

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Алтайский государственный университет»
Биологический факультет
Кафедра экологии, биохимии и биотехнологии

**ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ПРИЗНАКИ ПРОРОСТКОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ**

выпускная квалификационная работа
(магистерская диссертация)

Выполнил(а): студент
2 курса, группы 771 м
Петин Вадим Андреевич

Научный руководитель:
канд. биол. наук, доцент
Хлебова Любовь Петровна

Допустить к защите:
зав. кафедрой Соколова Г.Г.

Выпускная квалификационная
работа защищена
«__» _____ 2019 г.
Оценка _____

Председатель ГЭК
Мочалова О.В.

Барнаул 2019

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ОСМОТИЧЕСКОГО СТРЕССА.....	5
1.1. Фотосинтез яровой пшеницы.....	5
1.2. Засухо- и жароустойчивость яровой пшеницы.....	12
1.3. Отношение к обезвоживанию и высокой температуре растений разных экологических групп.....	18
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	26
2.1. Объект исследования.....	26
2.2. Методы исследования.....	29
ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ПРОРОСТКОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ.....	31
3.1. Формирование проростков мягкой пшеницы в условиях осмотического стресса.....	31
3.1.1. Всхожесть семян.....	31
3.1.2. Развитие зародышевых корней.....	34
3.1.3. Развитие первого настоящего листа.....	38
3.2. Влияние дефицита влаги на содержание пигментов в проростках мягкой пшеницы.....	42
3.3.1. Содержание хлорофиллов.....	42
3.3.2. Содержание каротиноидов.....	45
ВЫВОДЫ.....	46
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	48

ВВЕДЕНИЕ

Яровая мягкая пшеница является наиболее распространённой культурой в Алтайском крае, где она высевается во всех 7 почвенно-климатических зонах на общей площади 2,4–2,5 млн га. Более половины посевных площадей мягкой пшеницы располагается в Кулундинской и Алейско-Рубцовской степных зонах, где основными лимитирующими факторами формирования высокой урожайности пшеницы являются дефицит доступной почвенной влаги, жесткий температурный режим в период закладки и формирования репродуктивных органов. Следовательно, селекция на урожайность в таких условиях – это отбор, прежде всего, на засухо- и жаростойкость растений (Коробейников, 2001).

Устойчивость к засухе – это наследственная способность растений к переживанию периодического водного дефицита без существенных последствий для роста, развития и продуктивности (Крупнов, 2011).

Успех селекции при создании засухоустойчивых сортов во многом зависит от правильной оценки степени устойчивости создаваемых сортов и гибридов. При отсутствии необходимой оценки селекционного материала засухоустойчивость новых сортов может оказаться недостаточной, поэтому оценка по данному показателю исходного материала и новых форм является необходимым условием эффективной селекции (Сигнаевский и др., 2014).

Прямая оценка засухоустойчивости в поле требует многолетних наблюдений. Засуха бывает не каждый год, изменяется и ее характер. Для ускорения селекционного процесса в последнее время все чаще прибегают к лабораторным методам. Особый интерес представляют методы ранней диагностики на семенах и проростках, поскольку они позволяют проводить оценку круглый год и анализировать большое количество селекционного материала (Головоченко, 2001).

В связи с этим, целью работы было изучение физиологических особенностей развития проростков различных по засухоустойчивости сортов яровой мягкой пшеницы при действии осмотического стресса.

Для реализации поставленной цели были определены следующие задачи:

1) выявить особенности ростовой реакции проростков при воздействии осмотического стресса;

2) оценить содержание пигментов фотосинтетического аппарата проростков, формирующихся в условиях дефицита влаги;

3) проанализировать возможность использования физиологических показателей для оценки различных генотипов яровой мягкой пшеницы на засухоустойчивость.

ГЛАВА 1. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ОСМОТИЧЕСКОГО СТРЕССА

1.1. Фотосинтез яровой пшеницы

Фотосинтез – это процесс преобразования энергии света, поглощаемой растением, в химическую энергию органических (и не органических) соединений. Основную роль в этом процессе играет использование световой энергии для восстановления CO_2 до уровня углеводов. Сульфаты или нитраты могут быть восстановлены в процессе фотосинтеза, и световая энергия также может использоваться для того чтобы транспортировать вещества через мембрану и другие процессы.

Наиболее важным компонентом фотосинтетического аппарата являются растительные пигменты, содержащиеся в пластидах: хлорофиллы, *каротиноиды*. Основная функция этих пигментов заключается в поглощении фотонов света, и доминирование в этом процессе принадлежит хлорофиллам.

По данным Крупнова (2011), концентрация хлорофилла в листьях не остается постоянной. Она сильно меняется в зависимости от фазы развития растительного организма и условий произрастания. Наибольшее содержание хлорофилла у взрослых, закончивших рост листьев, в молодых и стареющих листьях оно ниже. Если проанализировать растение в целом, то среднее содержание хлорофилла увеличивается от прорастания до колошения-цветения, а затем уменьшается в течение всего периода налива, приближаясь к нулю при созревании растений.

Помимо возрастных изменений, баланс хлорофилла во многом зависит от внешних воздействий; из минеральных питательных веществ, азот оказывает сильное влияние на синтез хлорофилла. Нехватка его легко обнаруживается по или зеленовато-желтой окраске листьев (Кумаков и др., 1999). Оптимальная температура для синтеза хлорофилла в период зеленения всходов около 20C° . В длительную холодную погоду зеленение

растягивается, а бледность проростков часто обнаруживается невооруженным глазом.

Изучение содержания хлорофилла представляет большой интерес не только в листьях, но и в других тканях для характеристики продукционных процессов сельскохозяйственных растений, особенно у злаков. Результаты работ нескольких авторов свидетельствуют о наличии пигментов в различных органах пшеницы: в стеблях, в зерновках, колосовых чешуях и осях (Коробейников, Янченко, 2005). Наличие фотосинтетических пигментов в листовых органах растений не дает оснований полагать, что они эквивалентны функции листьев, участвующих в фотосинтезе.

В результате оценки интенсивности фотосинтеза изотопным методом в эксперименте были исключены подозрения на неэффективную активность ассимиляции стеблей колоса. Установлено, что нелистовые органы пшеницы вносят значительный вклад в интенсивность фотосинтеза растений (Крупнов, 2011).

Для нормального фотосинтеза растения должны быть обеспечены всем комплексом макро- и микроэлементов, необходимых как для формирования фотосинтетического аппарата, так и для его стабильной работы. Отсутствие какого-либо из основных элементов (фосфор, калий, азот) приведет к ингибированию ассимиляции CO_2 . Возможны изменения интенсивности фотосинтеза путем внесения азотных, фосфорных и калийных удобрений. Азот входит в состав нуклеиновых кислот и необходим для синтеза зеленых пигментов и белков-ферментов. Фосфор участвует в процессе фотофосфорилирования, входит в состав промежуточных продуктов фотосинтеза и нужен для создания нуклеиновых кислот. Фосфаты увеличивают интенсивность фотохимических и фотосинтетических реакций. Калий действует на фотосинтез, изменяя структуру фотосинтетического аппарата (при его нехватке ухудшается водный режим листа, слабо функционируют устьица). Магний входит в состав хлорофилла и участвует в

фосфорилировании. Таким образом, с его недостатком связано явление хлороза, которое приводит к нарушению фотосинтеза.

При отсутствии ионов железа в растительных клетках, также наблюдается явление хлороза. Дефицит железа существенно нарушает фотосинтез, синтез пигментов и изменяет структуру хлоропластов (Зыкин и др., 2000).

Фотосинтез растений при определенных условиях определяется динамическим соотношением ряда сопряженных показателей, таких как интенсивность фотосинтеза, площадь поверхности листьев, продолжительность жизни листьев на разных ярусах. Многие авторы рассматривают вопрос о влиянии водообеспеченности на интенсивность фотосинтеза, фотосинтетическую деятельность и урожайность пшеницы. Процесс фотосинтеза является сложным и многоэтапным, поэтому считается, что обезвоживание может повлиять на все аспекты этого процесса. В первый период дегидратации в снижении фотосинтеза главную роль играет степень открытости устьиц, а при более длительном воздействии – в нарушении фотохимических реакций и других ферментативных процессов.

Недостаток воды в листьях растений приводит к изменению интенсивности фотосинтеза. Известно, что максимальная интенсивность фотосинтеза связана с оптимальной обводненностью, а не с максимальной, а также с определенным процентом гидратации биополимеров с общей активностью воды в клетках (Хисамутдинова и др., 1986). Фотосинтез при засухе не сразу замедляется: в условиях мелкой или короткой засухи его интенсивность даже незначительно возрастает, и лишь при сильной или продолжительной – уменьшается (Сигнаевский и др., 2014; Мальчиков, Мясникова, 2015).

