

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

УДК 581.1:581.14:581.144
doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-7

Изменение содержания хлорофилла в листьях пшеницы при смене водного режима

Н. С. Таймазова¹, Г. И. Арнаутова², Ф. П. Цахуева³

^{1,2,3}Дагестанский государственный аграрный университет
имени М. М. Джамбулатова, Махачкала, Россия

¹narisat@bk.ru, ²arnautova.47@mail.ru, ³tzahueva.feruza@yandex.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Пигментный состав растений – показатель, определяющий работу фотосинтетического аппарата растений. Количественное содержание фотосинтетических пигментов в течение периода вегетации является динамично меняющимся показателем. Цель исследований состояла в изучении содержания хлорофилла и прочности связи его с белково-липидным комплексом в листьях различных сортов озимой пшеницы в различных условиях влагообеспеченности. *Материалы и методы.* Исследованы сорта озимой мягкой пшеницы, районированных в Республике Дагестан: Гром, Васса, Безостая 1 (контроль). Опыты проводили в двух вариантах: I – выращивание сортов при влажности почвы 80 % ПВ; II – выращивание сортов при влажности почвы 30 % ПВ. *Результаты.* Содержание общего хлорофилла варьировало в условиях недостаточного увлажнения (30 % ПВ) в фазу выхода в трубку от 10,18 (Гром) до 11,44 (Васса) мг/г сухого вещества. Прирост содержания общего хлорофилла в фазы развития в опыте 30 % увлажнения по сравнению с контролем (Безостая 1) составил 3,6 и 4,1 % (Васса). Уровень прочно связанного хлорофилла в листьях сортов в опыте 30 % ПВ составил от 3,78 (Гром) до 10,67 (Васса) мг/г сухого вещества, а в варианте 80 % ПВ, соответственно, от 1,73 (Безостая 1) до 10,35 (Васса) мг/г сухого вещества. Остаточный водный дефицит листьев сортов варьировал в условиях недостаточного увлажнения (30 %) в фазу колошения–цветения от 68,8 % (Гром) до 76,8 % (Васса), а в условиях оптимального увлажнения (80 %) от 69,3 % (Гром) до 75,7 % (Васса). Наиболее устойчивыми к потере влаги были листья у сорта Васса во всех фазах развития растений. Наименее устойчивы листья у сорта Гром. Прирост водоудерживающей способности листьев в опыте недостаточного увлажнения (30 %) по сравнению с контролем (Безостая 1) составил 17,4 % (Васса) в фазу налива зерна. Прирост содержания прочно связанного хлорофилла по сравнению с контролем (Безостая 1) во все фазы показал сорт Васса. Наибольший прирост содержания степени упорядоченной воды в опыте 30 % по сравнению с контролем (Безостая 1) показал сорт Гром в фазу налива зерна (16,1 %), затем сорт Васса (13,8 %). *Выводы.* Сорт Васса

демонстрирует наибольшую устойчивость к недостатку влаги. Листья растений данного сорта, выращенные при 30 % влажности почвы, характеризуются высокой вододерживающей способностью, большим содержанием упорядоченной фракции воды, хорошей способностью противостоять обезвоживанию по сравнению с контролем (Безостая 1) и сортом Гром.

Ключевые слова: озимая пшеница, листья, фазы вегетации, содержание, хлорофилл, влажность почвы, водообмен, липидно-белковый комплекс

Для цитирования: Таймазова Н. С., Арнаутова Г. И., Цахуева Ф. П. Изменение содержания хлорофилла в листьях пшеницы при смене водного режима // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2024. № 2. С. 93–103. doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-7

Changes in chlorophyll content in wheat leaves when changing the water regime

N.S. Taymazova¹, G.I. Arnautova², F.P. Tsakhueva³

^{1,2}Dagestan State Agrarian University named after M.M. Dzhambulatov, Makhachkala, Russia

