

Физиологические аспекты селекции твердой пшеницы на устойчивость к корневым гнилям

Н. А. Дуктова, кандидат с.-х. наук

Белорусская государственная сельскохозяйственная академия

(Дата поступления статьи в редакцию 09.11.2018 г.)

Проведено изучение различных морфотипов яровой твердой пшеницы на устойчивость к возбудителям корневых гнилей в условиях естественного и провокационного фонов с целью установления физиологических механизмов и генетических источников устойчивости для использования в селекции на иммунитет. Образцы ранжированы по типам устойчивости. Установлена коррелятивность устойчивости к корневым гнилям и показателей мезодермы корня – объем корневой системы ($r = -0,73$) и размер адсорбирующей поверхности ($-0,63... -0,72$). Обоснована целесообразность использования физиологических параметров корневой системы в качестве критериев отбора устойчивых генотипов в селекции на иммунитет.

Введение

В связи с увеличением в структуре посевных площадей доли зерновых культур все большую вредоносность приобретают гнили корней [3, 8]. Заражение растений патогенами происходит в достаточно продолжительном интервале вегетации – от всходов до формирования и налива зерна. Чем позже наступает инфицирование – тем меньше вредоносность заболевания. При заражении в период всходов болезнь вызывает изреженность и гибель проростков, в фазе кущения–колошения – усыхание листьев и гибель побегов кущения, в период цветения–налива зерна – отмирание продуктивных стеблей и пустоколосость. Корневая гниль проявляется на всех зерновых культурах. Болезнь малозаметна, но очень ущербна. Вредоносность патогенов зависит как от метеорологических условий, так и от генотипа сорта [4, 5]. Интенсивному развитию болезни способствует увеличение периода посев–всходы в результате неблагоприятных условий в период прорастания, а также засуха в период активного роста культуры [2, 5, 9]. Увеличение патогенной нагрузки происходит и при переходе на минимальную обработку почвы [3, 10], увеличении уровня азотного питания, нормы высева и глубины заделки семян [11], а также снижении длины колеоптиле при применении системных протравителей, обладающих ретардантными свойствами [1].

Наиболее перспективным и экономически выгодным направлением в борьбе с патогенами растений был и остается селекционный метод. В результате целенаправленной селекции возможно создание сортов устойчивых и толерантных к одному или целому комплексу болезней и вредителей. Результативность работы в данном случае определяется разнообразием исходного генетического материала, а также выбором селекционной стратегии.

Большинство работ в области селекции на иммунитет посвящено выделению генетических источников и доноров признаков. Вместе с тем остается мало изученным вопрос разработки физиологических основ селекции и оценки целесообразности использования биологических особенностей культуры в качестве критериев для отбора на ранних этапах оценки селекци-

The study of various morphotypes of spring durum wheat for resistance to pathogens of root rot in the conditions of natural and provocative backgrounds, in order to establish physiological mechanisms and genetic sources of resistance for use in breeding for immunity. The samples were ranked according to the types of stability. The correlation of resistance to root rot and indicators of root mesoderm – the volume of the root system ($r = -0,73$) and the size of the adsorbing surface ($-0,63... -0,72$) was established. The expediency of using the physiological parameters of the root system as criteria for selection of stable genotypes in selection for immunity is substantiated.

онного материала. Решение данных проблем и явилось целью наших исследований.

Методы проведения исследований

Нами была проведена оценка биологической устойчивости образцов яровой твердой пшеницы различных морфотипов, групп спелости и эколого-географического происхождения на предмет устойчивости к комплексу патогенов, вызывающих гнили корней, с целью установления физиологических механизмов устойчивости, пригодных для использования в качестве эффективных критериев отбора в селекции на иммунитет. На пшенице твердой развиваются обыкновенная (гельминтоспориозная), фузариозная, церкоспореллезная, офиоболезная и ризоктониозная корневые гнили [5]. В работе представлен анализ комплексной устойчивости к патогенам.

