

УРОЖАЙНОСТЬ И СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ПОРАЖЕНИИ СЕПТОРИОЗОМ

Л.В. Волкова, кандидат биологических наук

Т.К. Шешегова, доктор биологических наук

Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока

им. Н.В. Рудницкого, Киров, Россия

E-mail: volkovkirov@mail.ru

Ключевые слова: яровая мягкая пшеница, септориоз, урожайность, фотосинтетические пигменты, листья

Реферат. В условиях Кировской области изучали сорта и перспективные линии селекции ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока с разной степенью устойчивости к септориозу по урожайности и составу пигментного комплекса в листьях. В условиях вегетационного периода 2017 г., характеризовавшегося избыточным увлажнением, сильное развитие грибной инфекции (степень поражения листовой пластинки 22,0–62,3 %) повлекло за собой снижение общей продуктивности растений. Коэффициент корреляции между поражением септориозом и зерновой и биологической урожайностью принимал средние отрицательные значения ($r = -0,43$ и $-0,44$). Разница средних значений в группах умеренно устойчивых и восприимчивых сортов составила по урожайности зерна 0,23 т/га, надземной биомассы – 0,49 т/га. От фазы выхода в трубку до колошения у всех сортов наблюдали повышение содержания хлорофильных пигментов и снижение – каротиноидов на единицу сухой массы листа. Однако в группе восприимчивых сортов повышение хлорофиллов $a+b$ было менее выраженным, а содержание каротиноидов снижалось сильнее. В 2018 г., при меньшей инфекционной нагрузке (степень поражения 9,5 – 47,0 %), не выявлено достоверных различий по урожайности и количеству хлорофиллов a и b у сортов разных групп устойчивости. У большинства номеров к фазе цветения снижалось как содержание хлорофиллов $a+b$, так и каротиноидов. Толерантные к септориозу селекционные линии С-64 и С-65 сохраняли стабильно высокий уровень пигментов. Корреляционный анализ показал, что содержание фотосинтетических пигментов в фазе выхода в трубку было достоверно связано с развитием вегетативной массы растений, в фазу цветения – с зерновой урожайностью. Существенных связей между поражением септориозом и количеством хлорофиллов a и b в фазе цветения не обнаружено, но наблюдалась снижение процентной доли каротиноидов в общей сумме пигментов в зависимости от степени поражения болезнью.

CROP YIELD AND CONCENTRATION OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN THE LEAVES OF THE SPRING WHEAT WHEN THEM SUFFERING FROM SEPTORIA BLIGHT

Volkova L.V., Candidate of Biological Sciences

Shcheshegova T.K., Doctor of Biological Sciences

The Rudnitsky Federal Agrarian Scientific Center of the North-East, Kirov, Russia

Key words: spring wheat, septoria, productivity, photosynthetic pigments, leaves.

Abstract. The authors explore the varieties and perspective breeding lines of the North-East Federal State Budgetary Scientific Institution with varying degrees of resistance to Septoria by yield and composition of the pigment complex in the leaves under the conditions of the Kirov region, were studied. Under the conditions of the growing season in 2017, characterized by excessive moisture, the strong

development of a fungal infection (the degree of damage to the leaf is 22.0-62.3%) led to a decrease in the overall productivity of plants. The correlation coefficient between the defeat of Septoria and cereal and biological yields took average negative values ($r = -0.43$ and -0.44). The difference among the average parameters in the groups of moderately stable and susceptible varieties was 0.23 t/ha for grain yield and 0.49 t/ha for aboveground biomass. From the exit phase into the tube to heading an increase in the content of chlorophilic pigments and a decrease in the content of carotenoids per unit dry mass of the leaf were observed in all varieties. However, in the group of susceptible varieties, the increase in chlorophyll $a + b$ was less significant, and the content of carotenoids decreased more dramatically. In 2018, with a lower infectious load (the degree of damage was 9.5-47.0%), there were no significant differences in yield and the number of chlorophylls a and b in varieties of different resistance groups. In most cases, the content of chlorophylls $a + b$ and carotenoids decreased by the flowering phase. C-64 and C-65 selection lines, tolerant to septoria, maintained a consistently high level of pigments. The correlation analysis reflects that the content of photosynthetic pigments in the exit phase into the tube was reliably associated with the development of the vegetative mass of plants, and with grain yield it happened in the flowering phase. No significant connection between the defeat of Septoria and the number of chlorophylls a and b in the flowering phase was found, but there was a decrease in the percentage of carotenoids in the total amount of pigments, depending on the extent of injury.

