

(горчицы белой) способствует улучшению плодородия почвы и повышению урожайности сои.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бахмат, М. И. Разработка технологических мероприятий для получения экологического зерна сои в условиях Западной Лесостепи, корма и кормопроизводства / М. И. Бахмат, А. Н. Бахмат. – Киев: Аграрная наука. – 2001. – вып. 47. – С. 105-106.
2. Бахмат, А. Н. Формування урожайності сої в залежності від заходів адаптивної технології в умовах Лесостепі Західного / А. Н. Бахмат, І. В. Федорук. – Подольський вестник: сільське господарство, техніка, економіка. – Каменець-Подільський. – 2017. – вип. 26, частина 1. – С. 9-16.
3. Довбан, К. І. Зелене удобрення в сучасній землеробстві / К. І. Довбан. – Минск: Белорусская наука, 2009. – 404 с.
4. Алексеев, Е. К. Зеленые удобрения / Е. К. Алексеев, В. С. Рубанов, К. И. Довбан. – Минск: Ураджай, 1970. – 197 с.
4. Шувар, И. А. Сидераты в современном земледелии / И. А. Шувар, А. Н. Бердников, В. Н. Сендецкий, Л. В. Центило, А. Н. Бунчак. – Ивано-Франковск: Симфония форте, 2015. – 156 с.
5. Балаев, А. Д. Использование соломы в восстановлении плодородия почв / А. Д. Балаев, А. В. Пиковский. – М.: «ЦБ Компринт», 2016. – 244 с.
6. Витвицкий, С. В. Гумификация растительных остатков и навоза в черноземах Лесостепи и Степи Украины, (Монография) / С. В. Витвицкий. – К., 2016. – 281 с.
7. Сендецкий, В. Н. Солома и другие пожнивные остатки – органическое удобрение для повышения плодородия почв: научно-производственное издание (Монография) / В. Н. Сендецкий, А. В. Тимофийчук, В. С. Гнидюк, А. М. Бунчак [и др.] – Ивано-Франковск: Симфония форте, 2014. – 92 с.
8. Стейнифорт, А. Г. Солома злаковых культур / А. Р. Стейнифорт. – М.: Колос, 1983. – 190 с.
9. Маслюк, Д. В. Антигонистическая активность нового комплексного Биопрепарат для ускорения разложения растительных остатков / Д. В. Маслюк, Л. Е. Садовская, И. Н. Феклистов. – Сборник материалов XI международной научно-практической конференции (17-19 июня 2015 г.) в Институте химии. – Сыктывкар, 2015. – С. 103-105.
10. Дубовик, С. Утилизация соломы на полях – резерв для повышения урожайности / С. Дубовик. – Журнал «Главный агроном». – 2009. – № 7. – С. 9-10.
11. Шувар, И. А. Производство и использование органических удобрений / И. А. Шувар, В. М. Сендецкий, А. Н. Бунчак, В. С. Гнидюк, О. Б. Тимофийчук. – Ивано-Франковск: Симфония форте, 2015. – 596 с.
12. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – М., Колос, 1980. – 207 с.
13. Никифорович, А. А. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах / А. А. Никифорович, Л. Е. Строганова, М. П. Власова. – Л.: Изд-во АН СССР, 1986. – 68 с.

УДК 633.112.1:632

СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ ПШЕНИЦЫ ТВЕРДОЙ ПРИ ИНФИЦИРОВАНИИ ПАТОГЕНАМИ

Н. А. Дуктова

УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия»
г. Горки, Республика Беларусь
(Республика Беларусь, 213407, г. Горки, ул. Мичурина, 5; e-mail:
duktova@tut.by)

Ключевые слова: *Triticum durum*, фотосинтетические пигменты, *Erysiphe graminis* DC. f. *tritici*, *Septoria tritici*, инфекционный фон, фотосинтетический потенциал.

Аннотация. Проведено сравнительное изучение содержания фотосинтетических пигментов (хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов) в листьях сортообразцов яровой твердой пшеницы различных морфотипов в условиях контрольного и инфекционного фонов. Установлены различия в деструкции пигментов в зависимости от типа паразитизма патогена и степени развития заболевания. Проанализирована корреляция динамики снижения пигментных индексов (g/m^2) и фотосинтетического потенциала посева. Выявлена сортовая дифференциация изменчивости пигментных систем в условиях патогенеза.

