УДК 633.11:632.111.6 **DOI: 10.31367/2079-8725-2021-78-6-9-14**

РАЗВИТИЕ ЛИСТОВОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ И СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ОТЗЫВЧИВОСТИ НА УВЛАЖНЕНИЕ И УСТОЙЧИВОСТИ К ЗАСУХЕ ОБРАЗЦОВ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

В.Л. Газе, младший научный сотрудник лаборатории физиологии растений, ORCID ID: 0000-0002-4618-6125;
В.А. Голубова, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории физиологии растений, ORCID ID: 0000-0002-5340-4901;
И.А. Лобунская, агроном лаборатории физиологии растений, ORCID ID: 0000-0003-1537-8498
ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,
347740, Ростовская обл., г. Зерноград, Научный городок, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

На рост и продуктивность сортов подверженных засухе сильно влияет содержание пигмента хлорофилла и развитие листового аппарата растений. Текущий сценарий изменения климата, характеризующийся длительными периодами без осадков, сопровождаемыми короткими, но интенсивными дождями, вынуждает растения применять различные стратегии, чтобы справиться с засухой. Целью исследования является оценка влияния условий выращивания на показатели общей площади листьев, индекса листовой поверхности (ИЛП) посева, концентрации хлорофиллов (Хл) в листьях и величину урожайности озимой пшеницы в зависимости от величины их влагообеспеченности. Исследованиями установлено, что изменение показателя индекса листовой поверхности и сохранность пигмента хлорофилла в листьях за период вегетации тесно связано с засухоустойчивостью растений, запасом влаги в почве и генотипом. В условиях недостаточной влагообеспеченности максимальные значения индекса листовой поверхности в фазу колошения сформировали сорта Краса Дона (5,99 отн. Ед.), Аскет (5,44 отн. ед.), а в фазу цветения сорта Краса Дона (2,55 отн. ед) и Этюд (2,49 отн ед.). Наибольшее содержание пигмента хлорофилла, как в фазу колошения, так и в фазу цветения, отмечено у сортов Краса Дона (3,7; 3,0 мг/100г сырого вещества), Этюд (3,4; 3,2 мг/100 г сырого вещества) и Вольный Дон (3,2; 3,0 мг/100 г сырого вещества) соответственно. По величине урожайности достоверно стандартный сорт Дон 107 превысили сорта Этюд, Краса Дона, Аскет, Вольный Дон.

Ключевые слова: *Озимая мягкая пшеница, индекс листовой поверхности, хлорофилл, урожайность, засухоустойчивость.*

Для цитирования: *Газе В.Л., Голубова В.А., Лобунская И.А. Развитие листового аппарата растений и содержание хлорофилла как показатель отзывчивости на увлажнение и устойчивости к засухе образцов озимой мягкой пшеницы // Зерновое хозяйство России. 2021. № 6(78). С. 9–14. DOI: 10.31367/2079-8725-2021-78-6-9-14.*

(cc) BY

LEAF SURFACE INDEX AS AN INDICATOR OF MOISTURE RESPONSIVENESS AND DROUGHT RESISTANCE OF WINTER BREAD WHEAT SAMPLES

V.L. Gaze, junior researcher of the laboratory for plant physiology, ORCID ID: 0000-0002-4618-6125;
V.A. Golubova, Candidate of Biological Sciences, researcher of the laboratory for plant physiology, ORCID ID: 0000-0002-5340-4901;
I.A. Lobunskaya, agronomist of the laboratory for plant physiology, ORCID ID: 0000-0003-1537-8498
Agricultural Research Center "Donskoy",
347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