¹narisat@bk.ru, ²arnautova.47@mail.ru, ³tzahueva.feruza@yandex.ru

Abstract. *Background.* The pigment composition of plants is an indicator that determines the work of the photosynthetic apparatus of plants. The quantitative content of photosynthetic pigments during the growing season is a dynamically changing indicator. The purpose of the research was to study the content of chlorophyll and the strength of its bond with the protein-lipid complex in the leaves of various varieties of winter wheat under various moisture conditions. *Materials and methods.* The varieties of winter soft wheat zoned in the Republic of Dagestan were studied: Grom, Vassa, Bezostaya 1 (control). The experiments were carried out in two variants: I – cultivation of varieties with soil moisture of 80% PV; II – cultivation of varieties with soil moisture of 30% PV. *Results.* The content of total chlorophyll varied under conditions of insufficient moisture (30% PV) in the tube exit phase from 10.18 (Thunder) to 11.44 (Wassa) mg/g of dry matter. The increase in the total chlorophyll content in the developmental phase in the experiment of 30% humidification compared with the control (Non-stop 1) was 3.6% and 4.1% (Vassa). The level of strongly bound chlorophyll in the leaves of varieties in the experiment of 30% PV ranged from 3.78 (Thunder) to 10.67 (Wassa) mg/g of dry matter, and in the 80% PV variant, respectively, from 1,73 (Non-stop 1) to 10.35 (Wassa) mg/g of dry matter. The residual water deficiency of the leaves of the varieties varied under conditions of insufficient moisture (30 %) in the earing-flowering phase from 68.8% (Thunder) to 76.8% (Vassa), and under conditions of optimal moisture (80%) from 69.3% (Thunder) to 75.7% (Vassa). The leaves of the Vassa variety were the most resistant to moisture loss in all phases of plant development. The leaves of the Grom variety are the least stable. The increase in the water retention capacity of leaves in the experience of insufficient moisture (30%) compared with the control (Non-stop 1) was 17.4% (Vassa) in the grain filling phase. The increase in the content of strongly bound chlorophyll compared with the control (Non-stop 1) in all phases was shown by the Vassa variety. The largest increase in the content of the degree of ordered water in the experiment by 30% compared with the control (Non-stop 1) was shown by the Grom variety in the grain filling phase (16.1%), followed by the Vassa variety (13.8%). *Conclusions.* The Vassa variety shows the greatest resistance to lack of moisture. The leaves of plants of this variety, grown at 30% soil moisture, are characterized by a high water retention capacity, a high content of an ordered fraction of water, a good ability to resist dehydration compared with the control (Bezostaya 1) and the Grom variety.

Keywords: winter wheat, leaves, vegetation phases, content, chlorophyll, soil moisture, water exchange, lipid-protein complex

For citation: Taymazova N.S., Arnautova G.I., Tsakhueva F.P. Changes in chlorophyll content in wheat leaves when changing the water regime. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2024;(2):93–103. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-7

Введение

Физиолого-биохимические характеристики ассимилирующих органов, определяющих ростовые и репродуктивные процессы, чувствительны к изменениям окружающей среды и используются для ранней диагностики состояния растений. Содержание хлорофиллов и каротиноидов – главных фотоцентров клетки – является одним из биохимических показателей степени адаптации растений к экологическим условиям [1].

Пигментный состав растений – информативный и широко применяемый показатель, определяющий работу фотосинтетического аппарата растений. Загрязняющие вещества атмосферного воздуха могут снизить количество фотосинтезирующих пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) и изменить структуру мембран хлоропластов, что отрицательно влияет на фотосинтез [2].

Количественное содержание фотосинтетических пигментов в течение периода вегетации является динамично меняющимся показателем. Абсолютное содержание пигментов и их соотношение у любого вида растения – величина непостоянная. Она может значительно варьировать в зависимости от экологических условий, интенсивности и качества света, структурных особенностей листовой пластинки, антропогенных и других факторов [3].

Таким образом, акцентирование изменений в структуре и функциях фотосинтетического аппарата является ключевым фактором при проведении селекционной работы с растениями. Это позволяет повысить их адаптивные возможности и оптимизировать их потенциал для проведения фотосинтеза и производства органических веществ [4].

Пластиды различных видов растений обладают разной степенью гидрофильности коллоидов. Внешние условия, в частности водной режим почвы, могут существенным образом влиять на коллоидную природу самих пластид, подвергая заметным изменениям содержание воды в них. Содержание хлорофилла положительно коррелирует с количеством прочно связанной воды в листьях. Также важно отметить, что сосущие и водоудерживающие силы листа играют ключевую роль в обеспечении баланса воды и питательных веществ в растении. Таким образом, поддержание оптимального уровня хлорофилла в листьях является важным элементом для нормального развития растения [5]. На основании результатов, полученных в опытах с листьями некоторых древесных растений, допускают, что состояние хлорофилла в листе и воды в живой ткани определяется одними и теми же физиологическими параметрами. Зависимость между содержанием зеленого пигмента и водоудерживающей способностью тканей отражает взаимосвязь воды и высокополимерных компонентов протоплазмы, в комплексе представляющих единую упорядоченную структуру [6].

Хлорофилл, являясь одним из наиболее гидрофильных коллоидов, играет большую роль в водообмене растений. В литературе имеются данные, свидетельствующие о том, что более засухоустойчивые сорта озимой пшеницы характеризуются большей стабильностью пигментной системы при повышенной температуре и недостатке влаги в воздухе и почве [7].

