

АГРОНОМИЯ

УДК 633.11:632.112+632.122.1

О.В. Бычкова, Л.П. Хлебова, А.Б. Совриков, А.М. Титова
O.V. Bychkova, L.P. Khlebova, A.B. Sovrikov, A.M. Titova

РЕАКЦИЯ ГЕНОТИПОВ ЯРОВОЙ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ МОДЕЛИРОВАННОГО ОСМОТИЧЕСКОГО И СОЛЕВОГО СТРЕССА

REACTION OF SPRING DURUM WHEAT GENOTYPES UNDER THE CONDITIONS OF SIMULATED OSMOTIC AND SALT STRESSES

Ключевые слова: яровая твердая пшеница, осмотический стресс, засуха, засоление, всхожесть, признаки проростков, хлорид натрия, полиэтиленгликоль 6000, генотипическая изменчивость.

Засуха и засоление почв являются основными абиотическими факторами, ограничивающими производство сельскохозяйственных культур. Всхожесть и различные параметры развития проростков являются одними из распространенных критериев для скрининга генотипов при создании соле- и засухоустойчивых сортов для выращивания в условиях засоления и дефицита влаги. Проведена оценка реакции двух генотипов яровой твердой пшеницы, различающихся по уровню полевой засухоустойчивости, на моделирование засухи и засоления в условиях лабораторного эксперимента. Для имитации осмотического стресса использовали растворы полиэтиленгликоля 6000 и хлорида натрия, осмотический потенциал которых составлял 11 МПа. Контролем служила дистиллированная вода. Оценивали следующие признаки: всхожесть, длина и масса проростков, количество, длина и масса зародышевых корней. Изученные генотипы яровой твердой пшеницы, различающиеся по устойчивости к засухе в полевых условиях, оказались более чувствительными к стрессу, спровоцированному высоким содержанием хлорида натрия в среде, свидетельствуя о комплексном осмотическом и токсическом эффектах как главных повреждающих факторах при действии избытка солей. Более высокие показатели всхожести, признаков проростков и корневой системы сорта Безенчукская 210 по сравнению с линией 12S₁-14, полученные на среде, имитирующей засуху (в присутствии ПЭГ 6000), подтвер-

ждают способность засухоустойчивого генотипа к осмотической настройке.

Keywords: spring durum wheat, osmotic stress, drought, salinity, germination, seedling traits, sodium chloride, polyethylene glycol 6000, genotype variability.

Drought and soil salinity are the main abiotic factors that limit crop production. Germination and seedling growth indices are among the most common criteria to screen genotypes for the breeding of salt and drought tolerant varieties for cultivation under the conditions of salinity and moisture deficiency. In this study, two spring durum wheat genotypes (*Triticum durum* Desf.) were compared regarding their field drought resistance to simulated water and salt stresses under laboratory experiment conditions. To simulate osmotic stress, solutions of polyethylene glycol 6000 and sodium chloride with osmotic potential of 11 MPa were used. Distilled water was used as control. The germination, shoot length, shoot fresh weight as well as the number, length and fresh weight of the primary roots were evaluated. The studied genotypes of spring durum wheat differing in resistance to drought in the field proved to be more sensitive to stress, provoked by a high content of sodium chloride indicating complex osmotic and toxic effects as the main damaging factors of excess salinity. Higher values of germination indices, and shoot and root traits of Bezenchukskaya 210 variety as compared to those of 12S₁-14 line obtained on a medium simulating a drought (in the presence of PEG 6000) confirm the ability of a drought-resistant genotype to be osmotic adapted.

Бычкова Ольга Владимировна, зав. лаб. биотехнологии растений, Алтайский центр прикладной биотехнологии, Алтайский государственный университет. E-mail: olga4ka_asu@mail.ru.

Bychkova Olga Vladimirovna, Head, Plant Biotechnology Lab., Altai Center for Applied Biotechnology, Altai State University. E-mail: olga4ka_asu@mail.ru.

Хлебова Любовь Петровна, к.б.н., директор, Алтайский центр прикладной биотехнологии; доцент, каф. экологии, биохимии и биотехнологии, Алтайский государственный университет. E-mail: hlebova61@mail.ru.

Совриков Андрей Борисович, к.с.-х.н., доцент, каф. почвоведения и агрохимии, Алтайский государственный аграрный университет. E-mail: sovrikov79@mail.ru.

