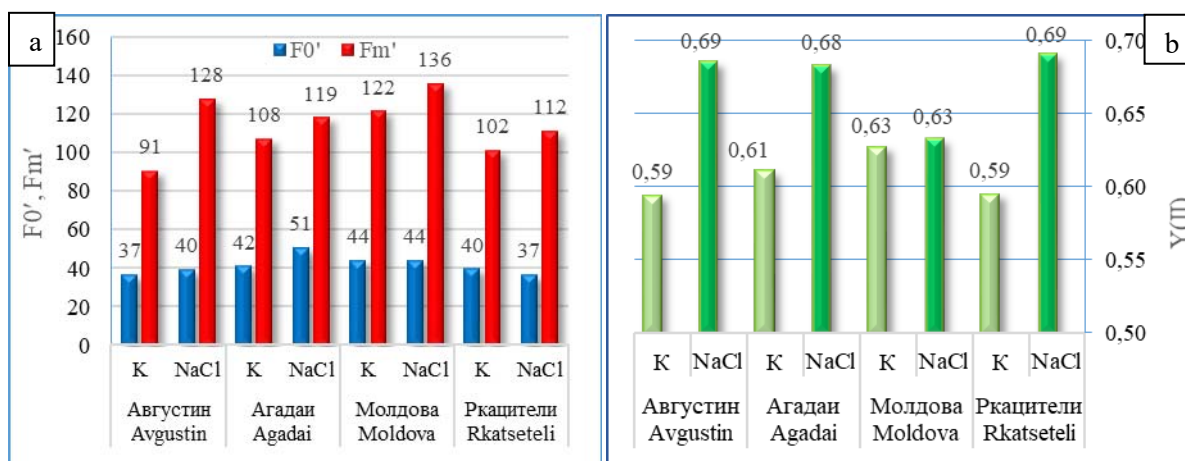


Рисунок 2. Стартовые значения квантовых выходов флуоресценций свето-адаптированных листьев исследуемых сортов: а – фоновая (F_0'), максимальная (F_m') в норме (К) и при солевом стрессе (NaCl); б – эффективность фотосинтеза ($Y(II)$) в норме (К) и при солевом стрессе (NaCl)

По вертикальной оси – интенсивность флуоресценции в относительных единицах

Figure 2. Starting values of quantum yields of fluorescence of light-adapted leaves of the varieties studied under normal conditions (K) and salt stress (NaCl): а – background (F_0'), maximum (F_m'); б – photosynthetic efficiency ($Y(II)$). Y-axis, intensity (rel. units)

Для оценки потенциальных возможностей испытываемых сортов измеряли фотосинтетические параметры при 30 минутной темновой адаптации растений. При засолении у листьев черенков всех представленных сортов показатели F и F_m повышаются по отношению к контролю, причем максимальная флуоресценция у сорта Августин возросла на 59 %, Молдова – 37 %, Ркацители – 13 %, Агадаи – 4 %. Как видно на рис. 4а самые высокие значения F_m у сорта Ркацители, низкие – у сорта Молдова, хотя показатели фоновой флуоресценции при солевом стрессе превышают контрольные на 34 %. У фотосинтезирующих

организмов поглощенная световая энергия реализуется по трем конкурентным направлениям: 1 – фотохимическое тушение с образованием органических веществ, 2 – нефотохимическое тушение или тепловая диссипация и 3 – флуоресценция. Поскольку они все являются конкурентными, соответственно, изменение эффективности одного из них ведет к противоположно направленному изменению двух других.

Определение компонентов нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла *a* проводят путём анализа кинетики релаксации максимального уровня

флуоресценции (Fm). На рис. 46 представлены дозозависимые параметры конкурентных с флуоресценцией процессов – Fv /Fm и NPQ. Нужно отметить, что значения Fv /Fm у всех сортов снижены относительно контрольных на 15–17 %. По максимальной эффективности фотосинтеза наибольшие показатели у сорта Агадаи, у всех сортов Fv /Fm проявляет тенденцию к снижению. Относительная скорость электронного транспорта у сортов Агадаи и Ркацители ниже контрольной, у сорта Августин – на

уровне контрольных значений. На фоне самых высоких показателей скорости транспорта возбужденных электронов (ETR) и тепловой диссипации, у сорта Молдова относительно низкий показатель Fv /Fm. Несмотря на то, что преобладающее количество энергии теряется в виде флуоресценции, растение, тем не менее, пытается обеспечить себя органическими веществами, поддерживая фотосинтез на необходимом уровне.

