

УДК 633.853.52:632.35

DOI: 10.25230/2412–608X–2021–1–185–73–89

Первичная причина развития семядольного бактериоза у сои и других зернобобовых культур

С.В. Зеленцов,

зав. отд., д-р с.-х. наук, чл.-кор. РАН

Г.М. Саенко,

стар. науч. сотр., канд. биол. наук

Е.В. Мошненко,

вед. науч. сотр., канд. биол. наук

Е.Н. Будников,

стар. науч. сотрудник

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК

Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17

E-mail: soya@vniimk.ru

Для цитирования: Зеленцов С.В., Саенко Г.М., Мошненко Е.В., Будников Е.Н. Первичная причина развития семядольного бактериоза у сои и других зернобобовых культур // Масличные культуры. – 2021. – Вып. 1 (185). – С. 73–89.

Ключевые слова: соя, фасоль обыкновенная, нут, люпин белый, люпин узколистный, вторичное увлажнение зрелых семян, некрозы семядолей, семядольный бактериоз.

Одной из значимых причин снижения посевных качеств семян у зернобобовых культур во всём мире является семядольный бактериоз в виде некротических распадающихся пятен на внешней или внутренней стороне семядолей. Выдвинута гипотеза о наличии общей первичной небактериальной причины развития некрозов на семядолях, независимо от вида, сорта и зоны выращивания. Исследования проводили в 2016–2020 гг. в ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК на семенах сои, фасоли обыкновенной, нута, люпина белого и люпина узколистного. На незрелых семенах здоровых растений сои в фазах полного налива и начала физиологического созревания семядольный бактериоз никогда не наблюдается. Вторичное (дождевое) увлажнение зрелых семян приводит к развитию семя-

дольного некроза и снижению их всхожести у сои, фасоли обыкновенной, нута, люпина белого и люпина узколистного. Физиологической причиной формирования семядольных некрозов при вторичном увлажнении зрелых семян является отмирание тканей семядолей, увлажнённых до стадии начала синтеза нуклеиновых кислот и не способных возвратиться к стадии покоя при повторном подсушивании. Симптомы развития некрозов семядолей после вторичного увлажнения зрелых семян и семядольного бактериоза у всех зернобобовых культур практически идентичны. Общей первичной причиной образования некротических пятен на поверхности семядолей, идентифицирующихся как семядольные бактериозы, независимо от вида зернобобовых культур, сорта и эколого-географической зоны выращивания, является вторичное (дождевое) увлажнение семян ещё не убранных в поле созревших растений. Выделение бактериальных возбудителей различных видов и семейств в некротических участках семядолей может быть объяснено вторичным инфицированием уже отмерших тканей. Поэтому видовой состав бактериальной микрофлоры в каждом конкретном случае будет определяться её наличием в окружающей среде.

UDC 633.853.52:632.35

The primary cause for the development of bacterial blight of seeds in soybean and other leguminous crops.

S.V. Zelentsov, head of the department, doctor of agriculture, corr. member of RAS

G.M. Saenko, senior researcher, PhD in biology

E.V. Moshnenko, leading researcher, PhD in biology

E.N. Budnikov, senior researcher

V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops

17 Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia

E-mail: soya@vniimk.ru

Key words: soybean, common bean, chickpea, white lupine, narrow-leaved lupine, secondary moistening of mature seeds, cotyledon necrosis, bacterial blight of seeds.

One of the significant reasons for the decrease in the sowing quality of seeds in leguminous crops all over the world is bacterial blight of seeds in the form of necrotic decaying spots on the outer or inner side of the cotyledons. A hypothesis was put forward about the presence of a common primary non-

bacterial cause of the development of necrosis on cotyledons, regardless of the species, variety and growing zone. The studies were carried out in 2016–2020 in V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops, Krasnodar, on seeds of soybeans, common bean, chickpea, white and narrow-leaved lupines. On immature seeds of healthy soybean plants in the phases of full filling and the beginning of physiological maturation, bacterial blight of seeds are never observed. Secondary (rain) moistening of mature seeds leads to the development of cotyledon necrosis and a decrease in their germination in soybeans, common beans, chickpeas, white lupine and narrow-leaved lupine. The physiological reason for the formation of cotyledon necrosis during the secondary moistening of mature seeds is the death of the tissues of the cotyledons, moistened before the stage of nucleic acid synthesis, and unable to return to the dormant stage upon repeated drying. Symptoms of the development of cotyledon necrosis after secondary moistening of mature seeds, and bacterial blight of seeds, are practically identical in all leguminous crops. The common primary cause of the formation of necrotic spots on the surface of the cotyledons, identified as bacterial blight of seeds, regardless of the species of legumes, variety and ecological-geographical zone of cultivation, is the secondary (rain) moisture of seeds that have not yet been harvested in the field of mature plants. Isolation of bacterial pathogens of various species and families in necrotic areas of the cotyledons can be explained by secondary infection of already dead tissues. Therefore, the species composition of bacterial microflora in each case will be determined by its presence in the environment.