THE CONTENTS OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN THE LEAVES OF DURUM DURING INFECTION BY PATHOGENS

N. Duktova

EI «Belarusian State Agricultural Academy»
Gorki, Mogilev region, Republic of Belarus
(Republic of Belarus, 213407, Gorki, 5 Michurina st.; e-mail:
duktova@tut.by)

Key words: *Triticum durum*, photosynthetic pigments, *Erysiphe graminis* DC. f. *tritici*, *Septoria tritici*, infectious background, photosynthetic potential.

Summary. A comparative study of the content of photosynthetic pigments (chlorophylls *a* and *b*, carotenoids) in the leaves of spring durum wheat samples of different morphotypes in the control and infectious backgrounds. Differences in the destruction of pigments depending on the type of pathogen parasitism and the degree of development of the disease were established. Analyzed the correlation dynamics of the reduction of pigment index and the photosynthetic capacity of crops. Identified varietal differentiation of variability of pigment systems in terms of pathogenesis.

(Поступила в редакцию 01.06.2018)

Введение. Поражение растений листовыми патогенами приводит к уменьшению как фотосинтезирующей поверхности, так и к быстрому разрушению пигментов. Снижение содержания фотосинтетических пигментов происходит в результате разрушения хлоропластов выделениями патогена. Значительная же потеря фотосинтезирующих пигментов при сильном поражении листьев приводит к снижению фотосинте-

тической активности и существенным недоборам урожая. Особенно высока вредоносность патогена при раннем поражении, в этом случае недостаток пластических веществ не позволяет сформировать выполненное зерно.

Кроме того, под действием токсинов грибов в хлоропластах подавляется реакция Хилла и активность фотосинтетического фосфорилирования. Это приводит к нарушению энергетики клетки, общей дезорганизации анаболических и катаболических путей, нарушению ферментативной и гормональной систем [1].

При этом степень деградации фотосинтетических пигментов сопряжена с биологическими особенностями патогена. Так, потеря фотосинтетической активности происходит быстрее при инокуляции растений факультативными паразитами и сапрофитами, токсины которых вызывают быструю гибель клеток мезофилла [6, 7].

Цель работы. Целью наших исследований являлось установление влияния степени развития различных по типу паразитизма листовых патогенов на разрушение фотосинтетических пигментов у образцов твердой яровой пшеницы.

Материал и методика исследований. Исследования проведены в 2016-2018 гг. в УО «БГСХА» в условиях специального фона (инфицирование мучнистой росой, септориозной пятнистостью листьев). В качестве объектов выступали 4 образца яровой твердой пшеницы, различных морфотипов. Контрольным вариантом (K1) являлся опыт с применением полной системы защиты растений от биотических стрессоров ($R=0\%$). Вторым контрольным вариантом (K2) выступали растения инфекционного фона также без симптомов поражения патогенами. Закладка полевого опыта осуществлялась по методике конкурсного сортоиспытания. Учет фотосинтетических пигментов осуществлялся в фазу «колошение – цветение» путем единовременного анализа листьев с различной степенью развития патогенов. Количественное определение пигментов проводили в 96%-м спирте методом абсорбционной спектрофотометрии на спектрофотометре ПЭ-54ВИ/УФ [2]. Определение индекса листовой поверхности и фотосинтетического потенциала посева выполняли в двух фонах по фазам развития культуры.

Результаты исследований и их обсуждение.

Мы провели сравнительный анализ пигментного состава в листьях восприимчивых сортов, поврежденных в различной степени мучнистой росой (облигатный паразит) и септориозной пятнистостью (факультативный сапрофит) (таблицы 1, 2).

Во всех случаях отмечено резкое падение содержания пигментов в растениях в инфекционном фоне (относительно контрольного вари-

анта) даже при отсутствии видимых симптомов поражения листьев, что свидетельствует о существенном влиянии абиотических, в первую очередь трофических факторов на функционирование пигментных систем. Наиболее чувствительным к внешним стрессам является хлорофилл. Снижение содержания хлорофилла *a* во втором контрольном варианте (K2) (относительно K1) составило от 12 до 40%, хлорофилла *b* – до 44 % и каротиноидов – до 36 % в расчете мкг/см² площади листа.