Септориоз зерновых культур получает все большее распространение и считается самым прогрессирующим и экономически вредоносным заболеванием. Наиболее интенсивно он поражает озимую и яровую пшеницу. Вредоносность септориоза проявляется в уменьшении ассимиляционной поверхности листьев и колоса, снижении фотосинтетической активности растений, и, как следствие, – в снижении урожайности, качества зерна и посевных свойств семян. Поскольку возбудители септориоза способны поражать все надземные органы растений, при сильном развитии септориоз может быть причиной пустоколосости и даже гибели отдельных растений. Доминирующим видом, вызывающими септориоз пшеницы, является гриб *Septoria tritici*, но нередко встречаются виды *Stagonospora nodorum* и *Stagonospora avenae*, например, на территории Центрально-Черноземного региона [1]. При благоприятных для возбудителя погодных условиях болезнь приобретает характер эпифитотий, а потери урожая могут достигать 30–40 %. На восприимчивых сортах яровой пшеницы развитие болезни может достигать 51–100 % [2]. Академик М.М. Левитин [3] обращает внимание, что глобальное потепление ведет к распространению термофильных видов грибов с юга на север. В России септориоз занимает одно из доминирующих

положений среди листовых болезней пшеницы и наибольшую опасность представляет в Центральном, Южном, Северо-Кавказском, Северо-Западном, Приволжском и Сибирском федеральных округах [1]. В Кировской области экономический порог вредоносности за период с 1997 по 2014 г. был превышен в 8 раз, а распространение септориоза на посевах пшеницы достигало 80 %, развитие болезни – 50 % [4].

Существует несколько различных методов борьбы с болезнью (агротехнический, химический, биологический и др.), однако наиболее экономически, а также экологически целесообразным методом защиты растений от грибных заболеваний является возделывание устойчивых сортов. Целенаправленная селекция на устойчивость к септориозу в нашей стране практически не проводится, селекционная работа с пшеницей направлена в основном на повышение продуктивности новых сортов и их способности адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды [5]. При этом поражение септориозными пятнистостями можно рассматривать как дополнительный стрессовый фактор, воздействующий на продукционные процессы растений пшеницы. Определенную ценность представляют сорта, восприимчивые к возбудителю, но при этом

способные формировать урожай на высоком уровне (толерантные сорта).

Большой научный и практический интерес представляет изучение механизмов адаптации растений к повреждению листового аппарата грибной инфекцией, в том числе с помощью определения содержания фотосинтетических пигментов в те фазы вегетации, когда заканчивается инкубационный период и проявляются первые симптомы болезни.

Цель исследований – изучить сорта и перспективные линии яровой мягкой пшеницы с разной степенью устойчивости к септориозу по урожайности и составу пигментного комплекса в листьях.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом для исследований послужили 8 перспективных линий яровой пшеницы селекции ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока (г. Киров) и два стандарта: Баженка (раннеспелый) и Маргарита (среднеспелый). Полевые опыты закладывали в 2017-2018 гг. в конкурсном сортоиспытании в четырехкратной повторности. Почва участка дерново-подзолистая, среднесуглинистая, содержание фосфора – 191 мг/кг почвы, калия – 130 мг/кг; гумуса – 2,0 %; pH – 4,8.

Для анализа на содержание пигментов отбирали среднюю пробу листьев растений с каждой делянки в фазы выхода в трубку и цветения. Оценку состояния фотосинтетического аппарата осуществляли после проведения фотометрического анализа вытяжек листьев на спектрофотометре UVmini-1240 производства SHIMADZU Corporation (Japan) при дли-

нах волн 470,0; 644,8; 661,6 нм. Выделение пигментов и расчет их содержания проводили по методике Н.К. Lichtenthaler, С. Bushmann [6]. В качестве экстрагента применяли 100%-й ацетон.

