

УДК 633.11+321\*632.35:581.1

## **НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ РАСТЕНИЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ, ПОРАЖЕННЫХ SEPTORIA NODORUM BERK.**

**Г. Г. ГУСЕЙНОВ, Е. И. КОШКИН, Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ**

(Кафедра физиологии растений)

Оценен одновременно у двух сортов яровой пшеницы комплекс физиологических показателей (фотосинтез, дыхание, содержание пигментов и общего азота, площадь листьев), изменяющихся под влиянием одного из возбудителей септориоза пшеницы *S. nodorum* Berk. Показано, что ответная реакция на внедрение патогена у разных по устойчивости сортов пшеницы качественно одинакова, но уже через 4—6 дней после заражения проявляются их различия. Удельное распределение массы общего азота в единице объема посева у изучаемых сортов как в контроле, так и в опыте практически не различалось ( $16—17 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ ).

Для максимальной реализации высокого генетического потенциала продуктивности сельскохозяйствен-

ных культур сорта и гибриды должны быть: во-первых, экологически пластичными (с повышенным го-

меостазом), устойчивыми к климатическим стрессам; во-вторых, устойчивыми к полеганию при внесении высоких доз удобрений, особенно азотных; в-третьих, устойчивыми к наиболее опасным вредителям и болезням [6]. Выведение и внедрение в широкую практику болезнеустойчивых сортов является самым эффективным, наиболее дешевым и перспективным способом борьбы с заболеваниями растений. В связи с этим при селекции на устойчивость весьма важно базироваться на имеющихся данных о физиолого-биохимической природе заболеваний, о тех звеньях метаболизма, которые ответственны за проявление устойчивости растений к болезням. Анализ такого рода материалов позволит найти функциональные физиологические тест-признаки для выявления и оценки устойчивых форм растений. Однако работ в этом направлении проводится пока мало, как и недостаточно данных, полученных на уровне целого растения и ценозов.

Цель нашей работы — изучение некоторых физиологических особенностей двух различающихся по устойчивости к септориозу сортов яровой пшеницы после инфицирования растений.

Отметим, что септориоз является одним из четырех наиболее распространенных заболеваний пшеницы. Недобор урожая пшеницы вследствие поражения септориозом может достигать 29 % [13]. В частности, *S. podorum* Berk. — патоген, вызывающий поражение листьев и колосьев пшеницы [8]. При заражении растений у них снижаются число и масса зерен, особенно во влажные годы [9].

### Методика

Исследования проводились в вегетационном домике кафедры фи-

зиологии растений Тимирязевской академии в течение 1989—1990 гг. и на Опытной станции кафедры селекции и семеноводства сельскохозяйственных культур.

Объекты исследования — восприимчивый к поражению септориозом сорт яровой пшеницы Саратовская 29 и относительно устойчивый сорт Саратовская 42 (по данным НИИ фитопатологии).

Пшеницу выращивали в песчаной культуре по 15 растений в сосуде на смеси Кнопа (1,5 н.). Семена заделывали на глубину 4 см. Полив до 70 % НВ проводили 2 раза в день.

Растения инфицировали в фазу кущения водной суспензией спор ( $10^6$  спор·мл<sup>-1</sup>) при расходе 100 мл·м<sup>-2</sup>. Суспензию наносили на растения с помощью пульверизатора, после чего их помещали во влажную камеру на 24 ч. Контрольные растения опрыскивали водой и помещали в другую влажную камеру. При инокуляции руководствовались методическими указаниями Пыжиковой, Саниной и др. [3]. Степень поражения растений оценивали по внешним признакам с использованием международной шкалы Джеймса [7].

Пигменты выделяли из гомогената листьев 85 % ацетоном. Концентрацию хлорофиллов *a* и *b* и суммарных каротиноидов определяли на спектрофотометре «Spesol» и рассчитывали по формуле Реббелена [2].

Видимый фотосинтез и дыхание микроценоза пшеницы в сосудах определяли в открытой системе при постоянной температуре  $20 \pm 0,5^\circ\text{C}$ , учитывая с помощью инфракрасного газоанализатора ГИП-10 МБ2А количество  $\text{CO}_2$  в токе воздуха, прошедшего через камеры; содержание общего азота — в соответствии с методическими указаниями ЦИНАО (1986) инфракрасным анализатором.

