

УДК 633.11.(100)

ДИАГНОСТИКА УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ
В УСЛОВИЯХ КОМПЛЕКСНОГО ПОЛЕВОГО ОПЫТА.
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

**Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ, В. П. ХОЛОДОВА*, А. Ф. ЯКОВЛЕВ, А. Б. МЕЩЕРЯКОВ*,
Э. Н. АКАНОВ, О. Г. СЕМЕНОВ**, О. С. ЖАДОВА, М. С. СИНЯВИН,
В. В. КУТУЗОВ, Вл. В. КУЗНЕЦОВ***

(Кафедра физиологии растений)

Продолжено исследование данных по комплексной оценке стресс-устойчивости сортов и гибридов яровой пшеницы различных ареалов обитания. Представлен онтогенетический анализ ряда морфофизиологических и биофизических показателей, оценка которых производилась как в полевых, так и в лабораторных условиях. Отобраны те из исследованных параметров, которые могут служить как тесты на стресс-устойчивость и продуктивность ряда сортов яровой пшеницы в ранние этапы онтогенеза.

Системы адаптации растений к действию абиотических и неблагоприятных биотических факторов внешней среды, детерминированные геномом, включают физиолого-биохимические, анатомические и структурно-морфологические компоненты. Адаптивные процессы происходят на всех уровнях организации растений и фитocenozов.

В предыдущей статье [5] были рассмотрены структурно-морфологические адаптации растений коллекции сортов яровой пшеницы ВИР и некоторых других селекционных центров, дана оценка их продуктивности и устойчивости в полевых условиях к ряду абиотических факторов, характерных для центрального региона России — засуха, переувлажнение, уплотнение почвы. До настоящего времени дискутируется возможность достаточно точной оценки полевой устойчивости расте-

ний при использовании лабораторных методов исследования [4, 6].

Представляется важным сопоставить результаты прямой полевой оценки продуктивности и агрономической устойчивости сортов с данными по физиолого-биохимическим составляющим систем адаптации растений, используя современные лабораторные методы диагностики устойчивости конкретных процессов и функциональных реакций к действию стресс-факторов. Результаты проведенных исследований представлены в данной работе.

Методика

Отборы проб в поле для определения физиологических и биохимических показателей были приурочены к фазам роста и развития растений яровой пшеницы, когда закладывались и определялись структурные элементы колоса, и ко времени дейст-

Работа выполнена в рамках Программы «Интеграция».

* ИФР РАН.

** РУДН.

вия изучаемых стрессоров (до начала, в период действия, при адаптации и репарации), а именно: 10 июня — кушение и выход в трубку (IV—V этапы органогенеза), 20 июня — выход в трубку и колошение (VI-VII этапы органогенеза), 30 июня — колошение и цветение (VIII-IX этапы органогенеза).

Экстракцию образцов и анализы проводили в полевых условиях, в лабораториях ИФР РАН и на кафедре физиологии МСХА. По каждому сорту и вариантам стресс-воздействий отбирали по 10 — 15 типичных растений. Для лабораторных исследований в ИФР РАН использовали листья верхнего яруса, которые в полевых условиях хранились в пакетиках из кальки в сосуде Дюара с жидким азотом, а после доставки в лабораторию — в морозильнике при температуре $\sim 20^{\circ}\text{C}$.

Лабораторные исследования проводились на растениях сортов коллекции, представляющих разные группы по продуктивности и стресс-устойчивости. Для оценки адаптивных реакций сортов к действию стрессоров использовали следующие показатели и тесты: интенсивность фотосинтеза (ИК газоанализатор ГИП-10 и LI-6200); содержание хлорофиллов *a* и *b* (колориметрическим методом на ФЭК-2); тургесцентность листьев (тургометр Кушниренко); концентрация клеточного сока (полевой рефрактометр Цейса); электрическое сопротивление тканей листа (по М. Д. Кушниренко); текучесть мембран (по выходу электролитов — Авт. Свид. № 1535459); осевой градиент биопотенциалов (полевой милливольтметр ИРБП); электропроводность листовых экстрактов и относительное содержание электролитов в клеточном соке (Conductivity Meter Orion Research-101, USA); содержание в листьях ионов калия, натрия, хлорида и

нитрата (Ionanalyser EA-940, Orion research, USA).