Учет септориоза проводили в период его максимального проявления, обычно в фазы 65–75 по шкале Цадокса. У каждого сорта просматривали второй и третий лист сверху (без флаг-листа). Объем выборки – 20 растений в двух несмежных повторениях.

При иммунологической оценке образцы ранжировали на группы по следующей шкале: устойчивые – развитие болезни 0 – 15%, умеренно устойчивые – 16–25, восприимчивые – 26–65, сильно восприимчивые – 66–100%.

Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Microsoft Office Excel 2007 методами корреляционного и дисперсионного анализов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При наличии в природе грибной или бактериальной инфекции и отсутствии иммунного (устойчивого) генотипа, катализатором усиления или ингибирования развития болезней являются погодные условия. По данным С.С. Санина с соавт. [1], если с начала фазы выхода в трубку количество осадков превышает 60 мм, можно прогнозировать эпифитотийное развитие септориоза на листьях и колосе. В наших исследованиях наиболее благоприятные условия для развития инфекции сложились в 2017 г., когда сумма осадков в межфазный период от начала выхода в трубку до

Таблица 1

Метеорологические условия в фазы онтогенеза растений яровой пшеницы
Meteorological conditions in the ontogenesis phase of spring wheat plants

Фазы вегетации	Среднесуточная температура воздуха, °С		Сумма осадков, мм	
	2017 г.	2018 г.	2017 г.	2018 г.
Посев – всходы	6,9	15,2	27	14
Всходы – кущение	9,9	10,0	35	53
Кущение – выход в трубку	16,2	14,1	46	30
Выход в трубку – цветение	15,9	21,0	134	60
Цветение – созревание	17,8	19,5	64	70

цветения составила 134 мм, или 189% к среднемноголетнему значению (табл. 1). Развитие болезни у индикаторного (наиболее восприимчивого) сорта Уйская за 2017–2018 гг. достигало 80% и более, что характеризует естественную инфекционную нагрузку как достаточно жесткую.

В результате иммунологической оценки изучаемые номера были распределены по группам устойчивости исходя из максимального поражения болезнью за два года, при этом устойчивых (степень поражения до 15%) и сильно восприимчивых (66–100%) сортов и линий не выявлено (табл. 2).

В естественных провокационных условиях 2017 г. степень поражения септориозом в опыте составила в среднем 36,2 % с варьированием по сортам от 22,0 до 62,3%. Прохладная влажная погода стимулировала не только развитие инфекции, но и значительный прирост вегетативной массы у растений пшеницы. Средняя урожайность надземной биомассы (УНБ) в опыте была на уровне 8,44 т/га, урожайность зерна (УЗ) – 3,36 т/га.

Зерновой уборочный индекс у всех сортов был ниже обычного – в среднем 39,8%. Различия средних значений УНБ в группах умеренно устойчивых и восприимчивых сортов составили 0,49 т/га, средних значений УЗ – 0,23 т/га. Корреляционная связь между поражением септориозом, зерновой и биологической продуктивностью принимала средние отрицательные значения (соответственно $r = -0,43$ и $-0,44$). Наибольшее проявление болезни наблюдали у линии С-180 [(оз. Безостая 1 х Иргина) х Тогка], она же характеризовалась и самой низкой УЗ и УНБ. Максимальная продуктивность отмечена у линии С-65 [Ростань х (оз. Безостая 1 х Иргина)], отнесенной к группе восприимчивых сортов (поражение листовой пластинки 34,9%), но обладающей выносливостью к патогену. В целом можно констатировать, что в условиях 2017 г. развитие грибной инфекции повлекло за собой снижение общей продуктивности растений.