Хорошо известно, что водный дефицит влияет на рост растения, а если он достаточно велик, то может привести растение к гибели. В последние годы физиологические ответы растений на засуху и возможные сопутствующие стрессы исследуются особенно активно [8].

Интенсивность обновления хлорофилла зависит от условий существования растений. Так, например, в опытах с пшеницей было показано, что под влиянием почвенной засухи происходит снижение интенсивности включения радиоактивного углерода из $C^{14}O_2$ как в хлорофилл *a*, так и в хлорофилл *b* [9].

После окончания процесса зеленения содержание хлорофилла увеличивается до начала цветения, а затем уменьшается. При этом содержание хлорофилла *a* изменяется сильнее, чем хлорофилла *b*, вследствие чего отношение хлорофиллов *a/b* в ходе онтогенеза пшеницы изменяется, достигая максимума в фазе начала цветения [10].

Молекулы хлорофилла склонны к агрегации. Это проявляется в их способности объединяться в более крупные структуры под влиянием различных факторов, таких как температура, наличие липидов и других молекул. Агрегация молекул хлорофилла может привести к изменению их свойств и функций, влияя на процессы фотосинтеза и обмен веществ в растении [11].

Цель исследования – изучение содержания хлорофилла и прочности связи его с белково-липидным комплексом в листьях различных сортов озимой пшеницы в условиях оптимальной и недостаточной влагообеспеченности; изучение водоудерживающей способности листьев исследуемых объектов в условиях оптимальной и недостаточной влагообеспеченности.

Материалы и методы

Были исследованы три сорта озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum*), районированные в Республике Дагестан: Гром, Васса, Безостая 1 (контроль). Выбор пшеницы в качестве объекта исследований объясняется ее наибольшей значимостью и распространенностью в сельском хозяйстве Республики Дагестан.

Исследования проводились в лабораторно-полевых условиях в период весенне-летней вегетации от фазы выхода в трубку до фазы молочной спелости. На базе опытной станции ВИР Дербентского района, пос. Вавилово был заложен вегетационный опыт в двух вариантах: I вариант – выращивание сортов озимой пшеницы при 80 % влажности почвы от полевой влагоемкости (ПВ); II вариант – выращивание сортов озимой пшеницы при 30 % влажности почвы от полевой влагоемкости (ПВ). Опыты проводились в четырехкратной повторности. Размер делянок составлял 1 м².

Для лабораторных исследований растения срезали ниже второго междоузлия, чтобы предотвратить увядание при транспортировке в лабораторию и ставили в сосуды с водой. Пробу сырых листьев составляли из листовых пластинок 10–15 растений. Брали в определение среднюю часть верхнего, закончившего рост листа без средней жилки.

Для определения содержания хлорофилла в свежих листьях пигмент экстрагировали 96 % этанолом. Оптическую плотность вытяжек определяли спектрофотометрированием на фотоэлектрическом фотометре КФК-3 («ЗОМЗ» г. Сергиев Посад) [12]. Концентрацию общего и прочно связанного хлорофилла рассчитывали по формулам Лихтеналера и Бушман [13].

Состояние водного режима листьев характеризовали общим количеством воды, определяемым путем высушивания образцов до постоянного веса при температуре 105 °С; содержанием свободной воды (перешедшей в раствор), соответствующей количеству оставшейся в клетке воды при применении силы, отнимающей воду в 32 атм. (30 % раствор сахарозы) – по методу Окунцева – Маринчик; водоудерживающей способностью, о которой судили по скорости потери воды образцами за определенный промежуток времени (2 ч) в лабораторных условиях при постоянной температуре 26–27 °С и относительной влажности воздуха 63–64 %. Для определения способности растений выносить обезвоживание использовали эксикаторный метод Генкеля [14].

Статистическую обработку результатов проводили по стандартным биометрическим методикам. Достоверность отличий определяли методом однофакторного дисперсионного анализа в программе MSExcel 2010. Вычисляли величину наименьшей средней разности (HCP_{05}) при уровне значимости $P < 0,05$ [15, 16]. Результаты представлены в виде среднего значения со стандартным отклонением.

Все лабораторные анализы выполнены в лаборатории биотехнологии кафедры ботаники, генетики и селекции Дагестанского государственного аграрного университета имени М. М. Джембулатова.

Результаты и обсуждение

Изменения в пигментной системе растений наблюдались в разные периоды развития растений.