Результаты и их обсуждение

Предваряя изложение результатов физиолого-биохимических исследований адаптивных систем сортов, следует отметить, что их значение можно оценить лишь с учетом фактической общей биомассы растений, устойчивости растений разных генотипов, по зерновой продуктивности при действии стрессоров. Полученные данные физиолого-биохимических исследований позволяют также судить о многообразии путей адаптации различных звеньев метаболизма растений, которые определяют структуру адаптивных систем и продуктивность конкретных сортов яровой пшеницы.

Результаты полевого испытания сортов яровой пшеницы *Triticum aestivum* [5] позволили на контрольном фоне (без воздействия стресс-факторов) выделить 3 группы сортов по зерновой продуктивности. Самую высокую агрономическую устойчивость показали на большинстве стресс-фонов низкопродуктивные генотипы — Туоко и АЦПГ (сумма баллов по стресс-фонам соответственно 11 и 15, из сортов высокопродуктивной группы лучшими были Приокская (11 баллов) и АЦПГ + Энита (8 баллов). Отношение зерновой части к общей массе ($K_{\text{Х03}}$) (табл. 1) позволяет судить как об общей метаболической активности сортов, так и об аттрагирующей активности колосьев растений (зерновок). Очевидно, общая биомасса (колос, стебель, листья) является показателем общей физиологической активности уровня метаболизма растений при разных условиях внешней среды. Показатели места по зерновой продуктивности и особенно $K_{\text{Х03}}$ указывают на

Т а б л и ц а 1

Сводные данные по оценке продуктивности общей биомассы растений, устойчивости $K_{хоз}$

Сорт, гибрид	Группа продуктивности зерна, г/раст.	Контроль	Засуха		Гипоксия		Уплотнение	
		место по продуктивности зерна	группа $K_{хоз}$	место по продуктивности биомассы	группа $K_{хоз}$	место по продуктивности биомассы	группа $K_{хоз}$	место по продуктивности биомассы
Энита	Высокая 4,3–3,8	1	1	1	3	20	1	11
Саратовская 55		2	1	2	1	14	1	7
Приокская		3	1	19	2	5	1	4
АЦПГ+Энита		4	3	15	2	15	1	14
Тринтани		5	1	21	1	7	3	23
Кутулукская	Средняя 3,7–3,1	8	2	16	3	1	3	13
Комета		9	2	23	1	22	3	6
ППГ-56		13	2	14	1	23	1	10
Белорусская 80		17	1	24	2	9	3	16
Туоко	Низкая 2,9–2,2	21	2	22	2	12	2	20
АЦПГ		24	3	5	1	17	2	15

Примечание. Ранжирование сортов по устойчивости $K_{хоз}$ при действии стрессоров: засуха — $K_{хоз}$ сохраняется на уровне контроля; гипоксия — $K_{хоз}$ увеличивается; уплотнение — $K_{хоз}$ уменьшается.

атрагирующую силу репродуктивных органов растений (колоса и формирующихся зерновок) во второй половине онтогенеза растений. Имеются данные о том, что неблагоприятные условия среды в первой половине вегетации меняют донорно-акцепторные отношения, ускоряют переход растений к генеративной фазе, увеличивают темпы налива зерна за счет повышения аттрагирующей способности колоса.

В табл. 2 приведены показатели жизнедеятельности растений сортов яровой пшеницы в фазу кущения. В фазу кущения (III—IV этап органогенеза [2]) в основном определяются элементы структуры урожая (количество побегов, колосковых и цветковых бугорков). В эту фазу в Нечерноземье определяют

потенциальные возможности продуктивности растений [3]. Именно с этим периодом было связано в основном действие изучавшихся стрессоров в опытах на физиологические процессы, отражающие ответную реакцию растений, сортов яровой пшеницы.

Действие засухи привело к снижению тургесцентности листьев всех сортов яровой пшеницы. Причем степень ее снижения соответствовала устойчивости сортов, т. е. проценту зерновой продуктивности от контроля. Так, минимальную устойчивость показал сорт Комета, он же имел наибольшую потерю тургора — 57% от контрольного уровня. Этот сорт показал низкую устойчивость как к первой, так и ко второй засухам. Повышение концентрации клеточного сока в листьях может,

с одной стороны, быть результатом снижения их оводненности при засухе, а с другой — способствовать усилению транспорта воды в листья в результате относительного снижения водного потенциала почвы. Максимально повышалась концентрация клеточного сока в растениях АЦПГ — на 100% и ППГ-56 — на 86%. Оба сорта показали при первой засухе высокую агрономическую устойчивость — соответственно 5 и 4 балла. Минимальное повышение концентрации клеточного сока отмечено также у сорта Комета. На фоне ранней засухи относительно высокую устойчивость среди сортов показал сохранивший близкое к контролю сопротивление тканей сорт ППГ-56, что свидетельствовало о большей устойчивости его клеточных мембранных структур. Этот же сорт показал большую стабильность величины биоэлектрического потенциала — изменение на 42% по сравнению с сортами Приокская и Комета (биоэлектрический потенциал которых изменился соответственно на 89 и 110%). Сорт ППГ-56 имел максимальный коэффициент устойчивости мембран.