Таким образом, интенсивность фотосинтеза меняется в два этапа по мере развития дегидратации. Ингибирование фотосинтеза при длительных и сильных засухах, особенно если оно развивается постепенно и не приводит к резкому снижению тургора и водного потенциала (что во многих случаях

характерно для полевых условий), вызвано не только главным образом повреждением самого хлоропластов, которые особенно устойчивы к обезвоживанию (Рыбкина, Биглова, 1984; Чиркова, 2002), сколько задержкой оттока из листьев ассимилянтов (Алексеев, 1971; Жолкевич, 1989), связанной с уменьшением их потребления вследствие задержки процесса роста. Накопление ассимилянтов, конечных продуктов фотосинтеза, приводит к «сверх-питанию» листьев и ингибированию фотосинтеза (Курсанов, 1976). Таким образом, в условиях засухи потребление продуктов фотосинтеза происходит медленнее, чем их производство. Об этом свидетельствует повышенное содержание сахара в листьях. Переполнение листьев ассимилянтами, особенно сахарами, не всегда способствует физиологически обоснованному дыхательному подъему (Жолкевич, 1989).

Если дефицит воды наступает быстро и является достаточно продолжительным, то задержка оттока ассимилянтов не является единственной причиной депрессии при фотосинтезе. Установлено, что устойчивость самих хлоропластов не бесконечна, и при значительном снижении водного потенциала они начинают деградировать с изменениями, связанными со структурой и функцией этих пластид; снижается фотохимическая активность, активность РБФ-карбоксилазы, нарушаются пигментный комплекс и ультраструктура пластид (Rauf et al., 2007). Причем Ф.Р. Калимуллина (1982) отметила, что при одинаковых значениях тепловой нагрузки степень повреждения ультраструктуры хлоропластов при прерывистом ее действии меньше по сравнению с непрерывным. Значительное повреждение в структуре растений при непрерывном воздействии повышенных температур приводит к снижению интенсивности фотосинтеза.

Исследование И.А. Тарчевского (2001) показало, что увеличение дефицита воды нарушает фотосинтетическое фосфорилирование – приводит к замедлению синтеза АТФ, нарушению фотосинтетического метаболизма углерода, что проявляется в снижении интенсивности регенерации акцептора

CO₂, уменьшении количества ассимилированного углерода в белках и сахарозе и повышении его в аланине и гексозах.

При водном дефиците на интенсивности фотосинтеза сильно сказывается недостаток таких микроэлементов, как цинк, медь и бор. Эти же элементы плюс марганец, молибден и кобальт уменьшают дневную депрессию фотосинтеза, а бор, молибден и цинк частично предотвращают снижение интенсивности фотосинтеза при старении растений.

Процесс фотосинтеза обычно протекает в аэробных условиях при концентрации O₂ равном 20%. Дальнейшее увеличение содержания O₂, также как и его отсутствие, крайне нежелательны для фотосинтеза. Избыток O₂ может окислять первичные восстановленные продукты фотосинтеза.

Как правило, факторы окружающей среды, рассмотренные ранее, действуют вместе и в различных комбинациях. Однако решающую роль играют свет, температура и вода.

Утром интенсивность фотосинтеза определяется освещением, затем этот процесс ограничивается степенью влажности листьев, температурой воздуха и интенсивностью солнечного излучения. В полдень интенсивность фотосинтеза не увеличивается, но, как правило, уменьшается из-за нехватки воды, а затем фотосинтез падает в ночное время и на закате. Если депрессия фотосинтеза на юге объясняется дефицитом воды и перегревом листьев (Зыкин и др., 2000), то на севере такое состояние депрессии возможно на почвах, обедненных питательными веществами. Минеральные удобрения увеличивают интенсивность углеродного питания, делая его однородным и стабильным, тем самым влияя на урожай. Установлено, что в фазу трубкования, особенно сильно действует фосфор. Участие калия особенно активно до начала фазы колошения. Азот помогает растениям поглощать энергию в конце вегетации. Полная смесь удобрений, введенных заранее, перед посевом, повышает интенсивность усвоения солнечной энергии зелеными листьями на протяжении всего вегетационного периода. Отсутствие каких-либо из этих элементов, сильно тормозит отток

ассимилянтов из листьев в конечную точку транспортировки – колосья. На отток продуктов фотосинтеза на юге оказывает сильное влияние почвенная и атмосферная засуха, на севере – поражение листьев от различных грибковых заболеваний (ржавчина, мучнистая роса). Это приводит к значительному снижению урожайности зерна за счет уменьшения количества зерен в колосе и абсолютного веса.

Таким образом, интенсивность фотосинтеза и чистая продуктивность зерна у пшеницы – наиболее подвижные показатели фотосинтетической активности растений, они существенно изменяются в зависимости от условий их развития и выращивания растений. В качестве важного компонента растениеводства значение этих показателей в большинстве случаев не соотносится с общей биомассой и урожайностью зерновых культур.

В настоящее время накоплен значительный материал, охватывающий фотосинтетическую деятельность нелистовых органов злаков. Многие исследователи считают, что значительная часть урожая зерна (до 30-60%) создается за счет фотосинтеза в самом колосе (Крупнов, 2011; Мальчиков, Мясникова, 2015), другие отводят более умеренную роль колосьев в фотосинтезе (Касем et al., 2017; Meher et al., 2018). При создании сухой массы всего растения фотосинтезу колосьев принадлежит 7-20%. Согласно В.А. Митрофанову и др. (1971), основная роль в создании урожая пшеницы, принадлежит листьям (около 82%); в урожае пшеницы; за счет фотосинтеза стебля образуется около 18% сухого веса. Интенсивность фотосинтеза колосьев пшеницы низкая, а накопленные ими ассимилянты только компенсируют расходы на ночное дыхание за период от их появления до полного созревания. Анализируя роль стеблей (вместе с влагалищами) в фотосинтезе озимой пшеницы, Н.И. Гойса и соавторы (1971) приходят к выводу, что она тем больше, чем хуже снабжение растение водой. Это, как представляется, связано с способностью стебля поддерживать содержание воды на постоянном уровне, несмотря на значительные изменения в наличии воздуха и влаги в почве.

Анализируя работы о роли отдельных органов пшеницы в фотосинтезе растения, В.А. Кумаков (1999) предлагает использовать для оценки роли отдельных ассимилирующих органов в создании урожая пшеницы значения величин их фотосинтетических потенциалов (ФП). Доля ФП определенного органа в общем ФП растения дает представление если не о фактическом, то по крайней мере, о потенциально возможном участии органа в создании урожая на любом отрезке вегетационного периода. Исследование структуры ФП у некоторых сортов яровой пшеницы показало, что доля листьев всех ярусов в ФП побега колебалась от 40,8 до 47,1, соломины с листовыми влагалищами – от 28,8 до 33,8 и колоса от 21,9 до 30,4% (Кумаков и др., 1997). В самые засушливые годы значение колоса увеличивается, а значение соломины уменьшается. Ости увеличивают общий ФП растения и долю колоса в нем, но это не отражается на продуктивности растений.

Таким образом, изучение структуры ФП в пшенице дает некоторую информацию о роли отдельных органов в формировании посевов и представляет интерес для экспериментальной и селекционной работы.

Определяя интенсивность фотосинтеза цельных растений пшеницы с использованием $C^{14}O_2$, И.А. Тарчевский (2001) показал, что вклад стебля с влагалищем и колоса в общий фотосинтез после фазы трубкования оказался весьма значительным, достигая 70% в фазе колошения и 90-95% – в фазе молочной спелости (в расчете на орган). Более того, фотосинтез колоса практически не подвержен полуденной депрессии по сравнению со стеблями и листьями. Существенно отличаются фотосинтезирующие органы и по степени использования их ассимилянтов для формирования зерновок. По И.А. Тарчевскому (1972), почти вся масса транспортных продуктов фотосинтеза колоса идет в зерновки, в то время как из верхнего листа – всего около 50%, а из второго сверху – менее 20%. Транспортные продукты фотосинтеза, притекающие из флага в колос, концентрируются в основном в зерновках, среди колосков, тогда как ассимилянты из листьев второго сверху

яруса распределяются диффузно как в колосе, так и в зерновках, независимо от расположения колосков на колосковом стержне.

1.2. Засухо- и жароустойчивость яровой пшеницы

Особое место в общей проблеме водного режима занимает комплекс вопросов о связи водного режима растений и устойчивости, в частности засухоустойчивости и жароустойчивости растений. Наряду со многими негативными метеорологическими явлениями, засуха наносит большой вред сельскому хозяйству нашей страны. Р.А. Генкель (1982, 1983) определил засуху как биометеорологическое явление, характеризующееся длительным и иногда кратковременным периодом без осадков, повышением температуры и влажности воздуха, увеличением испарения и транспирации приводящим к обезвоживанию и перегреву. Все это приводит к повреждению растений, снижению их продуктивности или даже к полной гибели.

Засуха вызывает угнетенное состояние растений, характеризующееся рядом внутренних и внешних изменений. Под влиянием засухи, наблюдается подавление ростовых процессов, в подсушенных частях растений уменьшается количество ростовых веществ, белкового азота и увеличивается количество моносахаридов вследствие гидролиза полисахаридов и уменьшения синтеза белка. Засуха подавляет процессы фотосинтеза и усиливает процессы дыхания. Негативное влияние внешних проявлений засухи на рост и развитие растений особенно отчетливо отражается на состоянии структурных элементов урожая. Воздействие засухи на растения зависит от времени наступления, интенсивности и продолжительности засухи.