Введение. Главной зернобобовой культурой мира является соя. По данным ФАО, по состоянию на 2019 г. соя возделывалась в 97 странах на всех континентах, кроме Антарктиды, и занимала площадь более 120,5 млн га. Это составляет 57,5 % от всей посевной площади зернобобовых культур в мире. Валовые сборы сои в 2019 г. составили 333,7 млн т, или более 79 % от всех валовых сборов зернобобовых в мире. На втором месте по посевным площадям находится фасоль, точнее несколько основных, используемых в пищу видов фасоли, выращиваемых в 96 странах на всех континентах. В целом, по состоянию на 2019 г. общая по-

севная площадь всех видов фасоли в мире составляла более 33 млн га, или 15,8 % от всей посевной площади зернобобовых, с которой было получено около 28,9 млн т зерна. На третьем месте в мире по валу (14,6 млн т) и на четвертом по площадям (13,7 млн га, или 6,5 % от общей посевной площади зернобобовых) находится нут. В совокупности общая посевная площадь всех зернобобовых культур в мире в 2019 г. составила более 209,5 млн га [1]. Общая ежегодная потребность в семенном материале, даже при минимальной норме высева семян 50 кг/га, составляет не менее 10,5 млн т.

С целью обеспечения минимально необходимой густоты стояния и равномерности распределения растений в посевах, национальные стандарты на посевные качества семян зернобобовых культур практически во всех развитых странах предусматривают определённые пороги всхожести, ниже которых семенной материал не допускается к посеву.

В частности, российский ГОСТ Р 52325-2005 «Семена сельскохозяйственных растений. Сортовые и посевные качества» определяет минимальную всхожесть семян бобовых культур: сои, люпина белого, люпина узколистного и арахиса на уровне не менее 80 %; нута и бобов кормовых – не менее 85 %; фасоли обыкновенной, гороха посевного, чечевицы пищевой и чины посевной – не менее 87 % [2].

В федеральном семенном стандарте США (U.S. Federal Seed Act) минимальная всхожесть семян зернобобовых культур должна быть не менее: у сои и вигны – 75 %; у разных видов фасоли – 70–75 %; у гороха – 80 % [3]. Индийские стандарты посевных качеств семян нута предусматривают их всхожесть на уровне не менее 85 % [4].

Фактически, во всех национальных нормативных документах стран-произво-

дителей зернобобовых культур фиксируется, что часть семян, в зависимости от культуры, не прорастает, или имеет повреждения семядолей и проростков, препятствующие нормальному росту и развитию растений. Поэтому практически вся мировая посевная площадь сои и других зернобобовых засеивается семенами со всхожестью менее 100 %.

Причин снижения посевных качеств семян зернобобовых культур много. Среди них: неблагоприятные абиотические и биотические факторы в период формирования, налива и созревания семян (вызванная засухой щуплость, морозобойность, градобойность, повреждения насекомыми и т.п.); механические повреждения семян при комбайновой уборке, транспортировке и подработке, а также грибные, бактериальные и вирусные болезни.

Одной из значимых фитопатогенных причин снижения посевных качеств семян у зернобобовых культур является семядольный бактериоз [5]. Бактериозные поражения семян представляют собой различных размеров и конфигурации вдавленные пятна или язвы на внешней и/или внутренней поверхности семядолей. Окраска пятен от серой и светло-жёлтой до бурой и чёрной. Нередко бактериозные пятна и язвы отмечаются на гипокотиле проростков. Бактериальная инфекция семян способна переходить на вегетирующие растения и поражать стебли, листья и бобы с семенами следующего поколения [5; 6; 7; 8].

В методике Международной ассоциации тестирования семян (International Seed Testing Association. ISTA) на примере проростков сои выделяются типичные для всех соеяющих стран признаки разной степени некрозов семядолей бактериозного типа [9] (рис. 1).



Рисунок 1 – Некрозы семядолей сои, фиксируемые по методике Международной ассоциации тестирования семян (ISTA), Switzerland, цит. по: [9]

Бактериоз зернобобовых культур известен практически во всех странах и регионах, где выращиваются эти культуры. Многочисленными исследованиями установлен основной перечень видов бактерий, выделяющихся из поражённых частей растений, включая бобы и семена.