ром «Инфрапид-61», созданным Венгерским объединением «ЛАБОР-МИМ» и ЦИНАО; площадь листьев — с помощью автоматического фотопланиметра Li-cog-3100.

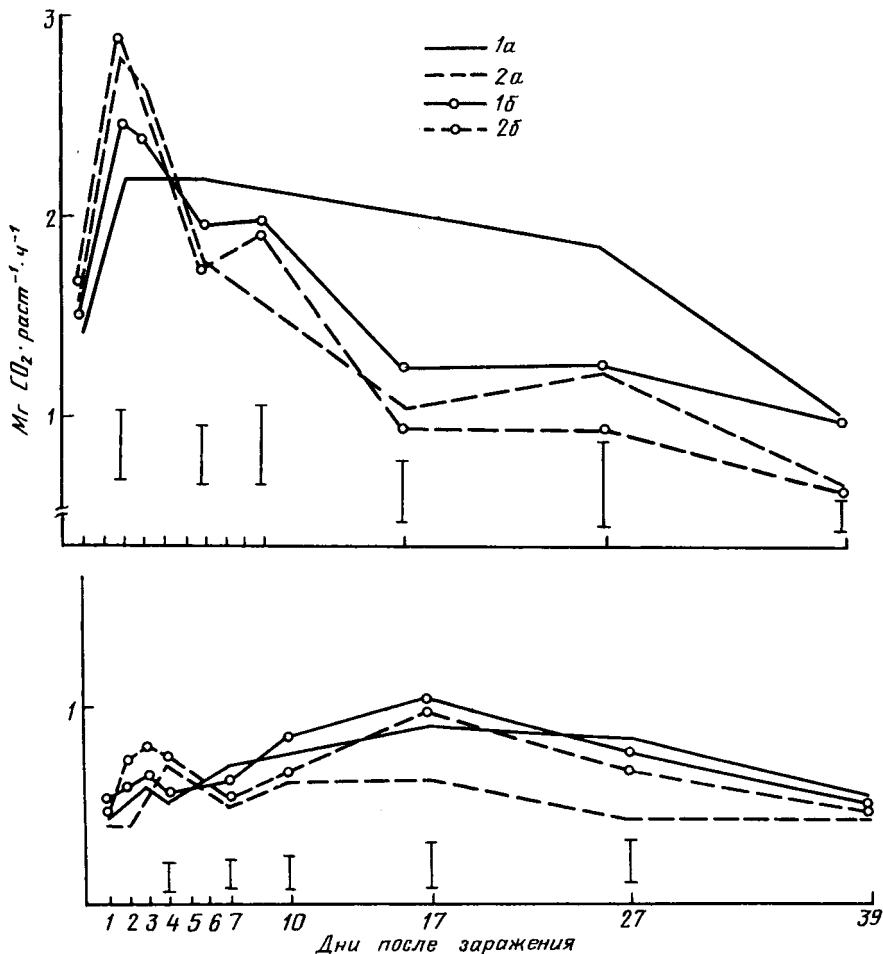
Статистический анализ провели методом дисперсионного анализа [1].

## Результаты

Заражение яровой пшеницы одним из возбудителей септориоза *S. nodorum* Berk. привело к уменьшению количества зеленых пигментов и снижению отношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* в листьях.

Рис. 1. Видимый фотосинтез (вверху) и дыхание у здоровых (1) и больных (2) растений яровой пшеницы, зараженных *S. nodorum* Berk.

Саратовская 29 (а), Саратовская 42 (б).



Так, в вегетационном опыте (табл. 1) снижение содержания хлорофиллов *a* и *b* составило соответственно 15,6 и 17,2 % у Саратовской 29, 8,0 и 6,2 % у Саратовской 42. Отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* уменьшилось у восприимчивого сорта на 10,3, у устойчивого — на 5,1 %. Считаем, что указанные изменения в пигментном составе связаны в основном со структурными и функциональными нарушениями хлоропластов. Имеются данные [4, 10] об уменьшении количества гран и ламелл, разрушении ламелл стромы у пораженных растений.