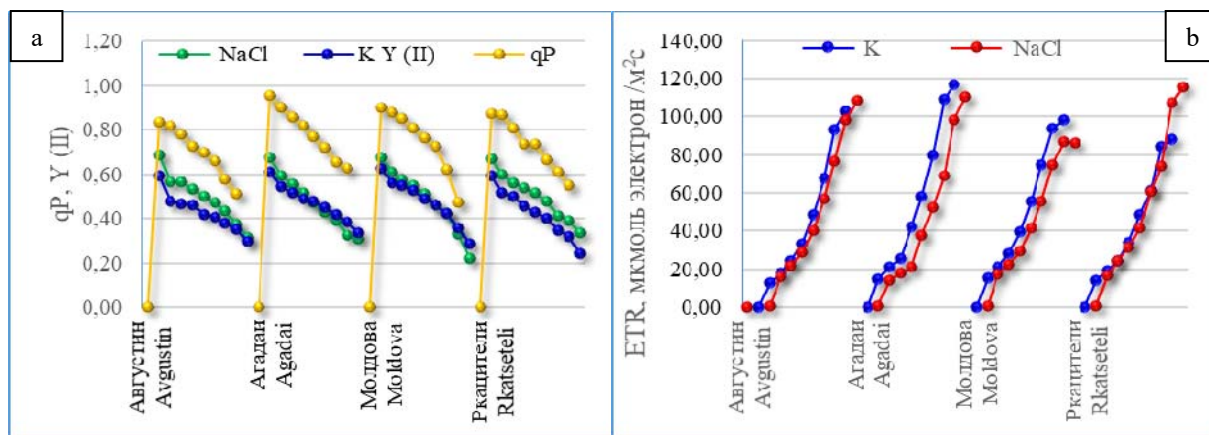


Рисунок 3. Быстрые световые кривые свето-адаптированных образцов в норме и при солевом стрессе:

а – дозозависимые кривые эффективности фотосинтеза (Y(II)) и фотохимического тушения (qP);

б – относительная скорость электронного транспорта (ETR)

Figure 3. Light curves of light-adapted samples under normal conditions and salt stress:

а – dose-dependent curves of the efficiency of photosynthesis (Y(II), rel. units) and photochemical

quenching (qP, rel. units); б – relative electron transport rate (ETR, $\mu\text{mol electrons/m}^2\text{s}$)

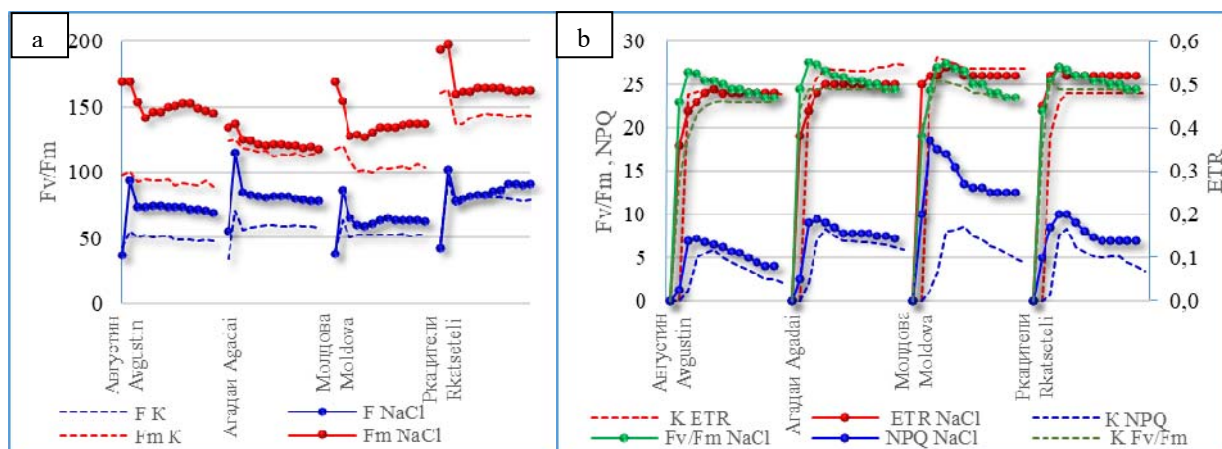


Рисунок 4. Дозозависимые световые кривые темно-адаптированных образцов в норме (K – прерывистые линии) и при солевом стрессе (NaCl): а – фоновая (F) и максимальная (Fm) флуоресценции, относительная скорость электронов по ETR ($\mu\text{кмоль/м}^2\text{с}$); б – нехимическое фототушение (NPQ), максимальная эффективности фотосинтеза (Fv /Fm). По оси ординат – интенсивность, отн. ед.