The growth and productivity of drought-prone varieties are strongly influenced by the chlorophyll pigment content and the development of plants' foliage. The current climate changing, characterized by long no-rain periods followed by short intense rainfalls, is forcing plants to adopt different strategies to cope with drought. The purpose of the current study is to estimate the effect of growing conditions on the indicators of the total leaf area, leaf surface index (LSI) of sowing, the concentration of chlorophylls (Chl) in the leaves and the yield of winter wheat, depending on the value of their moisture supply. There have been established that the leaf surface index change and the preservation of chlorophyll pigment in foliage during the vegetation period is closely related to plants' drought resistance, soil moisture reserve and a genotype. Under conditions of insufficient moisture supply, the maximum values of the leaf surface index in the heading phase were formed by the varieties 'Krasa Dona' (5.99 r.u) and 'Etyud' (2.49 r.u.). The highest content of chlorophyll pigment, both in the heading phase and in the flowering phase, was identified in the varieties 'Krasa Dona' (3.7; 3.0 mg/100 g of raw material), 'Etyud' (3.4; 3.2 mg/100 g of raw material) and 'Volny Don' (3.2; 3.0 mg/100 g of raw material), respectively. Acording to the value of productivity, the reliably standard variety 'Don 107' has exceeded the varieties 'Etyud', 'Krasa Dona', 'Asket', 'Volny Don'.

Keywords: *winter bread wheat, leaf surface index, chlorophyll, productivity, drought resistance/tolerance.*

Введение. Содержание хлорофилла имеет положительную связь со скоростью фотосинтеза, которая увеличивает производство биомассы и урожайность зерна (Прядкин, 2018; Shinozaki and Yamaguchi-Shinozaki, 2017). Поэтому понимание генетического механизма содержания хлорофилла очень важно для повышения урожайности. Значительные

взаимосвязи между содержанием хлорофилла и компонентами урожая и урожайностью облегчают отбор генотипов (Николенко и Котов, 2010). Скорость чистого фотосинтеза растений обычно уменьшается, когда температура листьев превышает оптимальные значения. Снижение скорости чистого фотосинтеза при высокой температуре может быть результатом влияния как внешних (устьичных), так и внутренних биохимических (мезофилл) факторов (Mir et al., 2012). На рост и продуктивность растений сильно влияет ограниченная доступность воды в средах, подверженных засухе (Николаева и др., 2011; Осипова и др., 2020). Текущий сценарий изменения климата, характеризующийся длительными периодами без осадков и короткими интенсивными дождями, вынуждает растения применять различные стратегии, чтобы справиться со стрессом засухи (Подушин и др., 2009; Сапега, 2016). Понимание того, как растения используют воду в периоды ограниченной доступности влаги, имеет первостепенное значение для выявления и выбора наиболее адаптированных генотипов к определенной среде (Бондаренко и др., 2016; Budak et al., 2013).

Целью исследования является оценка влияния условий выращивания на показатели общей площади листьев, индекса листовой поверхности (ИЛП) посева, концентрации хлорофиллов (Хл) в листьях и величину урожайности озимой мягкой пшеницы в зависимости от их влагообеспеченности.

Материалы и методы исследований. Исследования выполнены в 2017–2020 гг. в лаборатории физиологии растений. Объектом исследований являлись сорта озимой пшеницы селекции ФГБНУ «АНЦ «Донской», выращиваемые на экспериментальной площадке (засушник) при различных условиях увлажнения. Стандартный сорт – Дон 107. Опытные образцы выращивали при 30 % ПВ, контрольные – при 70% ПВ путем полива по методике Маймистова (1984).

Площади листьев главного побега определяли по методу А.А. Ничипоровича (1955) по формуле: $S = a \cdot b \cdot k$, где a – длина листьев, b – ширина, k – коэффициент 0,65.

Индекс листовой поверхности посева во время колошения и цветения рассчитывали как произведение суммарной площади зелёных листьев растения на густоту стояния растений озимой пшеницы по формуле:

ИЛП = $(S_{ср} \cdot n \cdot k)/(M \cdot 10\,000)$, где $S_{ср}$ – средняя площадь одного листа, см^2; n – общее количество листьев со всех растений пробы, шт.; k – количество растений на квадратном метре, шт.; M – количество растений в пробе, шт. (Тарасенко, 2015).