В 2018 г. степень поражения септориозом в опыте составила в среднем 28,9% с варьированием по сортам от 8,3 до 47,0%;

Таблица 2

Урожайность зерна и надземной биомассы сортов и селекционных линий с различной степенью устойчивости к септориозу

Productivity of grain and aboveground biomass of varieties and breeding lines with varying degrees of resistance to Septoria

Сорт, линия	Урожайность зерна, т/га			Урожайность надземной биомассы, т/га		
	2017 г.	2018 г.	среднее	2017 г.	2018 г.	среднее
<i>Умеренная устойчивость (поражение 16–25%)</i>						
Маргарита – стандарт	3,65	2,36	3,01	8,94	5,10	7,02
С-103	3,60	2,33	2,96	8,59	4,96	6,78
С-122	3,35	2,03	2,69	8,87	4,86	6,86
Среднее	3,53	2,24	2,89	8,80	4,97	6,89
<i>Восприимчивость (поражение 26–65%)</i>						
Баженька – стандарт	3,02	2,06	2,54	7,62	4,44	6,03
С-65	4,01	2,51	3,26	9,84	5,08	7,46
С-84	3,39	2,30	2,85	8,58	5,23	6,90
С-64	3,44	2,46	2,95	8,51	5,13	6,82
С-129	3,32	2,41	2,87	8,12	4,91	6,51
С-177	3,33	2,24	2,78	8,23	4,76	6,49
С-54	3,19	2,00	2,60	8,62	4,58	6,60
С-180	2,71	2,36	2,53	6,95	5,26	6,11
Среднее	3,30	2,29	2,80	8,31	4,92	6,61
Среднее в опыте	3,36	2,28	2,82	8,44	4,94	6,68
F _{факт}	2,29*	2,60*	2,18	1,60	1,07	1,15
НСР ₀₅	0,55	0,32	-	-	-	-

Примечание. Здесь и далее: * значимо на 5 %-м уровне; ** значимо на 1 %-м уровне.

на колосе симптомы болезни отсутствовали. Согласованность иммунологических оценок двух лет достоверно высокая ($r = 0,79^*$), что указывает на сильное влияние генотипа на признак и дает возможность получения и отбора более устойчивых форм методами селекции. Статистически значимых различий в зерновой и биологической продуктивности у сортов с разным уровнем поражения септориозом в условиях 2018 г. не выявлено. Наблюдался резкое снижение биологического урожая к уровню прошлого года и, соответственно, повышение зернового уборочного индекса, который в среднем составил 46,5%. Развитие септориозной инфекции на листьях в небольшой степени лимитировало развитие вегетативной массы растений пшеницы ($r = -0,28$), но не повлияло на их зерновую продуктивность ($r = 0,02$). Урожайность зерна большинства изучаемых линий была на уровне стандартов, недостоверная прибавка отмечена у линий С-65 (+0,15) и С-64 (+0,10 т/га).

Рост урожайности новых сортов обусловлен многими факторами, в том числе улучшением характеристик фотосинтетического

аппарата [7]. Поэтому возникла необходимость определить влияние пигментного комплекса на продуктивность растений пшеницы. Пигменты пластид у высших растений относят к двум классам веществ: хлорофиллам (Chl *a* и *b*) и каротиноидам (каротин и ксантофилл), содержание которых, как правило, тесно связано между собой, поскольку они являются обязательными компонентами пигмент-белковых комплексов фотосистем I и II [8]. В наших исследованиях эта связь достоверна на высоком уровне значимости ($r = 0,87^{**} - 0,99^{**}$). Индикатором стресса у растений, по мнению некоторых авторов [9,10], является снижение содержания пигментов, причем содержание хлорофиллов падает значительно сильнее, чем каротиноидов.

Сумма хлорофиллов *a* и *b* в 2017 г. у сортов в фазу выхода в трубку варьировала в пределах 12,0-15,3 мг/г сухого вещества, различия были недостоверны (табл. 3). К фазе цветения наблюдали общее повышение содержания хлорофиллов, в основном за счет увеличения хлорофилла *b* в светособирающих комплексах (ССК). В группе восприим-

Таблица 3

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях пшеницы в фазы выхода в трубку / массового цветения (мг/г сухого вещества)

Content of photosynthetic pigments in the leaves of wheat in the phase of exit into the tube / mass flowering (mg / g dry matter)