Так, у сои основными возбудителями бактериоза являются: *Pseudomonas savastanoi* pv. *glycinea* (Coerper) Young et al.; *Xanthomonas axonopodis* pv. *glycines* (Nacano) Vauterin et al.; *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* (Wolf & Ferster) Young et al.; *Curtobacterium flaccumfaciens* pv. *flaccumfaciens* (Hedges) Collins & Jones; *Ralstonia solanacearum* (E.F. Smith) Yabuuchi et al.; *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) Cohn. [10; 11].

У видов фасоли основные возбудители бактериоза – *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* van Hall; *Curtobacterium flaccumfaciens* pv. *flaccumfaciens* (Hedges) Collins & Jones; *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolina* (Burkholder) Young; *Pseudomo-*

nas syringae pv. *tabaci* (Wolf & Ferster) Young et al.; *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* (Smith) Dye; *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* [12; 13].

У нута – *Pseudomonas campestris* pv. *cassiae* (Kulkarni et al.) Dye; *Xanthomonas campestris* pv. *cassiae* (Kulkarni et al.) Dye; *Pseudomonas radiciperda*; *Pseudomonas andropogonis* (Smith) Stapp; *Erwinia rhapontici* (Millard) Burkholder [14].

У видов люпина – *Corynebacterium flaccumfaciens*; *Erwinia carotovora* (Jones) Holland; *Erwinia phytophthora* (Appel) Bergy et al.; *Pseudomonas lupine* Beltjukowa et Koroljova, *Pseudomonas xanthochlora* (Schuster); *Pseudomonas solanacearum* (E.F. Sm.) Bergey [15].

Однако при изучении и описании видового состава возбудителей бактериоза зернобобовых основное внимание, как правило, уделялось бактериальному поражению вегетативных частей растений – побегов и листьев, реже створок бобов. Чаще всего авторы подобных исследований без особой детализации отмечали, что патогенные бактерии с поражённых частей растений так или иначе могут попадать на поверхность семян, становясь причиной развития семядольного бактериоза. При этом механизмы и пути проникновения патогенных бактерий с поражённых листьев и стеблей под оболочку семян и их развитие в инфицированных тканях семядолей, остаются мало изученными. Также опубликовано некоторое количество отечественных и зарубежных работ, отмечавших инфицирование семян зернобобовых через прямые контакты с поражёнными бактериозом створками бобов [16; 12; 17; 18].

В целом анализ доступных публикаций, посвящённых бактериозам зернобобовых культур, показывает, что независимо от ботанического вида бобовых, симптомы бактериозов на семенах во многом подобны и преимущественно выражаются в формировании некротических распадающихся пятен или язв на внешней или внутренней поверхности

семядолей, нередко затрагивающих осевые органы зародышей.

Особенностью бактериоза зернобобовых является неспециализированность возбудителей. Из поражённых, со схожей симптоматикой, тканей растений выделяются различные патогенные виды бактерий, в том числе относящиеся к разным семействам: Pseudomonadaceae Winslow et al.; Microbacteriaceae Park et al.; Enterobacteriaceae Rahn; Bacillaceae Garrity et al.; Corynebacteriaceae Lehmann & Neumann.

Все вышеперечисленные особенности позволяют предположить наличие некоей общей первичной причины образования некротических пятен и язв на поверхности семядолей, независимо от вида, сорта и эколого-географической зоны выращивания и конкретных возбудителей бактериоза.

При изучении жизнеспособности семян сои в онтогенезе S.C. Deloushe (1990) было отмечено, что снижение всхожести происходит после достижения стадии физиологической спелости [19]. При отсутствии влияния таких биотических факторов, как первичные повреждения болезнями и вредителями, в качестве наиболее вероятной причины такого явления называлась высокая гигроскопичность зрелых сухих семян, способных адсорбировать влагу из влажной атмосферы или при дождевом увлажнении [20; 21; 22; 23].

Прямым следствием вторичного увлажнения созревших семян сои и других зернобобовых культур является активация ферментов прорастания в увлажнённых тканях, аналогичная биохимическим процессам, развивающимся в высеянных во влажную почву семенах [24; 25; 20; 21; 26; 27]. В увлажнённых тканях семян (семядоли, осевые органы зародышей) с различной интенсивностью в зависимости от степени увлажнения иницируются процессы начала синтеза нуклеиновых кислот и подготовки к первому делению клеток [28; 25; 26]. Достигнув этой стадии, увлажнённые участки семян при последую-

щем снижении влажности не возвращаются в состояние покоя, а отмирают аналогично высушенным тканям вегетирующих растений [28; 29; 25; 20].

Таким образом, вторичное дождевое и росяное увлажнение созревших семян сои и других зернобобовых может быть первичной причиной отмирания и распада участков тканей семядолей, достигших стадии начала синтеза нуклеиновых кислот. Сформулированная с учётом вышеперечисленных особенностей гипотеза образования некротических участков на вторично увлажнённых семядолях созревших семян сои и других зернобобовых культур, как первопричина семядольных бактериозов, и стала целью настоящих исследований.