Содержание хлорофилла в листьях озимой пшеницы определяли по методу Шматько И.Т. (1976). Статистическую обработку полученных данных проводили по Б.А. Доспехову (2014) в Excel и по программе Statistica 8.0.

Результаты и их обсуждение. Лист – орган растения, в котором образуется большинство органических веществ, являющихся структурно-энергетическим материалом для всего организма. Продуктивность растений тесно связана с величиной площади листьев. Общая площадь листьев в фазу колошения варьировала от 50,9 (1126/13) до 71,9 см^2 (Краса Дона) (рис. 1).

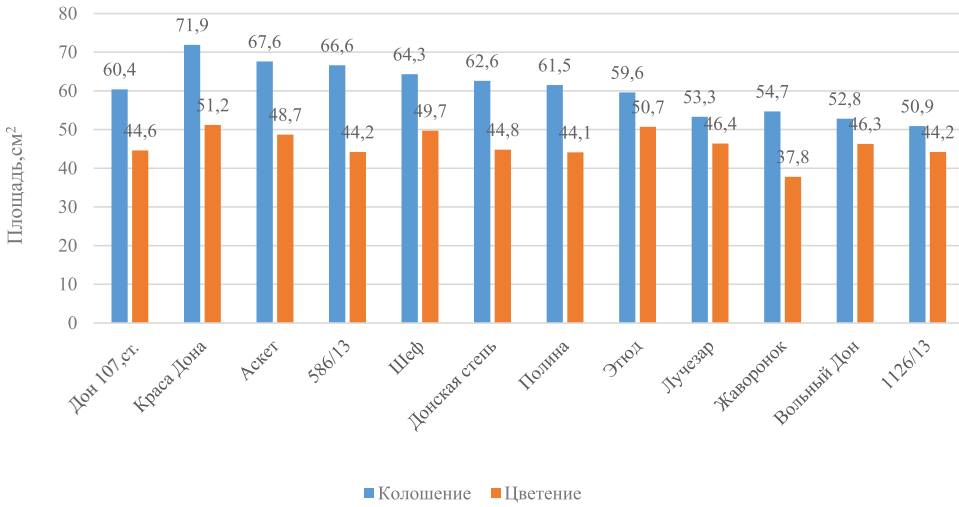

Рис. 1. Изменение площади листьев главного побега образцов озимой мягкой пшеницы в условиях засухи
Fig. 1. Changes in the main shoot leaf area of the winter bread wheat samples under drought conditions

Максимальные значения отмечены у образцов Краса Дона, Аскет и 586/13. К фазе цветения из-за увеличения дневных температур воздуха (усиление засухи) происходит медленное отмирание листьев нижних ярусов, общая площадь листьев растений озимой пшеницы в этот период уменьшалась и была в пределах от 37,8 (Жаворонок) до 51,2 см^2 (Краса Дона). Наибольшие значения площади листьев отмечены у образцов Краса Дона, Этюд, Шеф, Аскет.

Относительный размер площади листьев принято выражать с помощью индекса листовой поверхности, который характеризуется величиной площади листовой поверхности

на 1 м² посева. При изучении физиологических особенностей сортов озимой пшеницы и выявления устойчивых к засухе генотипов индекс листовой поверхности можно использовать как тест-признак. Данные исследования помогут в создании высокоадаптивных сортов и получении стабильно высоких урожаев зерна при недостаточном увлажнении. В условиях провокационного фона (засушник) индекс сортов озимой пшеницы в фазы колошения и цветения значительно различался. В фазу колошения при оптимальных условиях (контроль) выращивания индекс был от 3,65 (Жаворонок) до 7,24 (Этюд) (рис. 2).