Фотосинтез в меньшей степени понизился у относительно устойчивого к ранней засухе сорта АЦПГ. У менее устойчивого сорта Комета снизилось суммарное содержание хлорофиллов при действии засухи, в то же время у более устойчивого ППГ-56 имело место его повышение на 20%. Представляется возможным использовать данные тесты для диагностики засухоустойчивости в фазу кущение.

Несколько иначе выглядят данные описываемых сортов при рассмотрении порядкового места по зерновой и общей продуктивности биомассы.

При действии *корневой гипоксии* в первый период максимальная агрономическая устойчивость по зерновой продуктивности была у повысивших листовую тургесцентность на 46 и 49% растений сорта Приокская и АЦПГ — по 5 баллов. Минимальная агрономическая устойчивость — у растений сорта Энита — 1 балл, тургесцентность повысилась на 116%, что могло вызвать снижение интенсивности фотосинтеза (на 20%) по сравнению с контрольными растениями и транспорта диоксида углерода к местам карбоксилирования.

Увеличилась на 25% концентрация клеточного сока у растений сорта Приокская с высокой устойчивостью к ранней гипоксии. У этого же сорта относительно высокая устойчивость мембран листьев — электрическое сопротивление тканей листа и коэффициент устойчивости мембран составили соответственно 97 и 115% от уровня контрольных растений. Сравнительно высокий уровень интенсивности фотосинтеза (на 40% по отношению с контрольным фоном) на 3-й день показали растения АЦПГ, устойчивого к ранней корневой гипоксии генотипа. Полученные данные показывают многообразие адаптивных реакций растений к действию корневой гипоксии, менее выраженные возможности тестирования по сравнению с действием засухи и прогнозированием зерновой продуктивности.

Как уже отмечалось, относительно высокую устойчивость к *переплотнению* — 5 баллов по сравнению с собственным контрольным фоном выявили у растений сорта Приокская, ППГ-26 и АЦПГ. Все эти генотипы сформированы в селекцентрах Нечерноземной зоны. Недостаточная устойчивость у сорта Комета — 2 балла. Для него на уплотненном фоне характерна мень-

Таблица 2

**Некоторые показатели жизнедеятельности растений яровой пшеницы
в период кушения, % от контроля**

Стрессор	Сорт, гибрид	Тургор	ЭСТЛ	ККС	БЭПК	КУМ	Хлорофилл a + b	Интенсивность фотосинтеза, дни после приложения стрессора	
								3-й	9-й
Засуха	Приокская	61	77	182	189	85	112	—	—
	Энита	64	100	160	—	—	—	—	31
	ППГ-56	66	122	186	142	134	120	—	—
	Комета	57	130	138	210	87	97	—	—
	АЦПГ	68	107	200	—	—	—	—	54
Гипоксия	Приокская	146	97	125	120	115	100	108	74
	Энита	216	89	100	—	—	—	80	80
	ППГ-56	96	123	113	138	100	110	115	27
	Комета	107	129	108	147	116	100	91	55
	АЦПГ	149	106	106	—	—	—	140	67
Уплотнение	Приокская	143	97	94	137	141	124	—	—
	Энита	200	89	86	—	—	—	—	—
	ППГ-56	165	123	100	148	208	115	—	—
	Комета	108	105	102	132	162	95	—	—
	АЦПГ	150	104	133	—	—	—	—	—

Примечание: ЭСТЛ — электрическое сопротивление тканей листа; ККС — концентрация клеточного сока; БЭПК — биоэлектрический потенциал колоса; КУМ — коэффициент устойчивости мембран.