Как следует из табл. 1, характер отмеченных изменений в содержании пигментов зависит от генетических особенностей сортов. Так, они проявлялись в меньшей степени у относительно устойчивого сорта. Видимо, последний способен сохранять более длительное время целостность пластид, что и обеспечивает его большую сопротивляемость болезням.

Изучение фотосинтетической активности здоровых и пораженных

растений пшеницы показало, что на 3—4-й день после заражения видимый фотосинтез у последних независимо от сорта был выше, чем у первых (рис. 1). В последующем происходило постепенное выравнивание видимого фотосинтеза у здоровых и больных растений, и к моменту проявления симптомов заболевания (примерно через 12—14 дней с момента заражения) больные растения устойчивого сорта мало отличались по этому показателю от здоровых, а в опыте с восприимчивым сортом отмечалось существенное снижение видимого фотосинтеза у пораженных растений. Таким образом, ответная реакция на внедрение возбудителя болезни у обоих сортов пшеницы была качественно одинаковой, однако у устойчивого сорта разница между количеством CO<sub>2</sub>, поглощенной здоровыми и больными растениями, была меньше, чем у восприимчивого.

Анализ литературных и наших экспериментальных данных (рис. 2) позволяет предположить, что одной из причин падения активности видимого фотосинтеза больных растений является более значительное уменьшение площади листьев у восприимчивого сорта по сравнению с устойчивым (соответственно 50—60 и 10—15 %).

Активирование фотосинтеза вначале и последующее снижение его объясняется транслокационными процессами у зараженного растения. В первые дни после инфицирования эти процессы благоприятствуют фотосинтезу, однако последующее аккумулялирование питательных веществ, обусловленное развитием паразитических отношений, приводит к снижению активности фотосинтетического аппарата. По-видимому, мобилизация и усиление синтеза веществ у устойчивых форм растений проходит более активно, что и объясняет их более высокий уровень

Т а б л и ц а 1

Содержание пигментов в листьях растений (мг на 1 г сырой массы), пораженных *S. nodorum* Berk. (1990 г.)

Сорт и вариант	Хлорофилл			Суммарные каротиноиды
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a:b</i>	
Саратовская 29:				
здоровые растения	3,13	1,39	2,51	0,67
больные »	2,64	1,15	2,25	0,69
Саратовская 42:				
здоровые растения	2,99	1,28	2,33	0,59
больные »	2,73	1,20	2,21	0,57
НСР <sub>05</sub>	0,24	0,02	0,02	0,02

фотосинтеза по сравнению с его уровнем у восприимчивых сортов.

К причинам изменения хода фотосинтеза при патогенезе, безусловно, относится и изменение ферментативной активности. Корреляция между последней и скоростью фотосинтеза отмечалась многими авторами [11, 14].