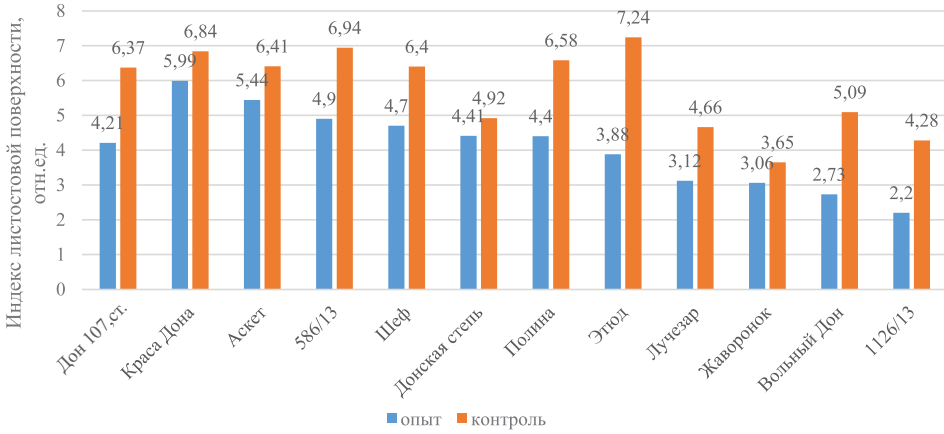

Рис. 2. Значения индекса листовой поверхности при различных условиях увлажнения (фаза колошения)
Fig. 2. Values of the leaf surface index under various moisture conditions (heading phase)

Сорта Краса Дона, Этюд, Аскет, Шеф, 586/13, Полина имели значения индекса выше по сравнению со стандартным сортом Дон 107 от 0,03 (Шеф) до 0,87 ед. (Этюд). Наименьшая существенная разница составила ±0,13 ед. При недостаточном увлажнении (опыт) индекс варьировал от 2,2 (1126/13) до 5,99 (Краса Дона). Наибольшие значения индекса общей листовой поверхности по сравнению со стандартом зафиксированы у 6 образцов: Краса Дона, Аскет, 586/13, Шеф, Донская степь, Полина. Наименьшая существенная разница ±0,28 ед. Литературные источники гласят, что растения пшеницы, имеющие значения индекса листовой поверхности от 4 до 7 отн.ед., более полно используют солнечный свет, т.е. весь солнечный свет перехватывается зеленой массой растений, нет перегрева земли (индекс является мерой фотосинтезирующей биомассы).

В фазу цветения отмечается снижение значений индекса в контроле (при поливе) от 1,26 (Полина) до 4,27 (Краса Дона), а в условиях засухи (опыт) – от 0,53 (Полина) до 2,55 (Краса Дона) (рис. 3).

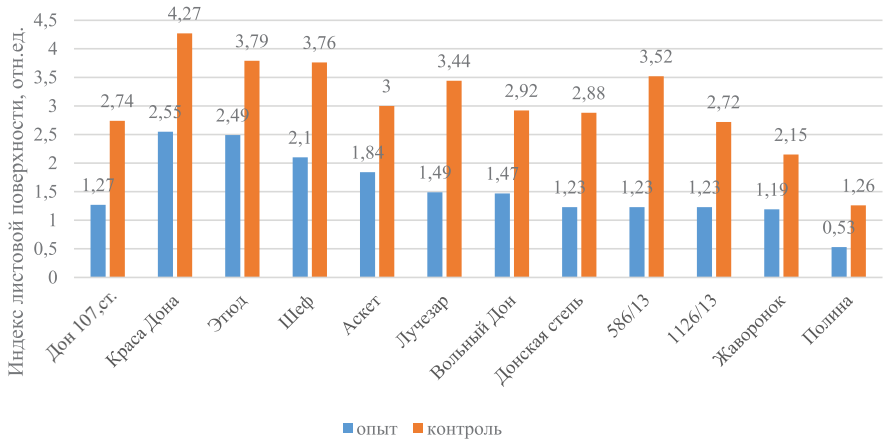

Рис. 3. Значения индекса листовой поверхности при различных условиях увлажнения (фаза цветения)
Fig. 3. Values of the leaf surface index under various moisture conditions (flowering phase)

Наименьшая существенная разница составила ±0,11 ед. в опыте и ±0,14 ед. в контроле. При низких значениях индекса от 1 до 2 солнечный свет не в полной мере используется биомассой растений.