Некоторые исследователи [17–19] отмечали повышение содержания хлорофилла в фазу цветения у однолетних растений. В фазу колошения-цветения возрастание концентрации хлорофилла в листьях не наблюдали. Но было отмечено постепенное снижение содержания зеленого пигмента в листьях озимой пшеницы в течение весенне-летнего периода вегетации [7, 20].

Подобные закономерности в динамике накопления хлорофилла были обнаружены нами в анализе данных вегетационного опыта (табл. 1).

Таблица 1

Содержание общего и прочно связанного хлорофилла в листьях озимой пшеницы в зависимости от условий водоснабжения, в мг/г сухого вещества

Сорта	Влажность почвы (в % от ПВ)	Фазы развития растений					
		Выход в трубку		Колошение-цветение		Молочная спелость	
		Общий	Прочно связанный	Общий	Прочно связанный	Общий	Прочно связанный
<i>M ± m</i>							
Безостая 1 (контроль)	80	10,61 ± 0,33	9,80 ± 0,30	4,15 ± 0,13	3,60 ± 0,11	2,29 ± 0,07	1,73 ± 0,05
	30	11,04 ± 0,35	10,60 ± 0,25	6,45 ± 0,20	5,54 ± 0,17	5,11 ± 0,37	4,98 ± 0,15
Гром	80	8,85 ± 0,27	8,25 ± 0,29	3,74 ± 0,11	3,21 ± 0,10	2,75 ± 0,08	2,19 ± 0,07
	30	10,18 ± 0,31	9,47 ± 0,32	4,72 ± 0,14	4,28 ± 0,13	4,10 ± 0,12	3,78 ± 0,11
Васса	80	10,82 ± 0,34	10,35 ± 0,33	5,15 ± 0,16	4,28 ± 0,13	3,01 ± 0,09	2,50 ± 0,07
	30	11,44 ± 0,36	10,67 ± 0,29	6,51 ± 0,20	5,65 ± 0,17	5,32 ± 0,16	4,99 ± 0,15

Содержание общего хлорофилла в условиях недостаточного увлажнения (30 %) в фазу выхода в трубку составляло у сорта Гром 10,18 мг/г, у сорта Васса –

11,44 мг/г сухого вещества. По мере перехода в фазу налива зерна эти показатели уменьшались 4,10 и 5,32 мг/г соответственно. Превышение содержания общего хлорофилла в опыте 30 % ПВ по сравнению с контролем (сорт Безостая 1) в эти фазы развития составил 3,6 и 4,1 % (сорт Васса). Однако у сорта Гром в эти же фазы содержание общего хлорофилла было ниже по сравнению с контролем на 7,8 и 19,8 %.

Как показывают данные табл. 1, количество прочно связанного хлорофилла в листьях уменьшается с их возрастом. На стадии выхода в трубку уровень прочно связанного хлорофилла в листьях всех сортов был выше, чем на более поздних стадиях развития. В варианте опыта 30 % ПВ содержание связанного хлорофилла составило минимально 3,78 (сорт Гром) и максимально 10,67 (сорт Васса) мг/г сухого вещества, а в варианте 80 % ПВ – 1,73 (сорт Безостая 1) и 10,35 (сорт Васса) мг/г сухого вещества соответственно.

Наименьшее содержание прочно связанного хлорофилла в фазу выхода в трубку (30 % ПВ) по сравнению с оптимальными условиями (80 % ПВ) зафиксировано у сорта Гром (7,8 %). Было обнаружено, что содержание общего хлорофилла уменьшается к концу вегетации растений вместе со снижением степени оводненности листьев. В литературе имеются данные [5, 21–23] выявляющие связь между накоплением хлорофилла и изменением содержания общей воды в тканях листа в процессе старения растительного организма. В наших исследованиях мы также обнаружили, что содержание общего хлорофилла уменьшается к концу вегетации растений на фоне снижения степени оводненности листьев (табл. 2).

Таблица 2

Содержание воды в листьях озимой пшеницы (% от сырого веса листа)

Сорта	Влажность почвы (в % от ПВ)	Фазы развития растений					
		Выход в трубку		Колошение – цветение		Молочная спелость	
		Общая	Свободная	Общая	Свободная	Общая	Свободная
<i>M ± m</i>							
Безостая 1 (контроль)	80	77,8 ± 2,4	57,4 ± 1,7	74,9 ± 2,4	52,3 ± 1,8	73,8 ± 2,2	51,4 ± 1,7
	30	76,5 ± 2,3	57,6 ± 1,7	71,0 ± 2,3	50,4 ± 1,8	71,9 ± 2,4	54,6 ± 1,9
Гром	80	72,6 ± 2,3	56,4 ± 1,8	69,3 ± 2,4	54,8 ± 1,9	67,1 ± 2,4	55,2 ± 1,8
	30	70,7 ± 2,2	58,7 ± 1,9	68,8 ± 2,4	58,3 ± 2,0	65,7 ± 2,0	57,9 ± 2,0
Васса	80	79,5 ± 2,4	63,8 ± 1,8	75,7 ± 2,5	55,4 ± 1,7	75,6 ± 2,5	64,0 ± 2,2
	30	78,5 ± 2,5	69,6 ± 2,0	76,8 ± 2,4	64,4 ± 2,0	74,0 ± 2,4	63,2 ± 2,2