Таблица 1 – Содержание фотосинтетических пигментов в листьях твердой пшеницы при инфицировании *Septoria tritici* (мкг/см²)

Образец	Пигмент/ % сни- жения	КФ* (K1)	Инфекционный фон (ИФ)					
			средний образец	Степень развития патогена (R), %				
				0 (K2)	10	30	40	70
Розалия	хл-л. <i>a</i>	45,76	11,2	28,05		24,89		10,7
	к K1, %		-75,5	-38,7		-45,6		-76,6
	к K2, %		-60,1			-11,3		-61,9
	хл-л. <i>b</i>	22,77	5,61	12,98		12,19		5,32
	к K1, %		-75,4	-43,0		-46,5		-76,6
	к K2, %		-56,8			-6,1		-59,0
	карот.	13,03	5,97	8,31		9,11		5,84
	к K1, %		-54,2	-36,2		-30,1		-55,2
	к K2, %		-28,2			-9,6		-29,7
	хл-л. <i>a</i>	54,88	15,24	34,97	28,87		17,13	6,28
Ириде	к K1, %		-72,2	-36,3	-47,4		-68,8	-88,6
	к K2, %		-56,4		-17,4		-51,0	-82,0
	хл-л. <i>b</i>	29,42	7,89	17,31	15,08		8,9	3,43
	к K1, %		-73,2	-41,2	-48,7		-69,7	-88,3
	к K2, %		-54,4		-12,9		-48,6	-80,2
	карот.	15,81	7,02	11,05	9,85		7,83	8,86
	к K1, %		-55,6	-30,1	-37,7		-50,5	-44,0
	к K2, %		-36,5		-10,9		-29,1	-19,8
	к K1, %		-67,7	-37,6	-44,6	-40,7	-63,0	-69,5
	к K2, %		-48,7		-13,7	-2,6	-42,9	-60,7

Примечание – * КФ – контрольный фон, ИФ – инфекционный фон

При этом нами установлено, что скорость снижения фотосинтетической деятельности зависит от природы патогена и фазы повреждения растения. Поражение факультативными сапрофитами (септориоз) приводит к быстрой потере листового аппарата и снижению фотосинтетического потенциала посева, инфицирование мучнистой росой (облигатный паразит) вызывает последовательное падение фотосинтетической активности [3]. Поскольку интенсивность фотосинтеза тесно коррелирует с функционированием фотосинтетических пигментных систем, логично ожидать аналогичных зависимостей и в динамике деградации пигментов.

При инфицировании септориозной пятнистостью, даже при незначительном развитии патогена (R, 10%) отмечено снижение содержания хлорофиллов на 13-17% (к K2), при поражении 70-80% листовой поверхности снижение в содержании фотосинтетических пигментов в среднем составило 50-61%, в т. ч. ключевого пигмента – хлорофилла *a* на 62-82%.

Заражение облигатными паразитами (мучнистая роса), которые являются биотрофами и питаются живой тканью, на начальных этапах (R=5%) в латентном периоде не оказывает серьезного вреда (таблица 2). А у сорта Меридиано в начале заражения патоген даже стимулировал дополнительное образование хлорофилла (на 2,5-2,6%).

Таблица 2 – Содержание фотосинтетических пигментов в листьях твердой пшеницы при инфицировании *Erysiphe graminis* DC. f. *tritici* (мкг/см²)

Образец	Пигмент/ % сни- жения	КФ* (K1)	Инфекционный фон (ИФ)						
			средний образец	Степень развития патогена (R), %					
				0 (K2)	5 – 10	40	60	80	
Меридиано	хл-л <i>a</i>	43,74	33,04	34,93	35,81	33,11	30,40		
	к K1, %		-14,5	-11,9	-10,8	-14,4	-18,1		
	к K2, %		-5,4		+2,5	-5,2	-13,0		
	хл-л <i>b</i>	21,14	16,52	16,63	17,07	16,61	14,92		
	к K1, %		-21,9	-21,3	-19,3	-21,4	-29,4		
	к K2, %		-0,7		+2,6	-0,1	-10,3		
	карот.	13,80	10,40	11,35	10,91	10,40	9,88		
	к K1, %		-24,6	-17,8	-20,9	-24,6	-28,4		
Л-58-11	к K2, %		-8,4		-3,9	-8,4	-13,0		
	хл-л <i>a</i>	54,08	27,89	32,28	30,71	31,07	18,13		
	к K1, %		-48,4	-40,3	-43,2	-42,5	-66,5		
	к K2, %		-13,6		-4,9	-3,7	-43,8		
	хл-л <i>b</i>	30,57	14,54	17,00	16,92	16,15	8,55		
	к K1, %		-52,4	-44,4	-44,7	-47,2	-72,0		
	к K2, %		-14,5		-0,5	-5,0	-49,7		
	карот.	15,52	9,22	11,51	11,47	10,28	8,02		
Ср.	к K1, %		-40,6	-25,8	-26,1	-33,8	-48,3		
	к K2, %		-19,9		-0,3	-10,7	-30,3		
	к K1, %		-33,7	-26,9	-27,4	-30,7	-62,7		-62,3
	к K2, %		-10,4		-0,9	-5,5	-56,0		-41,3