Один из наиболее важных параметров фотосинтетического аппарата растений – хлорофилл. По содержанию этого пигмента в растении судят о его развитии и потенциальной возможности формировать урожай при раз-

личных условиях выращивания, т.е. содержание хлорофилла – важный фактор, определяющий биологическую продуктивность растений. В ходе исследований была изучена динамика относительного содержания хлорофилла в условиях засухи (опыт). В фазу колошения содержание пигмента варьировало от 2,2 (Жаворонок) до 3,7 мг/100 сырого вещества (Краса Дона). Наибольшая концентрация пигмента отмечена у сортов Краса Дона, Этюд, Вольный Дон, достоверно превысивших стандарт Дон 107 (НСР $_{0,5}$ = ±0,18) (рис. 4).

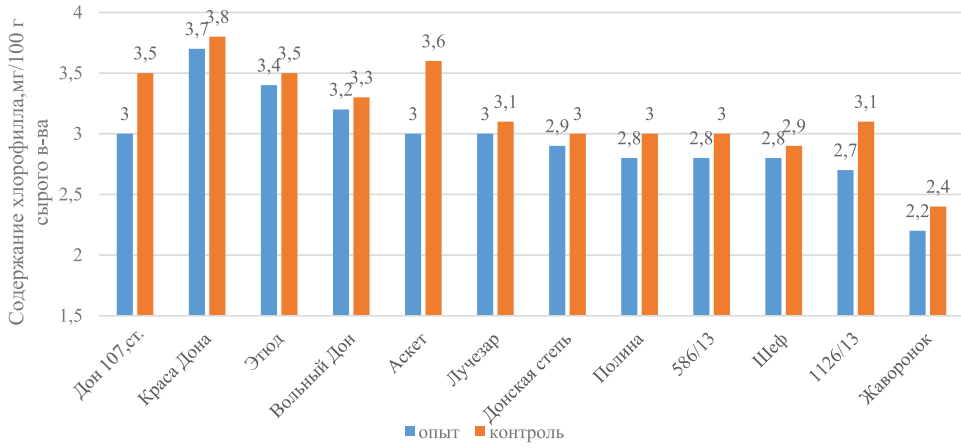

Рис. 4. Изменение содержания пигментов хлорофилла в листьях образцов озимой мягкой пшеницы при различных условиях выращивания (фаза колошения)
Fig. 4. Change in the chlorophyll pigments content in leaves of the winter bread wheat samples under various growing conditions (heading phase)

При нарастающей засухе (опыт) к фазе цветения наибольшая сохранность пигмента хлорофилла отмечена у сортов Этюд (3,2 мг/100 сырого вещества), Краса Дона (3,0 мг/100 сырого вещества), Вольный Дон (3,0 мг/100 сырого вещества) (НСР$_{0,5}$ = ±0,14) (рис. 5).