Титова Анастасия Михайловна, студент, Алтайский государственный университет. E-mail: ecoklyb@yandex.ru.

Khlebova Lyubov Petrovna, Cand. Bio. Sci., Director, Altai Center for Applied Biotechnology; Assoc. Prof., Chair of Ecology, Biochemistry and Biotechnology, Altai State University. E-mail: hlebova61@mail.ru.

Sovrikov Andrey Borisovich, Cand. Agr. Sci., Assoc. Prof., Chair of Soil Science and Agrochemistry, Altai State Agricultural University. E-mail: sovrikov79@mail.ru.

Titova Anastasiya Mikhaylovna, student, Altai State University. E-mail: ecoklyb@yandex.ru.

Введение

Засуха и засоление почв являются основными абиотическими факторами, ограничивающими производство сельскохозяйственных культур, снижая урожайность ниже их генетического потенциала [1-3]. Увеличение продуктивности растений в условиях стресса до генетически возможного является сложной задачей для селекционеров [4]. Высокие концентрации солей в почвенном растворе ухудшают клеточный метаболизм и фотосинтез, налагают осмотическое напряжение на клеточные водные отношения, увеличивая токсичность натрия в цитозоле [5]. В условиях стресса прорастание семян зависит от внешнего осмотического потенциала, который предотвращает поглощение воды из-за токсического воздействия ионов Na^+ и Cl^- как в момент прорастания семени, так и во время дальнейшего развития проростка [6]. Накопление растворимых солей в почве приводит к увеличению осмотического давления почвенного раствора, что может ограничить поглощение воды семенами или корнями растений. Ущерб, причиняемый высокими концентрациями солей, объясняется снижением доступности воды, токсичностью или специфичностью ионов, а также дисбалансом в питании растений, вызванным такими ионами [7].

Полиэтиленгликоль (ПЭГ), широко используемый для моделирования осмотического стресса, является неионным водным полимером, который практически не проникает в ткани растений [8]. Напротив, ионы Na^+ и Cl^- проникают в растительные клетки и могут накапливаться в вакуолях толерантных растений или цитоплазме неустойчивых генотипов [9]. Всхожесть и различные параметры развития проростков являются одними из распространенных критериев при создании солей и засухоустойчивых сортов для выращивания в условиях засоления и дефицита влаги [10, 11]. Снижение данных показателей, как правило, приводит к существенным потерям урожайности сельскохозяйственных культур.

Целью исследования явилась оценка реакции генотипов яровой твердой пшеницы, различающихся по уровню полевой засухоустойчивости, на моделирование засухи и засоления в условиях лабораторного эксперимента.

Объекты и методы исследования

Эксперимент выполнен в 2017 г. в лаборатории биотехнологии растений ФГБОУ ВО «Алтайский государственный университет». Материалом для исследования служили два образца *Triticum durum* Desf., семена которых были любезно предоставлены сотрудниками лаборатории селекции твердой пшеницы Алтайского НИИ сельского хозяйства. Генотипы различались по устойчивости к засухе при выращивании в полевых условиях лесостепной зоны Алтайского края. Так, сорт Безенчукская 210 является устойчивым к недостатку влаги, а линия 12S₁-14 восприимчива к водному дефициту. Семена проращивали методом рулонов, предварительно обработав 1%-ным раствором KMgO_4 . Для имитации осмотического стресса использовали растворы ПЭГ 6000 и хлорида натрия, осмотический потенциал которых составлял 11 МПа. Контролем служила дистиллированная вода. Рулоны инкубировали в темноте в течение 5 дней при температуре $25 \pm 1^\circ\text{C}$. Оценивали следующие признаки: всхожесть, длина и масса проростков, количество, длина и масса зародышевых корней. Статистическую обработку результатов проводили с использованием прикладного программного обеспечения Microsoft Office Excel 2010.

Результаты и их обсуждение

Сравнение физиологических показателей проростков двух генотипов яровой твердой пшеницы, обладающих различной полевой засухоустойчивостью, показало, что образцы существенно различаются по реакции на повышенное содержание хлорида натрия и осмотический стресс, вызванный полиэтиленгликолем. Это подтверждает возможность изучения механизмов устойчивости к

засолению и засухе за счет генотипической изменчивости образцов [12].