Примечание – * КФ – контрольный фон, ИФ – инфекционный фон

Дальнейшее развитие патогена вызывает разрушение пигментных систем, однако процент их деградации существенно ниже, нежели при поражении факультативными паразитами – 44-50% к 80-82% соответственно.

Отличия в патогенезе факультативных и облигатных паразитов отмечали многие исследователи. Облигатный паразит, получая питание

из живых клеток, тесно взаимодействует с растением-хозяином, встраиваясь в его метаболизм. При этом, как правило, происходит даже увеличение массы пораженного листа и фиксации им CO_2 . Это может быть объяснено рядом причин: во-первых, в пораженном органе наблюдается нарушение оттока ассимилятов, ввиду нарушений энергетического обмена [4]; во-вторых, мучнисторосяные грибы также проявляют способность к самостоятельной фиксации углекислоты по типу темновых реакций с участием НАД-зависимой малатдегидрогеназы [8]; в-третьих, облигатные паразиты изменяют транспорт метаболитов, вызывая их перенаправление для питания патогенна [9].

Усиление метаболических процессов, вызванное облигатными паразитами на начальном этапе инокуляции, приводит к образованию вокруг очага поражения т. н. «зеленого островка» [6]. Образование таких островков также связывают с усилением работы цитокининов, которые в условиях стресса стимулируют дополнительное образование хлоропластов из пропластид, предохраняют хлорофилл от разрушения и обладают выраженной аттрагирующей способностью [5, 6].

Ряд исследователей [9] отмечали также повторное зеленение пораженных тканей листа в результате ресинтеза хлорофилла, фиксируя изменение в отношении хлорофиллов *a* и *b*, в сторону снижения содержания пигмента-ловушки. Сохранение же фотосинтетической активности пораженных тканей объясняется увеличением в них уровня лютеина.

В литературных источниках данные об изменении каротиноидных пигментов при инфицировании растений весьма противоречивы. У двудольных культур чаще отмечается падение каротиноидного индекса, у однодольных ряд исследователей отмечают даже его увеличение [6]. Наши исследования выявили снижение содержания данных пигментов. Вместе с тем каротиноиды, являясь непредельными углеводородами, представляют собой более устойчивую к действию токсинов молекулу – при 70-80% поражения разрушалось лишь до 30% каротиноидных пигментов.

Надежность пигментных систем зависит и от сбалансированности пигментного состава. Каротиноиды, выполняя роль вспомогательных пигментов, в т. ч. предохраняют хлорофилл от фотоокисления, а также наряду с хлорофиллом *b* участвуют в поглощении световой энергии и ее передаче в светособирающем комплексе к молекуле хлорофилла *a*, выполняющего роль реакционного центра в фотосистемах I и II. Одним из показателей активности фотосинтетической деятельности посева является пигментный индекс (ПИ), отражающий содержание фотосин-

тетических пигментов в растениях на единице площади посева (таблица 3).