Если начало засухи совпадает с периодом кущения, то на растениях претерпевают общее угнетение (Кошкин, 2010), урожайность несколько снижается. По данным Цыганкова (2001) в период кущения под влиянием

засухи на пшеницу, в некоторых сортах можно наблюдать увеличение кущения, накопление роста и сухого вещества.

Увядание от недостатка воды в фазу выхода в трубку и начала колошения вызывает деформацию колоса и резкое снижение числа зерен в колосе (Кошкин, 2010). При воздействии сильной засухи на растения в фазе трубкования часто имеет место «беловершинность» или «пустовершинность» колосьев, череззерница (Кошкин, 2010). В результате стерилизации органов цветка, увядание в фазу колошения также приводит к уменьшению количества зерна в колосе.

Засуха на этапе налива зерна, не затрагивая других элементов урожая, приводит к снижению абсолютной массы зерна (Кошкин, 2010; Драгавцева и др., 1999).

После оплодотворения чувствительность пшеницы к засухе постепенно снижается, но в первый период налива, до молочного состояния зерна всё ещё остается высокой. Засуха в период налива зерна в основном отражается на весе 1000 зерен. Характерны для этого периода явления захвата и щуплости зерна.

Засуха оказывает большое влияние на фотосинтез пшеницы: оно может быть как непосредственно связано с изменением обводненности, состояния воды и структурных свойств цитоплазмы, что отражается на состоянии пластид, так и опосредованно, подавляя процессы роста и ухудшая отток ассимилянтов. Опосредованное воздействие засухи также возможно через устьичный аппарат, чаще всего проявляющееся в депрессии фотосинтеза в жаркие часы дня при недостаточной влаге в почве. Остается открытым вопрос о том, является ли преобладающим непосредственное или косвенное воздействие засухи на фотосинтез (Кумаков, 1999).

Засуха может быть средней, сильной и очень сильной, в зависимости от времени наступления – осенью, зимой, ранней весной и летом. Засуха происходит в разные периоды развития растений, с разным сочетанием и

интенсивностью метеорологических факторов, поэтому различают почвенные и атмосферные засухи.

Сочетание почвенного и атмосферного дефицита влаги и высоких температур, которые развиваются в природной среде, имеет неоднозначное влияние на растения, поэтому В.Ф. Альтерготт (1981) предложил свой принцип классификации засух. Северо-Западная засуха, характеризующаяся низкой влажностью воздуха и почвы при умеренной температуре; засуха юго-восточная – с пониженной влажностью воздуха и почвы в сочетании с высокими температурами; засуха мерзлотная, отличающаяся низкой температурой и влажностью почвы и низкой влажностью воздуха; температурная засуха (жара) – высокой температурой и влажностью воздуха при нормальной температуре и влажности почвы.

П.Т. Золотарев и др. (1990) дают свою характеристику засухе. По их мнению, засуха является свойством открытой поверхности почвы поглощать дополнительную энергию излучения Солнца и превращать ее в избыточную тепловую энергию, расходуемую специально для перегрева и обезвоживания почвы и атмосферы, что приводит к недобору урожая, а то и к полной его гибели, а в пространстве и времени – к образованию пустынь и полупустынь. Голая, сухая и нагретой солнцем до 50-80 °С, почва становится постоянно действующим источником образования суховея, воздушной засухи, распространяющим свое воздействие на огромные расстояния.

В связи с этим наблюдается необычная широта адаптационных характеристик организма, что является причиной отсутствия единого мнения по критериям устойчивости к засухе. Так П.А. Генкель (1982) определяет засухоустойчивость как способность растений противостоять обезвоживанию и перегреву. Устойчивость к засухе, по данным П.А. Генкеля, является результатом появления, развития и воспроизводства адаптивных перестроек в организме в процессе онтогенеза и филогенеза. Растениям с физиологической засухоустойчивостью присущи способность безболезненно переносить увядание и нормальная оводненность тканей, то есть все

свойства, ведущие к уменьшению водного дефицита (Литвин, Звалинский, 1991).

Наличие мощных корневых систем является одним из признаков высокой засухоустойчивости (Генкель, 1983). По мнению С.И. Сергеева, В.М. Чекурова (1994), по сравнению с короткоэпикотильными, растения с длинными эпикотильями превосходят первых с точки зрения засухоустойчивости и продуктивности. Стабильность урожайности связана с общей устойчивостью растений к неблагоприятным факторам. У пшеницы она связана с корневой системой, в частности с глубиной закладки узла кушения. Сорты, закладывающие узел кушения на большей глубине, обладают высокой продуктивностью, менее подвержены морозу, высоким температурам и болезням (Цыганков, 2001).

Устойчивость пшеницы к засухе, безусловно, различается в разные периоды развития неодинаково, конечно, и характер изменений в элементах структуры урожая под действием засухи в те или иные фазы развития. Засуха наносит наибольший ущерб вегетативным и репродуктивным органам, подпадающим под её действие с самого начала их роста и образования. Таким образом, знание засушливого периода позволяет заранее предсказать, какие факторы продуктивности снижают урожайность. Засуха в начальный период развития пшеницы перед выходом в трубку в первую очередь влияет на образование листьев, корней, особенно узловых, сокращает количество члеников главной оси колоса и количество заложившихся колосков, что в дальнейшем приведет к снижению озерненности колоса (Кумаков и др., 1997).

I. Levitt (1985) утверждает, что засухоустойчивость достигается тремя способами: избегание засухи, избегание обезвоживания и устойчивость к обезвоживанию. Чиркова Т.В. (2002) считает, что в способности растений переживать засуху особое значение принадлежит их выносливости, которая показывает, как долго растения определенных видов могут оставаться неповрежденными после закрытия устьиц и без поступления воды.

По данным А.М. Алексеева (1971), устойчивость растений к неблагоприятным условиям окружающей среды должна зависеть от степени сохранения протоплазматической структуры как целостной системы. Следует подчеркнуть, что все компоненты из-за нарушения состояния одного из компонентов, приводят к нарушению всей структуры протоплазмы. Таким образом, нарушение системы водоснабжения приводит к изменению структуры белковых макромолекул, начавшийся таким образом процесс может привести к серьезным нарушениям протоплазматической структуры и в дальнейшем привести к ее гибели.

Г.В. Удовенко с соавторами (1979,1982) считает, что под резистентностью растений к неблагоприятным факторам понимается степень депрессии урожая в результате стрессового воздействия. Одним из показателей устойчивости растений является отношение урожая под стрессом к урожаю без стресса, а не абсолютное значение урожая под стрессом. В различных условиях сохраняются различия в устойчивости между сортами, что указывает на то, что это генетически определяемое свойство. Однако это свойство является потенциальным. Оно проявляется только в стрессовых ситуациях, степень достижения уровня устойчивости зависит от физиологического состояния растения. Если посмотреть в статике, то устойчивость – это способность сложной системы (живого существа) нормально функционировать при определенных условиях. Когда мы говорим о генетической устойчивости к стрессу, мы должны понимать ее как наследственную способность противостоять факторам стресса и иметь возможность быть готовым к возможному влиянию факторов стресса. Этот физиологический ответ на стресс, как в отдельной клетке, так и в целом организме имеет динамический характер и состоит из последовательных стадий (стимуляция, повреждение, адаптация), имеющих свои основные характеристики. Устойчивые и неустойчивые к стрессу формы растений различаются при этом не типом и характером, а амплитудой вызванных стрессом метаболических отклонений от нормы – у устойчивых сортов выше

скорость, но меньше амплитуда этих отклонений. В результате депрессия урожая у них меньше, чем у неустойчивых. Изменчивость показателей носит количественный характер, и четкое разграничение между классами затруднено (Драгавцева и др., 1999). Как отмечалось выше, засуха вызвана двумя неблагоприятными факторами: обезвоживанием и перегревом. Повышенная температура и характер действия различных вызванных ею изменений обусловили необходимость изучения закономерностей термостойкости растений (Генкель, 1983; Мусиенко и др., 1985).

Пшеница – одна из культур, широко культивируемых в полузасушливых областях с использованием природных осадков, и часто испытывающих недостаток влаги. Ее урожайность в условиях водного стресса зависит от чувствительности к нему, потенциала урожайности и способности ухода от стресса. Отечественные физиологические исследования внесли большой вклад в работу по устойчивости пшеницы к неблагоприятным условиям окружающей среды и методам ее повышения. Большинство исследователей (Алексеев, 1971; Гусев, 1974) считают, что засуха в листьях яровой пшеницы снижает общее содержание воды, а количество более упорядоченной (структурированной) наоборот увеличивается.