Остаточный водный дефицит листьев сортов озимой пшеницы варьировал у испытываемых сортов в условиях недостаточного увлажнения (30 %) в фазу колошения–цветения от 68,8 % (Гром) до 76,8 % (Васса), а в условиях оптимального увлажнения (80 %) от 69,3 % (Гром) до 75,7 % (Васса).

В процессе усиления засухи в фазе молочной спелости зерна минимальное увеличение водного дефицита в условиях недостаточного увлажнения (30 %) по сравнению с оптимальными условиями (80 %) зафиксировано у сорта Гром (0,5 %).

С возрастом растений в их листьях уменьшается содержание свободной воды. Изменения в количестве свободной воды в растительных тканях тесно связаны с изменениями водоудерживающей способности (табл. 3).

Таблица 3

Водоудерживающая способность листьев сортов озимой пшеницы
(% от сырого веса листа на начало опыта)

Сорта	Влажность почвы (в % от ПВ)	Фазы развития растений		
		Выход в трубку	Колошение – цветение	Налив зерна
<i>M ± m</i>				
Безостая 1 (контроль)	80	19,8 ± 0,59	21,7 ± 0,33	27,3 ± 0,71
	30	13,5 ± 0,21	19,6 ± 0,33	26,2 ± 0,72
Гром	80	19,6 ± 0,72	16,9 ± 0,27	21,6 ± 0,33
	30	5,1 ± 0,15	13,6 ± 0,21	16,1 ± 0,27
Васса	80	23,6 ± 0,71	32,9 ± 0,98	28,8 ± 0,82
	30	11,5 ± 0,18	20,5 ± 0,33	27,0 ± 1,4

Наиболее устойчивыми к потере влаги были листья у сорта Васса во всех фазах развития растений. При 80 % ПВ потери составили: в фазу выхода в трубку – 23,6 %, в фазу колошения–цветения – 32,9 %, в фазу налива зерна – 28,8 %, а при 30 % ПВ – 11,5; 20,5; 27,0 %. Наименее устойчивы к обезвоживанию листья у сорта Гром (при 80 % ПВ – 16,9 %, при 30 % ПВ – 5,1 %).

Максимальная водоудерживающая способность листьев по сравнению с контролем (Безостая 1) была выявлена в опыте недостаточного увлажнения (30 %) у сорта Васса (17,4 %) в фазу налива зерна, а наименьшая – у сорта Гром в фазу выхода в трубку (2,5 %).

Влияние условий влагообеспеченности отчетливо обнаруживается при сопоставлении данных по изменению прочности связи зеленого пигмента в хлорофилл-белково-липидном комплексе листьев с результатами изменений степени упорядочения воды в тканях при выращивании растений на разных условиях влажности. Взаимосвязь между изменением водоудерживающих сил и содержание прочно связанного хлорофилла в листьях показаны в табл. 4 и 5.

Таблица 4

Прочность связи хлорофилла с белками и липидами
в зависимости от условий водоснабжения (% прочно связанного
хлорофилла от общего количества хлорофилла)

Сорта	Влажность почвы в % от ПВ	Фазы развития растений		
		Выход в трубку	Колошение – цветение	Налив зерна
Безостая 1 (контроль)	80	90,7	82,3	82,4
Гром	80	92,2	87,7	84,4
Васса	80	94,5	84,3	86,1
НСР₀₅	–	3,72	11,3	3,78
Безостая 1 (контроль)	30	90,9	86,9	86,5
Гром	30	91,8	91,2	92,4
Васса	30	95,4	83,4	92,5
НСР₀₅	-	3,77	3,75	3,80

Так, у растений, растущих при 30 % ПВ влажности почвы, повышается степень упорядочения воды в тканях, одновременно возрастает и прочность связи хлорофилла с белками и липидами.