Таблица 3 – Изменение содержания фотосинтетических пигментов в посеве твердой пшеницы в условиях биотического стресса

Образец	Фон	Содержание пигментов, мг/раст.			Пигментные индексы посева (в расчете на листовой аппарат)		
		хл-л a	хл-л b	карот	ХИ, г/м ²	КИ, г/м ²	ПИ, г/м ²
Розалия	КФ	1,83	0,91	0,52	1,26	0,24	1,50
	ИФ	0,26	0,13	0,11	0,13	0,04	0,17
	к КФ, %	85,79	85,71	78,85	89,60	84,55	88,80
Ириде	КФ	2,28	1,21	0,66	1,62	0,31	1,93
	ИФ	0,46	0,24	0,21	0,20	0,06	0,26
	к КФ, %	79,82	80,17	68,18	87,49	80,16	86,32
среднее	КФ	2,06	1,06	0,59	1,44	0,27	1,71
	ИФ	0,36	0,19	0,16	0,17	0,05	0,22
	к КФ, %	82,48	82,55	72,88	88,41	82,08	87,41
Меридиано	КФ	1,5	0,72	0,47	0,87	0,18	1,06
	ИФ	0,75	0,37	0,24	0,41	0,09	0,50
	к КФ, %	50,00	48,61	48,94	53,02	52,44	52,92
Л-58-11	КФ	1,95	1,1	0,56	1,36	0,25	1,61
	ИФ	0,41	0,21	0,13	0,20	0,04	0,25
	к КФ, %	78,97	80,91	76,79	84,93	82,78	84,59
среднее	КФ	1,73	0,91	0,52	1,11	0,22	1,33
	ИФ	0,58	0,29	0,19	0,31	0,07	0,37
	+/- к КФ	66,38	68,13	64,08	72,44	69,87	72,02
среднее	КФ	1,89	0,99	0,55	1,28	0,25	1,52
	ИФ	0,47	0,24	0,17	0,24	0,06	0,29
	к КФ, %	75,13	75,89	68,78	81,45	76,67	80,68

Суммарный пигментный индекс образцов твердой пшеницы в инфекционном фоне снижался в среднем на 80%. При этом хлорофилловый индекс по образцам, инфицированным септориозом листьев, составил 0,17 г/м² к 1,44 г/м² в контрольном варианте, а при инфицировании мучнистой росой – 0,31 к 1,11 г/м², каротиноидный индекс – 0,05 к 0,27 и 0,07 к 0,22 г/м² соответственно.

Изменение параметров фотосинтетической деятельности в условиях биотического стресса отличается рядом особенностей (рисунок). До фазы начала трубкования индивидуальные параметры растений в инфекционном фоне превышают аналогические показатели растений контрольного варианта, что связано с изреженным стеблестоем, в т. ч. в результате сильного повреждения корневыми гнилями, в результате чего повышается облиственность растений на фоне повышенного кущения. В последующем, в условиях патогенеза в период «флаговый лист – колошение», за счет быстрого усыхания инфицированных ли-

стьев происходит потеря фотосинтезирующей поверхности на фоне контрольного варианта.

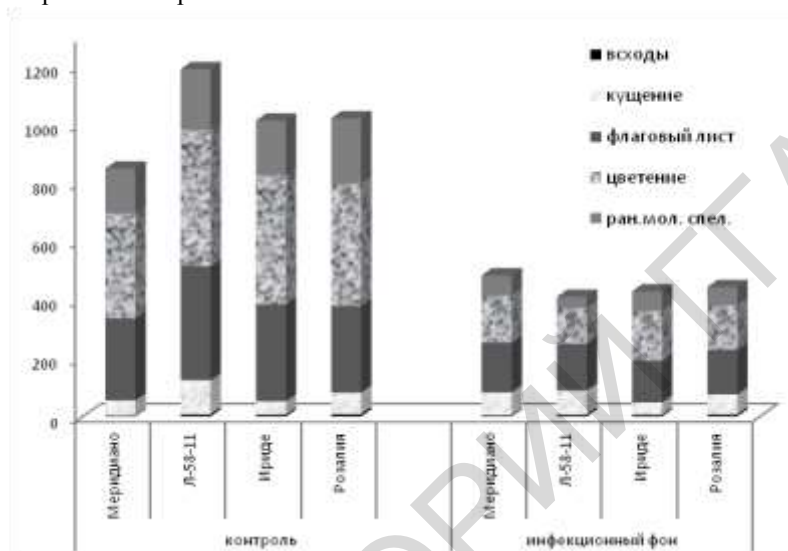


Рисунок – Изменение фотосинтетического потенциала посева яровой твердой пшеницы в условиях биотического стресса (тыс. м^2 дн./га)

Потеря фотосинтезирующей листовой поверхности наиболее интенсивно наблюдается у генотипов с высокой инфекционной нагрузкой при высоком распространении мучнистой росы и септориозной пятнистости листьев.