шая оводненность (тургесцентность) листьев, низкий уровень разности биоэлектрических потенциалов по сравнению с контрольным фоном, а также пониженное содержание хлорофиллов. Для растений яровой пшеницы на уплотненном фоне характерны относительная для всех сортов стабильность концентрации клеточного сока, кроме сорта АЦПГ, у которого этот показатель выше на 33%. По нашему мнению, повышенная тургесцентность и концентрация клеточного сока являются важными факторами, способствующими хорошему росту и развитию растений на уплотненных почвах, требующих дополнительных «усилий» для преодоления корнями ме-

ханического сопротивления. Для устойчивого к переуплотнению почвы сорта ППГ-56 характерны повышенный уровень электрического сопротивления тканей листа (ЭСТЛ), коэффициент устойчивости мембран и разность биоэлектрических потенциалов.

Приведенные в табл. 2 данные показывают многообразие адаптивных реакций и их сочетаний, характерных для разных генотипов при действии одних и тех же стрессоров. Показатели тестирования растений за июнь (три срока определений) отражают их состояние в период действия стрессоров и в периоды адаптации и репарации, общее физиологическое состояние

Соотношение неорганических катионов и анионов у различных по продуктивности групп сортов яровой пшеницы

Сорт, гибрид	Группа продуктивности	Этап органогенеза									
		IV-V				VI-VII			VIII-IX		
		контр.	уплотнение	гипоксия	засуха	контр.	уплотнение	гипоксия	контр.	уплотнение	гипоксия
Энита	Высокая	1,55	1,56	1,53	1,88	1,87	1,20	1,57	1,61	1,25	1,63
Саратовская 55	—	1,52	2,57	2,69	1,97	1,81	1,74	1,66	1,74	1,37	1,45
Приокская АЦПГ+	—	1,84	1,05	1,83	1,67	1,49	1,44	1,68	1,50	1,50	1,40
+Энита	—	1,60	1,54	1,34	1,37	1,91	1,80	1,58	1,46	1,48	1,52
Тринтани	—	1,61	1,62	1,16	1,42	1,57	1,65	1,49	1,64	1,63	1,56
Кутулукская	Средняя	1,40	1,47	1,69	—	1,55	1,74	1,33	1,41	1,54	1,41
Комета	—	1,63	1,60	1,39	1,24	1,81	1,38	1,47	1,67	1,48	1,56
ППГ-56	—	1,58	1,60	1,53	2,01	1,55	1,67	0,95	—	1,53	1,52
Белорусская 80	—	1,22	1,76	1,15	1,96	1,51	—	1,49	1,46	1,57	1,87
Туоко	Низкая	1,88	1,58	1,70	1,62	1,73	1,55	1,59	1,35	1,61	1,81
АЦПГ	—	1,70	2,55	1,67	1,49	1,58	1,42	1,43	1,50	1,39	1,63

сортов в вегетативный период их развития. Величина электропроводности листового экстракта и фрагментов ткани может служить интегральным показателем растений как с точки зрения активности метаболических процессов, так и состояния клеточных мембран. Электропроводность определяли для наиболее развитых и активных листьев (2-й - 3-й лист сверху) суммарным содержанием неорганических и органических ионов. Содержание неорганических ионов зависит как от интенсивности поглощения, транспорта и распределения, так и от уровня синтетических и энергетических процессов в растении. Показатели электропроводности листовых экстрактов (табл. 4) в фазу выход в трубку (IV-V этап органогенеза) составляют для растений контрольного варианта в среднем по 11 сортам 25 мС/г⁻¹ св. массы листьев, за исключением

сорта ППГ-56, у которого этот показатель выше почти в 2 раза. С возрастом (фаза колошение — VI-VII этап, 20 июня) у растений контрольного варианта электропроводность у 7 сортов повысилась, у 4 — упала на 6-8%, и лишь у сорта ППГ-56 резко снизилась до стандартного для этого периода уровня (около 25 мС/г⁻¹ св. массы листьев). Наконец, при последнем отборе проб (30 июня, VIII-IX этап органогенеза) значения электропроводности растений контрольного варианта опустились ниже первоначальных величин. Как и на более ранних фазах развития растений диапазон сортовых различий был невелик. Средние по сортам показатели электропроводности позволили сделать вывод, что все растения, поддерживающие в период фаз кущение - выход в трубку - колошение значения электропро-

Изменение некоторых физиологических показателей при действии засухи на растения пшеницы разной засухоустойчивости в период кушения (этапы IV-V), % от контроля

Сорт	Устойчи- вость по % снижения продуктив- ности, балл	Содержание			Катионы/ анионы	Элект- ропро- вод- ность	Кон- цент- рация клеточ- ного сока	Тур- гор
		K ⁺	Cl ⁻	NO ₃ ⁻				
Приокский	1	101	82	110	91	113	162	61
Тринтани	1	97	93	53	74	100		
Комета	1	102	88	100	76	96	138	57
Туоко	1	94	93	27	86	104		
Саратовская 55	3	139	120	111	130	128		
ППГ-56	3	156	128	125	127	155	186	66
АЦПГ	5	175	142	131	141	178	200	68