По сравнению с контролем (Безостая 1) прирост содержания прочно связанного хлорофилла составил: в фазу выхода в трубку 0,9 % (Гром) и 4,9 % (Васса); в фазу колошения–цветения 3,7 % (Гром) и 7,4 % (Васса); в фазу налива зерна 5,2 % (Гром) и 6,9 % (Васса).

Таблица 5

Изменение степени упорядоченности воды в листьях в зависимости от условий водоснабжения (% свободной воды от общего ее количества)

Сорта	Влажность почвы в % от ПВ	Фазы развития растений		
		Выход в трубку	Колошение – цветение	Налив зерна
Безостая 1 (контроль)	80	73,7	69,8	69,4
Гром	80	77,7	79,1	82,3
Васса	80	80,3	73,2	84,7
НСР ₀₅	–	2,54	3,90	3,75
Безостая 1 (контроль)	30	75,3	70,2	75,9
Гром	30	83,7	84,7	88,1
Васса	30	88,7	85,9	85,4
НСР ₀₅	–	2,33	11,2	3,77

По сравнению с контролем (Безостая 1) наибольшую степень упорядочения воды в опыте 30 % ПВ показал сорт Гром в фазу налива зерна (16,1 %), затем сорт Васса (13,8 %). Контрольный сорт в этих условиях увлажнения демонстрирует низкую способность к повышению прочности связи хлорофилла с липидно-белковым комплексом.

Сорта Васса и Гром проявляют значительную способность к упорядочению воды в условиях обезвоживания.

Заключение

На основании результатов исследований можно сделать следующие выводы. По мере старения растений наблюдается снижение общего содержания зеленых пигментов и прочности их взаимодействия с белками и липидами. Одновременно уменьшается степень оводненности листьев, степень упорядочения воды в тканях и водоудерживающая способность.

Сорт Васса демонстрирует наилучшую устойчивость к недостатку влаги. Листья растений данного сорта, выращенные при 30 % влажности почвы, характеризуются высокой водоудерживающей способностью, высоким содержанием упорядоченной фракции воды, хорошей способностью противостоять обезвоживанию по сравнению с контролем (Безостая 1) и сортом Гром.

Список литературы

1. Чупахина Г. Н., Масленников П. В., Скрыпник Л. Н., Бессережнова М. И. Реакция пигментной и антиоксидантной систем растений на загрязнение окружающей среды выбросами автотранспорта // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 2 (18). С. 171–185. doi: 2311-2077
2. Николаевский В. С. Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск : Наука, 1979. 280 с.

3. Воскресенская О. Л. Влияние ультрафиолетовой радиации и параметров микроклимата на содержание пигментов в листьях березы повислой, произрастающей в условиях города // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. 2014. № 3. С. 39–45. doi: 2412-9518
4. Кумаков В. А. Анализ фотосинтетической деятельности растений и физиологическое обоснование модели сорта // Фотосинтез и продукционный процесс. М. : Наука, 1988. С. 247–251.
5. Гончарова Э. А. Водный статус культурных растений и его диагностика. СПб. : ВИР, 2005. 112 с.
6. Кушниренко М. Д., Медведева Т. Н. Роль зеленых пластид в упорядочении воды в листьях растений различной устойчивости к засухе // Водный режим культурных растений. Кишинев, 1980. С. 38–51.
7. Гриценко В. Б. Озимая пшеница в засушливых условиях юга России // Известия СПб ГАУ. 2015. № 39. С. 17–20. doi: 2078-1318
8. Самофалова Н. Е., Иличкина Н. П., Авраменко М. А. [и др.]. Коммерческие сорта озимой твердой пшеницы и особенности их семеноводства // Зерновое хозяйство России. 2016. № 6. С. 42–47. doi: 2079-8725
9. Тарчевский И. А. Фотосинтез и засуха. Казань, 1964.
10. Новиков В. А., Витковская В. В. Проблемы фотосинтеза. М. : АН СССР, 1949.
11. Годнев Т. Н. Хлорофилл, его строение и функции. Минск, 1963. 155 с.
12. Гавриленко В. Ф., Ладыгин М. Е., Хандобина М. М. Большой практикум по физиологии растений. М. : Высш. шк., 1975. 392 с.
13. Lichtenthaler H. K., Buschmann Chlorophylls and Cara tenoides: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy // Current Protocols in Food Analytical. Wily@Sons, 2001.
14. Генкель П. А. Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения. М. : Изд-во АН СССР, 1956.
15. Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 325 с.
16. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Ленинград : ЛГУ, 1984. 288 с.
17. Алиев Д. А., Азизов И. В., Казбекова Э. Г. Фотосинтетическая способность и развитие хлоропластов в онтогенезе пшеницы. Баку : Элм, 1988. 116 с.
18. Паршина З. С., Паршина Г. Н. Пигменты и фотохимическая активность хлоропластов озимой пшеницы. Алма-Ата : Наука, 1983. 140 с.
19. Моргун В. В., Швартау В. В., Киризий Д. А. Физиологические основы формирования высокой продуктивности зерновых злаков // Физиология и биохимия культурных растений. 2020. Т. 42, № 5. С. 371–392. doi: 0522-9310
20. Федулов Ф. П. Влияние условий агротехники на содержание фотосинтетических пигментов в листьях озимой пшеницы // Технология возделывания основных полевых культур в современном земледелии : сб. науч. тр. КубГАУ. Краснодар. 1999. Вып. 372 (400). С. 40–46.
21. Войновская К. К., Дарканбаева Г. Т., Майчекина Р. М., Кошанова К. Ш. Хлорофилл фотосинтезирующих органов пшеницы в связи с их продуктивностью на юго-востоке Казахстана // Фотосинтез и продуктивность растений. Калининград, 1987. С. 72–80.
22. Тарчевский И. А., Андрианова Ю. Е. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиология растений. 1980. Т. 27, вып. 2. С. 341–348. doi: 0015-3303
23. Щипак Г. В., Недоступов Р. А., Щипак В. Г. Селекция озимой пшеницы на повышение адаптивного потенциала и урожайность // Вавилонский журнал генетики и селекции. 2012. № 16. С. 455–463. doi: 2500-3259