Сорт, линия	Сумма Chl <i>a</i> + <i>b</i>		Содержание каротиноидов	
	2017 г.	2018 г.	2017 г.	2018 г.
<i>Умеренная устойчивость (поражение 16–25%)</i>				
Маргарита – стандарт	13,0 / 15,4	14,4 / 11,6	3,0 / 2,5	3,4 / 2,7
С-103	12,9 / 17,0	12,2 / 10,8	3,0 / 2,8	2,8 / 2,5
С-122	14,3 / 14,1	10,6 / 9,8	3,1 / 2,7	2,8 / 2,4
Среднее	13,4 / 15,5	12,4 / 10,7	3,0 / 2,7	3,0 / 2,5
<i>Восприимчивость (поражение 26–65%)</i>				
Баженька – стандарт	13,3 / 14,2	10,1 / 10,7	3,1 / 2,5	2,7 / 2,6
С-65	15,3 / 16,0	13,2 / 13,7	3,5 / 2,9	3,2 / 2,8
С-84	14,2 / 13,1	13,5 / 11,2	3,3 / 2,5	3,1 / 2,7
С-64	15,6 / 16,5	11,4 / 13,4	3,6 / 3,0	2,7 / 3,0
С-129	12,7 / 16,0	10,4 / 11,6	2,9 / 3,0	2,6 / 2,7
С-177	14,9 / 12,6	14,7 / 11,2	3,2 / 2,0	3,3 / 2,6
С-54	14,0 / 16,0	12,2 / 11,6	3,3 / 2,7	2,8 / 2,7
С-180	12,0 / 13,6	11,4 / 10,1	2,7 / 2,3	2,7 / 2,3
Среднее	14,0 / 14,7	12,1 / 11,7	3,2 / 2,6	2,9 / 2,7
Среднее в опыте	13,8 / 15,0	12,2 / 11,3	3,1 / 2,6	2,9 / 2,6
Ф _{факт}	1,42 / 3,59*	0,68 / 2,07	6,76* / 5,86*	1,01 / 10,46*
НСР ₀₅	- / 2,3	- / -	0,3 / 0,4	- / 0,2

чивых сортов, у которых среднее поражение листовой пластинки септориозом составило 41,1%, повышение Chl $a + b$ было менее значительным (на 5%), чем в группе умеренно устойчивых (на 16 %), что может говорить об испытываемом ими стрессе. Содержание каротиноидов от фазы выхода в трубку до фазы цветения понижалось в группе умеренно устойчивых сортов на 11 %, у восприимчивых сортов – на 23%.

В 2018 г. развитие инфекции было меньшим, чем в предыдущем году: среднее поражение умеренно устойчивых сортов составило 14,5, восприимчивых – 34,4%. Генотипические различия по содержанию Chl $a + b$ статистически не достоверны. У большинства образцов к фазе цветения уменьшалось как содержание Chl a и b , так и каротиноидов. Лишь два сорта – С-65 и С-64 сохраняли стабильно высокий уровень признаков.

В селекции на продуктивность часто возникает необходимость оценивать перспективность того или иного генотипа на разных этапах его роста и развития. В этом случае использование косвенных признаков, кор-

релирующих с урожайностью, поможет совершенствовать методологию отбора. В наших исследованиях наиболее продуктивные в 2017 г. сорта конкурсного сортоиспытания имели большее количество пигментов в фазе выхода в трубку, коэффициент корреляции с УЗ и УНБ был в пределах $r=0,50-0,61^*$, но в 2018 г. эта связь характеризовалась как слабая ($r=0,21-0,34$).

По коэффициенту корреляции средних значений r_g (табл. 4) оценивали генотипические взаимосвязи между признаками. Можно констатировать, что содержание фотосинтетических пигментов в фазе выхода в трубку было достоверно связано с развитием вегетативной массы растений. В фазе цветения сохранялась положительная связь между количеством пигментов в листьях и зерновой продуктивностью, причем в 2018 г. она оказалась более высокой ($r=0,48-0,67^*$) в сравнении с 2017 г. ($r = 0,39-0,55$). Коэффициент генотипической корреляции был статистически достоверным между УЗ и содержанием Chl a и b на 5%-м уровне значимости. Связь количества пигментов с УНБ в фазе цветения,

Таблица 4

Коэффициенты генотипических корреляций (r_g) между содержанием пигментов в 1 г сухого вещества листьев, развитием септориоза и продуктивностью в разные фазы развития растений яровой пшеницы (2017–2018 гг.)