Figure 4. Dose-dependent light curves of dark-adapted samples under normal conditions (K – dashed lines)

and salt stress (NaCl): а – background (F) and maximum (Fm) fluorescence. Y-axis, intensity (rel. units);

б – nonchemical photoquenching (NPQ), maximum efficiency of photosynthesis (Fv /Fm) – Y-axis, intensity (rel. units); relative electron transport rate (ETR, $\mu\text{mol electrons/m}^2\text{s}$)

Дополнительные параметры, рассчитанные по основным параметрам флуоресценции, показывают дальнейшее распределение поглощенной энергии возбуждения в ФС2 по трем направлениям – Y(II) фотохимическая конверсия, регулируемые (Y(NPQ)) и нерегулируемые (Y(NO)) потери [19]. По нашим данным, у всех исследованных сортов преобладают регулируемые потери: у сорта Августин Y(NPQ) ~41,2 %, Агадаи ~43,1 %, Молдова ~34,3 % и Ркацители ~46,4 %.

Процентное соотношение по нерегулируемым потерям (Y(NO)): Августин ~7,1 %, Агадаи ~6,3 %, Молдова ~9,1 % и Ркацители ~4,4 %. Преобладание регулируемых потерь Y(NPQ) свидетельствует о хорошей регуляции потоков избыточной энергии возбуждения (за счет работы DrH и зеаксантин-зависимых фотопротекторных механизмов), которая безопасно рассеивается на уровне антенны. Субоптимальная мощность фотозащитных реакций

$Y(NPQ)/Y(NO)$ [22] для Августина = 5,8; Агадаи ~6,8; Молдова ~3,7 и Ркацители ~10,5 %.

Дополнительные фотосинтетические параметры, рассчитанные по результатам аппроксимации световых кривых [19], представлены в таблице 3.

Таблица 3. Дополнительные фотосинтетические параметры исследуемых сортов винограда в контроле (К) и при импульсном засолении NaCl (100мМ)

Table 3. Additional photosynthetic parameters of the grape varieties studied in control (K) and with pulsed NaCl salinity (100mM)

Сорт Variety		α , e^-	I/k , мкмоль (фотон)/ $m^2 \cdot c$	I/b , мкЕ/ $m^2 \cdot c$	β , e^-	ETRmPot	ETRmax, мкмоль $e^-/m^2 \cdot c$
Августин Augustine	K	0,21±0,001	137,55±22,3	667,44±21,4	0,64±0,07	1428,29±102,1	126,27±14,8
	NaCl	0,26±0,002	135,87±38,2	551,05±32,1	1,17±0,09	2200,41±98,4	126,95±13,3
Ркацители Rkatsiteli	K	0,21±0,001	101,09±11,1	473,01±41,5	0,88±0,05	1275,07±32,1	98,13±10,5
	NaCl	0,26±0,003	148,04±32,4	573,16±47,3	0,33±0,03	709,87±107,6	146,23±12,4
Агадаи Agadai	K	0,23±0,005	151,56±37,1	683,23±54,2	1,14±0,07	2047,56±112,1	139,89±21,7
	NaCl	0,22±0,001	146,79±27,6	653,35±34,3	0,29±0,02	653,44±64,4	133,87±11,2
Молдова Moldova	K	0,26±0,002	109,11±10,3	435,64±444,8	1,6±0,03	1811,81±103,6	108,56±15,3
	NaCl	0,29±0,004	81,96±12,7	280,51±30,1	4,24±0,9	3316,59±131,2	84,19±9,6

Примечание: Разница между контрольными (К) и опытными (NaCl) образцами достоверна ($p < 0,05$)

Note: A statistically significant difference was observed between the control (C) and experimental (NaCl) groups ($p < 0.05$)

Самый высокий параметр ингибирования (β) у сорта Молдова ~ 4,24 e^- , а максимальная потенциальная скорость переноса насыщенных электронов (ETR_{mPot}) (в отсутствии фотоингибирования) в 2 раза превышает ETR_{max}, а максимальная скорость нециклического транспорта электронов (ETR_{max}) снижается на 28,9 %, что может свидетельствовать о наличии сильного стресса.

Адаптация растений к условиям окружающей среды представляет собой комплекс взаимосвязанных реакций, направленных на эффективное использование ресурсов окружающей среды для реализации генетических алгоритмов роста и развития.