Способность семян прорасти является критическим моментом для получения рассады, обладающей энергией роста. Семена более чувствительны к стрессам, чем зрелые растения, в том числе из-за воздействия динамической среды вблизи поверхности почвы [13]. На рисунке 1А представлена всхожесть семян при отсутствии стресса, а также при действии различных видов осмотиков. На контроле процент всхожести составил $81,4 \pm 6,7$ и $93,7 \pm 4,2$ для генотипов 12S₁-14 и Безенчукская 210 соответственно. Повышение осмотического давления в питательном растворе привело к существенному снижению данного показателя. Так, стресс, вызванный высоким содержанием NaCl в среде, привел к снижению всхожести семян твердой пшеницы до $31,7 \pm 9,3$ (12S₁-14) и $54,1 \pm 9,1\%$ (Безенчукская 210). У линии 12S₁-14 всхожесть семян в условиях дефицита влаги, вызванного полиэтиленгликолем, составила $23,3 \pm 4,4\%$, у сорта Безенчукская 210 – $31,7 \pm 4,8\%$.

Несмотря на то, что действие хлорида натрия на всхожесть оказало несколько меньшее ингибирующее влияние, чем ПЭГ 6000, дальнейшее развитие семян у разных генотипов происходило по-разному. Так, если средняя длина проростка образца 12S₁-14 при выращивании с добавлением ПЭГ 6000 снизилась более чем в 1,5 раза, составляя при этом $1,84 \pm 0,80$ см, то при действии хлорида натрия показатель уменьшился в 4,8 раз относительно контроля, составив $0,66 \pm 0,22$ см (рис. 1Б). Реакция сорта Безенчукская 210 характеризовалась существенным

увеличением размера проростка относительно контроля на среде, содержащей ПЭГ 6000. Действие хлорида натрия, как и для предыдущего образца, приводило к ингибированию роста проростков, средняя длина которых составила $0,58 \pm 0,19$ см. Масса проростков под воздействием стресса существенно снижалась относительно контроля, независимо от генотипа и типа осмотика, при этом статистически значимых различий влияния разных осмотических веществ не наблюдали (рис. 1В).

Формирование корневой системы у различных по устойчивости к засухе генотипов под воздействием полиэтиленгликоля и хлорида натрия существенно различалось (рис. 2 А, Б, В). При отсутствии осмотически активных компонентов в среде у линии 12S₁-14 наблюдали максимальную длину корней ($5,89 \pm 0,63$ см) при меньшем их количестве ($2,92 \pm 0,08$ шт.). У сорта Безенчукская 210 развитие корневой системы, напротив, происходило за счет образования большего количества зародышевых корней ($3,50 \pm 0,17$ шт.), уступая по длине предыдущему образцу. Действие полиэтиленгликоля приводило к существенному снижению всех показателей у генотипа 12S₁-14. Так, длина корней составила 59,93% относительно контроля, а их количество и масса – 82,88 и 16,40% соответственно. Более высокие показатели длины корней и их количества в сравнении с контрольным значением у Безенчукской 210 свидетельствуют о способности засухоустойчивого образца противостоять стрессу, спровоцированному добавлением в питательный раствор ПЭГ 6000.