Исследования выполнены в УНЦ «Опытные поля БГСХА» в 2016–2018 гг. в условиях провокационного фона по методике предварительного сортоиспытания. Размер опытных делянок – 10 м² в 4-кратной повторности. Для контроля был заложен аналогичный полевой опыт в естественных условиях с соблюдением полной системы защиты растений от патогенов. Учет распространенности корневых гнилей и степени поражения осуществляли дважды: в фазах кущения и выхода в трубку. На всходах учет корневых гнилей проводили поделочно на 2-х учетных площадках по 0,1 м². В фазе выхода в трубку на каждой опытной делянке подкапывали и просматривали 25 растений [6]. Вычисляли процент пораженных растений и степень поражения по 6-балльной шкале, где балл 0 означает отсутствие признаков поражения, а 5 – полное отмирание растения. Тип устойчивости к патогенам устанавливали в соответствии с принятой в селекционной практике международной шкалой: VR – очень устойчив (некротический тип, сверхчувствительность); R – устойчивый (резистентный) (соответствует 0 %); MR – умеренно устойчив (1–9 %); M – умеренный (10–29 %); MS – умеренно-восприимчивый (30–69 %); S – восприимчивый (70–89 %); VS – очень восприимчив (90–99 %). При учете болезней определяли распространенность (P, %) или ко-

личество пораженных растений в посевах и развитие (R, %) или степень поражения органов [5, 6]. Оценку общей и рабочей поверхности корней проводили по методу Сабинина–Колосова [7]. При характеристике продукционного процесса образцов в условиях биотического стресса использовали показатель размера потерь урожая (П_у), отражающий снижение или недобор урожая в результате поражения патогенами и/или повреждения вредителями, а также толерантности (Т) сортов, характеризующий способность сохранять урожай в условиях инфекционной нагрузки [5].

Результаты исследований и их обсуждение

В результате проведенных полевых исследований установлено, что развитие корневых гнилей в значительной степени изменяется по вариантам опыта. В контрольном питомнике распространение корневых гнилей наблюдалось на единичных растениях в виде отдельных пятен, что свидетельствует о высокой эффективности протравливания семян. На провокационном фоне распространение корневых гнилей в среднем по образцам составило 30 % с колебанием от 4 % (Леванте) до 59 % (Л-85-15) (таблица 1). Средний балл иммунности составил 0,33, наибольшим развитием болезни (до 3,3) отличались образцы Неолатино, Л-85-13, Л-93-13. Ряд образцов выявляли высокую устойчивость на ранних этапах онтогенеза, но существенно поражались гнилями корней во второй половине вегетации – Л-40-00, другие – наоборот – Анкоморзио, Ириде.

В условиях провокационного фона полевая всхожесть образцов была ниже в среднем на 11,6 п.п. и зависела от типа устойчивости изучаемых генотипов. Сильное распространение корневых гнилей на начальных этапах онтогенеза обуславливает высокую гибель всходов твердой пшеницы: до 4–5 % в естественных условиях (в конкурсном сортоиспытании), до 12–18 % в питомнике исходного материала и до 27–38 % на провокационном фоне [5].

При незначительном развитии корневых гнилей (тип R и MR) на устойчивых образцах (Леванте и Л-88-13) полевая всхожесть снижалась лишь на 3,8–5,7 %, растения уступали по продуктивности за счет снижения массы зерна с колоса в условиях меньшей ресурсообеспеченности посева – потери урожая составили в среднем за годы изучения 20 % при толерантности 0,80 (таблица 1).

С увеличением распространения корневых гнилей (тип M–MS–S) отмечено снижение полевой всхожести на 23–42 %, что привело к потерям урожайности до 60–83 %, а толерантность составила 0,41–0,17. Важно отметить, что толерантность не тождественна иммунности и определяется не механизмами устойчивости, а способами реакции растений на биотический стресс. Она может проявляться в пассивной форме – нечувствительности к повреждениям, которая определяется биохимическими особенностями (растение не воспринимает токсины патогена) и активной – компенсации повреждений. Компенсационные механизмы реализуются на всех уровнях организации: молекулярном – биохимическая и гормональная регуляция, клеточном – реализация систем множественности и надежности органелл, тканевом и организменном – репаративное восстановление поврежденных участков. На популяционном уровне компенсационные механизмы связаны с конкурентными взаимоотношениями особей, способностью к быстрой регенерации и восстановлению поврежденных органов и формированию новых. В отличие от устойчивости, толерантность не предусматривает активных защитных механизмов, направленных на подавление развития стрессора, и представляет собой меру отношения растения к агрессивности патогенов и фитофагов. Таким образом, низкая толерантность образцов Дуилио, Неолатино, Л-85-13, Л-93-13, Л-92-15, Л-95-15 свидетельствует о неэффективности компенсаторных механизмов и низкой эффективности систем надежности восприимчивых к гнилям генотипов.