В процессе онтогенеза растения подвергаются воздействию различных абиотических факторов, среди которых наиболее существенны свет, температура, засуха и засоление. У фотосинтезирующих организмов различают следующие основные компоненты флуоресценции: 1 – фоновая (F_0'), не зависящая от фотохимических реакций и отражающая состояние антенного хлорофилла; 2 – максимальная (F_m'), показывает потери энергии возбуждения в виде флуоресценции и 3 – вариабельная, (F_v'), дает информацию о работе фотосинтетического аппарата. Фоновая флуоресценция не зависит от фотохимических реакций и связана с потерей энергии возбуждения между антенными пигментами ФС2 или со снижением скорости переноса энергии к РЦ ФС2 [23]. В условиях засоления повышение F_0' связывают с повреждением ультраструктуры с хлоропластов, считая, что повышенные значения F_0' были вызваны диссоциацией ССК II от ядра ФС II на набухших тилакоидах [24–27].

Повышение F_m' , отмеченное у всех сортов (рис. 2а), указывает на стрессованность растений, т.к. при нормальной и эффективной работе ФСА интенсивность флуоресценции Хл а остается низкой, однако любое нарушение процесса фотосинтеза приводит к её значительному увеличению. Это связано с координацией регуляции процессов, индуцирующих фотохимическое и нефотохимическое тушение флуоресценции. Считается, что повышение F_m' связано

с потреблением АТФ, при активации цикла Кальвина. При этом частичное снижение ΔpH (за счёт синтеза АТФ) приводит к понижению потерь энергии возбуждения (в виде тепла) и величины нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, т.к. ΔpH является одним из основных факторов, регулирующих тепловую диссипацию в комплексах ФС2 [28]. Параллельно со снижением нефотохимического тушения флуоресценции увеличивается уровень фотохимического тушения (qP) (рис. 3а) за счёт повышения интенсивности использования НАДФН₂. Доля тепловой диссипации в реализации поглощенной световой энергии [18] у всех сортов снижается относительно контроля: Августин – 0,31 (контроль – 0,41), Молдова – 0,33 (контроль – 0,36), Ркацители – 0,33 (контроль – 0,39), Агадаи – 0,35 (контроль – 0,39). Это логично, поскольку тепловая диссипация является конкурентным процессом наряду с флуоресценцией и эффективностью фотосинтеза.

Известно, что при засолении у чувствительных растений эффективность фотосинтеза ($Y(II)$) и скорость передачи электронов по ЭТЦ снижается, у наших образцов эффективность преобразования поглощенной энергии превышает контрольные показатели (рис. 2б и 3а). Возможно, что при солевом стрессе снижается протонный градиент за счет повышения проницаемости мембран и включается защитный механизм, связанный с быстрым восстановлением Q_A [29]. Параметр $Y(II)$ отражает часть энергии возбужденных реакционных центров, которая расходуется на фотохимическую конверсию [23]. Она зависит от концентрации акцепторов электронов (например, НАДФ⁺, доступный на акцепторной стороне ФС1) или скорости переноса электронов [30]. Относительная скорость транспортировки электронов у опытных образцов фиксировалась на уровне контрольных значений – сорт Августин, превышала контрольные – Ркацители, у сортов Агадаи и Молдова незначительно снижалась, что характерно при засолении. Рассмотренные результаты экспериментов проводились на свето-адаптированных черенках

4 сортов винограда для определения уровня адаптационного к солевому стрессу.

После темновой адаптации опытных растений (когда реакционные центры ФС2 открыты) проведенные флуоресцентные исследования позволили оценить потенциальные возможности исследуемых сортов. Одной из основных характеристик комплексов ФС2 является квантовый выход фотохимического превращения энергии, реализовываемого ФС2. Отмеченное нами постепенное снижение максимальной эффективности фотосинтеза у всех образцов на фоне высокой скорости транспорта электронов ETR указывает на фотоингибирование. Наиболее часто оцениваемым параметром фотоингибирования является максимальная эффективность ФС2, F_v/F_m . Двумя распространенными изменениями, приводящими к снижению уровня F_v/F_m , являются увеличение фотозащитной тепловой диссипации, зависящей от зеаксантина, и снижение способности реакционных центров ФС2 выполнять фотохимическое разделение зарядов [31].

Степень фотоинактивации ФС2 зависит как от окислительно-восстановительного состояния Q_A [32], так и от эффективности тепловой диссипации [18]. Реакция на стресс, вызванный NaCl, коррелирует с понижением эффективности фотосинтеза и повышением параметров нефотохимического тушения как механизма безопасного рассеивания избыточной энергии. Увеличение NPQ у исследуемых образцов связано с генерацией протонного градиента в тилакоидной мембране, который снижает скорость электронного транспорта через цитохромный b_6/f комплекс, а восстановление пластохинонового пула способствует перераспределению энергии между двумя типами фотосистем в пользу ФС1 (переход состояний). Изменения интенсивности тепловой диссипации направлены на компенсацию лимитирования электронного транспорта путём безопасной утилизации части энергии возбуждения, не использованной в фотохимии [33]. Изменение активности ФС2 и развитие NPQ через циклический поток электронов являются физиологическими механизмами защиты фотосинтетического аппарата в стрессовых ситуациях [34]. В этих случаях скорость повреждения ФС2 повышает скорость ее репарации.