Предполагается, что в процессе упорядочения воды в листьях засухоустойчивых сортов важная роль отводится воде, связанной с высокомолекулярными соединениями протоплазмы, а в слабо устойчивых видах – воде, связанной с низкомолекулярными соединениями (Rashid et al., 2019). Исследуя воздействие засухи в связи с нуклеиновым обменом Т.В. Олейникова, (1976) и И.А. Сатарова (1978) подчеркнули, что дефицит воды приводит к снижению роста клеток. Кроме того, в засухоустойчивых растениях недостаток воды не приводит к тому, что синтез нуклеопротеидов на ранних стадиях развития ингибируется до такой степени как у незасухоустойчивых. По словам Н.А. Гусева (1974), нуклеопротеиды играют важную роль в гидратации протоплазмы.

Е.А. Бритиков (1975) и К.В. Манойленко (1988) отмечают, что основа засухоустойчивости основана на многих физиологических и биохимических механизмах. Это повышение водоудерживающей способности клеток и тканей, высокое осмотическое давление клеточного сока, работа ферментативного аппарата, высокую вязкость и эластичность протоплазмы, свойства белковой молекулярной структуры. К числу важных приспособительных реакций при водном дефиците относится и накопление у растений пролина.

1.3. Отношение к обезвоживанию и высокой температуре растений разных экологических групп

Изменения метеорологических и почвенных факторов среды в пространстве и времени обусловили неоднородность реакции различных эколого-географических групп растений на обезвоживание и перегрев. В этом отношении яровая пшеница занимает доминирующее положение и является самой важной пищевой культурой страны. Изучение генетического разнообразия растений приобретает все большее значение на основе требований современной сельскохозяйственной науки. Физиологи тесно сотрудничают с селекционерами. Происхождение и принадлежность сорта к той или иной экологической группе имеют большое значение для физиологии, а сложившиеся экологические формы представляют особый интерес для селекции как наиболее подходящие для местных условий (Кумаков, 1999).

Важную роль в селекции играла экологическая классификация сортов, разработанная Всесоюзным институтом растениеводства под руководством Н.И. Вавилова. В последнее время предпринята попытка дать углубленную морфофизиологическую классификацию пшениц. Так, Куперман Ф.М. (1969) выделяет 5 экотипов:

1. Морфофизиологический тип – сорта Северно-Приполярной, Восточно-Сибирской, Дальневосточной и Приморской экологических групп. Пшеницы этого типа выносливы к низким температурам на протяжении всей вегетации, приспособлены к развитию в условиях очень короткого лета. Формируют небольшое число листьев, короткий колос, мелкое зерно.

2. Сорта Волжской, Южной и Восточной зоны – степная экологическая группа. Они засухоустойчивы, экологически пластичны, хорошо используют влагу зимних и ранневесенних осадков и устойчивы к летней засухе, особенно в период налива. Пшеницы этого типа отличаются хорошим развитием зародышевых корней и быстрым их ростом, средней облиственностью, средними размерами колоса.

3. Сорта восточной лесостепной (Сибиро-Уральской), Северо-Американской (Канада), Скандинавской и Северо-западной русской экологических групп. Это среднеспелые и среднепоздние сорта; хорошо облиственны, формируют длинный цилиндрический или булавовидный колос, достаточно выносливы к холодам в период налива.

4. Сорта лесостепной и лесной Западно-Европейских групп. Позднеспелые сорта, развиваясь при пониженной интенсивности света, обилии влаги и высоких дозах удобрений, формируют 9-10 листьев и мощную соломинку, крупный цилиндрический или булавовидный колос, крупное зерно.

5. Сорта Западно-Сибирской лесостепной группы. Приспособлены к местным климатическим условиям: холодной сухой весне и началу лета, обилию влаги в июле, пониженной температуре в период налива и созревания. Пшеницы с длительным кущением, высокой засухоустойчивостью растений, не требовательных к теплу в период налива и созревания, позднеспелые, с большим числом листьев на побеге, многозерным колосом, но мелким зерном.

Проблемы интенсификации растениеводства и практическая селекция требуют физиологических данных, которые могут быть использованы как в

процессе создания новых сортов, так и в развитии агротехники применительно к генотипу и с учетом их экологического и географического происхождения. В связи с этим изучение закономерностей фотосинтетической активности продуктивности пшеницы различных сортов позволило оценить признаки и свойства фотосинтетического аппарата, определив тем самым высокую продуктивность растений (Kasem et al., 2017; Meher et al., 2018).

Интенсивность фотосинтеза в различных типах пшеницы, отличающихся друг от друга генами и различными морфологическими свойствами, не имеет существенных различий при оптимальных условиях роста. Однако в условиях глубокой засухи имеет место не только видовая, но и сортовая дифференциация: сорта и виды пшеницы, отличающиеся более высокой засухоустойчивостью вместе с тем сохраняют и более высокие показатели интенсивности фотосинтеза (Чиркова, 2002).

Исследования потенциальной интенсивности фотосинтеза яровой пшеницы различного экологического происхождения говорят о существенных различиях в интенсивности фотосинтеза: наиболее высокими максимальными значениями потенциального фотосинтеза обладают сорта степной экологической группы; наименьшими Приполярной, Скандинавской и Дальневосточной (Коберницкий, 1989). Исследование интенсивности фотосинтеза у различных сортов в связи с их продуктивностью показывает, что у более урожайных сортов пшеницы активнее протекает процесс фотосинтеза (Аманов, 1972). Высокопродуктивные сорта содержат также больше хлорофилла в листьях и фотосинтезирующих органах и обладают большей площадью листьев (Кумаков и др., 1997). Это особенно проявляется у короткостебельных сортов пшеницы интенсивного типа с вертикальной ориентацией листьев (Кумаков и др., 1997). Оказалось, что высота растений находится в непосредственной связи с удельным весом колоса в общем фотосинтезе всего растения. По словам И. А. Тарчевского и соавторов (1972, 1982), все это определяет генетически обусловленную возможность

получения более высокого урожая у короткостебельных сортов, чем у длинностебельных.

В полевых и неконтролируемых условиях интенсивность фотосинтеза постепенно нарастает от всходов до периода перехода растений к колошению, где достигает своего максимума, а после начинает снижаться. Наибольшая интенсивность фотосинтеза свойственна для периода образования микроспор. Затем в период цветения – начала формирования зерна, как правило, интенсивность фотосинтеза немного понижается, а затем сменяется возрастанием во время налива зерна и спадом – в конце вегетации, наиболее резким у скороспелых сортов и плавным у среднеспелых. В течение длительного времени остается на высоком уровне интенсивность фотосинтеза у позднеспелых сортов пшеницы (Кошкин, 2010).

В.А. Кумаков (1999) подчеркивает, что определенное значение в регуляции фотосинтеза имеет устьичный аппарат, об этом же свидетельствуют и работы Шведовой О.Е. с соавторами (1981, 1984). При сухой жаркой погоде устьица пшеницы закрываются в полуденные часы из-за потери тургора замыкающими клетками. Наступает дневная депрессия фотосинтеза и интенсивность его может падать до нуля, повышаясь снова в послеполуденные часы. Дневная кривая интенсивности фотосинтеза имеет в таких случаях двухвершинный характер. Возрастное состояние листьев отчетливо сказывается на фотосинтезе в начале и конце вегетации. От всходов до кущения в основном наблюдается подъем интенсивности фотосинтеза, а в конце вегетации ее снижение из-за старения листьев. По словам других авторов, уровень оводненности ассимиляционной ткани воздействует на фотосинтез независимо от состояния устьиц; изменения фотосинтеза диспропорциональны значению обезвоживания листьев, чувствительность фотосинтеза к обезвоживанию различна у разных видов растений и одного и того же растения в разные моменты его развития (Тарчевский, 2001). Попытка найти взаимосвязь между интенсивностью фотосинтеза и различными показателями водного режима листьев до сих пор

не дали конкретных результатов. Так, А.М. Алексеев (1971) отмечает, что интенсивность фотосинтеза пшеницы более тесно связана с осмотическим давлением клеточного сока, чем с общим содержанием воды. Многие исследователи (Ионова, 2011) значительную роль отводят положительной связи между интенсивностью фотосинтеза, количеством коллоидно-связанной воды и уровнем гидратации или гидрофильностью коллоидов протоплазмы. Наблюдается также линейная зависимость фотосинтеза листьев пшеницы от величины их водного дефицита.

Как считает И.А. Тарчевский (2001), неоднозначность результатов обусловлена тем, что фотосинтез более тесно связан с теми или иными показателями водного режима хлоропластов, а не целых листьев. Он выдвигает предположение о своеобразии и определенной автономности водного режима хлоропластов, определяющихся их специальным энергетическим режимом и способностью их белков к набуханию и сокращению.

Количество хлорофилла – важный внутренний фактор, который определяет интенсивность фотосинтеза, общую биологическую продуктивность растений. В оптимальных условиях водоснабжения у пшеницы наблюдается максимальное содержание хлорофилла в листьях в фазе цветения. В условиях засухи значительно снижается содержание хлорофилла в листьях (Вьюшков и др., 2012). Это подтверждают исследования В.И. Хисамутдиновой и соавторов (1985), которые изучали состояние пигментной системы зеленых листьев яровой пшеницы сорта Московская 35; параллельно снижается и интенсивность фотосинтеза. Условия водного режима яровой пшеницы значительно влияют на состояние хлорофилл-белково-липидного комплекса в листьях. Прочность связи хлорофилла с белково-липоидным комплексом пластид может служить показателем устойчивости растений к отрицательным условиям среды.