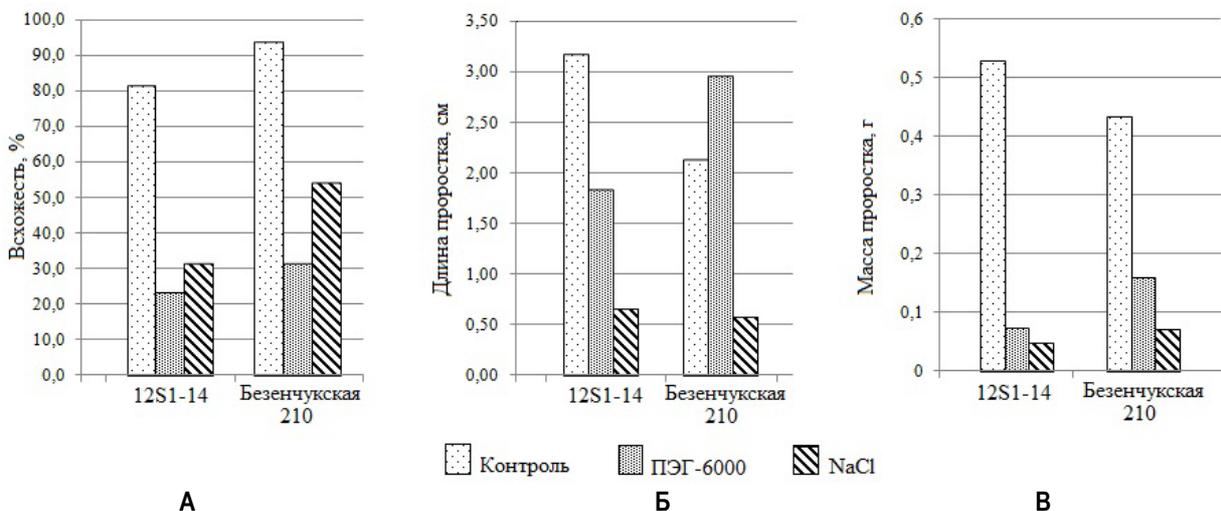


Рис. 1. Всхожесть семян и показатели проростков яровой твердой пшеницы в условиях засоления и осмотического стресса

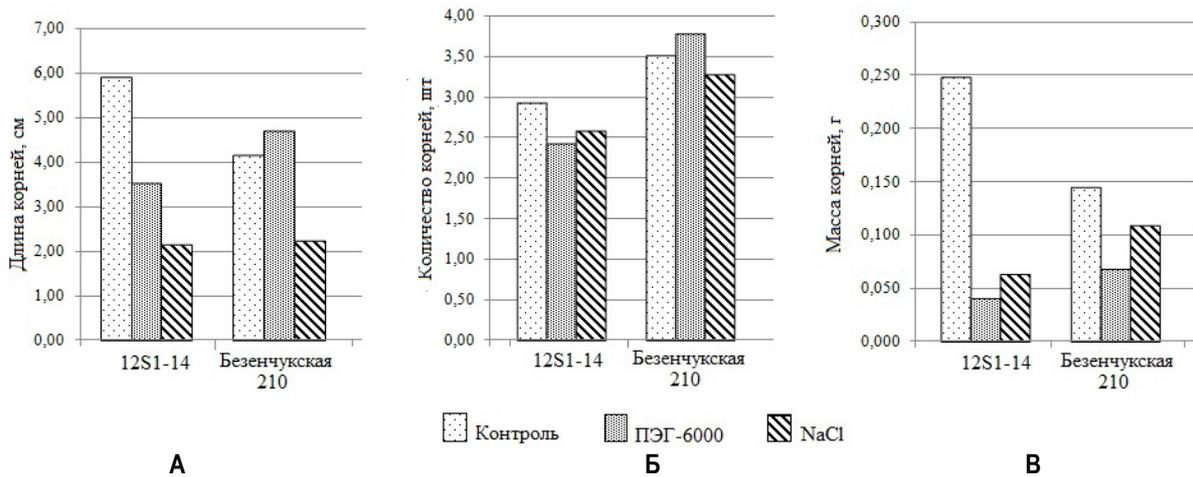


Рис. 2. Показатели корневой системы проростков яровой твердой пшеницы в условиях засоления и осмотического стресса

Хлорид натрия оказывал ингибирующее действие на развитие корневой системы обоих образцов, снижая средний уровень длины корней практически вдвое. При этом масса корней уменьшилась на 60 и 76% у засухоустойчивой и неустойчивой формы соответственно. Наименее вариабельным признаком оказался показатель количества зародышевых корешков, практически не различаясь в зависимости от типа осмотического агента у линии 12S₁-14 и несколько, уступая контролю и варианту с ПЭГ 6000 у сорта Безенчукская 210.

Таким образом, поведение генотипов твердой пшеницы в условиях осмотического стресса, спровоцированного присутствием в растворе высокомолекулярного компонента неионной природы – ПЭГ 6000, соответствовало их способности противостоять дефициту влаги в полевых условиях. Засухоустойчивый сорт Безенчукская 210 характеризовался существенно меньшим снижением относительно контроля различных показателей проростков и корней в сравнении с линией 12S₁-14. При этом ингибирующий эффект данного осмотика на корневую систему был менее выраженным. Согласно литературным данным, в условиях водного дефицита при одном и том же значении водного потенциала рост листьев ограничен в большей степени по сравнению с ростом корней, что объясняется большей способностью последних к осмотической адаптации (ОА) [14]. Так, биохимический анализ апикальных районов первичных корешков проростков кукурузы, подверженных водному стрессу, выявил значительное возрастание количества пролина, играющего значительную роль в осморегуляции [15]. Кроме того, снижение ростовой активности листьев,

предшествующее замедлению фотосинтетических процессов в условиях засухи, обуславливает отток образующегося избытка углеводов в корни, также поддерживая осмотическую настройку и рост корней [16].