Несмотря на снижение эффективности ФС2 и интенсификации процессов нефотохимического тушения у исследуемых растений потери избыточной энергии возбуждения хорошо регулируются на уровне антенн за счет работы ДрН и зеаксантин-зависимых фотопротекторных механизмов. По дополнительным фотосинтетическим параметрам (табл. 3) видно, что эффективность фотосинтеза (α) в опытных образцах превышала контрольные значения, потенциально возможная скорость электронного транспорта (ETR_{mPot}) очень высока у сортов Августин и Молдова, однако солевой стресс индуцировал фотоингибирование ФС2, о чем свидетельствуют параметр ингибирования (β), максимальная относительная скорость (ETR_{max}) и высокие значения нефотохимического тушения (NPQ).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом изменения в уровне фотосинтетических пигментов и эффективности работы ФСА свидетельствуют об устойчивости изучаемых сортов к условиям

засоления. По уровню физиологической адаптации и фотосинтетической пластичности сорта Ркацители, Агадаи и Августин проявили большую устойчивость, Молдова – меньшую. Это согласуется с характером морфологических изменений черенков в условиях засоления, проявляющихся в снижении ростовых и регенерационных показателей, которые в наибольшей степени выражены у сорта Молдова.

Эффективность фотосинтеза может быть важным фактором, определяющим устойчивость растений к абиотическим стрессам. Активная работа защитных механизмов обуславливает адаптивность и обеспечивают выживаемость растений.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают благодарность коллективу ФГБНУ «Дагестанская селекционная опытная станция виноградарства и овощеводства» и лично д.б.н. Казахмедову Рамидину Эфендиевичу за предоставленный для исследований материал и ценные консультации.

ACKNOWLEDGMENT

The authors express their gratitude to the staff of the Dagestan Breeding Experimental Station for Viticulture and Vegetable Growing and personally to Dr. Kazakhmedov Ramidin Efendievich for the material provided for research and for their valuable advice.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Zhang Zh., Fan Ya., Zhang A., Jiao Zh. Baseline-based soil salinity index (bssi): a novel remote sensing monitoring method of soil salinization // *Ieee journal of selected topics in applied earth observations and remote sensing*. 2023. N 16. P. 202–214.
2. Ковда В.А. Проблемы опустынивания и засоления почв аридных регионов мира // Москва: Наука, 2008. 415 с.
3. Баламирзоев М.А., Мирзоев Э.М.-Р. Почвы Дагестана, геоэкологические проблемы их охраны и рационального использования // *Юг России: экология, развитие*. 2008. N 2. С. 78–84.
4. Залибеков З.Г. Почвы Дагестана // Махачкала: Наука, ДНЦ РАН, 2010. 243 с.
5. Удовенко Г.В. Солеустойчивость культурных растений. Ленинград: Колос, 1977. 215 с.
6. Загиров Н.Г., Аличаев М.М. Ампеолоэкологическая оценка территории Терско-Сулакской низменности для расширения площадей под культуру винограда // *Плодоводство и ягодоводство России*. 2014. Т. 40. N 1. С. 134–137.
7. Егоров Е.А., Воробьева Т.Н., Ветер Ю.А. Продуктивный потенциал промышленных виноградников // *Аграрная наука*. 2007. N 1. С. 18–21.
8. Захарин А.А., Паничкин Л.А. Феномен солерезистентности гликофитов // *Физиология растений*. 2009. Т. 56. N 1. С. 107–116.
9. Рыфф И.И., Борисенко М.Н. Солеустойчивость подвойных сортов винограда в условиях *in vitro* // *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2016. N 4 (60). С. 198–201.
10. Юсуфов А.Г., Алиева З.М. Пороговая чувствительность к стрессам индивидуума и органов растений // *Проблемы развития АПК региона*. 2013. Т. 14. N 2 (14). С. 43–47.
11. Юсуфов А.Г., Алиева З.М. Засоление среды и диагностика солеустойчивости растений // *Труды Института геологии Дагестанского научного центра РАН*. 2012. N 61. С. 216–222.
12. Мамедова К.К. Влияние специфики засоления среды на изолированные структуры винограда // В сб.: *Ботаника в современном мире. Труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции*. 2018. С. 293–294.