У растений разных экологических групп интенсивность дыхания при водном дефиците меняется неодинаково. Растения сухих местообитаний

дыхание обычно не усиливают, а у видов, способных переносить полное высушивание, водный дефицит несменяемо сопровождается спадом дыхания. У мезофитов и гигрофитов, чувствительных к обезвоживанию, изменения интенсивности дыхания по мере увеличения водного дефицита имеют двухфазный характер: поначалу дыхание активизируется, потом подавляется (Ионова, 2011; Вьюшков и др., 2012). Как отмечалось выше, все важные физиологические процессы тесно связаны с водным режимом растений.

Комплексным свойством, отражающим адаптивный метаболизм клетки и обеспечивающим возможность противостоять обезвоживанию, является водоудерживающая способность тканей растений (Кожушко, 1976). В.М. Комарова (1984) отмечает, что существуют четкие различия между группами сортов разного эколого-географического происхождения по водоудерживающей способности и свойству переносить обезвоживание. Наилучшими по данным показателям оказались сорта ВНИИЗХ, созданные для Северного Казахстана.

Исследование водоудерживающей способности (ВУС) образцов пшеницы на различных по влагообеспеченности фонах (Сигнаевский и др., 2014; Мальчиков, Мясникова, 2015) показало, что в условиях достаточного увлажнения листья теряют воду быстрее, чем при дефиците влаги. ВУС растений не всегда связана с повышенной засухоустойчивостью. Низкой водоудерживающей способностью характеризовались большинство засухоустойчивых сортов Поволжья и Северного Казахстана. Скорее всего, это обусловлено тем, что изучаемые сорта пшеницы относятся к такому типу ксерофитов, которые приспособляются к условиям засухи не сокращением водоотдачи, а лучшим обеспечением водой за счет развития корневой системы. Хорошо развитая корневая система у этих образцов, которая обладает высокой сосущей силой, позволяет испарять большое количество воды. Лучше развитая подземная часть обеспечивает более высокий уровень обводненности тканей растений. Больше число зародышевых и узловых корней отмечалось у засухоустойчивых, продуктивных образцов из

Поволжья, Сибири, Северного Казахстана. Число узловых корней у этих сортов увеличивалось при орошении, число первичных корней увеличивалось в меньшей степени. Отсюда засухоустойчивость и урожайность прямо связаны с характером развития корневой системы растений.

Зависимость продуктивности растений в условиях засухи от развития корневой системы отмечена в работе Н.Г. Ведрова (2008). Он указывает, что в формировании свойств засухоустойчивости и жароустойчивости участвуют все структуры и органы растительного организма, в том числе, корневая система. В условиях сильной почвенной засухи урожай яровой пшеницы определяется почти первичными, а иногда только зародышевыми корнями. При этом быстрое углубление корней уменьшает зависимость растений от увлажнения верхних слоев.

Большой вклад в изучение устойчивости растений к водному и температурному стрессу внесли И.Г. Шматько с соавторами (1989, 1992), а также В.Ф. Альтерготом (1980). При водном и температурном стрессе быстро сокращается фотосинтетическая поверхность в связи с ухудшением процесса растяжения листьев и преждевременного их старения, изменения прироста сухой массы, нарушения структуры и функционирования хлоропластов и устьиц. Считают, что стресс способствует увеличению генетического разнообразия популяции и оказывает непосредственное воздействие на генетический материал (Коровин, 1984). При атмосферной засухе меняется также состояние устьиц и процесс ассимиляции CO_2 растениями (Розова и др., 2017).

Засухо- и жароустойчивость, которые формируются при действии водного и температурного стрессов, генетически детерминированные свойства, зависящие от эндогенных и экзогенных факторов, что обуславливает различную степень их проявления у различных видов и сортов сельскохозяйственных культур (Дерфилинг, 1985). Соотношение и реальный вклад специфического и неспецифического факторов в процессе

термоадаптации зависят от биохимических особенностей вида растений, интенсивности и времени температурного воздействия (Розова и др., 2017).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Объект исследования

Объектом исследования являлись 12 сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с различной засухоустойчивостью, районированных в 5-ти эколого-географических регионах: Западно-Сибирском, Восточно-Сибирском, Уральском, Нижневолжском и Средневолжском. Исследования проводились на базе кафедры экологии, биохимии и биотехнологии биологического факультета ФГБОУ ВО «Алтайский государственный университет» в зимний и летний период 2018 г.

Таблица 1

Сорта яровой мягкой пшеницы с различной засухоустойчивостью

Степень засухоустойчивости	Сорт
Высокая	Омская краса Дуэт Ершовская 34 Саратовская 74
Средняя	Сурская юбилейная Тулайковская 105 Омская 41 Кинельская отрада
Низкая	Тулайковская золотистая Астана 2 Бурятская 55 Степная 15

Степная 15. Разновидность лютеценс. Куст полупрямостоячий. Соломина выполнена слабо, с сильным опушением верхнего узла. Флаговый лист с сильным восковым налетом. Колос цилиндрический, средней плотности, белый. Плечо прямое, средней ширины. Зубец короткий, прямой. Зерно яйцевидное, окрашенное, хохолок короткий. Масса 1000 зерен 34–36 г. Максимальная урожайность 51 ц/га получена в 2001 г. в Новосибирской области. Раннеспелый, вегетационный период 75–83 дня.

Бурятская 55. Разновидность лютеценс. Куст полупрямостоячий. Растение среднерослое. Соломина выполнена слабо. Колос цилиндрический. Плечо скошенное, закругленное, узкое, средней ширины. Зубец прямой, слегка изогнут, короткий. Зерновка окрашенная. Масса 1000 зерен 32–44 г. Максимальная урожайность 45 ц/га получена в 2009 г. в Забайкальском крае. Среднеспелый, вегетационный период 85–98 дней.

Астана 2. Среднеспелый сорт. Высокоустойчив против полегания, не осыпается. Разновидность лютеценс. Колос белый, неопушенный, средней длины. Посадка колоса на стебле поникшая. Форма колоса пирамидальная, слегка суживающаяся кверху, окраска белая. Зубец колосовой чешуи короткий, острый, прямой. Форма куста в период кущения полупрямостоячая. Листья темно-зеленые со слабым опушением. Стебель средней толщины, полый, прочный. Урожайность по чистому пару в конкурсном сортоиспытании в среднем 29,9 ц/га. Масса 1000 зерен 31–35 гр.

Тулайковская золотистая. Разновидность альбидум. Куст прямостоячий. Соломина выполнена очень слабо. Колос пирамидальный, средней плотности, белый. Плечо приподнятое, узкое. Зубец слегка изогнутый, короткий. Зерно удлиненное, белое, с длинным хохолком. Масса 1000 зерен 29–35 г. Максимальная урожайность 40,7 ц/га получена в 2004 г. в Республике Татарстан. Среднеспелый, вегетационный период 77–87 дней. среднеустойчив к полеганию.

Кинельская отрада. Разновидность эритроспермум. Куст полупрямостоячий. Растение среднерослое. Соломина выполнена слабо.

Колос пирамидальный, средней плотности, белый. Плечо прямое - приподнятое, очень узкое - узкое. Зубец прямой, слегка изогнут, средней длины. Зерновка окрашенная. Масса 1000 зерен 30-39 г. Максимальная урожайность 44,8 ц/га получена в 2008 г. в Республике Татарстан. Среднеспелый, вегетационный период 77–93 дня.

Омская 41. Разновидность лютеценс. Куст полупрямостоячий. Растение средней длины, длинное. Соломина выполнена слабо. Колос цилиндрический, средней плотности, белый, с короткими остевидными отростками на конце. Плечо закругленное, узкое. Зубец прямой, слегка изогнут, очень короткий. Зерновка окрашенная. Масса 1000 зерен 33–42 г. Максимальная урожайность 61,7 ц/га получена в Омской области в 2009 г. Среднеспелый, вегетационный период 76–99 дней.

Тулайковская 105. Растение среднерослое. Соломина выполнена слабо. Колос пирамидальный, средней плотности, белый, с короткими остевидными отростками на конце. Плечо закругленное, средней ширины. Зубец слегка изогнут, короткий. Зерновка окрашенная. Масса 1000 зерен 32–38 г. Максимальная урожайность 55,0 ц/га получена в 2012 г. в Республике Татарстан. Среднеспелый, вегетационный период 74–85 дней.

Сурская юбилейная. Колос цилиндрической формы, средней длины и плотности. У верхних колосков имеются остевидные отростки (0,5–2 см длины). Колосковые чешуи яйцевидные, с хорошо выраженным килем, килевой зубец короткий, тупой. Плечо прямое, у верхних колосков приподнятое. Зерно овально-удлиненной формы, стекловидное, крупное (вес 1000 зерен 38–50 г). Хлебопекарные качества хорошие.