Воздействие избыточного засоления на различные показатели проростков у изученных образцов носило иной характер. Наблюдалось снижение уровня всех рассматриваемых признаков независимо от уровня полевой засухоустойчивости генотипов.

Известно, что засуха и засоление физиологически связаны, поскольку оба индуцируют осмотический стресс, и большинство метаболических реакций, приводящих к негативным последствиям, в некоторой степени, сходны [17]. Например, общим для данных факторов является нарушение водного обмена растений и торможение роста растяжением разделившихся клеток [18]. Однако следует учитывать, что эффекты солевого стресса включают как солеспецифический, так и осмотический компоненты. Токсический компонент связан с накоплением ионов в цитоплазме, а дефицит воды обусловлен присутствием избытка ионов в почве [2, 5]. Основное внимание исследователей привлекает изучение механизмов, обеспечивающих ионный гомеостаз при засолении. При этом осмотический компонент воспринимается скорее как фактор, маскирующий проявление токсического компонента [2]. Вместе с тем эти компоненты в какой-то мере взаимосвязаны: ионы поступают в растение с транспирационным потоком, а их накопление нарушает водный обмен (например, функционирование устьичного аппарата) [19].

Результаты наших исследований подтверждают различные механизмы устойчивости к осмотическому стрессу, вызванному дефицитом влаги и высоким содержанием солей в среде. Одним из факторов противостояния недостатку воды является способность генотипа к осмотическому регулированию, что позволяет продолжить рост в условиях стресса. При этом осмотическая настройка достигается за счет синтеза и накопления в цитоплазме органических совместимых осмолитов, что обуславливает снижение осмотического потенциала цитозоля. Типичными совместимыми веществами являются сахара, аминокислоты и их производные (пролин и/или глицин-бетаин), спирты (маннитол) и другие низкомолекулярные метаболиты [16, 20]. Известно, что неорганические ионы также могут играть определенную роль в осмотической настройке, как это было показано для пшеницы, где одним из компонентов ОА выступали ионы калия [21]. При солевом стрессе процесс осмотической адаптации осуществляется путем поглощения и накопления неорганических ионов, главным образом Na^+ и Cl^- [22]. Однако высокая концентрация ионов натрия как результат осмотической регуляции является токсичным для клетки, что отрицательно сказывается на процессе роста и развития растения [16].

Засоление также может влиять на прорастание и всхожесть семян, облегчая проникновение токсичных ионов, что может изменить их ферментативный или гормональный статус [23], приводя к снижению данных показателей. По мнению ряда исследователей, ингибирование прорастания семян связано как с осмотическим, так и токсическим действием избытка солей [24]. Поскольку всхожесть семян более чувствительна к засолению и засухе, чем рост и развитие растения, то большая устойчивость культуры, например, яровой твердой пшеницы, во время всходов может рассматриваться в качестве адаптивной особенности этого вида для засоленных или засушливых сред [25]. Однако в литературе представлена и другая точка зрения. Так, J.D. Rhoades [26] считает, что растения могут быть относительно устойчивы во время прорастания, но позже становятся более чувствительными к негативным факторам, подтверждая мнение J. Levitt [27] о том, что тест на прорастание не всегда является хорошим показателем для дифференциации сортов по засухо- или солеустойчивости. В нашем эксперименте наблюдалось существенное снижение всхожести

семян изученных образцов независимо от уровня полевой устойчивости к засухе. При этом ингибирующий эффект ПЭГ 6000 являлся более выраженным, приводя к более чем трехкратным различиям с контрольными значениями. Тем не менее негативное влияние стрессовых факторов различной природы на генотип с высокой полевой засухоустойчивостью оказалось значительно слабее.

Выводы

Изученные генотипы яровой твердой пшеницы, различающиеся по устойчивости к засухе в полевых условиях, оказались более чувствительными к стрессу, спровоцированному высоким содержанием хлорида натрия в среде, свидетельствуя о комплексном осмотическом и токсическом эффектах как главных повреждающих факторах при действии солей. Более высокие показатели всхожести проростков и корневой системы сорта Безенчукская 210 по сравнению с линией 12S₁-14, полученные на среде, имитирующей засуху (в присутствии ПЭГ 6000), подтверждают способность засухоустойчивого генотипа к осмотической настройке.