13. Ру К.М., Сяо К., Лин П., Пей З.М., Чженг Х.Л. Краткосрочное и долговременное воздействие NaCl на физиологические и биохимические характеристики листьев настоящего мангрового растения (*Kandelia Candel*) // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 3. С. 403–409.
14. Королева О.Я., Колчевский К.Г. Влияние засоления почвы на пигментную систему и фотосинтез растений различных экологических групп // Тез. докл. II съезда Всероссийского общества физиологов растений. 1990. С. 46.
15. Kreslavski V.D., Zorina A.A., Los D.A., et al. Molecular mechanisms of stress resistance of photosynthetic machinery // Molecular stress physiology of plants. India: Springer India. 2013. P. 21–51.
16. Lichtenthaler H.K., Colowick S.P., Kaplan N.O. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. San Diego: Academic Press, 1987. P. 350–382.
17. Bilger W., Björkman O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis* // Photosynthesis Research. 1990. V. 25. P. 173–185.
18. Demmig-Adams B., Adams W.W., Baker D.H., Logan B.A., Bowling D.R., Verhoeven A.S. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation // Physiol. Plant. 1996. V. 98. № 2. P. 253–264.
19. Genty B., Harbinson J., Cailly A., Rizza F. Fate of excitation at PS II in leaves: the non-photochemical side // Third BBSRC Robert Hill Symposium on Photosynthesis. 1996. V. 31. 28 p.
20. Kramer D.M., et al. New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes // Photosynthesis Research. 2004. V. 79. P. 209–218.
21. Kalaji H.M., Schansker G., Ladle R.J., Goltsev V., Bosa K., Allakhverdiev S., Zivcak M. Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues // Photosynthesis Research. 2014. V. 122. P. 121–158.
22. Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin, Heidelberg, Germany. Springer Verlag, 1999. 343 p.
23. Kalaji H.M., Rutkovskaya A. Reactions of the photosynthetic apparatus of corn seedlings to salt stress // Problem Notebooks of Achievements in Agricultural Sciences. 2004. V. 496. № 2. P. 161–167.
24. Lichtenthaler H.K., Kuhn G., Prenzle U. et al. Adaptation of chloroplast-ultrastructure and of chlorophyll-protein levels to high-light and low-light growth conditions // Zeitschrift für Naturforschung. 1982. V. 37 (5-6). P. 464–475.
25. Kalaji M., Rutkowska A. Reakcje aparatu fotosyntety cznego siewek kukurydzy na stres solny // Zesz. Probl. Post. Nauk Rol. 2004. V. 496. P. 545–558.
26. Yamane K., Kawasaki M., Taniguchi M., Miyake H. Correlation between chloroplast ultrastructure and chlorophyll fluorescence characteristics in the leaves of rice (*Oryza sativa* L.) grown under salinity // Plant Production Science. 2008. V. 11. P. 139–145.
27. Yamane K., Rahman S., Kawasaki M., Taniguchi M., Miyake H. Pretreatment with antioxidants decreases the effects of salt stress on chloroplast ultrastructure in rice leaf segments (*Oryza sativa* L.) // Plant Production Science. 2004. V. 7. P. 292–300.
28. Корнеев Д.Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. Киев: Альтпресс, 2002. 184 с.
29. Sharma P., Jha A.B., Dubey R.S., Pessarakli M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions // Journal of Botany. 2012. Article ID: 217037. <https://doi.org/10.1155/2012/217037>
30. Tsai Y.C., Chen K.C., Cheng T.S., et al. Chlorophyll fluorescence analysis in diverse rice varieties reveals the positive correlation between the seedlings salt tolerance and photosynthetic efficiency // BMC Plant Biology. 2019. V. 19. P. 403. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1983-8>
31. Demmig-Adams B., Adams W.W. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation // New phytologist. 2006. V. 172. № 1. P. 11–21.
32. Kalaji H. M., Rapacz M., Brestic M., Goltsev V. (Eds.). Chlorophyll fluorescence measurements and plant stress responses. Frontiers Media SA. 2023. V. 2. 194 p.
33. Гольцев В.Н., Каладжи М.Х., Кузманова М.А., Аллахвердиев С.И. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла а - теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений. Москва: Ижевск, 2014. 220 с.
34. Bashir N., Athar H., Kalaji H., Wróbel J., Mahmood S., Zafar Z., Ashraf M. Is Photoprotection of PSII One of the Key Mechanisms for Drought Tolerance in Maize // International Journal of Molecular Sciences. 2021. V. 22. P. 1–21. <https://doi.org/10.3390/ijms222413490>