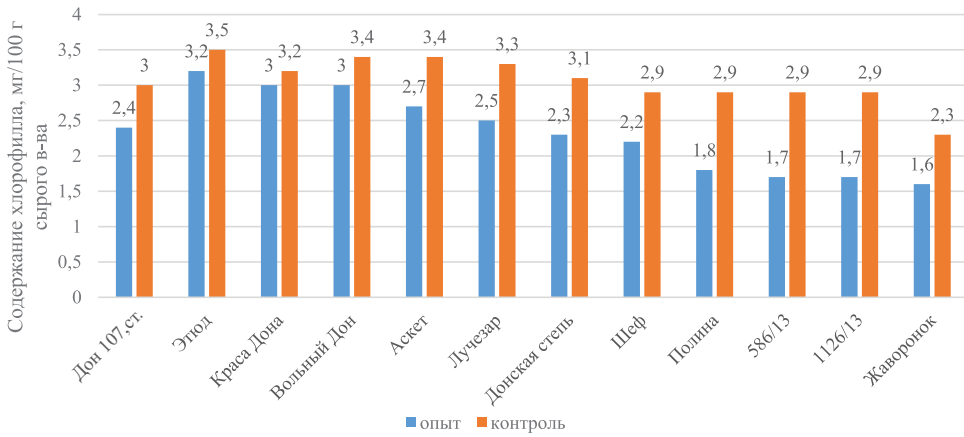

Рис. 5. Изменение содержания пигментов хлорофилла в листьях образцов озимой мягкой пшеницы при различных условиях выращивания (фаза цветения)
Fig. 5. Change in the chlorophyll pigments content in leaves of the winter bread wheat samples under various growing conditions (flowering phase)

Наименьшее снижение содержания хлорофилла у этих сортов позволяет заключить, что их пигментный аппарат относительно устойчив к обезвоживанию. Максимальные значения этого показателя при поливе (контроль) отмечены как в фазу колошения, так и цветения у сортов Краса Дона (3,8 и 3,5 мг/100 сырого вещества, НСР$_{0,5}$ = ±0,16) и Аскет (3,6 и 3,4 мг/100 сырого вещества, НСР$_{0,5}$ = ±0,12) соответственно.

Результатом фотосинтетической деятельности растений является их урожайность. За период 2017–2020 гг. в условиях оптимального увлажнения урожайность сортов озимой мягкой пшеницы была в пределах от 225,0 г/м^2 (Донская степь) до 391,0 г/м^2 (Краса Дона) (рис. 6).

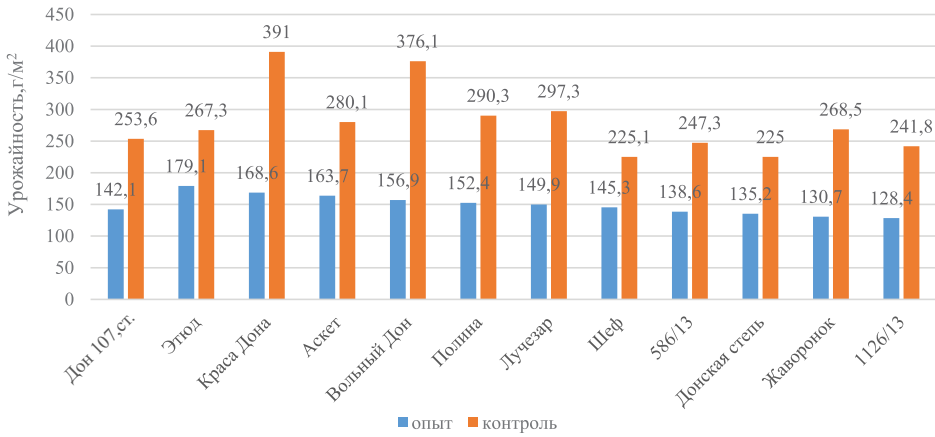

Рис. 6. Урожайность образцов озимой мягкой пшеницы при различных условиях выращивания
Fig. 6. Productivity of the winter bread wheat samples under various growing conditions

Достоверное превышение стандарта отмечено у сортов Краса Дона, Вольный Дон, Лучезар, Полина, Аскет, Жаворонок и Этюд ($НСР_{0,5}$ = 13,2 г/м^2). В условиях недостаточного увлажнения урожайность сортов варьировала от 128,4 г/м^2 (1126/13) до 179,1 г/м^2 (Этюд). Достоверно стандартный сорт Дон 107 превысили сорта Этюд, Краса Дона, Аскет, Вольный Дон, Полина, Лучезар ($НСР_{0,5}$ = 6,5 г/м^2). На основе полученных данных установлена средняя корреляционная связь между содержанием хлорофилла и урожайностью. В среднем за годы исследований эти значения составили r = 0,62 (±0,13) (фаза колошения) и r = 0,65 (±0,09) (фаза цветения).