водности порядка 25-26 мС/г⁻¹ св. массы листьев, при переходе к фазе цветения снизили данный показатель до уровня 21 мС/г⁻¹ св. массы листьев. Реакция растений на неблагоприятные экологические условия сказалась на электропроводности листовых экстрактов, причем направленность и размер изменений значительно различался у разных сортов в зависимости от характера и продолжительности действия стрессора. При действии корневой засухи (табл. 4) электропроводность в фазе кушения несколько повысилась, что свидетельствовало о развитии адаптивной реакции, направленной на стабилизацию водного баланса листьев. Особенно сильно (более, чем на 30%) увеличивалась электропроводность листовой вытяжки сорта Энита, показав максимальные значения для всех возрастных и стрессовых вариантов. В целом, лишь у 5 сортов отмечены значимые изменения величины электропроводности при воздействии засухи.

Гипоксия привела к устойчивому уменьшению электропроводности у большинства сортов, что, по-

видимому, является следствием снижения поглотительной активности корневой системы и нарушением баланса донорно-акцепторных отношений в системе корень — лист. При первом сроке (IV-V этапы) определения у 5 сортов, а при втором (V-VI) у 10 гипоксия вызвала значительное снижение электропроводности (максимально у гибрида АЦПГ+Энита — 50%). У сортов Комета и Саратовская 55 снизилась электропроводность на 30-40%. К последнему сроку определения (VIII-IX этап) действие гипоксии нивелировалось. Несколько в большем размере отразилось на изменение величины электропроводности переуплотнение почвы, причем максимальный эффект достигался во второй срок измерения, но практически исчезал к концу эксперимента (за исключением сорта Тринтани). Как в контрольном, так и в опытных вариантах не представляется возможным найти достоверную связь между электропроводностью экстрактов листьев в первой половине вегетации и величиной зерновой продуктивности и стресс-устойчивости испытывае-

мых сортов коллекции. Очевидно, данный тест не позволяет уловить тонкие и динамичные, а также достоверно различимые значения электропроводности между различными сортами, коррелирующие с их устойчивостью и продуктивностью. Большая связь показателей электропроводности с устойчивостью и продуктивностью отмечена при последнем сроке определения (VIII-IX этапы) непосредственно при переходе в репродуктивный период развития.

Изменение концентрации основных неорганических ионов, прежде всего калия и хлорида, определяется параметрами водного баланса клеток растений (осмотический потенциал) и является одной из самых ранних реакций растений на внешние воздействия различной природы. Известно также, что соотношение неорганических катионов и анионов, отражающее эффективность функционирования K^+ шунта, является одной из важных детерминант урожайности с.-х. культур.

Роль калия в растении определяется его участием в биохимических процессах, в процессе роста растяжением в качестве основного клеточного осмолита для клеток большинства растительных тканей (табл. 5). В листьях растений яровой пшеницы всех исследованных сортов при выращивании в контрольных условиях содержание калия колеблется в довольно узких пределах 206-237 мэкв. $г^{-1}$ св. массы листьев. Лишь у сорта Тринтани содержание калия было значительно ниже в контрольном варианте — 139 мэкв. $г^{-1}$ св. массы листьев. Позже концентрация калия несколько повысилась практически у всех сортов, но в конце июня (VIII—IV этап) вновь приблизилась к зна-

чениям, характерным для ранней фазы развития. Повышение концентрации калия в фазу колошение свидетельствует о возрастающей его роли в период интенсификации фотосинтетической деятельности растений за счет участия калия в транспорте в основном в аттрагирующие зоны растений, например, в развивающийся колос пшеницы. В засушливый период (см. табл. 4) в тканях листьев большинства сортов отмечалось повышение концентрации калия, особенно резко у засухоустойчивых — Саратовский 55 и ППГ-56 (до 322-370 мэкв. $г^{-1}$ св. массы). Переуплотнение почвы (табл. 5) на ранней стадии у большинства сортов привело к снижению содержания калия в листьях (самые низкие значения получены у сортов Туоко, ППГ-56 и Саратовский 55). С течением времени различия в концентрациях калия в листьях большинства сортов сглаживались к концу эксперимента. Наиболее выраженный эффект на содержание калия в листьях оказывали условия кислородного голодания корневой системы. Сильное снижение концентрации калия в условиях гипоксии (табл. 6) зарегистрировали у сортов Саратовский 55, Комета, Приокский, Белорусский 80 и АЦПГ + Энита, причем у сорта Саратовский 55 стойкое снижение концентрации калия на 30~43% наблюдали в течение всего эксперимента.