Материалы и методы. Исследования проводили в 2016–2020 гг. на экспериментальной базе ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, г. Краснодар. Объектами исследования служили семена сортов сои Лира, Славия и Вилана; семена сорта фасоли обыкновенной Московская белая; семена сорта нута Приво 1; семена сорта люпина белого Дега; семена сорта люпина узколистного Смена. Люпин белый и люпин узколистный были введены в эксперимент, как зернобобовые культуры, содержащие в семенах алкалоиды, обладающие неспецифическими бактерицидными свойствами, с целью оценки их влияния на развитие семядольных некрозов с бактериозной симптоматикой [30; 31].

Оценку динамики развития семядольного бактериоза на семенах проводили на растениях сортов сои Лира, Славия и Вилана. Для этого на участках размножения сортов в фазе полного налива семян выбирали и отмечали выровненные участки без видимых признаков бактериоза на листьях, стеблях и бобах. На этих участках рендомизировано отбирали по 25 растений каждого сорта, с которых вручную

убирали все бобы. Зелёные и жёлтые влажные бобы, убранные в фазы налива и физиологического созревания, подсушивали при комнатной температуре. После завершения уборки созревших и перестоявших растений, бобы всех вариантов помещали на хранение в течение 2 месяцев, затем вскрывали и извлекали семена. Семена всех вариантов одновременно помещали на влажную фильтровальную бумагу и выдерживали в течение 3-х суток до стадии начала роста первичного корешка. Затем с семян удаляли семенные оболочки и учитывали наличие некротических пятен на семядолях.

Изучение влияния вторичного увлажнения зрелых семян сои (сорт Вилана), фасоли обыкновенной, нута, люпина белого и люпина узколистного на развитие семядольных некрозов проводили путём искусственного локального и сплошного увлажнения, а также различной продолжительностью сплошного увлажнения. С целью имитации кратковременных и продолжительных осадков с проникновением воды сквозь створки бобов семена изучаемых зернобобовых культур в количестве 250 шт. каждого варианта в 3-кратной повторности помещали в воду на 10 мин, 1 и 4 ч. Из всего объёма семян по каждому варианту увлажнения 200 семян оставляли для дальнейших исследований, а 50 семян использовали для определения достигнутой общей влажности весовым методом.

В качестве дополнительного варианта вторичного увлажнения было применено локальное (капельное) нанесение воды на боковые поверхности семян всех изучаемых культур в объёме 30–40 мкл на каждое семя. По каждому варианту брали по 50 семян в 3-х повторностях.

В рамках каждого варианта дополнительно замачивали по 10 семян с целью визуальной фиксации динамики изменения площади увлажнённых тканей на поперечном сечении семян.

Все образцы семян после разных режимов вторичного увлажнения подсушивали при комнатной температуре и оставляли на хранение. Затем с интервалом через каждые 10 суток в течение 40 суток отбирали по 50 семян по каждому варианту и в течение 5 суток проращивали в растильнях на фильтровальной бумаге. После завершения проращивания определяли лабораторную всхожесть каждого образца семян, а также подсчитывали количество семян с семядольными некрозами.

Полевую оценку эффективности химической защиты семян сои от семядольных некрозов проводили с использованием бактерицидного протравителя на основе д.в. тирам. Для протравливания и посева использовали семена сорта Вилана из забракованной по посевным качествам партии с низкой (< 50 %) лабораторной всхожестью. Дозировка бактерицида рекомендуемая производителем, из расчёта 10 мл на 1 кг семян (10 л/т). Площадь делянок – 14 м², размещение делянок рендомизированное, повторность 6-кратная. Контроль – необработанные семена этого же сорта. На каждой делянке сеялкой высевали по 650 семян из расчёта нормы посева 400 тыс. семян/га. В фазе примордиальных листьев на всех делянках подсчитывали полевую всхожесть семян и учитывали количество растений с некрозами на семядолях.

Результаты и обсуждение. Многолетние полевые наблюдения за формированием и наливом семян сои показывают, что на незрелых семенах здоровых растений в фазах полного налива и начала физиологического созревания некротические участки, которые можно квалифицировать как семядольный бактериоз, визуально практически никогда не фиксируются. Только в отдельных случаях

отмечаются повреждения незрелых семян насекомыми-вредителями. Хотя, по формальным признакам, влажные ткани семян должны обеспечивать оптимальные условия для развития бактериальной инфекции. В отечественной и зарубежной научной литературе также отсутствуют сведения о фактах обнаружения семядольного бактериоза на незрелых влажных семенах сои и других зернобобовых культур на вегетативных частях визуально здоровых растений. Однако на созревших семенах таких же здоровых растений, особенно перестоявших в поле в течение определённого периода и подвергавшихся периодическому воздействию осадков, семядольный бактериоз уже наблюдается.