Наибольшей устойчивостью пигментных систем в условиях биотического стресса отличался сорт Меридиано, выявивший снижение пигментных индексов на уровне 52-53% при 80-90% у остальных образцов. Высокая функциональность фотосинтетических пигментных систем обеспечила данному образцу и наименьшее снижение фотосинтетического потенциала посева в сравнении с контролем.

Заключение. Установлена лабильность фотосинтетических пигментных систем пшеницы твердой под действием биотических и абиотических стрессоров. Наименьшей стабильностью в условиях патогенеза отличается хлорофилл *a*, наибольшей – каротиноидные пигменты. Динамика снижения содержания пигментов зависит от типа паразитизма патогенов – при инфицировании факультативным сапрофитом (септориозная пятнистость листьев) происходит быстрая деградация пигментов под действием токсинов гриба, инфицирование же облигат-

ным паразитом (мучнистая роса) на начальных этапах патогенеза не оказывает существенного изменения пигментов, а у отдельных сортов даже стимулирует дополнительный их синтез. Выявлена сортовая дифференциация по устойчивости пигментных систем к фитопатогенам, что свидетельствует о целесообразности использования данного параметра при построении программ в селекции на иммунитет.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арциховская, Е. В. Физиология устойчивости растений к микроорганизмам / Е. В. Арциховская // физиология сельскохозяйственных растений: В 12 Т.; Редкол.: Б. А. Рубин (Гл. Ред.) [и др.]. – М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1967. – Т. III: физиология водообмена растений. Устойчивость растительных организмов. Природа иммунитета / Отв. ред. тома Б. А. Рубин. – С. 326-405
2. Гавриленко, В. Ф. Большой практикум по фотосинтезу / В. Ф. Гавриленко, Т. В. Жигалова; под ред. И. П. Ермакова. – М.: Изд. центр «Академия», 2003. – С. 46-58.
3. Дуктова, Н. А. Фотосинтетическая деятельность растений твердой пшеницы в условиях биотического стресса / Н. А. Дуктова // Технологические аспекты возделывания сельскохозяйственных культур: сб. ст. по матер. X Междунар. научно-практич. конф.; г. Горки, 20-21.06.2017 г.; редкол.: С. И. Трапков [и др.]. – Горки, 2017.
4. Купревич, В. Ф. Физиология больного растения в связи с общими вопросами паразитизма / В. Ф. Купревич. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1947. – 300 с.
5. Полевой, В. В. Фитогормоны / В. В. Полевой. – Ленинград: Изд-во Ленингр. Ун-та, 1982. – С. 134-144.
6. Серова, З. Я. Окислительно-восстановительные процессы инфицированного растения / З. Я. Серова, Г. М. Подчуфарова, Д. К. Гесь; научн. ред. М. Н. Гончарик. – Минск: наука и техника, 1982. – 232 с.
7. Физиолого-биохимические особенности пшениц разной продуктивности / под ред. Б. А. Рубина. – М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1980. – 104 с.
8. Daly, J. M. Dark fixation of carbon dioxide by healthy and rust affected leaves of wheate and bean / J. M. Daly, A. Livne // Phytopathology. – 1966. – Vol. 56, № 2. – P. 164-169.
9. Scott, K. J. Obligate parasitism by phytopathogenic fungi / K. J. Scott // Biol. Revs. Cambridg phill. Soc. – 1972. – Vol. 47, № 4. – P. 537-572.

УДК 633.112.1:631.527

ИДЕНТИФИКАЦИЯ БЕЛКОВЫХ МАРКЕРОВ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КАЧЕСТВА ЗЕРНА У ГЕНОТИПОВ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ Н. А. Дуктова¹, С. В. Егоров¹, Е. М. Минина², Н. А. Кузнецова¹

¹ – УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия»
г. Горки, Республика Беларусь

(Республика Беларусь, 213407, г. Горки, ул. Мичурина, 5; e-mail:
duktova@tut.by);

² – УО «Гродненский государственный аграрный университет»
г. Гродно, Республика Беларусь

(Республика Беларусь, 230008, г. Гродно, ул. Терешковой, 28; e-mail:
ggau@ggau.by)