В ходе органогенеза всех сортов (за исключением Приокский) была отчетливая тенденция к увеличению концентрации ионов хлорида в листьях пшеницы, что согласуется с общеизвестным представлением о накоплении хлорида в стареющих органах. В репродуктивно важной фазе кущение уплотнение почвы (см. табл. 5) у большинства сортов снизило концентрацию хло-

Изменение содержания неорганических ионов в листьях пшеницы различной устойчивости к гниоксии в течение 6 этапов органогенеза

Сорт	Устойчи- вость, балл	K ⁺ , % от контроля			Cl ⁻ , % от контроля			NO ₃ ⁻ , % от контроля				
		этап		среднее по этапам	этап		среднее по этапам	этап		среднее по этапам		
		IV-V	VI-VII		VI-IX	IV-V		VI-VII	VI-IX		IV-V	VI-VII
Энита	1	90	81	86	86	94	92	93	94	92	97	94
Комета	—	76	60	79	70	94	88	83	70	46	63	61
Кутулукская	5	134	104	119	119	113	110	118	134	144	124	134
Приокская	—	159	95	101	118	100	109	128	82	194	122	133
Белорусская 80	—	123	163	109	132	151	100	121	96	144	165	135
Туоко	—	108	158	115	127	110	112	133	121	84	185	130
АЦПГ	—	163	172	125	153	111	120	135	189	188	100	159

Изменение содержания неорганических ионов в листьях пшеницы различной устойчивости к уплотнению почвы в течение 6 этапов органогенеза

Сорт	Устойчи- вость, балл	K ⁺ , % от контроля			Cl ⁻ , % от контроля			NO ₃ ⁻ , % от контроля				
		этап		среднее по этапам	этап		среднее по этапам	этап		среднее по этапам		
		IV-V	VI-VII		VI-IX	IV-V		VI-VII	VI-IX		IV-V	VI-VII
Трингани	1	194	129	134	152	146	117	125	129	117	132	112
Кутулукская	2	95	182	121	133	100	158	111	123	130	176	141
Комета	—	122	97	114	111	152	91	113	119	100	176	139
Белорусская 80	—	123	—	103	113	151	—	100	126	75	165	120
Приокская	5	59	65	98	74	78	80	93	84	35	27	34
ППГ-56	—	57	93	—	75	57	88	—	73	42	—	80
Туоко	—	58	71	91	73	76	109	42	76	96	57	70
АЦПГ	—	86	92	119	99	60	92	100	84	50	76	59

рида в листовых экстрактах, особенно у Саратовского 55 — до 53%, Энита — до 61%, только у наименее устойчивого сорта Тринтани отмечено повышение концентрации хлорида (до 140%). В среднем по 11 сортам содержание хлорида снизилось после уплотнения почвы на 71%. В более поздние сроки концентрация хлора была выше и меньше отличалась от контроля. По большинству сортов максимальное содержание хлорида отмечено в фазу колошения в период наиболее быстрого роста растений, повышенной фотосинтетической активности листьев. У сортов высокой группы продуктивности в условиях засухи (см. табл. 4) и на поздних этапах органогенеза при гипоксии (табл. 6) общая тенденция к увеличению концентрации ионов хлорида на ранних этапах органогенеза, несмотря на значительный разброс данных. По сравнению с контролем практически не изменилась концентрация хлорида в листьях средней и низкой групп продуктивности при ранней засухе, но заметно упала при уплотнении почвы.

Содержание нитрата в растительных тканях регулируется на уровне ряда процессов: мембранный транспорт в корневой системе и клетках мезофилла, дальний транспорт по растению, восстановление в корнях и наземных органах, вовлечение в процессы биосинтеза. В среднем по сортам в контроле максимальное содержание нитрата отмечено в фазу выход в трубку, наименьшее — в период колошения. Между сортами имели место значительные различия как в начальный период, так и в последующих. При воздействии стрессоров межсортные различия проявились в большей степени. В период адаптации и ре-