Для подтверждения и систематизации наших предыдущих наблюдений в 2016–2017 гг. на трёх сортах сои Лира, Славия и Вилана был проведён модельный эксперимент по оценке частоты встречаемости семядольных некрозов на семенах сои в различные фазы онтогенеза и влияния сроков уборки на развитие этого признака (табл. 1).

Таблица 1

Влияние фаз развития и сроков уборки на естественное формирование семядольных некрозов у семян сои

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2016–2017 гг.

Сорт	Год	Наличие некрозов на семядолях при уборке семян в различные сроки, %			
		незрелые зелёные семена в фазе полного налива при влажности 53–56 %	жёлтые семена в фазе физиологической зрелости при влажности 35–40 %	семена в фазе полного созревания при влажности 13–15 %	семена после перестоя на корню в течение 30 сут при влажности 7–11 %
Лира	2016	0	0	0	7
Славия		0	0	2	15
Вилана		0	0	0	9
Лира	2017	0	0	4	16
Славия		0	0	2	12
Вилана		0	0	1	6

Анализ данных таблицы 1 показывает полное отсутствие у всех изучаемых сортов сои каких-либо некротических пятен

на семядолях, как незрелых зелёных семян в фазе полного налива, так и уже приобретших типичную жёлтую окраску физиологически спелых семян, но ещё сохраняющих повышенную влажность тканей. У образцов, убранных непосредственно после полного созревания при влажности 13–15 %, уже обнаруживали единичные семена с небольшими некротическими пятнами на наружных поверхностях семядолей. В образцах семян всех трёх сортов, оставленных на месяц в поле после созревания, был выявлен типичный семядольный бактериоз с частотой встречаемости от 6 до 16 %. В рамках гипотезы негативного влияния вторичного увлажнения на ткани созревших семян развитие на них семядольных некрозов можно объяснить выпадавшими осадками в период между наступлением полной спелости и уборкой.

С целью дальнейшей проверки гипотезы отмирания и распада участков тканей семядолей вследствие вторичного дождевого и росяного увлажнения сухих созревших семян сои и других зернобобовых в 2019–2020 гг. был проведён эксперимент по моделированию разных типов их вторичного увлажнения при различной интенсивности и продолжительности осадков в период после созревания семян.

Помещение семян в воду на 10 мин, имитирующее кратковременные осадки или обильные росы с проникновением воды сквозь створки бобов, вполне закономерно вызвало увеличение общей влажности семян сои в среднем на 101 % относительно исходной влажности контрольных сухих семян; фасоли – на 12 %; нута – на 134 %; люпина белого – на 25 %; люпина узколистного – на 51 % относительно исходной влажности (табл. 2).

Замачивание семян этих видов в воде на 1 час привело к возрастанию их общей влажности относительно сухих семян на 7,9; 1,1; 10,3; 1,7 и 4,2 % соответственно. При замачивании семян в течение 4 ч, имитирующем продолжительные осадки

в течение суток и более, общая влажность семян сои возросла до 45,8 % (или на 487 % относительно влажности контрольных сухих семян); фасоли – до 31,8 % (или на 242 % относительно влажности сухих семян); нута – до 42,9 % (или на 457 % относительно контроля); люпина белого – до 33,5 % (или на 386 % относительно контроля), и люпина узколистного – до 34,1 % (или на 316 % относительно влажности сухих семян).

Таблица 2

Динамика увеличения влажности семян зернобобовых культур при разных режимах вторичного увлажнения

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2019–2020 гг.

Культура	Общая влажность семян, %			
	контроль (сухие семена)	при замачивании в воде в течение		
		10 мин	1 ч	4 ч
Соя	7,8	15,7	30,9	45,8
Фасоль обыкновенная	9,3	10,4	19,6	31,8
Нут	7,7	18,0	29,5	42,9
Люпин белый	6,9	8,6	18,2	33,5
Люпин узколистный	8,2	12,4	24,3	34,1

Помимо сплошного увлажнения семян, в качестве дополнительного варианта было применено локальное (капельное) увлажнение боковых поверхностей семян водой в объёме 30–40 мкл на каждое семя. Этот вариант увлажнения моделировал локальное проникновение воды сквозь микроповреждения створок бобов и, соответственно, локальное увлажнение отдельного участка внешней поверхности семян (рис. 2).

Визуальный анализ состояния локально увлажнённых участков семенных оболочек показал определённые видовые различия между образцами. Так, при локальном увлажнении семян сои, как правило, оболочка приподнималась и волнообразно деформировалась над поверхностью семядолей. Капли воды, в зависимости от состояния и целостности оболочек, полностью впитывались тканями семядолей в течение 20–40 мин.