Омская краса. Разновидность лютеценс. Куст полупрямостоячий. Растение средней длины. Соломина выполнена слабо. Колос пирамидальный, средней плотности, белый, с короткими остевидными отростками на конце. Плечо закругленное, узкое. Зубец прямой, слегка изогнут, очень короткий. Зерновка окрашенная. Масса 1000 зерен 33–41 г. Максимальная урожайность

51,6 ц/га получена в Тюменской области в 2013 г. Среднеспелый, вегетационный период 75–88 дней.

Дуэт. Разновидность эритроспермум. Куст прямостоячий. Соломина выполнена слабо. Колос цилиндрический, рыхлый, средний, белый. Плечо узкое, закругленное. Зубец слегка изогнут, длинный. Зерно яйцевидное, окрашенное, хохолок средней длины. Масса 1000 зерен 36–39 г. Максимальная урожайность 52 ц/га получена в 2002 г. в Новосибирской области. Среднеспелый, вегетационный период 84–92 дня.

Ершовская 34. Разновидность эритроспермум. Куст полупрямостоячий. Растение среднерослое. Соломина выполнена слабо. Колос пирамидальный, средней плотности, белый. Ости на конце колоса средней длины, длинные. Плечо скошенное, узкое. Зубец прямой, средней длины. Зерновка окрашенная. Масса 1000 зёрен – 29–35 г. Максимальная урожайность 41,0 ц/га, получена в 2016 г. в Волгоградской области. Среднеспелый, вегетационный период 66–85 дней.

Саратовская 74. Колосья безостые, белые, чешуи неопушенные, зерно белое. Колос цилиндрический, средней длины (7–10 см) и плотности (на 10 см длины стержня 18–20 колосков). На верхних колосках прямые остевидные отростки достигают длины 12–15 мм. Цветковые чешуи не очень плотно сомкнуты, но хорошо удерживают зерно. Зерно яйцевидное, несколько удлиненное с узкой неглубокой бороздкой, стекловидное. Сорт среднеспелый. Вегетационный период составляет 75–92 дня.

2.2. Методы исследования

Метод рулонов. На двух слоях увлажненной бумаги размером 10x100 см (± 2 см) раскладывают предварительно обработанные раствором перманганата калия одну пробу семян (30 шт.) зародышами вниз по линии, проведенной на расстоянии 2-3 см от верхнего края листа. Семена округлой формы раскладывают без ориентации зародыша. Сверху семена накрывают

полоской увлажненной бумаги такого же размера, затем полосы неплотно свертывают в рулон и помещают в вертикальном положении в термостат на 8 суток при температуре +20 °С.

Определение содержания пигментов в проростках. Количественное определение хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов провели на спектрофотометре Shimadzu UV-1800 путем определения оптической плотности спиртовой вытяжки пигментов. Содержание пигментов (хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов) в листьях определяли расчетным путем (Кузина и др., 1989). С этой целью проводили экстракцию пигментов и определяли на спектрофотометре их концентрацию.

Перед началом исследования листья промывали водопроводной, а затем дистиллированной водой для смыва внешних загрязнений и подсушивали. Навеску растительного материала (100–200 мг) размельчали ножницами, помещали в маленькую ступку; добавляли на кончике скальпеля немного $MgCO_3$; приливали 4–5 мл 96 %-ного спирта и тщательно растирали; полученную вытяжку сливали по палочке на стеклянный фильтр, вставленный в колбу; после этого в ступку приливали еще немного спирта, растирали, снова вливали на фильтр (эту операцию повторяли еще несколько раз, пока раствор, стекающий из фильтра, не был абсолютно бесцветным); вытяжку переливали в мерную колбу на 25 мл, и доводили чистым спиртом объем вытяжки в мерной колбе до метки. Часть полученного экстракта наливали в кювету спектрофотометра. Вторую кювету, заполненную чистым растворителем (96%-ный спирт), использовали как контрольную. Кюветы помещали в кюветную камеру спектрофотометра и определяли оптическую плотность (*D*) вытяжки при длинах волн, соответствующих максимумам поглощения хлорофилла *a* и *b* в 96 %-ном спирте. Для хлорофилла *a* в 96 %-ном спирте максимум поглощения в красной области спектра наблюдается при $\lambda = 665$ нм, для хлорофилла *b* – при $\lambda = 649$ нм и для каротиноидов – $\lambda = 440$ нм. Нами использовался 96%-ный спирт для извлечения пигментов. Концентрация пигментов рассчитывалась по следующим формулам:

$$Ca \text{ (мг/л)} = 13,70 \cdot A665 - 5,76 \cdot A649$$

$$Cb \text{ (мг/л)} = 25,80 \cdot A649 - 7,60 \cdot A665$$

$$Скар \text{ (мг/л)} = 4,695 \cdot A440,5 - 0,268 (Ca+b),$$

где $Ca+b$ – суммарное содержание хлорофиллов a и b в растворе (мг/л). После определения концентрации пигментов в вытяжке, устанавливаем их содержание в исследуемом материале с учетом объема вытяжки и навески пробы:

$$A = V \cdot C / (P \cdot 1000),$$

где C – концентрация пигментов в мг/л;

V – объем вытяжки в мл (25 мл);

P – навеска растительного материала в г (0,1–0,2 г);

A – содержание пигмента в растительном материале в мг/г сырой массы.

Морфометрический метод. Ростовую реакцию проростков пшеницы на осмотический стресс оценивали по изменению сухой биомассы корней и надземных органов, а также линейных размеров корней и первого листа в сравнении с контролем.

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета прикладных программ Microsoft Excel 2010.

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАнные ИЗЪЯты

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

ДАННЫЕ ИЗЪЯТЫ

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Алексеев А.М. О молекулярной структуре внутриклеточной воды и ее возможном физиологическом значении // Состояние воды и водный обмен у культурных растений. – М.: Наука, 1971. – С. 11–23.
2. Альтергот В.Ф., Зубкус О.П., Игнатъев Л.А. Жароустойчивость интактного и отдельного листа яровой пшеницы // Изв. Сиб. отдел. АН СССР, Сер. биол. наук, 1980. – № 10. – Вып. 2. – С. 109–117.
3. Альтергот В.Ф. Действие повышенной температуры на растение в эксперименте и природе. – 40-е Тимирязев, чтение. – М.: Наука. 1981. – 56 тс.
4. Аманов М.А. Интенсивность фотосинтеза и продуктивность различных сортов пшениц в условиях богары Узбекистана // Тезисы докладов Всесоюзного семинара «Физиолого-биохимические процессы, определяющие величину и качество урожая у пшеницы и других колосовых злаков». – Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1972. – С. 14–15.
5. Андрианова Ю.Е., Бакуридзе ЦЛ., Абдрахимов Ф.А., Сафина Н.И., Бабужина Д.И., Тарчевский И.А. // Проблемы ботаники на рубеже 20-21 вв. – С. Петербург, 1998. – Т. 1. – С. 145–147.
6. Андрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. – М.: Наука, 2000. – 135 с.
7. Анспок П.И. Микроудобрения. – Л.: Агропромиздат, 1990. – 272 с.
8. Аскоченская Н.А. Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями. – Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1978. – С. 146–153.
9. Аскоченская Н.А. Состояние воды и ее биологическая роль в низкооводненной растительной ткани на примере семян // Физиология и биохимия культурных растений, 1982. – № 1. – С. 29–41.
10. Беденко В.П. Фотосинтез и продуктивность пшеницы на Юго-Востоке Казахстана. – Алма-Ата: Наука КазССР, 1980. – 224 с.

11. Бритиков Е.А. Биологическая роль пролина. – М.: Наука, 1975. – 87 с.
12. Ведров Н.Г. Селекция и семеноводство полевых культур. Учебное пособие. – Красноярск, 2008. – 300 с.
13. Веретельников В.П., Рядовой В.А., Радченко Н.С. Влияние погодных условий, обработки почв, удобрений на урожайность озимой пшеницы // Агрехимия, 1994. – №2. – С.24–30.
14. Володарский И.И., Быстрых Е.Е. Некоторые особенности фотосинтетической деятельности высокопродуктивных сортов пшеницы // С.-х. биология, 1976. – Т. 11. – №3. – С. 328–336.
15. Вьюшков А.А., Мальчиков П.Н., Сюков В.В., Шевченко С.М. Селекционно-генетическое улучшение яровой пшеницы. – Самара: Самарский НЦ РАН, 2012. – 266 с.
16. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. – М.: Наука, 1982. – 280 с.
17. Гойса Н.И., Митрофанов Б.А., Оканенко А.С., Макаренко К.И., Кутенко Г.И. Исследование фотосинтеза озимой пшеницы в условиях различной влагообеспеченности // Физиология и биохимия культурных растений, 1971. – Т. 3. – вып. 4. – С. 392–397.
18. Головоченко А.П. Особенности адаптивной селекции яровой мягкой пшеницы в лесостепной зоне среднего Поволжья. – Кинель, 2001. – 380 с.
19. Горышина Т.К. Экология растений. – М.: Высшая школа, 1979. – 360 с.
20. Гусев Н.А. Состояние воды в растении. – М.: Наука, 1974. – 134 с.
21. Дерфилинг К.А. Гормоны растений. – М.: Мир, 1985. – 303 с.
22. Дорофеев В.В. Пшеницы мира. – Ленинград, 1976. – 437 с.
23. Дорофеев В.В., Бараш С.И., Наскидашвили П.П. Засухоустойчивые сорта яровой пшеницы Советской селекции // Проблемы засухоустойчивости с.-х. культур. – Л.: ВИР, 1985. – Т. 94. – С. 14–21.