Genotypic correlation coefficients (r_g) between the pigment content in 1g of dry matter of leaves, the development of septoria and the productivity in different phases of the development of spring wheat plants (2017–2018)

Пигменты	Урожайность зерна	Урожайность надземной биомассы	Развитие септориоза на листьях
<i>Выход в трубку</i>			
Хлорофилл a	0,53	0,62*	-0,08
Хлорофилл b	0,60*	0,60*	-0,12
Сумма хлорофиллов $a + b$	0,55	0,63*	-0,10
Каротиноиды	0,59	0,66*	-0,17
Соотношение a/b	-0,03	-0,20	0,20
Соотношение хлорофиллы/каротиноиды	0,26	0,30	0,09
Содержание хлорофиллов в ССК	0,23	0,26	-0,24
<i>Цветение</i>			
Хлорофилл a	0,62*	0,53	0,07
Хлорофилл b	0,72*	0,53	0,11
Сумма хлорофиллов $a + b$	0,67*	0,12	0,08
Каротиноиды	0,58	0,52	-0,06
Соотношение a/b	-0,59	-0,29	-0,35
Соотношение хлорофиллы/каротиноиды	0,26	-0,25	0,34
Содержание хлорофиллов в ССК	0,61*	0,29	0,25

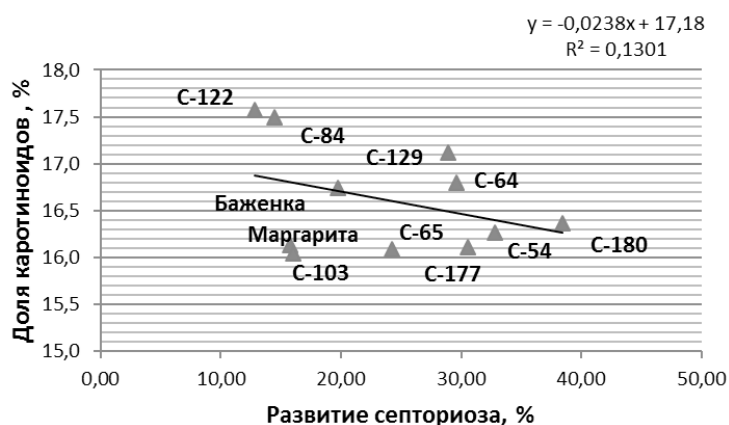
судя по коэффициенту r_g , была менее ощутимой по сравнению с предыдущим периодом. В отдельные годы она варьировала от слабой ($r=0,16-0,23$; 2018 г.) до средней положительной ($r=0,36-0,44$; 2017 г.).

В целом можно отметить, что в годы исследований зерновая урожайность у изучаемых сортов и линий на 28–36 % детерминировалась количеством хлорофильных пигментов в фазу выхода в трубку и на 34–52 % в фазу цветения. Урожайность надземной биомассы на 40–44 % была обусловлена количеством пигментов в фазу выхода в трубку и на 27–29 % в фазу цветения.

Об адаптации фотосинтетического аппарата к условиям выращивания можно судить не только по изменению количества пигментов в листьях, но и по их соотношению. В частности, весовое соотношение хлорофиллов *a* и *b* говорит об уровне освещения: растения на ярком солнечном свете имеют более высокие значения *a/b*, чем теневые. Снижение величины *a/b* может указывать на усиление работы антенной фотосистемы II и повышение адаптации генотипов к стрессовым условиям. Аналогичные изменения могут происходить и в процентном содержании пигментов в ССК [8]. В фазе выхода в трубку данные показатели не были значимо связаны с продуктивностью, но в фазе цветения усилилось их влияние на урожай зерна до достоверных значений ($r=0,61^*$). Особенно сильная связь отмечена в 2018 г. в системе «УЗ – ССК» ($r=0,68^*$). Есть

мнение [11], что повышение доли хлорофиллов в ССК – это адаптационный механизм, позволяющий более эффективно использовать свет и обеспечивать большую суточную продолжительность положительного газообмена.