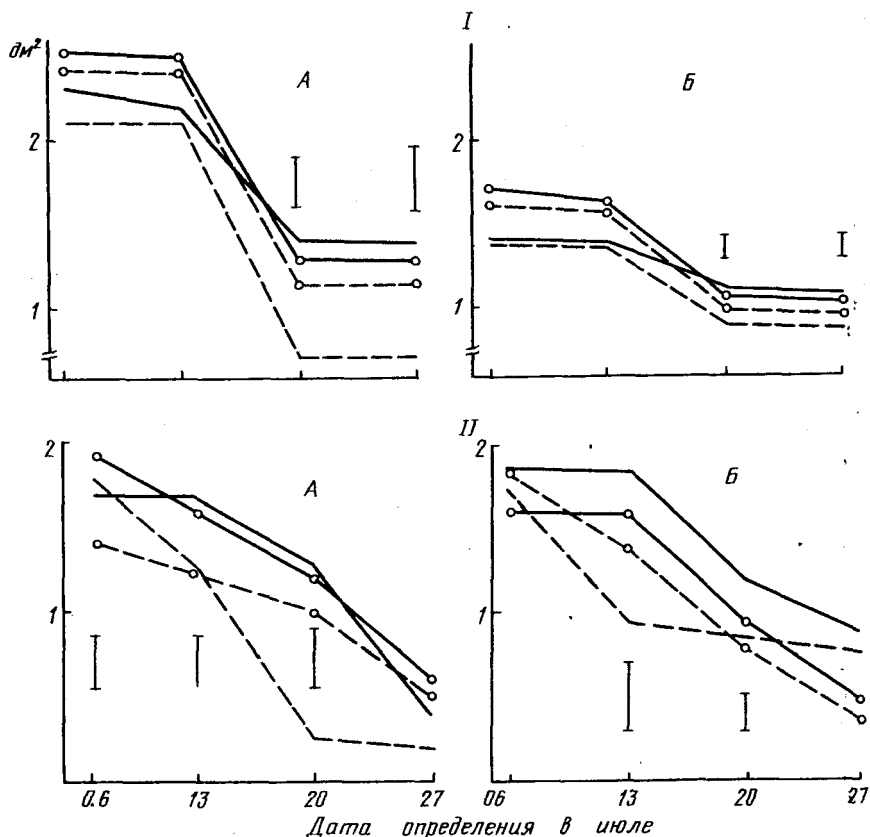
Можно также отметить, что изменения в фотосинтетических процессах, с одной стороны, способствуют борьбе растений с патогеном, а с другой — патоген, поль-

зуясь энергетическими запасами растения, получает возможность благополучно завершать цикл своего развития.

Таким образом, основными причинами снижения фотосинтеза при заражении можно считать: уменьшение ассимилирующей поверхности листьев, снижение количества хлорофилла и изменение скорости процессов темновой фазы фотосинтеза под влиянием патогена.

При изучении дыхания растений мы наблюдали его усиление у обо-

Рис. 2. Площадь (вверху) и дыхание у двух подфлаговых (А) и флагового (Б) листьев. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.



их сортов сразу после заражения. Из рис. 1 видно, что это активирование дыхания у больных растений сменяется его снижением примерно через 8—10 дней после инфицирования. Превышение дыхания у больных растений сорта Саратовская 29 на 4-й день заражения составило 37 %, а у сорта Саратовская 42 — 38 % к контролю. По-видимому, усиленное активирование дыхания растений связано с более быстрым расщеплением питательных веществ. Увеличение скорости дыхания отчасти объясняется нарушениями транслокационных процессов, рассмотренных выше.

Снижение дыхания в нашем опыте наблюдалось с момента проявления внешних признаков болезни у восприимчивого сорта. Разница между дыханием больных и здоровых растений устойчивого сорта в этот момент не была достоверной. Стимуляция или угнетение дыхания при заражении связаны также с изменениями в способе превращения дыхательного субстрата. Вероятно, смещение дыхательного метаболизма в сторону гликолиза или апоптоми обусловлено генетической реакцией сорта на инфекцию. В литературе имеются многочисленные данные [5, 12], свидетельствующие о корреляции скорости дыхания и характера окисления субстрата у

различных сортов, об их генетической обусловленности.

В полевом опыте инфицирование растений проводили в фазу цветения. Наибольшие изменения, вызванные септориозом, наблюдались у двух подфлаговых листьев пшеницы обоих сортов (рис. 2). Снижение активности дыхания отмечено также у флагового листа больного растения сорта Саратовская 29.

Таким образом, анализ полученных в опытах данных показал, что в результате воздействия септориоза на растения происходит снижение количества зеленых пигментов, ослаблением связи между хлорофиллом и белками пластид, а также изменением активности ферментов. Вначале фотосинтез активизируется, а затем отмечается его ингибирование. В ответ на заражение растения пшеницы реагировали повышением уровня дыхания, для обеспечения которого расходовалось значительное количество субстратов. Однако у относительно более устойчивого сорта изменения определяемых параметров под воздействием заражения септориозом были менее значительными.