24. Дорохов Л.М., Махаринец С.Н. Изучение фотохимической активности хлоропластов у озимой пшеницы // Фотосинтез и пигменты основных сельскохозяйственных растений Молдавии. Кишинев, 1970. – С. 21–23.
25. Драгавцева В.А., Удовенко Г.В., Щедрина З.А., Степанова А.А. Проявление важнейших эколого-генетических систем продуктивности у пшеницы при разных условиях водообеспеченности растений // Доклады РАСХН, 1999. – №1. – С. 36–38.
26. Дроздов С.Н., Титов А.Ф. О механизмах терморезистентности активно вегетирующих растений // 7 съезд Всесоюзн. ботан. о-ва. – Донецк, 1983. – Тез. докл. – Л.: Наука, 1983. – С. 340–341.
27. Дроздов С.И., Курец В.К., Титов А.Ф. Терморезистентность активно вегетирующих растений. – Л.: Наука, 1984. – 167 с.
28. Дубровная О.В. Селекция *in vitro* пшеницы на устойчивость к абиотическим стрессовым факторам // Физиология растений и генетика, 2017. – Т. 49. – № 4. – С. 279–292.
29. Жолкевич В.Н., Гусев Н.А., Капля А.В., Самуилов Ф.Д., Пахомова Г.И, Водный обмен растений. – М.: Наука, 1989. – 256 с.
30. Зеленухин В.Д. Изменение содержания хлорофилла в листе при обезвоживании // Актуальные вопросы озеленения и устойчивости древесных и кустарниковых пород в Центральном Казахстане. – Алма-Ата: Кайнар, 1975. – С. 158 – 164.
31. Зинченко В.И., Семенова Л.В. Засухоустойчивость яровой пшеницы в условиях Северного Казахстана // Проблемы засухоустойчивости сельскохозяйственных растений. – Л.: ВИР, 1985. – Т. 94. – С. 25–29.
32. Золотарев П.Т., Золотарев С.П., Золотарев Н.П. О причине засухи и путях ее преодоления // Земледелие, 1990. №3. – С. 73–76.
33. Зыкин В.А., Шаманин В.П., Белан И.А. Экология пшеницы. – Омск: Изд-во ОмГАУ, 2000. – 124 с.

34. Зялалов А.А. Физиолого-термодинамический аспект транспорта воды по растению. – М.: Наука, 1984. – 136 с.
35. Иванов А.Ф., Блохина В.Г., Латунов М.Г. Физиолого-биохимические процессы, определяющие величину и качество урожая у пшеницы и других колосовых злаков. – Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1972. – 42 с.
36. Иванченко В.М. Фотосинтез и структурное состояние хлоропластов. – Минск: Наука и техника, 1974. – 160 с.
37. Ивойлов А.В. Влияние погодных условий на продуктивность яровой пшеницы и ячменя, эффективность отдельных видов и сочетаний удобрений в зоне неустойчивого увлажнения // Агрехимия, 1995. – № 11. – С. 58–65.
38. Ионова Е.В. Устойчивость сортов и линий пшеницы, ячменя и сорго к региональному типу засухи: Автореферат дисс. ... д-ра. с.-х. наук. – Краснодар: Наука, 2011. – 49 с.
39. Калимуллина Ф.Р. Влияние непрерывного и прерывистого действия повышенной температуры на ультраструктуру хлоропластов пшеницы // Физиология адаптации растений к температурным условиям среды. Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1982. – С. 5–18.
40. Коберницкий В.И. Продуктивность образцов яровой пшеницы мировой коллекции в условиях различной влагообеспеченности // Научно-технический Бюллетень ВИР, 1989. – Вып. 191. – С. 78–80.
41. Кожушко Н.Н. Водоудерживающая способность, как показатель засухоустойчивости растений // Физиология устойчивости культурных растений. – Л.: ВИР, 1976. – С. 59–68.
42. Кожушко Н.Н. Изменение активности рибонуклеазы у сортов пшеницы при засухе // Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. – Л.: ВИР, 1981. – С. 46–52.

43. Кожушко Н.Н., Комарова В.М., Разумова И.И. Особенности водного режима различных видов яровой пшеницы // Физиология и биохимия культурных растений, 1985. – Т. 17. – Вып. 5. – С. 466–470.
44. Комарова В.А. Физиологические особенности засухоустойчивых сортов яровой пшеницы разного эколого-географического происхождения // Бюллетень ВИР, 1984. – Вып. 144. – С. 10–12.
45. Коробейников Н.И. Влияние метеофакторов на признаки продуктивности и урожайность мягкой яровой пшеницы в условиях Приобья Алтайского края // Проблемы селекции и семеноводства полевых культур в Западной Сибири и Казахстане. – Барнаул, 2001. – С. 56–70.
46. Коробейников Н.И. Основные параметры моделей сортов яровой мягкой пшеницы для степных зон Алтайского края // Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве и растениеводстве. Часть 1. – Барнаул: РАСХН СО, 2003. – С. 27–32.
47. Коробейников Н.И., Янченко В.И. Основные направления и результаты селекции сельскохозяйственных культур в Алтайском селекцентре // Вестник ВОГиС, 2005. – Т. 9 – С. 5–7.
48. Коробейников. Н.И., Розова М.А., Борадулина В.А. Эффективность селекции зерновых культур в Алтайском крае // Достижения науки и техники АПК, 2010. – № 6. – С. 18–22.
49. Коровин А.И. Растение и экстремальные температуры. – Л.: Гидрометеоиздат, 1984. – 271 с.
50. Кочетова Н.И., Кочетов Ю.В. Адаптивные свойства поверхности растений. – М.: Колос, 1982. – 176 с.
51. Кошкин В.А., Быков О.Д. Исследование потенциальной интенсивности фотосинтеза яровой пшеницы различного экологического происхождения // Тезисы докладов Всесоюзного семинара «Физиолого-биохимические процессы, определяющие величину и качество урожая у пшеницы и других колосовых злаков». – Казань, 1972 – 46 с.

52. Кошкин Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. – М.: Дрофа, 2010. – 638 с.
53. Крупнов В.А. Засуха и селекция пшеницы: системный подход // Сельскохозяйственная биология, 2011. – № 1. – С. 12–23.
54. Кумаков В.А., Поздеев А.И., Ларин И.И. // Тез. междунар. научн. конф. «Развитие научного наследия академика Н. И Вавилова», Саратов 1997. – С. 225–226.
55. Кумаков В.А. Соотношение продуктивности и засухоустойчивости генотипов пшеницы // 4-ый Съезд общества физиологов растений России. Международная конференция «Физиология растений – наука 3-го тысячелетия». Тезисы докладов. – М.: Наука, 1999. – Т. 1, – 400 с.
56. Куперман Ф.М. Физиология устойчивости пшеницы // Физиология с.-х. растений. – М.: Изд-во МГУ, 1969. – С. 401–490.
57. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. – М.: Наука, 1976. – 646 с.
58. Лебедев С.И. Физиология растений. – М.: Агропромиздат, 1988. – 543 с.
59. Литвин Ф.Ф., Звалинский В.И. Адаптация фотосинтеза к факторам внешней среды // Физиология растений, 1991. – Т. 2. – С. 318–326.
60. Мальчиков П.Н., Мясникова М.Г. Сорты яровой твердой пшеницы для Средневолжского и Уральского регионов Российской Федерации // Достижения науки и техники АПК, 2015. – Т. 29. – № 10. – С. – 58–62.
61. Манойленко К.В. Эволюционные аспекты проблемы засухоустойчивости растений. – Л.: Наука, 1988. – 244 с.
62. Митрофанов Б.А., Гуляев Б.И., Моховская М.М., Лаврентович Д.И., Починок Х.Н., Оканенко А.С. Значение отдельных органов растений пшеницы в фотосинтезе посева // Фотосинтез и использование солнечной энергии. Л.: Наука, 1971. – С. 82–86.
63. Мордкович С.С., Альтерготт В.Ф. Ростовая реакция пшеницы на повреждение повышенной температурой и обезвоживанием // Физиология

устойчивости растений в континентальном климате. – Новосибирск: Наука, 1976. – С. 66–74. Итоги науки и техники, сер. физиология растений, – М.: ВИНТИ, 1977. Т. 3. – С. 11–54.

64. Олейникова Т.В. Вододерживающая способность и устойчивость к засухе видов и сортов пшеницы // Физиология устойчивости культурных растений. – Л.: ВИР, 1976. – С. 46–59.