парации (20 и 30 июня) у растений, перенесших в начале вегетации воздействие неблагоприятного фактора, увеличилось содержание нитратного азота в листьях верхнего яруса, что, по-видимому, отражало снижение биосинтеза азотистых веществ, пониженную редуцирующую способность корней и листьев растений. В фазу цветения содержание нитрата в листьях растений, подвергшихся стрессу, по сравнению с контрольным вариантом в среднем по сортам было наиболее значительным (см. табл. 5, 6). Группа сортов с максимальной продуктивностью в опыте накопила меньшее количество нитрата, что может свидетельствовать о более интенсивном включении его в процессы биосинтеза органических соединений. Необходимо также отметить увеличение концентрации нитрата у сортов высокой и средней групп продуктивности при ранней засухе (см. табл. 4) и пониженные в сравнении с контролем концентрации его у сортов низкой продуктивности Туоко и АЦПГ.

Основным противоионом для положительно заряженных и участвующих в метаболическом и энергетическом обмене клеток калия и натрия является анион хлора, который сам по себе не несет более важных функций, чем компенсация заряда и регуляция осмотического потенциала. Именно поэтому он является достаточно подходящим для изучения такого важного параметра, как водный статус клетки при стрессе. Нитрат, хотя и необходим для ростовых и биосинтетических процессов, используется растением в нормальных условиях в небольших концентрациях. При внесении слишком большого его количества в некультуренную почву он посту-

пает в растения в больших концентрациях и берет на себя частично функцию хлорида как осморегулирующего иона.

В табл. 4 приведены соотношения неорганических катионов и анионов в листовых экстрактах у различных по продуктивности групп сортов пшеницы. Полагают, что величина данного соотношения характеризует интенсивность работы калиевого шунта, играющего важную роль в обеспечении процессов роста тканей. У контрольных растений сортов высокой продуктивности на первых этапах органогенеза это соотношение близко к 1,5, средней — 1,6, низкой — 1,8.

Все стрессовые воздействия повышают это соотношение у сортов высокой продуктивности и несколько снижают его у сортов низкой продуктивности. На более поздних этапах органогенеза различия значений соотношения катионов и анионов сглаживаются, что может объяснить также и более высоким содержанием у взрослых растений органических анионов, пул которых возрастает в онтогенезе при активно происходящем биосинтезе.

При изучении действия *засухи* в период кущения на различные по устойчивости сорта пшеницы оказалось, что сорта с низкой устойчивостью, в 1 балл по итоговой продуктивности — Приокский, Тринтани, Комета, Туоко — имеют низкую электропроводность экстрактов листьев, низкие значения общей концентрации клеточного сока и тургора и соответственно накапливают меньшее количество неорганических ионов калия, хлорида и нитрата, чем сорта с повышенной устойчивостью в 3 балла — Саратовский 55, ППГ-56 и сорт с высокой устойчивостью в 5 баллов — АЦПГ. Баланс положительных и от-

рицательных ионов в листьях растений с высокой устойчивостью к засухе склоняется в пользу катионов, а у растений низкой устойчивости — в пользу анионов. По-видимому, в условиях засухи более устойчивыми оказываются те растения, которые способны более интенсивно накапливать в листьях неорганические ионы, что вызывает повышение их осмотического потенциала и как следствие — дополнительное поступление воды из почв с пониженным водным потенциалом, что в итоге приводит к повышению тургорного давления и препятствует подвяданию.

Гипоксия, возникающая при подтоплении посевов пшеницы, также по-разному действовала на сорта. Сорта с низкой стресс-устойчивостью, оцененной по конечной продуктивности растений в 1 балл (Энита и Комета), на всех этапах органогенеза накопили в листьях меньше ионов калия, хлора и нитрата, чем контрольные растения, не подвергшиеся действию гипоксии. У сортов, обладающих высокой стресс-устойчивостью к гипоксии в 5 баллов, напротив, содержание ионов калия, хлора и нитрата было выше, чем в контроле. Представляет интерес тот факт, что сорта, способные к более интенсивной аккумуляции ионов, при действии столь различных стрессоров, как засуха и гипоксия, оказывались в группе стресс-устойчивых.

Более сложным в этом логическом плане оказалось действие на различные сорта растений пшеницы на протяжении всех 9 этапов органогенеза такого комплексного стрессора, как уплотнение почвы. Сорта с наименьшей стресс-устойчивостью в 1-2 балла — Тринтани, Кутулукской, Кометы и Белорусская-80 — накопили более высокие количества неорганических ионов — калия,

хлорида и нитрата, чем сорта с высокой стресс-устойчивостью в 5 баллов — Приокская, ППГ-56, Туоко и АЦПГ по сравнению с контрольными, неподвегшимися стрессу растениями.