Таблица 1 – Вредоносность корневых гнилей на твердой пшенице (2016–2018 гг.)

Тип устойчивости	Провокационный фон							Контрольный фон			Вредоносность корневых гнилей			
	образцы в группе	поражение корневыми гнилями			полевая всхожесть, %	сохраняемость растений к уборке, %	урожайность, ц/га	полевая всхожесть, %	сохраняемость растений к уборке, %	урожайность, ц/га	снижение, % (ПФ/КФ)		толерантность	потери урожайности, %
		R, %	лимиты	балл							всхожести	сохраняемости		
R–MR	Леванте, Л-88-13	3,8	0,8–4,8	0,1	91,3	84,6	35,2	96,1	93,7	44,6	5,06	9,98	0,80	20,06
MR–M	Л-8-00, Л-12-98, Л-30-00, Розалия, Л-40-00, Л-48-00, Л-58-11, Л-83-13, Л-86-13, Л-90-13, Л-91-15	19,3	14,4–29,6	1,0	71,4	70,1	17,7	92,1	90,5	43,6	22,54	22,72	0,41	59,15
M–MS	Валента, Ириде, Дуняша, Л-26-02, Меридиано, Л-81-13, Анкоморзио, Л-92-15, Л-95-15	38,2	33,6–64,8	1,7	64,1	60,4	13,4	92,2	87,2	43,6	33,79	33,54	0,27	73,14
MS–S	Дуилио, Л-85-13, Неолатино, Л-93-13	58,6	48,6–73,2	2,8	52,9	42,3	6,9	91,9	85,9	40,4	42,44	50,72	0,17	82,62

В условиях контрольного варианта применение средств защиты обеспечило нивелирование вредоносности гнилей корней у образцов с типом устойчивости MR–MS (потери урожайности не превысили значений наименьшей существенной разности и составили 0,4–1,7 ц/га), достоверное снижение всхожести и продуктивности растений отмечалось только у сильно восприимчивых образцов с типом устойчивости MS–S.

В целом за годы изучения высокую устойчивость к корневым гнилям выявили образцы Леванте, Л-88-13, Л-86-13, Л-83-13 и Л-48-0, у которых распространение заболевания отмечалось на единичных побегах и балл поражения не превышал 0,16. Данные сортообразцы были созданы в БГСХА с использованием методов ступенчатых скрещиваний с последующим отбором на провокационных фонах.

В то же время проведенный нами анализ не выявил достоверных взаимосвязей между морфотипом образца и устойчивостью к патогену [5]. С целью выявления критериев отбора в селекции на устойчивость к корневым гнилям мы провели анализ физиологических параметров формирования корневой системы у ряда образцов различного типа устойчивости.

В селекционной и фитопатологической практике косвенным параметром устойчивости к корневым гнилям являются линейные размеры корней. Скорость роста корневой системы на начальных этапах онтогенеза существенно различается по образцам. При незначительных отличиях по количеству корешков образцы отличаются темпами их роста, в результате чего суммарная длина корней и их объем варьируют в широких пределах – 14,3–38,7 см, 0,13–0,45 мл в фазе

всходов и 32,3–46,0 см, 0,20–0,52 мл в фазе кушения (таблица 2).

Вместе с тем линейные размеры не всегда отражают функциональность корневой системы. Так, например, у сорта мягкой пшеницы Рассвет при высокой суммарной длине корней (38,1 см, +2 % к средней) объем их значительно уступал другим образцам (–47,8 %), что свидетельствует о слаборазвитой мезодерме коры корня.

Поскольку кора является основным метаболическим реактором корня, её размер определяет мощность поглотительной способности и буферность корней, что, в свою очередь, коррелирует с величиной корневого давления и скоростью поглощения корнем воды и элементов минерального питания.

О мощности коры корня можно судить по показателю отношения объема корней к их суммарной длине. Наиболее мощная кора была сформирована у образца Л-88-13, а также у сортов Розалия и Ириде в фазе кушения. Самые тонкие корни сформировали образцы Рассвет, Дуилио, Л-26-02 и Валента.