REFERENCES

1. Zhang Zh., Fan Ya., Zhang A., and Jiao Zh. Baseline-based soil salinity index (bssi): a novel remote sensing monitoring method of soil salinization. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 2023, no. 16, pp. 202–214.
2. Kovda V.A. *Problemy opustynivaniya i zasoleniya pochv aridnykh regionov mira* [Problems of desertification and salinization of soils in arid regions of the world]. Moscow, Nauka Publ., 2008, 415 p. (In Russian)
3. Balamirzoev M.A., Mirzoev E.M-R. Soils of Dagestan, geoeological problems of their protection and rational use. *Yug Rossii: ecologiya, razvitie* [South of Russia: ecology, development]. 2008, no. 2, pp. 78–84. (In Russian)
4. Zalibekov Z.G. *Pochvy Dagestana* [Soils of Dagestan]. Makhachkala, Nauka Publ., DSC RAS Publ., 2010, 243 p. (In Russian)
5. Udovenko G.V. *Soleustoychivost' kul'turnykh rastenii* [Salt resistance of cultivated plants]. Leningrad, Kolos Publ., 1977, 215 p. (In Russian)
6. Zagirov N.G., Alichayev M.M. Ampeloecological assessment of the Terek-Sulak lowland for expanding the area under grapes. *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii* [Pomiculture and berry growing of Russia]. 2014, vol. 40, no. 1, pp. 134–137. (In Russian)
7. Egorov E.A., Vorobyova T.N., Veter Yu.A. Productive potential of industrial vineyards. *Agrarnaya nauka* [Agricultural Science]. 2007, no. 1, pp. 18–21. (In Russian)
8. Zakharin A.A., Panichkin L.A. The phenomenon of salt resistance in glycophytes. *Fiziologiya rastenii* [Plant Physiology]. 2009, vol. 56, no. 1, pp. 107–116. (In Russian)
9. Ryff I.I., Borisenko M.N. Salt resistance of rootstock grape varieties under in vitro conditions. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Journal of Orenburg State Agrarian University]. 2016, vol. 60, no. 4, pp. 198–201. (In Russian)
10. Yusufov A.G., Alieva Z.M. Threshold sensitivity to stresses of an individual and plant organ. *Problemy razvitiya APK regiona* [Problems of APK region's development]. 2013, vol. 14, no. 2, pp. 43–47. (In Russian)
11. Yusufov A.G., Alieva Z.M. Salinization of the environment and diagnosis of plant salt resistance. *Trudy Instituta geologii Dagestanskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Institute of Geology, Dagestan Scientific Center of the RAS]. 2012, no. 61, pp. 216–222. (In Russian)
12. Mamedova K.K. Influence of the specificity of environmental salinization on isolated structures of grapes. *Botanika v sovremennom mire. Trudy XIV Syezda Russkogo botanicheskogo obshchestva i konferentsii* [Botany in the modern world. Proceedings of the XIV Congress of the Russian Botanical Society and Conference]. Makhachkala, Russian Botanical Society, V.L. Komarov Botanical Institute RAS, DSC RAS, Mountain Botanical Garden DSC RAS, Dagestan State University, 2018, pp. 293–294. (In Russian)
13. Ru K.M., Xiao K., Lin P., Pei Z.M., Zheng H.L. Short-term and long-term effects of NaCl on physiological and biochemical characteristics of leaves of the true mangrove plant (*Kandelia Candel*). *Fiziologiya rastenii* [Plant Physiology]. 2009, vol. 56, no. 3, pp. 403–409.
14. Koroleva O.Ya., Kolchevskii K.G. Influence of soil salinity on the pigment system and photosynthesis of plants of various ecological groups]. *Tezisy dokladov II syezda VOFR* [Abstracts of the II