References

1. Chupakhina G.N., Maslennikov P.V., Skrypnik L.N., Besserezhnova M.I. Reaction of pigment and antioxidant systems of plants to environmental pollution by vehicle

- emissions. *Vestnik Tomskogo gosuniversiteta. Biologiya* = Bulletin of Tomsk State University. Biology. 2012;(2):171–185. (In Russ.). doi: 2311-2077
2. Nikolaevskiy V.S. *Biologicheskie osnovy gazoustoychivosti rasteniy* = Biological bases of gas resistance of plants. Novosibirsk: Nauka, 1979:280. (In Russ.)
 3. Voskresenskaya O.L. The influence of ultraviolet radiation and microclimate parameters on the pigment content in the leaves of silver birch growing in urban conditions. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologiya. Nauki o zemle* = Bulletin of Udmurt University. Biology. Sciences on the Earth. 2014;(3):39–45. (In Russ.). doi: 2412-9518
 4. Kumakov V.A. Analysis of photosynthetic activity of plants and physiological justification of the variety model. *Fotosintez i produktsionnyy protsess* = Photosynthesis and the production process. Moscow: Nauka, 1988:247–251. (In Russ.)
 5. Goncharova E.A. *Vodnyy status kul'turnykh rasteniy i ego diagnostika* = Water status of cultivated plants and its diagnostics. Saint Petersburg: VIR, 2005:112. (In Russ.)
 6. Kushnirenko M.D., Medvedeva T.N. The role of green plastids in water regulation in leaves of plants with different drought tolerance. *Vodnyy rezhim kul'turnykh rasteniy* = Water regime of cultivated plants. Kishinev, 1980:38–51. (In Russ.)
 7. Gritsenko V.B. Winter wheat in arid conditions of southern Russia. *Izvestiya SPb GAU* = Proceedings of Saint-Petersburg SAU. 2015;(39):17–20. (In Russ.). doi: 2078-1318
 8. Samofalova N.E., Ilichkina N.P., Avramenko M.A. et al. Commercial varieties of winter hard wheat and their seed production features. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* = Grain farming in Russia. 2016;(6):42–47. (In Russ.). doi: 2079-8725
 9. Tarchevskiy I.A. *Fotosintez i zasukha* = . Kazan, 1964. (In Russ.)
 10. Novikov V.A., Vitkovskaya V.V. *Problemy fotosinteza* = Issues of photosynthesis. Moscow: AN SSSR, 1949. (In Russ.)
 11. Godnev T.N. *Khlorofill, ego stroenie i funktsii* = Chlorophyll, its structure and functions. Minsk, 1963:155. (In Russ.)
 12. Gavrilenko V.F., Ladygin M.E., Khandobina M.M. *Bol'shoy praktikum po fiziologii rasteniy* = Large practical course on plant physiology. Moscow: Vyssh. shk., 1975:392. (In Russ.)
 13. Lichtenthaler H.K., Buschmann Chlorophylls and Cara tenoides: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical. Wiley@Sons*, 2001.
 14. Genkel' P.A. *Diagnostika zasukhoustoychivosti kul'turnykh rasteniy i sposoby ee povysheniya* = Diagnostics of drought resistance of cultivated plants and methods of its improvement. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1956. (In Russ.)
 15. Lakin G.F. *Biometriya* = Biometrics. Moscow: Vyssh. shk., 1990:325. (In Russ.)
 16. Shmidt V.M. *Matematicheskie metody v botanike* = Mathematical methods in botany. Leningrad: LGU, 1984:288. (In Russ.)
 17. Aliev D.A., Azizov I.V., Kazbekova E.G. *Fotosinteticheskaya sposobnost' i razvitiye khloroplastov v ontogeneze pshenitsy* = Photosynthetic capacity and development of chloroplasts in wheat ontogenesis. Baku: Elm, 1988:116. (In Russ.)
 18. Parshina Z.S., Parshina G.N. *Pigmenty i fotokhimicheskaya aktivnost' khloroplastov ozimoy pshenitsy* = Pigments and photochemical activity of winter wheat chloroplasts. Alma-Ata: Nauka, 1983:140. (In Russ.)
 19. Morgun V.V., Shvartau V.V., Kiriziy D.A. Physiological bases for the formation of high productivity of cereal grains. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rasteniy* = Physiology and biochemistry of cultivated plants. 2020;42(5):371–392. (In Russ.). doi: 0522-9310
 20. Fedulov F.P. The influence of agricultural conditions on the content of photosynthetic pigments in winter wheat leaves. *Tekhnologiya vozdeliyvaniya osnovnykh polevykh kul'tur v sovremennom zemledelii: sb. nauch. tr. KubGAU* = Technology of cultivation of the main field crops in modern agriculture: proceedings of Kuban SAU. Krasnodar, 1999;372(400):40–46. (In Russ.)