Интегральным показателем работоспособности корневой системы является деятельная (рабочая) адсорбирующая поверхность, которую составляют молодые корни и корневые волоски, наиболее интенсивно поглощающие почвенный раствор. При этом не всегда у образцов, формирующих корневую систему с большой удельной поверхностью, мощная поглощающая часть. Так, например, у раннеспелого образца Л-26-02 корни формировались тонкими, в результате чего удельная поверхность корневой системы превышала средние показатели (+15,4 % и +6,1 % по фазам), вме-

Таблица 2 – Физиологические параметры формирования корневой системы у образцов твердой пшеницы различных типов устойчивости

Сортообразец	Тип устойчивости	Фаза онтогенеза	Морфометрические параметры			Адсорбирующая поверхность корней, м ²			Удельная поверхность корней, м ² /мл		
			количество корешков, шт.	суммарная длина, см	объем, мл	общая	рабочая	недеятельная	общая	рабочая	недеятельная
Рассвет (K2)	M	всходы	6,5	34,1	0,18	0,138	0,050	0,090	0,767	0,278	0,489
		кушение	7,0	38,1	0,25	0,204	0,082	0,122	0,816	0,328	0,488
Л-88-13	R–MR	всходы	6,7	32,5	0,45	0,458	0,166	0,292	1,018	0,369	0,649
		кушение	8,8	46,0	0,50	0,481	0,185	0,296	0,962	0,370	0,592
Л-48-00	MR	всходы	5,2	28,2	0,28	0,262	0,078	0,184	0,936	0,279	0,657
		кушение	5,7	32,3	0,33	0,259	0,095	0,164	0,785	0,288	0,497
Розалия (K1)	MR–M	всходы	5,7	14,3	0,18	0,146	0,039	0,107	0,811	0,217	0,594
		кушение	6,8	32,1	0,50	0,503	0,204	0,299	1,006	0,408	0,598
Ириде	M	всходы	5,5	33,3	0,20	0,189	0,062	0,126	0,945	0,310	0,635
		кушение	7,0	38,7	0,53	0,568	0,265	0,303	1,072	0,500	0,572
Валента	M–MS	всходы	4,8	25,8	0,18	0,164	0,052	0,112	0,911	0,289	0,622
		кушение	6,7	35,4	0,33	0,314	0,102	0,212	0,952	0,309	0,642
Л-26-02	MS	всходы	4,5	27,6	0,15	0,161	0,063	0,097	1,073	0,420	0,653
		кушение	7,5	37,9	0,42	0,409	0,153	0,256	0,974	0,364	0,610
Дуилио	MS–S	всходы	3,8	24,6	0,13	0,127	0,053	0,074	0,977	0,408	0,569
		кушение	6,8	39,0	0,23	0,188	0,073	0,115	0,817	0,317	0,500
Среднее		всходы	5,3	27,6	0,22	0,206	0,070	0,135	0,930	0,321	0,609
		кушение	7,0	37,4	0,39	0,365	0,145	0,221	0,923	0,361	0,562

Таблица 3 – Взаимосвязь параметров корневой системы с устойчивостью к корневым гнилям и сохраняемостью растений, г

Показатель		Распространенность болезни	Балл иммунности	Полевая всхожесть	Сохраняемость растений к уборке
Морфометрические параметры	количество корешков	-0,384	-0,445	0,351	0,490
	длина корней	-0,243	-0,252	0,219	0,152
	объем корней	-0,727	-0,737	0,614	0,659
Адсорбирующая поверхность корней	общая	-0,707	-0,692	0,579	0,743
	рабочая	-0,638	-0,625	0,600	0,682
	недеятельная	-0,740	-0,719	0,548	0,765
Удельная поверхность корней	общая	-0,249	-0,237	0,452	0,182
	рабочая	-0,156	-0,170	0,206	0,109
	недеятельная	-0,096	-0,051	0,263	0,148

сте с тем адсорбирующая поверхность её была невысокой, особенно при прорастании (-1,8 % к средней).

При поражении корневой системы нарушается транспорт веществ по растению. Причем, если поражена ксилема корня, растение испытывает дефицит воды и увядает, а при поражении флоэмы затрудняется транспорт продуктов фотосинтеза из листьев в генеративные и запасающие органы, и резко снижается урожайность. Корни при этом недостаточно снабжаются органическим веществом (ассимилятами), что приводит к снижению интенсивности дыхания и, как следствие, падению корневого давления в результате нарушения энергетического обмена. Это отражается не только на падении поглотительной способности корней, но и их ростовых процессах, так как формирование новых органов требует затраты энергии АТФ, которая высвобождается в процессе дыхания. Корни, испытывающие недостаток органических веществ (субстрата для окисления), слабо ветвятся, затрудняется новообразование, снижается скорость транспорта веществ. Недостаточное развитие корневой системы проявляет тормозящую корреляцию на рост вегетативных органов. Так, распространение корневых гнилей сильно коррелировало с полевой всхожестью (-0,843) и впоследствии определяло сохраняемость растений (-0,818) (таблица 3).