Библиографический список

1. Flowers T.J. Improving crop salt tolerance // *J. Exp. Bot.* – 2004. – Vol. 55 (396). – P. 307-319.
2. Munns R., James R.A., Lauchli A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals // *J. Exp. Bot.* – 2006. – Vol. 57 (5). – P. 1025-1043.
3. Jones H.G. Monitoring plant and soil water status: established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance // *J. Exp. Bot.* – 2007. – Vol. 58 (2). – P. 119-131.
4. Khayatnezhad M., Gholamin R., Jamaati-e-Somarin S.H., Zabihi-e-Mahmoodabad R. Study of NaCl salinity effect on wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars at germination stage // *Am. Eurasian J. Agric. Environ. Sci.* – 2010. – Vol. 9 (2). – P. 128-132.
5. Sayar R., Bchini H., Mosbahi M., Ezzine M. Effects of salt and drought stresses on germination, emergence and seedling growth of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) // *Afr. J. Agric. Res.* – 2010. – Vol. 5 (15). – P. 2008-2016.
6. Murillo-Amador B.R., Lopez-Aguilar R., Kaya C., Larrinaga-Mayoral J., Flores-Hernandez A. Comparative effects of NaCl and polyethylene glycol on germination, emergence and seedling growth of cowpea // *J. Agron. Crop Sci.* – 2002. – Vol. 188. – P. 235-247.
7. James R.A., Munns R., Von Caemmerer S. Photosynthetic capacity is related to the cellular and subcellular partitioning of Na^+ , K^+ , and Cl^- in salt-affected barley and durum wheat // *Plant Cell Environ.* – 2006. – Vol. 29. – P. 2185-2197.

8. Kawasaki T., Akiba T., Moritsgu M. Effects of high concentrations of sodium chloride and polyethylene glycol on the growth and ion absorption in plants. I. Water culture experiments in a greenhouse // *Plant Soil*. – 1983. – Vol. 75. – P. 75-85.
9. Genc Y., Hu Yc., Schmidhalter U. Reassessment of tissue Na⁺ concentration as a criterion for salinity tolerance in bread wheat // *Plant Cell Environ.* – 2007. – Vol. 30. – P. 1486-1498.
10. Khan M.I., Shabbir G., Akram Z., Shah M.K.N., Ansar M., Cheema N.M., Iqbal M.S. Character association studies of seedling traits in different wheat genotypes under moisture stress conditions // *SABRAO Journal of breeding and genetics*. – 2013. – Vol. 45 (3). – P. 458-467.
11. Mordi P., Zavareh M. Effects of salinity on germination and early seedling growth of chickpea (*Cicer arretinum* L.) cultivars // *International Journal of Farming and Allied Sciences*. – 2013. – Vol. 2 (3). – P. 70-74.
12. Gregorio G.B., Senadhira D., Mendoza R.D., Manigbas N.L., Roxas J.P., Guerta C.Q. Progress in breeding for salinity tolerance and associated abiotic stresses in rice // *Field Crops Research*. – 2002. – Vol. 76 (2-3). – P. 91-101.
13. Dodd G.L., Donovan L.A. Water potential and ionic effects on germination and seedling growth of two cold desert shrubs // *Am. J. Bot.* – 1999. – Vol. 86. – P. 1146-1153.
14. Ober E.S., Sharp R.E. Regulation of root growth responses to water deficit // *Advances in molecular breeding towards drought and salt tolerant crops* / Jenks M.A., Hasegawa P.M., Jain S. (eds.). – Dordrecht: Springer, 2007. – P. 33-53.
15. Sharp R.E., Poroyko V., Hejlek L.G. et al. Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics // *J. Exp. Bot.* – 2004. – Vol. 55. – P. 2343-2351.
16. Blum A. *Plant breeding for water-limited environments*. – New York, Dordrecht, Heidelberg, London: Springer, 2011. – P. 38-40.
17. Djibril S., Mohamed O.K., Diaga D., Diegane D., Abaye B.F., Maurice S., Alain B. Growth and development of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) seedlings under drought and salinity stresses // *Afr. J. Biotechnol.* – 2005. – Vol. 4 (9). – P. 968-972.
18. Веселов Д.С. Рост растяжением и водный обмен в условиях дефицита воды: автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Уфа, 2009. – 47 с.
19. Веселов Д.С., Шарипова Г.В., Кудоярова Г.Р. Влияние NaCl засоления на реакции сортов ячменя, различающихся по засухоустойчивости // *Агробиология*. – 2008. – № 10. – С. 18-26.
20. Blum A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production // *Plant Cell Environ.* – 2017. – Vol. 40. – P. 4-10.
21. Morgan J.M. Osmotic components and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat // *Aust. J. Plant Physiol.* – 1992. – Vol. 19. – P. 67-76.
22. Alian A., Altman A., Heuer B. Genotypic difference in salinity and water stress tolerance of fresh market tomato cultivars // *Plant Sci.* – 2000. – Vol. 152. – P. 59-65.
23. Smith P.T., Comb B.G. Physiological and enzymatic activity of pepper seeds (*Capsicum annuum*) during priming // *Physiol. Plant.* – 1991. – Vol. 82. – P. 71-78.
24. El-Hendawy S.E., Hu Yc., Schmidhalter U. Evaluating salt tolerance of wheat genotypes using multiple parameters // *Eur. J. Agron.* – 2005. – Vol. 2. – P. 243-253.
25. Freeman C.E. Germination response of a Texas population of ocotillo (*Fouquieria splendens* Engelm) to constant temperature, water stress, pH and salinity // *The Midland Nat.* – 1973. – Vol. 89. – P. 252-256.
26. Rhoades D. Principle effects of salts on soils and plants // *Water, soil and crop management relating to the saline water: Expert Consultation, AGL/MISC/16/90*. – Rome, Italy: FAO, 1990. – 133 pp.
27. Levitt J. Salt and ion stress // *Responses of plant to environmental stress: V. 2. Water, radiation, salt and other stresses* / Levitt J. (ed.). – New York: Academic Press, 1980. – P. 365-406.