Выводы. Исследованиями установлено, что изменение показателя индекса листовой поверхности и сохранность пигмента хлорофилла в листьях за период вегетации тесно связано с засухоустойчивостью растений, запасом влаги в почве и изучаемым генотипом. В условиях недостаточной влагообеспеченности максимальные значения индекса листовой поверхности в фазу колошения сформировали сорта Краса Дона (5,99 отн. ед), Аскет (5,44 отн. ед.),а в фазу цветения сорта Краса Дона (2,55 отн. ед) и Этюд (2,49 отн.ед.). Наибольшее содержание пигмента хлорофилла как в фазу колошения, так и в фазу цветения отмечено у сортов Краса Дона (3,7; 3,0 мг/100 г сырого вещества), Этюд (3,4; 3,2 мг/100г сырого вещества) и Вольный Дон (3,2; 3,0 мг/100 г сырого вещества) соответственно. По величине урожайности достоверно стандартный сорт Дон 107 превысили сорта Этюд, Краса Дона, Аскет, Вольный Дон.

Следует подчеркнуть, что для получения объективной информации о физиологических особенностях сортов озимой пшеницы в условиях недостаточного увлажнения необходимы дальнейшие всесторонние исследования физиологических показателей элементов фотосинтетической деятельности, засухоустойчивости, формирования урожая, роста и развития.

Библиографические ссылки

1. Бондаренко В.В., Кормилицына О.В., Коолен Д. Определение индекса листовой поверхности на основе анализа цифровых изображений кроны и его использование для оценки категорий состояния деревьев // Вестник московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2016. № 1. С. 94-98.
2. Николаева М.К., Маевская С.Н., Шугаев А.Г., Бухов Н.Г. Влияние засухи на содержание хлорофилла и активность ферментов антиоксидантной системы в листьях трех сортов пшеницы, различающихся по продуктивности // Физиология растений. 2011. Т. 57. № 1. С. 94-102.
3. Николенко В.В., Котов С.Ф. Метод определения площади листвой декоративных сортов земляники // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2010. Вып. 2. С. 99-105.
4. Подушин Ю.В., Ольховский М.Ю., Федулов Ю.П. Влияние факторов агротехники на индекс листовой поверхности и содержание хлорофилла в листьях озимой пшеницы // Политематический сетевой электронный научный журнал КубГАУ, 2009. № 51(7). С. 319-326.
5. Прядкин Г.Л. Пигменты, эффективность фотосинтеза и продуктивность пшеницы // Plant Varieties Studying and Protection. 2018. Т. 14. № 1. С. 97-108. DOI: 001:10.21498/2518-1017.14.1.2018.126524.
6. Осипова С.В., Рудиковский А.В., Пермяков А.В., Рудиковская Е.Г., Пермякова М.Д., Верхотуров В.В., Пшеничникова Т.А. Физиологические реакции линий пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с генетически различным опушением листа на водный дефицит // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020. 24(8) С. 813-820. DOI 10.18699/VJ20.678.
7. Сапега В.А. Потенциал урожайности, стрессоустойчивость и экологическая пластичность среднеранних сортов яровой пшеницы // Зерновое хозяйство России. 2016. № 2(44). С. 6-10.
8. Budak H., Kantar M., Yucebilgili Kurtoglu K. Drought tolerance in modern and wild wheat. Sci. World J., V. 2013. Article number 548246.

9. Mir R.R., Zaman-Allah M., Sreenivasulu N., Trethowan, R., Varshney, R.K. Integrated genomics, physiology and breeding approaches for improving drought tolerance in crops. Theor. Appl. Genet., V. 125. 2012 p. 625-645.
10. Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. J. Expt. Bot, 58, 2007 p. 221-227. DOI: 10.1093/jxb/erl164.