65. Олейникова Т.В., Осипов Ю.Ф. Определение засухоустойчивости сортов пшеницы и ячменя... по прорастанию семян на растворах сахарозы с высоким осмотическим давлением // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. – Л.: Колос, 1976. – С. 23–32.

66. Пикало С.В., Демидов О.А., Прокопик Н.И., Волощук С.И., Юрченко Т.В., Хоменко С.О. Скрининг *in vitro* гибридов F₂ пшеницы яровой на стойкость до водного дефицита // Scientific Journal «ScienceRise:Biological Science», 2018. – №3(12). – С. 12–18.

67. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. – Л.: Изд-во Ленинград, гос. ун-та, 1991. – 239 с.

68. Рыбкина Г.В., Гусев Н.А. О водообмене хлоропластов в условиях засухи // С.-х. биология, 1978. – Т. 13. – №8. – С. 224–229.

69. Розова М.А., Зиборов А.И., Егиазарян Е.Е. Новый сорт яровой твердой пшеницы Оазис // Вестник Алтайского государственного аграрного университета, 2017. – № 12 (158). – С. 5–10.

70. Рыбкина Г.В., Биглова С.Г. К сравнительной оценке роли структурных компонентов клетки во внутриклеточном обмене: Водозапасающая роль хлоропластов и ядра // Регуляция водного обмена растений. – Киев: Наук, думка, 1984, – С. 172–174.

71. Сатарова Н.А. Регуляция некоторых физиологических, метаболических процессов у растений в связи с адаптацией к засухе // Проблемы засухоустойчивости растений. – М.: Наука. 1978. – С. 28–69.

72. Сергеева С.И. Чекуров В.М. Взаимосвязь между размерами эпикотилия, корневой системы и засухоустойчивостью растений пшеницы // Сельскохозяйственная биология, 1994. – №3. – С. 115–118.

73. Сигнаевский В.Д., Степанов С.А., Болдырев В.А. Влияние засухи на продуктивность яровой, мягкой пшеницы // Известия Саратовского университета, 2014. – Т. 14. – Вып. 2. – С. 50–54.

74. Синягин И.И. Площади питания растений. – М.: Россельхозиздат, 1975. – 383 с.

75. Соловченко А.Е. Влияние света и азотного голодания на содержание и состав *каротиноидов* зеленой водоросли *Parietochlorisincisa* // Физиология растений, 2008. – № 4. – С. 507–515.

76. Стропа И.Г. Общее семеноведение полевых культур. – М.: Колос, 1966. – 464 с.

77. Тарчевский И.А. Метаболизм растений при стрессе (избранные труды). – Казань: Изд-во «Фэн» 2001. – 448 с.

78. Третьяков Н.Н., Лосева А.С. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. – М.: Колос, 1998. – С. 535–537.

79. Удовенко Г.В. Механизмы адаптации растений к стрессам // Физиология и биохимия культурных растений, 1979. – Т. 11. – №2. – С. 99–107.

80. Удовенко Г.В., Гончарова Э.А. Влияние экстремальных условий среды на структуру урожая с.-х. растений. – Л.: Гидрометеиздат, 1982. – 143 с.

81. Хисамутдинова В.И., Пахомов Д.В., Пахомова Г.Н., Ожиганова Е.А. Водный режим и активность фотосинтетического аппарата растений пшеницы в условиях водного дефицита // Водный и энергетический обмен растений. – Казань.: Изд-во Казан, ун-та, 1985. – С. 39–46.

82. Хисамутдинова В.И., Пахомов Д.В., Гарифуллина Р.Л. Водный и энергетический обмен хлоропластов в условиях водного дефицита //

Энергетические аспекты устойчивости растений, – Казань: Изд-во КГУ, 1986.
– С. 96–118.

83. Чернышева С.В. Изменение фотосинтетической активности хлоропластов пшеницы и содержания пигментов при действии засухи и высоких температур // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. ВНИИ растениеводства, 1979. – №3. – С. 72–81.

84. Чернышева С.В. Реакция фотосинтетического аппарата различных видов яровой пшеницы на действие засухи // Проблемы засухоустойчивости с.-х. культур. – Л.: ВИР, 1985. – Т. 94. – С. 47–54.

85. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. Учебное пособие. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2002. – 244 с.

86. Царевская В.М. Реализация потенциальной продуктивности колоса в период налива у сортов яровой пшеницы с различной засухоустойчивостью // Бюллетень ВИР, 1985. – Вып. 155. – С. 10–12.

87. Царевская В.М., Кожушко Н.П., Сорокина Н.П., Разумова И.И. О выносливости к обезвоживанию у разных видов пшеницы // Селекция и семеноводство, 1986. – №5. – С. 18–20.

88. Царевская В.М. Засухоустойчивость и продуктивность яровой пшеницы различного эколого-географического происхождения. Автореф. дис... канд. с.-х. наук, – Ленинград, 1988. – 22 с.

89. Цыганков В.И. Исходный материал в селекции яровой пшеницы на адаптивность и засухоустойчивость // Достижения науки и техники АПК, 2001. – Т. 28. – №11. – С. 31–34.

90. Шамсутдинова К.Г., Шайхутдинов Ф.Ш., Гайнутдинов Р.М., Сержанов И.М., Мингазов Р.В. Продуктивность и качество зерна различных сортов яровой пшеницы в зависимости от норм высева и уровня питания в условиях Предкамья РТ // Актуальные проблемы развития прикладных исследований и пути повышения их эффективности в сельскохозяйственном производстве. Матер. междунар. научно-практ. конф., посвящ. 80 летию ТатНИИСХ. – Казань: РИЦ «Школа», 2001. – С. 223–224.

91. Шатилов И.С, Ваулин А.В. Роль органов растений в формировании урожая ячменя на различных агрофонах // Вестник с.-х. науки, 1972. – № 10. – С. 19–29.
92. Шахов А.А. Фотоэнергетика растений и урожай. – М.: Наука, 1993. – 411 с.
93. Шевелуха В.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. – М.: Колос, 1992. – 598 с.
94. Шматько И.Г., Григорюк И.А., Шведова О.Е. Устойчивость растений к водному и температурному стрессам. – Киев: Наук, думка, 1989. – 224 с.
95. Шматько И.Г., Григорюк И.А. Реакция растений на водный и высокотемпературный стрессы // Физиология и биохимия культурных растений, 1992. – № 1. – С. 3–14.
96. Bayoumi T.Y., Eid M.H., Metwali E.M. Application of physiological and biochemical indices as a screening technique for drought tolerance in wheat genotypes // African J. Biotechnol., 2008. – Vol. 7. – P. 2341–2352.
97. Kacema N.S., Delportea F., Muhovskia Y., Djekounb A., Watillon B. In vitro screening of durum wheat against water-stress mediated through polyethylene glycol // Journal of Genetic Engineering and Biotechnology, 2017. – Vol. 15. – P. 239–247.
98. Khakwani A.A., Dennett M.D., Munir M. Early growth response of six wheat varieties under artificial osmotic stress condition // Pak. J. Agri. Sci., 2011. – Vol. 48(2). – P. 119–123.
99. Levitt I. Relationship of dehydration rate to drought avoidanse, dehydration tolerance and dehydration avoidanse of cabbage leaves and totheir acclimation during droug htinduced water stress // Plant Cell and Environ, 1985. – Vol. 8. – No. 4. – P. 278–296.
100. Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive Properties of the Pigment Systems // Photosynthetica, 1993. – Vol. 29. – P. 195–203.

101. Meher P.Sh., Reddy K.A., Rao D.M. Effect of PEG-6000 imposed drought stress on RNA content, relative water content (RWC), and chlorophyll content in peanut leaves and roots // Saudi Journal of Biological Sciences, 2018. – Vol. 25. – Is. 2. – P. 285–289.

102. Pastori G.M., Trippi V.S. Fatty acid composition in water and oxygenstressed leaves of maize and wheat strains // Phytochemistry, 1995. – V. 40. – № 1. – P. 45–48.

103. Pratap V., Sharma Y.K. Impact of osmotic stress on seed germination and seedling growth in black gram (*Phaseolus mungo*) // J. Env. Bot., 2010. – Vol. 31, – № 5. – P. 721–726.

104. Rashid K., Sadaqat H.A., Khan A.S., Ahmed N. Assessment of spring wheat genotypes on physio-morphic attributes under water deficit milieu // Pak. J. Agri. Sci., 2019. – Vol. 56. – No. 3. – P. 629–632.

105. Rauf M., Munir M., ul-Hassan M., Ahmed M., Afzal M. Performance of wheat genotypes under osmotic stress at germination and early seedling growth stage // African J. Biotechnol., 2007. – Vol. 8. – P. 971–975.

106. Reynolds M.P., Quilligan E., Aggarwal P.K. et al. An integrated approach to maintaining cereal productivity under climate change // Global Food Security, 2016. – Vol. 8. – P. 9–18.

Выпускная квалификационная работа выполнена мной совершенно самостоятельно. Все использованные в работе материалы и концепции из опубликованной научной литературы и других источников имеют ссылки на них.

« ____ » _____ 2019 г.

_____ Питин В.А.
(подпись выпускника) (Ф.И.О.)