Соотношение хлорофиллов и каротиноидов также является чувствительным индикатором воздействия стрессов окружающей среды на растения [12]. Согласно A.D. Richardson [13], понижение этого соотношения до 3,5 и ниже указывает на старение, стресс или повреждение растений и фотосинтетического аппарата, проявляемые в более быстром разрушении хлорофиллов по сравнению с каротиноидами. В годы исследований этот показатель варьировал у сортов в пределах 3,7–4,6 в фазе выхода в трубку и в пределах 4,1–6,3 – в фазе цветения, т.е. весовое соотношение хлорофиллов и каротиноидов возрастало, и главным образом за счет уменьшения доли каротиноидов. Проведенный регрессионный анализ показал, что снижение процентной доли каротиноидов от общей суммы пигментов на 13% детерминировано уровнем поражения септориозной инфекцией (рисунок). В литературе [14,15] есть данные о влиянии грибной инфекции на накопление в листьях абсцизовой кислоты, индуцирующей защитные механизмы растений, которая, в свою очередь, может образовываться через ксантоксин из каротиноидов, тем самым снижая их концентрацию.



Снижение доли каротиноидов в общей сумме пигментов в зависимости от уровня развития септориоза в фазе цветения
Decrease in the proportion of carotenoids in the total amount of pigments depending on the level of development of septoria in the flowering phase

ВЫВОДЫ

1. В результате иммунологической оценки на септориоз сорта разделены на две группы: умеренно устойчивые и восприимчивые к инфекции. В условиях вегетационного периода 2017 г., характеризовавшегося избыточным увлажнением, сильное развитие грибной инфекции повлекло за собой снижение зернового и биологического урожая. На фоне общего повышения содержания хлорофильных пигментов и снижения каротиноидов на единицу сухой массы листа от фазы выхода в трубку до колошения в группе восприимчивых сортов повышение Chl *a* + *b* было менее выраженным, а содержание каротиноидов снижалось сильнее.

2. В 2018 г., при меньшей инфекционной нагрузке, не выявлено достоверных различий по урожайности и количеству хлорофиллов *a* и *b* у сортов разных групп устойчивости. У большинства номеров к фазе цветения уменьшалось как содержание Chl *a* и *b*, так и каротиноидов.

3. Корреляционный анализ показал, что содержание фотосинтетических пигментов в фазе выхода в трубку было достоверно связано с развитием вегетативной массы растений, в фазу цветения – с зерновой урожайностью. Существенных связей между развитием септориоза на листьях и количеством пигментов Chl *a* и *b* в фазе цветения не обнаружено, но наблюдалась снижение процентной доли каротиноидов в общей сумме пигментов в зависимости от степени поражения болезнью.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Санин С.С., Корнева Л.Г., Поляков Т.М. Прогноз риска развития эпифитотий септориоза листьев и колоса пшеницы // Защита и карантин растений. – 2015. – № 3. – С. 33–36.
2. Зеленева Ю.В., Судникова В.П. Влияние генотипа растения-хозяина на морфолого-культуральные свойства возбудителя септориоза // Зерн. хоз-во России. – 2018. – № 2 (56). – С. 60–64.
3. Левитин М.М. Микроорганизмы в условиях глобального изменения климата // С.-х. биология. – 2015. – Т. 50, № 5. – С. 641–647.
4. Шешегова Т.К. Анализ фитосанитарного состояния посевов яровых зерновых культур в Кировской области (аналитический обзор) // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2015. – № 5 (48). – С. 10–14.
5. Зеленева Ю.В. Методические подходы к выявлению источников устойчивости пшеницы к возбудителю *Septoria tritici* // Вестн. ТГУ. – 2008. – Т. 13, вып. 5. – С. 333–337.
6. Lichtenthaler H.K., Bushmann C. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS spectroscopy // Current Protocols in Food Analytical Chemistry. – 2001. – F 4.3.1. – F 4.3.8.
7. Прядкина Г.А. Пигменты, эффективность фотосинтеза и продуктивность пшеницы // Plant Varieties Studying and Protection. – 2018. – Vol. 14, N 1. – С. 97–108.
8. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале / Л.А. Иванов, Л.А. Иванова, Д.А. Ронжина [и др.] // Физиология растений. – 2013. – Т. 60, № 6. – С. 856–864.
9. Non-destructive optical detection of pigment changes during leaf senescence and fruit ripening / M.N. Merzlyak, O.B. Chivkunova, A.A. Gitelson [et al.] // Physiologia Plantarum. – 1999. – Vol. 106 (1). – P. 135–141.
10. Связь между величиной хлорофильного фотосинтетического потенциала и урожайностью озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при повышенных температурах / Г.А. Прядкина, О.О. Стасик, Л.Н. Михальская [и др.] // С.-х. биология. – 2014. – Т. 49, № 5. – С. 88–95.
11. Головки Т., Дымова О., Табаленкова Г. Пигментный комплекс растений Приполярного Урала // Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ Уро РАН. – 2007. – № 8. – С. 7–10.
12. Hendry G.A.F., Grime J.P. Stress indicators: chlorophyll and carotenoids. Methods in comparative plant ecology: a laboratory manual. – London: Chapman and Hall, 1993. – 252 p.
13. Richardson A. D., Duigan S. P., Berlyn G. P. An evaluation noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content // New Phytologist. – 2002. – Vol. 153, N. 1. – P. 185–194.