- Congress of the Russian Society of Plant Physiologists]. Moscow, 1990, p. 46. (In Russian)
15. Kreslavski V.D., Zorina A.A., Los D.A., et al. Molecular mechanisms of stress resistance of photosynthetic machinery. *Molecular stress physiology of plants*. India, Springer India, 2013, pp. 21–51.
 16. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, eds. Colowick S.P., and Kaplan N.O., San Diego, Academic Press, 1987, pp. 350–382.
 17. Bilger W., Björkman O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*, 1990, vol. 25, pp. 173–185.
 18. Demmig-Adams B., Adams W.W., Baker D.H., Logan B.A., Bowling D.R., Verhoeven A.S. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum*, 1996, vol. 98, no. 2, pp. 253–264.
 19. Genty B., Harbinson J., Cailly A.L., Rizza F. Fate of excitation at PS II in leaves: the non-photochemical side. Third BBSRC Robert Hill Symposium on Photosynthesis, 1996, vol. 31, 28 p.
 20. Kramer D.M., et al. New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*, 2004, vol. 79, pp. 209–218.
 21. Kalaji H.M., Schansker G., Ladle R.J., Goltsev V., et al. Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues. *Photosynthesis Research*, 2014, vol. 122, pp. 121–158.
 22. Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin, Heidelberg, Germany, Springer Verlag, 1999, 492 p.
 23. Kalaji H.M., Rutkovskaya A. Reactions of the photosynthetic apparatus of corn seedlings to salt stress. *Problem Notebooks of Achievements in Agricultural Sciences*, 2004, vol. 496, no. 2. pp. 545–558.
 24. Lichtenthaler H.K., Kuhn G., Prenzel U., et al. Adaptation of chloroplast-ultrastructure and of chlorophyll-protein levels to high-light and low-light growth conditions. *Zeitschrift für Naturforschung C*. 1982, vol. 37, no. 5-6, pp. 464–475.
 25. Kalaji M., Rutkowska A. Reactions of the photosynthetic apparatus of corn seedlings to salt stress. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.*, 2004, vol. 496, pp. 545–558. (In Polish)
 26. Yamane K., Kawasaki M., Taniguchi M., Miyake H. Correlation between chloroplast ultrastructure and chlorophyll fluorescence characteristics in the leaves of rice (*Oryza sativa* L.) grown under salinity. *Plant Production Science*, 2008, vol. 11, pp. 139–145.
 27. Yamane K., Rahman S., Kawasaki M., Taniguchi M., Miyake H. Pretreatment with antioxidants decreases the effects of salt stress on chloroplast ultrastructure in rice leaf segments (*Oryza sativa* L.). *Plant Production Science*, 2004, vol. 7, pp. 292–300.
 28. Korneev D.Yu. *Informatsionnye vozmozhnosti metoda induksii fluorestsentsii khlorofilla* [Information capabilities of the chlorophyll fluorescence induction method]. Kiev, Altpress Publ., 2002. (In Russian)
 29. Sharma P., Jha A.B., Dubey R.S., Pessarakli M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *Journal of Botany*, 2012, article ID: 217037. <https://doi.org/10.1155/2012/217037>
 30. Tsai Y.C., Chen K.C., Cheng T.S., et al. Chlorophyll fluorescence analysis in diverse rice varieties reveals the positive correlation between the seedlings salt tolerance and photosynthetic efficiency. *BMC Plant Biology*, 2019, vol. 19, p. 403. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1983-8>
 31. Demmig-Adams B., Adams W.W. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytologist*, 2006, vol. 172, no. 1, pp. 11–21.
 32. Kalaji H.M., Rapacz M., Brestic M., Goltsev V., eds. Chlorophyll fluorescence measurements and plant stress responses. *Frontiers Media SA*. 2023, vol. 2, 194p.
 33. Goltsev V.N., Kaladzhi M.Kh., Kuzmanova M.A., et al. *Peremennaya i zamedlennaya fluorestsentsiya khlorofilla a - teoreticheskie osnovy i prakticheskoe prilozhenie v issledovanii rastenii* [Variable and delayed chlorophyll a fluorescence – theoretical foundations and practical application in plant research]. Moscow, Izhevsk Publ., 2014, 220 p. (In Russian)
 34. Bashir N., Athar H., Kalaji H., Wróbel J., Mahmood S., Zafar Z., Ashraf M. Is Photoprotection of PSII One of the Key Mechanisms for Drought Tolerance in Maize. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, vol. 22, pp. 1–21. <https://doi.org/10.3390/ijms222413490>

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Калимат К. Мамедова провела эксперимент.
Елена В. Власова, Калимат К. Мамедова и
Зарина М. Алиева обработали и интерпретировали
результаты. Елена В. Власова, Зарина М. Алиева
рецензировали и редактировали рукопись.
Все авторы в равной степени участвовали в написании
рукописи и несут ответственность при обнаружении
плагиата, самоплагиата или других неэтических
проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Kalimat K. Mamedova conducted an experiment.
Elena V. Vlasova, Kalimat K. Mamedova and Zarina M. Alieva
processed and interpreted the results. Elena V. Vlasova and
Zarina M. Alieva reviewed and edited the manuscript.
All authors are equally participated in the writing
of the manuscript and are responsible for plagiarism,
self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Калимат К. Мамедова / Kalimat K. Mamedova <https://orcid.org/0000-0002-5591-5529>
Елена В. Власова / Elena V. Vlasova <https://orcid.org/0000-0003-0956-7110>
Зарина М. Алиева / Zarina M. Alieva <https://orcid.org/0000-0002-7722-7399>