Темпы роста корневой системы на начальных этапах онтогенеза существенно различались по образцам при незначительных отличиях по количеству корешков. У позднеспелых образцов нарастание корневой системы происходит медленно, у сформировавшихся среднего размера корней в фазе всходов практически отсутствовал дальнейший рост до фазы кущения, что обуславливает большую их подверженность корневым гнилям в период кущения-стеблевания. Как следствие, сохраняемость растений позднеспелых образцов была невысокой – 75–78 %. У ранне- и средне-спелых образцов, наоборот, отмечался интенсивный прирост именно в период всходы-кущение.

По мере увеличения мощности корневой системы распространенность патогенов снижалась, что в конечном итоге обеспечивало нормальную сохраняемость растений.

Распространенность корневых гнилей имеет обратную корреляционную связь с количеством корешков (-0,384 и -0,445) и практически не связано с длиной корневой системы.

Не выявлено также существенной связи между устойчивостью и размером удельной поверхности корней, которая в большей степени определяется про-

дящей зоной корня, наиболее значима деятельная (рабочая) адсорбирующая поверхность, которую составляют молодые корни и корневые волоски, наиболее интенсивно поглощающие почвенный раствор.

Заключение

Таким образом, использование линейных параметров корней для прогнозирования и отбора генотипов, устойчивых к корневым гнилям, нецелесообразно. В селекции на устойчивость следует отдавать предпочтение показателям, связанным с мощностью мезодермы корня – объемом корневой системы ($r = -0,73$) и размером адсорбирующей поверхности (-0,625...-0,719).

Литература

- Бедловская, И. В. Влияние глубины заделки семян озимой пшеницы на развитие корневых гнилей и длину coleoptily в центральной зоне Краснодарского края / И. В. Бедловская, Н. М. Сидоров, В. В. Костюков // Труды Кубанского ГАУ. – 2015. – № 5 (56). – С. 74–80.
- Болезни и вредители пшеницы / Е. Дувеиллер [и др.] // Руководство для полевого определения (2-е издание). – Анкара, 2014. – 156 с.
- Васильева, Н. В. Причины усиления распространения корневых гнилей всходов яровой пшеницы в Лесостепи Приобья / Н. В. Васильева, В. Е. Синешкоков // Вестник НГАУ. – 2016. – № 4 (41). – С. 13–18.
- Дорофеева, Л. Л. Болезни зерновых культур. Корневые гнили [Электронный ресурс] / Л. Л. Дорофеева, В. А. Шкаликов. Режим доступа: <http://bayercropscience.ru/ru/kornevye-gnili.html>. – Дата доступа: 11.08.2016.
- Дуктова, Н. А. Физиологические основы селекции твердой пшеницы на иммунитет / Н. А. Дуктова. – Горки: БГСХА, 2018. – 218 с.
- Методические указания по регистрационным испытаниям фунгицидов в сельском хозяйстве / Ин-т защиты растений. – Несвиж: Несвижск. укрупн. типогр. им. С. Будного, 2007. – 512 с.
- Моисеев, В. П. Физиология и биохимия растений: методические указания / В. П. Моисеев, Н. П. Решетский. – Изд-е 2-е, доп. и перераб // Белорус. гос. с.-х. акад. – Горки: БГСХА, 2009. – 134 с.
- Моргун, В. В. Пошук нових джерел стійкості пшениці озимої до основних збудників грибних хвороб / В. В. Моргун, Т. В. Топчий // Физиология растений и генетика. – 2016. – Т. 48, № 5. – С. 393–400.
- Основи селекції польових культур на стійкість до шкідливих організмів / В. В. Кириченко [та інш.]; за ред. В. В. Кириченко, В. П. Петренко. – Харків: ІР ім. В. Я. Юр'єва НААН України, 2012. – С. 5–128.
- Способы обработки почвы и комплекс патогенных микроорганизмов в агроценозе озимой пшеницы / Н. Н. Глазунова [и др.] // Земледелие. – 2012. – № 4. – С. 31–33.
- Шрадер, Ш. Почвенные организмы против грибов и микотоксинов / Ш. Шрадер, Ф. Вольфард, Э. Ольденбург // Новое сельское хозяйство. – 2016. – № 5. – С. 50.