Соя



Фасоль обыкновенная



Нут



Люпин узколистый



Люпин белый



Фрагмент выборки семян при локальном капельном увлажнении (на примере люпина белого)

Рисунок 2 – Моделирование вторичного локального увлажнения созревших семян зернобобовых культур методом нанесения капель воды на их поверхность (ориг.)

В связи с наличием у фасоли и обоих видов люпина более плотных и толстых семенных оболочек, впитывание воды сквозь них было более медленным. Только после 2–3 ч на поверхности оболочек локально увлажнённых семян этих видов появлялись волнистые деформации, подобные соевым. Семенные оболочки семян нута самые тонкие и быстро смачиваемые. Капли воды впитывались сквозь оболочку семян нута быстрее, чем у остальных зернобобовых видов. Уже через 10–15 мин после локального нанесения воды на оболочки, они приобретали эластичность, однако почти не деформировались.

Локально увлажнённые ткани семядолей на поперечных срезах семян отчётливо выделялись на фоне сухих тканей в

виде более тёмных участков, локализованных непосредственно под оболочками, на которые наносились капли воды (рис. 3).



Соя



Фасоль обыкновенная



Нут



Люпин белый

Рисунок 3 – Локальное набухание тканей семядолей (тёмные участки) при капельном увлажнении сухих семян (ориг.)

На поперечных срезах семян, замоченных в воде в течение 1 часа, тёмные зоны более влажных тканей семядолей, были намного больше и наблюдались по всей внешней поверхности семян (рис. 4).



Соя



Фасоль обыкновенная



Нут



Люпин белый

Рисунок 4 – Сплошное увлажнение периферических тканей семядолей (тёмные участки) при замачивании семян в течение 1 часа (ориг.)

Во всех случаях начинали отслаиваться от семядолей приобрётшие эластичность увлажнённые и увеличенные в объёме семенные оболочки. На поперечном срезе семени сои было заметно увеличение диаметров увлажнённых первичных корешков. На поперечном срезе семени нута потемнение увлажнённых тканей отмечалось не только на внешней, но и на внутренней поверхности.

Самый большой объём увлажнённых тканей семядолей закономерно наблюдался на поперечных срезах семян сои, фасоли, нута и люпина белого после 4-часового замачивания (рис. 5).



Рисунок 5 – Сплошное увлажнение периферических тканей семядолей (тёмные участки) при замачивании семян в течение 4 часов (ориг.)

Как следует из внешнего вида поперечных срезов семян на рисунке 5, такой период замачивания вызвал увлажнение более половины объёма тканей семядолей. На срезах семян сои и фасоли были видны влажные потемневшие ткани внутренних поверхностей семядолей, сопровождающиеся их отслаиванием друг от друга и частичной дугообразной деформацией (у фасоли). Заметной деформации и объёмному растяжению также оказа-

лись подвергнуты семенные оболочки. Между оболочкой и семядолями присутствовала вода. На рисунке 5 это особенно хорошо заметно на поперечном срезе семени люпина белого.

Исходя из анализа более ранних публикаций [28; 29; 25; 20; 26] и на основе исследуемой в настоящей работе гипотезы, подсушивание увлажнённых семян должно повлечь за собой последовательное отмирание и распад участков семядолей, увлажнённых до стадии начала синтеза нуклеиновых кислот. В этом случае всхожесть семян с большой площадью некрозов, особенно затрагивающих осевые органы зародышей – корешки и почечки, должна снижаться. Анализ динамики всхожести семян после вторичного замачивания такое заключение, в целом, подтверждает (табл. 3).

Таблица 3

Динамика всхожести подсушенных семян зернобобовых культур после разных режимов вторичного увлажнения

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2019–2020 гг.

Культура	Срок оценки после вторичного увлажнения, сут	Всхожесть семян после вторичного увлажнения, %				
		контроль (сухие семена)	при локальном увлажнении (капля)	при сплошном замачивании в течение		
				10 мин	1 ч	4 ч
Соя	10	97	73	69	61	58
	20	96	81	73	66	42
	30	93	70	70	43	38
	40	97	70	70	60	57
	Среднее	95,8	73,5	70,5	57,5	48,8
Фасоль обыкновенная	10	98	92	99	62	49
	20	99	95	86	74	61
	30	88	84	70	70	60
	40	87	72	76	64	33
	Среднее	93,0	85,8	82,8	67,5	50,8
Нут	10	92	90	87	74	72
	20	89	86	73	72	66
	30	92	92	68	71	68
	40	87	90	70	73	52
	Среднее	90,0	89,5	74,5	72,5	64,5
Люпин белый	10	99	99	96	95	96
	20	99	98	100	88	86
	30	100	100	100	80	81
	40	92	100	100	93	72
	Среднее	97,5	99,3	99,0	89,0	83,8
Люпин узколистный	10	97	97	98	97	96
	20	100	98	95	92	87
	30	100	98	95	90	91
	40	98	100	98	93	93
	Среднее	98,8	98,3	96,5	93,0	91,8

Как следует из представленных в таблице 3 данных, по мере увеличения продолжительности увлажнения семян их всхожесть снижается у всех изучаемых зернобобовых культур. Исходная всхожесть контрольных партий семян у сои составляла 93–97 %, у фасоли – 87–99, нута – 87–92, у люпина белого – 92–100, у люпина узколистного – 97–100 %.