References

1. Bondarenko V.V., Kormilicyna O.V., Koolen D. Opredelenie indeksa listovoj poverhnosti na osnove analiza cifrovyh izobrazhenij krony i ego ispol'zovanie dlya ocenki kategorij sostoyaniya derev'ev [Identification of the leaf surface index based on the analysis of digital images of the crown and its use to estimate the tree condition categories] // Vestnik moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoj vestnik. 2016. № 1. S. 94-98.
2. Nikolaeva M.K., Maevskaya S.N., SHugaev A.G., Buhov N.G. Vliyanie zasuhi na soderzhanie hlorofilla i aktivnost' fermentov antioksidantnoj sistemy v list'yah trekh sortov pshenicy, razlichayushchihsya po produktivnosti [The effect of drought on the chlorophyll content and the activity of enzymes of the antioxidant system in the leaves of three wheat varieties, differing in productivity] // Fiziologiya rastenij. 2011. T. 57. № 1. S. 94-102.
3. Nikolenko V.V., Kotov S.F. Metod opredeleniya ploshchadi listvoj dekorativnyh sortov zemlyaniki [Method for estimating the area of foliage of decorative strawberry varieties] // Ekosistemy, ih optimizaciya i ohrana. 2010. Vyp. 2. S. 99-105.
4. Podushin YU.V., Ol'hovskij M.YU., Fedulov YU.P. Vliyanie faktorov agrotekhniki na indeks listovoj poverhnosti i soderzhanie hlorofilla v list'yah ozimoj pshenicy [The effect of agricultural technology factors on the leaf surface index and chlorophyll content in winter wheat leaves] // Politematicheskij setevoj elektronnyj nauchnyj zhurnal KubGAU, 2009. № 51(7). S. 319-326.
5. Pryadkin G.L. Pigmenty, effektivnost' fotosinteza i produktivnost' pshenicy [Pigments, photosynthetic efficiency and wheat productivity] // Plant Varieties Studying and Protection. 2018. T. 14. № 1. S. 97-108. DOI: 001:10.21498/2518-1017.14.1.2018.126524.
6. Osipova S.V., Rudikovskij A.V., Permyakov A.V., Rudikovskaya E.G., Permyakova M.D., Verhoturov V.V., Pshenichnikova T.A. Fiziologicheskie reakcii linij pshenicy (*Triticum aestivum* L.) s geneticheski razlichnym opusheniem lista na vodnyj deficit [Physiological reactions of wheat lines (*Triticum aestivum* L.) with genetically different foliage to water deficit] // Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii. 2020. 24(8) S. 813-820. DOI 10.18699/VJ20.678.
7. Sapega V.A. Potencial urozhajnosti, stressoustojchivost' i ekologicheskaya plastichnost' srednerannih sortov yarovoj pshenicy [Yield potential, stress resistance and ecological plasticity of mid-early spring wheat varieties] // Zernovoe hozyajstvo Rossii. 2016. № 2(44). S 6-10.
8. Budak H., Kantar M., Yucebilgili Kurtoglu K. Drought tolerance in modern and wild wheat. Sci. World J., V. 2013. Article number 548246.
9. Mir R.R., Zaman-Allah M., Sreenivasulu N., Trethowan R., Varshney, R.K. Integrated genomics, physiology and breeding approaches for improving drought tolerance in crops. Theor. Appl. Genet., V. 125. 2012 r. 625-645.
10. Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. J. Expt. Bot, 58, 2007 r. 221-227. DOI: 10.1093/jxb/erl164.

Поступила: 28.10.21; принята к публикации: 15.11.21.

Критерии авторства. Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторский вклад. Голубова В.А. – концептуализация исследования, анализ данных и их интерпретация; Газе В.Л. – проведение лабораторных опытов; Лобунская И.А. – сбор данных и подготовка рукописи.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.