References

1. Flowers T.J. Improving crop salt tolerance // *J. Exp. Bot.* – 2004. – Vol. 55 (396). – P. 307-319.
2. Munns R., James R.A., Lauchli A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals // *J. Exp. Bot.* – 2006. – Vol. 57 (5). – P. 1025-1043.
3. Jones H.G. Monitoring plant and soil water status: established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance // *J. Exp. Bot.* – 2007. – Vol. 58 (2). – P. 119-131.
4. Khayatnezhad M., Gholamin R., Jamaati-e-Somarin S.H., Zabihi-e-Mahmoodabad R. Study of NaCl salinity effect on wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars at germination stage // *Am. Eurasian J. Agric. Environ. Sci.* – 2010. – Vol. 9 (2). – P. 128-132.
5. Sayar R., Bchini H., Mosbahi M., Ezzine M. Effects of salt and drought stresses on germination, emergence and seedling growth of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) // *Afr. J. Agric. Res.* – 2010. – Vol. 5 (15). – P. 2008-2016.
6. Murillo-Amador B.R., Lopez-Aguilar R., Kaya C., Larrinaga-Mayoral J., Flores-Hernandez A. Comparative effects of NaCl and polyethylene glycol on germination, emergence and seedling growth of cowpea // *J. Agron. Crop Sci.* – 2002. – Vol. 188. – P. 235-247.
7. James R.A., Munns R., Von Caemmerer S. Photosynthetic capacity is related to the cellular and subcellular partitioning of Na⁺, K⁺, and Cl⁻ in salt-affected barley and durum wheat // *Plant Cell Environ.* – 2006. – Vol. 29. – P. 2185-2197.
8. Kawasaki T., Akiba T., Moritsgu M. Effects of high concentrations of sodium chloride and polyethylene glycol on the growth and ion absorption in plants. I. Water culture