Наиболее заметное снижение всхожести после вторичного увлажнения отмечено у семян сои и фасоли. После 4-часового замачивания их средняя всхожесть относительно уровня контрольных семян снизилась с 95,8 и 93,0 % до 49 и 51 % соответственно. Всхожесть семян нута оказалась более устойчива ко вторичному увлажнению и после 4-часового замачивания снизилась с 90,0 % (у контрольных семян) до 64,5 %. Самыми устойчивыми ко вторичному увлажнению оказались семена люпина белого и люпина узколистного. Снижение их всхожести относительно контрольных партий семян не превышало 14 и 7 % соответственно.

Локальное увлажнение боковых поверхностей семян только у сои привело к относительному снижению всхожести на 23 %. У семян фасоли, нута и обоих видов люпина снижение было не столь значительным и в среднем по четырём срокам оценки не превышало 8 относит. %. Сроки закладки семян на проращивание после вторичного увлажнения с интервалом 10 сут какого-либо заметного влияния на всхожесть практически не оказали.

Тем не менее, в целом по опыту, вторичное увлажнение зрелых семян повлекло за собой снижение их лабораторной всхожести. Наиболее выраженной эта тенденция оказалась у семян сои, фасоли и нута. Всхожесть семян люпина белого и люпина узколистного после вторичного увлажнения также снижалась, хотя и в меньшей степени.

Сравнительная частота образования некрозов на семядолях зернобобовых культур при различных режимах вторичного увлажнения представлена в таблице 4.

Так, с увеличением продолжительности времени замачивания доля пророст-

ков сои с семядольными некрозами уже после 10-минутного замачивания семян увеличилась в 6,2 раза по сравнению с контролем. При замачивании семян в течение 1 и 4 ч этот показатель у проростков сои увеличился в 6,9 и 7,6 раз соответственно. Кратковременное, 10-минутное, замачивание семян фасоли привело к почти тройному приросту доли семядолей с некрозами. При более длительном, 1 и 4 ч, замачивании доля проростков фасоли с семядольными некрозами увеличилась в 5,6 и 6,7 раза: с 9 % у контрольных семян до 49 и 59 % соответственно. У нута доля семядолей с некрозами, с 8 % в контроле, при замачивании семян на 10 мин, 1 и 4 часа увеличилась до 40, 71 и 87 % соответственно. У обоих видов люпина при 4-часовом замачивании доля некрозов возросла до 50–53 % при исходных 1–3 % у контрольных семян.

Таблица 4

Динамика увеличения частот образования семядольных некрозов у зернобобовых культур после разных режимов вторичного увлажнения

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2019–2020 гг.

Культура	Срок оценки после вторичного увлажнения, сут	Частота формирования некрозов на семядолях после вторичного увлажнения, %				
		контроль (сухие семена)	при локальном увлажнении (капля)	при сплошном замачивании в течение:		
				10 мин	1 ч	4 ч
Соя	10	13	51	23	62	74
	20	11	68	54	72	80
	30	7	71	68	80	86
	40	12	77	63	84	86
	Среднее	10,8	66,8	52,0	74,5	81,5
Фасоль обыкновенная	10	3	32	7	35	42
	20	10	20	15	46	60
	30	12	22	38	52	64
	40	10	28	28	62	68
	Среднее	8,8	25,5	22,0	48,8	58,5
Нут	10	4	87	21	68	87
	20	9	92	26	70	89
	30	10	90	60	64	81
	40	8	84	52	82	90
	Среднее	7,8	88,3	39,8	71,0	86,8
Люпин белый	10	2	58	0	24	23
	20	5	50	4	22	29
	30	0	52	0	32	70
	40	3	50	13	68	90
	Среднее	2,5	52,5	4,3	36,5	53,0
Люпин узколистный	10	2	22	3	38	45
	20	0	10	0	30	41
	30	0	20	20	34	43
	40	0	60	50	60	70
	Среднее	0,5	28,0	18,3	40,5	49,8

Локальное капельное увлажнение боковых поверхностей семян всех изучаемых видов также повлекло за собой увеличение доли семядольных некрозов, сравнимое с 1- и 4-часовым сроками сплошного замачивания. Сроки закладки семян на проращивание после вторичного увлажнения так же, как и в случае с показателем лабораторной всхожести, заметного влияния на частоты образования семядольных некрозов не оказали.