Содержание общего азота определяли по отдельным органам. В вегетационном опыте выявлено его снижение только у двух подфлаговых листьев больных растений восприимчивого сорта (в среднем на 20 %) и не отмечено существенных изменений этого показателя в остальных органах. В полевом опыте также наблюдалось снижение содержания общего азота у двух подфлаговых листьев восприимчивого сорта, но вместе с тем наблюдалось и его увеличение во флаговом листе больного растения того же сорта.

В зерне больных растений восприимчивого сорта содержалось примерно на 40 % меньше общего азота, чем в контроле, как в ве-

Т а б л и ц а 2

Содержание общего азота (%) в зерне растений пшеницы, пораженных *S. podogum Berk.* (1990 г.)

Сорт, вариант	Вегетационный опыт	Полевой опыт
Саратовская 29:		
здоровые растения	2,02	2,49
больные *	1,29	1,79
Саратовская 42:		
здоровые растения	2,24	2,32
больные *	2,32	2,12
НСР <sub>05</sub>	0,59	0,23

гетационном, так и в полевом опытах (табл. 2).

Несмотря на разное содержание общего азота в отдельных органах больных и здоровых растений, удельное распределение массы общего азота в единице объема посева, определенное в фазу цветения, у изучаемых сортов оказалось практически одинаковым ( $16-17 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ ), что, видимо, объясняется способностью растений компенсировать ущерб, нанесенный патогеном, за счет более активного функционирования здоровых их частей при данной степени поражения (25 %).

### Выводы

1. При 25 % степени поражения листьев яровой пшеницы возбудителем септориоза в них уменьшалось содержание зеленых пигментов как у восприимчивого, так и у относительно устойчивого сортов, но у первого в значительно большей степени (на 16 и 7 % соответственно). При этом отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* снижалось соответственно на 10 и 5 %.

2. В начале развития болезни (3-4 дня после заражения) активизируются процессы фотосинтеза и дыхания растений, что является ответной реакцией растения-хозяина на внедрение патогена. Затем активность газообмена по мере развития болезни снижается.

3. Реакция разных по устойчивости сортов яровой пшеницы к заражению септориозом качественно одинакова в первые 3-4 дня после

заражения. В дальнейшем более значительные различия между больными и здоровыми растениями по изучаемым показателям отмечались у восприимчивого к септориозу сорта.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта / 5-е изд.— М.: Агропромиздат, 1985.— 2. Практикум по физиологии растений / Под ред. Н. Н. Третьякова. 3-е изд.— М.: Агропромиздат, 1990.— 3. Пыжикова Г. В., Санина А. А., Супрун Л. М. и др. Методы оценки устойчивости селекционного материала и сортов пшеницы к септориозу / Метод. указания.— М.: ВАСХНИЛ, 1989.— 4. Рахманкулова М. Е., Тухтаева Г. М., Родимцева Н. Е. и др. Влияние гриба *V. dahliae* на структуру и функции хлопчатников.— Узб. биол. журн., 1973, № 3, с. 21—23.— 5. Рубин Б. А., Попова Н. В. Влияние бурой листовой ржавчины на дыхание пшеницы.— Вестн. с.-х. науки, 1965, № 3, с. 61—67.— 6. Шевелуха В. С. Селекция и семеноводство на рубеже новых задач.— Селекция и семеноводство, 1989, ч. 1, с. 2—9.— 7. Jamse W. S.— Canad. Plant Diseases Survey, 1971, vol. 51, N 2, p. 36—65.— 8. King J. E., Cook R. J., Melville S. E.— Ann. of Applied Biology, 1983, vol. 103, p. 345—375.— 9. Morgan W. A., Price R. I.— Pests and Diseases, 1977, p. 33—42.— 10. Park R. B., Sane P. V.— Ann. Rev. Plant. Physiol., 1977, vol. 22, N 5, p. 215—224.— 11. Scharreberger C.— Umschau in Wissenschaft und Technik, 1979, lg. 79, N 7, S. 210—217.— 12. Shaw M.— Ann. Rev. Phytopathol., 1963, vol. 1, p. 259—294.— 13. Schip-ton W. A.— Austr. J. Exp. Agric. Anim. Husb., 1968, Bd. N 2, S. 31—44.
- Статья поступила 18 ноября 1991 г.