- experiments in a greenhouse // *Plant Soil*. – 1983. – Vol. 75. – P. 75-85.
9. Genc Y., Hu Yc., Schmidhalter U. Reassessment of tissue Na⁺ concentration as a criterion for salinity tolerance in bread wheat // *Plant Cell Environ.* – 2007. – Vol. 30. – P. 1486-1498.
10. Khan M.I., Shabbir G., Akram Z., Shah M.K.N., Ansar M., Cheema N.M., Iqbal M.S. Character association studies of seedling traits in different wheat genotypes under moisture stress conditions // *SABRAO Journal of breeding and genetics*. – 2013. – Vol. 45 (3). – P. 458-467.
11. Mordi P., Zavareh M. Effects of salinity on germination and early seedling growth of chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars // *International Journal of Farming and Allied Sciences*. – 2013. – Vol. 2 (3). – P. 70-74.
12. Gregorio G.B., Senadhira D., Mendoza R.D., Manigbas N.L., Roxas J.P., Guerta C.Q. Progress in breeding for salinity tolerance and associated abiotic stresses in rice // *Field Crops Research*. – 2002. – Vol. 76 (2-3). – P. 91-101.
13. Dodd G.L., Donovan L.A. Water potential and ionic effects on germination and seedling growth of two cold desert shrubs // *Am. J. Bot.* – 1999. – Vol. 86. – P. 1146-1153.
14. Ober E.S., Sharp R.E. Regulation of root growth responses to water deficit // *Advances in molecular breeding towards drought and salt tolerant crops* / Jenks M.A., Hasegawa P.M., Jain S. (eds.). – Dordrecht: Springer, 2007. – P. 33-53.
15. Sharp R.E., Poroyko V., Hejlek L.G. et al. Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics // *J. Exp. Bot.* – 2004. – Vol. 55. – P. 2343-2351.
16. Blum A. *Plant breeding for water-limited environments*. – New York, Dordrecht, Heidelberg, London: Springer, 2011. – P. 38-40.
17. Djibril S., Mohamed O.K., Diaga D., Diegane D., Abaye B.F., Maurice S., Alain B. Growth and development of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) seedlings under drought and salinity stresses // *Afr. J. Biotechnol.* – 2005. – Vol. 4 (9). – P. 968-972.
18. Veselov D.S. Rost rastyazheniem i vodnyy obmen v usloviyakh defitsita vody: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. – Ufa, 2009. – 47 s.
19. Veselov D.S., Sharipova G.V., Kudoyarova G.R. Vliyaniye NaCl zasoleniya na reaktsii sortov yachmenya, razlichayushchikhsya po zasukhoustoychivosti // *Agrokhimiya*. – 2008. – № 10. – S. 18-26.
20. Blum A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production // *Plant Cell Environ.* – 2017. – Vol. 40. – P. 4-10.
21. Morgan J.M. Osmotic components and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat // *Aust. J. Plant Physiol.* – 1992. – Vol. 19. – P. 67-76.
22. Alian A., Altman A., Heuer B. Genotypic difference in salinity and water stress tolerance of fresh market tomato cultivars // *Plant Sci.* – 2000. – Vol. 152. – P. 59-65.
23. Smith P.T., Comb B.G. Physiological and enzymatic activity of pepper seeds (*Capsicum annuum*) during priming // *Physiol. Plant.* – 1991. – Vol. 82. – P. 71-78.
24. El-Hendawy S.E., Hu Yc., Schmidhalter U. Evaluating salt tolerance of wheat genotypes using multiple parameters // *Eur. J. Agron.* – 2005. – Vol. 2. – P. 243-253.
25. Freeman C.E. Germination response of a Texas population of ocotillo (*Fouquieria splendens* Engelm) to constant temperature, water stress, pH and salinity // *The Midland Nat.* – 1973. – Vol. 89. – P. 252-256.
26. Rhoades D. Principle effects of salts on soils and plants // *Water, soil and crop management relating to the saline water: Expert Consultation, AGL/MISC/16/90*. – Rome, Italy: FAO, 1990. – 133 pp.
27. Levitt J. Salt and ion stress // *Responses of plant to environmental stress: V. 2. Water, radiation, salt and other stresses* / Levitt J. (ed.). – New York: Academic Press, 1980. – P. 365-406.



УДК 633.31/37

Х.А. Хамоков
Kh.A. Khamokov

**ДИНАМИКА ПОТРЕБЛЕНИЯ АЗОТА, ФОСФОРА И КАЛИЯ
ПОСЕВАМИ ЗЕРНОБОБОВЫХ КУЛЬТУР ПРИ ИСПОЛЬЗОВАНИИ АЗОТНЫХ УДОБРЕНИЙ**

**THE DYNAMICS OF NITROGEN, PHOSPHORUS
AND POTASSIUM CONSUMPTION WHEN APPLYING NITROGEN FERTILIZERS**

Ключевые слова: соя, горох, вика, азотное удобрение, симбиотическая деятельность, активность симбиоза, азот воздуха, степная зона, предгорная зона.

Keywords: soybean, peas, vetch, nitrogen fertilizer, symbiotic activity, air nitrogen, steppe zone, foothill zone.