21. Voynovskaya K.K., Darkanbaeva G.T., Maychekina R.M., Koshanova K.Sh. Chlorophyll of photosynthetic organs of wheat in relation to their productivity in the South-East of Kazakhstan. *Fotosintez i produktivnost' rasteniy* = Photosynthesis and plant productivity. Kaliningrad, 1987:72–80. (In Russ.)
22. Tarchevskiy I.A., Andrianova Yu.E. Pigment content as an indicator of the development power of the photosynthetic apparatus in wheat. *Fiziologiya rasteniy* = Plant Physiology. 1980;27(2):341–348. (In Russ.). doi: 0015-3303
23. Shchipak G.V., Nedostupov R.A., Shchipak V.G. Breeding of winter wheat to increase adaptive potential and productivity. *Vavilonskiy zhurnal genetiki i selektsii* = Babylonian journal of genetics and breeding. 2012;(16):455–463. (In Russ.). doi: 2500-3259

Информация об авторах / Information about the authors

Нарисат Салавовна Таймазова

кандидат сельскохозяйственных наук,
доцент, доцент кафедры ботаники,
генетики и селекции,
Дагестанский государственный
аграрный университет
имени М. М. Джамбулатова
(Россия, Республика Дагестан,
г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 180)
E-mail: narisat@bk.ru

Narisat S. Taymazova

Candidate of agricultural sciences,
associate professor, associate professor
of the sub-department of botany,
genetics and breeding,
Dagestan State Agrarian University
named after M.M. Dzhambulatov
(180 M. Gadzhiyeva street, Makhachkala,
Republic of Dagestan, Russia)

Галина Ивановна Арнаутова

кандидат биологических наук, доцент,
доцент кафедры ботаники, генетики
и селекции,
Дагестанский государственный
аграрный университет
имени М. М. Джамбулатова
(Россия, Республика Дагестан,
г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 180)
E-mail: arnautova.47@mail.ru

Galina I. Arnautova

Candidate of biological sciences,
associate professor, associate professor
of the sub-department of botany,
genetics and breeding,
Dagestan State Agrarian University
named after M.M. Dzhambulatov
(180 M. Gadzhiyeva street, Makhachkala,
Republic of Dagestan, Russia)

Феруза Пиралиевна Цахуева

кандидат биологических наук, доцент,
доцент кафедры ботаники, генетики
и селекции,
Дагестанский государственный
аграрный университет
имени М. М. Джамбулатова
(Россия, Республика Дагестан,
г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 180)
E-mail: tzahueva.feruza@yandex.ru

Feruza P. Tsakhueva

Candidate of biological sciences,
associate professor, associate professor
of the sub-department of botany,
genetics and breeding,
Dagestan State Agrarian University
named after M.M. Dzhambulatov
(180 M. Gadzhiyeva street, Makhachkala,
Republic of Dagestan, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов /

The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 28.03.2024

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 13.05.2024

Принята к публикации / Accepted 29.06.2024