14. Широких И.Г., Огородникова С.Ю., Широких А.А. Влияние ассоциативных микробов на проростки пшеницы при осмотическом стрессе // Агрохимия. – 2013. – №7. – С. 56–61.
15. Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. – Уфа: Гилем, 2001. – 160 с.

REFERENCES

1. Sanin S.S., Korneva L.G., Polyakov T.M. *Zashchita i karantin rastenii*, 2015, No. 3, pp. 33-36. (In Russ.)
2. Zeleneva Yu.V., Sudnikova V.P. *Zernovoe khozyaistvo Rossii*, 2018, No. 2(56), pp. 60-64. (In Russ.)
3. Levitin M.M. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*, 2015, No. 5(50), pp. 641-647. (In Russ.)
4. Sheshegova T.K. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka*, 2015, No. 5(48), pp. 10-14. (In Russ.)
5. Zeleneva Yu.V. *Vestnik TGU*, 2008, Vol. 13, Issue 5, pp. 333-337. (In Russ.)
6. Lichtenthaler H.K., Bushmann C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy, *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*, 2001, Ch 4.3.1. – ch 4.3.8.
7. Pryadkina G.A. *Plant Varieties Studying and Protection*, 2018, No. 1(14), pp. 97-108. (In Russ.)
8. Ivanov. L.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Yudina P.K. *Fiziologiya rastenii*, 2013, No. 6(60), pp. 856-864. (In Russ.)
9. Merzlyak M.N., Chivkunova O.B., Gitelson A.A., Rakitin V.Yu. Non-destructive optical detection of pigment changes during leaf senescence and fruit ripening, *Physiologia Plantarum*, 1999. No. 1(106), pp.135-141.
10. Pryadkina G.A., Stasik O.O., Mikhail'skaya L.N., Shvartau V.V. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*, 2014, No. 5(49), pp. 88-95. (In Russ.)
11. Golovko T., Dymova O., Tabalenkova G., *Vestnik Instituta biologii Komi NTs Uro RAN*, 2007, No. 8, pp. 7-10. (In Russ.)
12. Hendry G.A.F., Grime J.P., Stress indicators: chlorophyll and carotenoids. *Methods in comparative plant ecology: a laboratory manual*, London: Chapman and Hall, 1993, 252 p.
13. Richardson. A. D., Duigan S. P., Berlyn G. P. An Evaluation of Noninvasive Methods to Estimate Foliar Chlorophyll Content , *New Phytologist*, 2002, No. 1(153), pp. 185-194.
14. Shirokikh I.G., Ogorodnikova S.Yu., Shirokikh A.A., *Agrokimiya*, 2013, No. 7, pp. 56-61. (In Russ.)
15. Shakirova F.M. *Nespetsificheskaya ustoichivost' rastenii k stressovym faktoram i ee regulatsiya* (Non-specific plant resistance to stress factor and its regulation), Ufa: Gilem, 2001, 160 p.