Уплотнение почвы влечет за собой несколько негативных для растения воздействий, которые могут рассматриваться как отдельные стрессоры: во-первых — частичные повреждения корней в результате их механического сдавливания, во-вторых — проявление гипоксии вследствие снижения интенсивности газообмена атмосферы и почвы и, в-третьих — образование в почве микрокапилляров диаметром не более 30 мк, недоступных для газообмена, но вследствие действия микрокапиллярных сил активно «перекачивающих» воду из нижележащих слоев почвы в атмосферу и вызывающих засуху. Подобное действие различных стрессоров на растение, возможно и неодновременных, очень сложно интерпретировать. Хорошо известен эффект кросс-адаптации [1], когда при последовательном воздействии на растения 2 стрессоров, например хит-шока и засоления, или, наоборот, растение приобретает более высокую устойчивость после первого стресс-воздействия и хорошо переносит следующий стресс, имеющий совершенно иную природу. Очевидно, в случае с уплотнением почвы мы имели дело с действием по меньшей мере 3 практически одновременно действующих стрессоров. Данный процесс имеет, по-видимому, более сложную природу и, безусловно, нуждается в дальнейшем детальном исследовании.

Выводы

1. Оработан ряд диагностических и физиологических анализов, проведенных в полевых опытах и в лабораторных

условиях в контроле при действии различных стрессоров на сортах яровой пшеницы.

2. Несмотря на то, что лабораторный метод оценки биологической и агрономической продуктивности растений менее трудоемок и компактен, для максимального определения эффективности стресс-устойчивости и продуктивности различных сортов пшеницы необходимо использовать комплексный полевой и лабораторный методы тестирования, позволяющие сопоставлять лабораторные данные с данными продуктивности зерновой, общей массы и Кхоз.

3. При действии засухи и гипоксии наиболее стресс-устойчивые и высокопродуктивные сорта накапливают в листьях значительные количества осмобразующих неорганических ионов, что, по-видимому, напрямую связано с разностью водных потенциалов растение - почва.

4. Комплекс физиологических тестов (тургор листьев, осмотический потенциал, сопротивление тканей, коэффициент устойчивости мембран, содержание хлорофилла) позволяет четко диагностировать различные сорта яровой пшеницы на засухоустойчивость в фазу кущения.

5. Показано многообразие адаптивных реакций и их сочетаний, характерных для разных генотипов при действии одних и тех же стрессоров. Необходима отработка соответствующих методик оценки устойчивости для прямой полевой оценки сортов и гибридов в селекционном процессе.

6. Полученные в полевых опытах данные свидетельствуют о сложных процессах адаптации растений к условиям среды. Знак изменения и уровень описанных функций показывают сложную систему, контролируемую геномом сорта или гибрида, вызывающую соответствующие фенотипические изменения.

7. Межсортовые различия при использовании всех диагностических показателей, как правило, возрастают при стресс-воздействиях по сравнению с контрольными условиями.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кузнецов Вл. В., Рощупкин Б. В. Фосфорилирование белков и развитие термотолерантности различных по солеустойчивости клеточных линий табака при тепловом шоке. ДАН СССР, 1990, т. 311, № 5, с. 1277-1279. — 2. Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. М.: Высшая школа, 1984. — 3. Ламан Н.А., Стасенко Н. Н., Каллер С. А. Биологический потенциал ячменя. Мн. Наука и техника. 1984. — 4. Образцов А. С. Потенциальная продуктивность культурных растений. М.: ФГНУ Росинформагротех, 2001. — 5. Третьяков Н. Н., Кузнецов Вл. В., Холодова В. П. и др. Устойчивость сортов яровой пшеницы к абиотическим стрессам. — Изв. ТСХА, 2003, вып. 4, с. 71-86. — 6. Физиологические основы селекции растений / Под ред. Г. В. Удовенко и В. С. Шевелуха. СПб.: ВИР, 1995.

Статья поступила
4 октября 2004 г.

SUMMARY

Diagnostics of spring wheat resistance under fieldplot test conditions. Physiological aspects. Scientific research on complex assessment of stress-resistance of spring wheat varieties and hybrids in different natural habitats was carried on. Ontogenetic analysis of a series of both morphophysiological and biophysical indices is given during fieldplot tests and in laboratories. The investigated parameters have been chosen to serve as tests on stress-resistance and productivity of spring wheat varieties at an early stage of their ontogenesis.