Визуальный анализ семядольных некрозов показал увеличение их площади и глубины поражения с увеличением продолжительности замачивания у семян всех изучаемых зернобобовых культур (рис. 6–10).



Рисунок 6 – Некрозы на семядолях проростков сои, образовавшиеся после вторичного увлажнения (ориг.):
1 – здоровые семядоли; 2–6 – семядоли с различной степенью разрушения тканей

Так, при 10-минутном замачивании и локальном капельном увлажнении семядольные некрозы семян преимущественно представляли собой небольшие некротические пятна, как правило, не влияющие на рост корешков и гипокотилей. В отдельных случаях, вероятно при наличии механических повреждений се-

мядолей или физиологических компенсационных разрывов семенных оболочек, площадь и глубина некрозов увеличивалась.

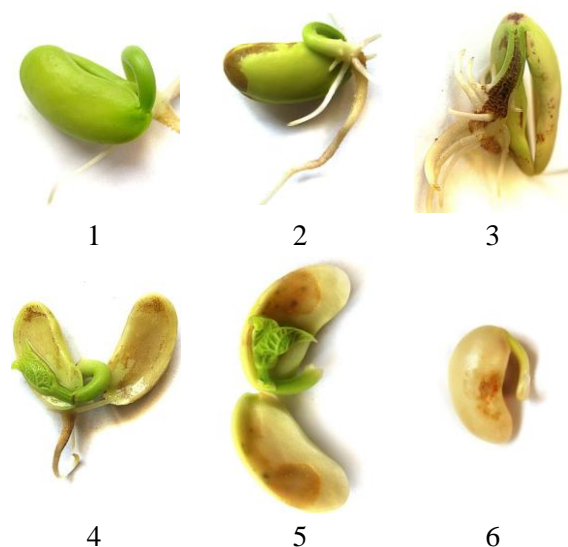


Рисунок 7 – Некрозы на семядолях проростков фасоли обыкновенной, образовавшиеся после вторичного увлажнения (ориг.):
1 – здоровые семядоли; 2–6 – семядоли с различной степенью разрушения тканей

При замачивании семян в течение 1 и 4 ч возросла доля некрозов, занимающих большую площадь семядолей, вплоть до их полного покрытия. Появились сквозные некрозы, проникающие на внутреннюю поверхность семядолей, а также выраженные повреждения тканей корешков и гипокотилей. У семян всех изучаемых видов, за исключением нута, полное или почти полное покрытие семядолей некрозами сопровождалось блокировкой синтеза хлорофилла в семядолях. Отсутствие хлорофилльной окраски семядолей у проростков нута определяется тем, что, в отличие от сои, фасоли и обоих видов люпина, при прорастании они не выносятся на поверхность почвы, поэтому синтез хлорофилла, даже в здоровых семядолях, развит очень слабо.



Рисунок 8 – Некрозы на семядолях проростков нута, образовавшиеся после вторичного увлажнения (ориг.):
1 – здоровые семядоли; 2–6 – семядоли с различной степенью разрушения тканей

Характер образования некрозов на семядолях проростков люпина белого и люпина узколистного имел некоторые отличия от семядольных некрозов сои, фасоли и нута. Как правило, в пределах небольших некротических участков семядолей люпина белого и люпина узколистного отсутствовала выраженная мацерация тканей (см. рис. 9.2–9.4 и рис. 10.2–10.6). У люпина белого распад отмерших тканей фиксировался только в пределах крупных и сквозных семядольных некрозов в образцах семян, замачиваемых в течение 4 ч (см. рис. 9.5 и 9.6).



Рисунок 9 – Некрозы на семядолях проростков люпина белого, образовавшиеся после вторичного увлажнения (ориг.):
1 – здоровые семядоли; 2–6 – семядоли с различной степенью разрушения тканей

А у люпина узколистного практически все семядольные некрозы, независимо от площади покрытия семядолей и сквозного проникновения на всю их толщину, оставались сухими без признаков дальнейшего разрушения (рис. 10.2–10.5). Даже семена, полностью потерявшие всхожесть и жизнеспособность, оставались почти сухими без признаков мацерации некротических тканей (рис. 10.6)

Повышенная устойчивость к распаду тканей в некротических участках семядолей люпина белого, и особенно у люпина узколистного, вероятно, определяется наличием в их тканях алкалоидов, обладающих бактерицидной активностью, как это ранее отмечалось в работах польских и белорусских исследователей [30; 31].

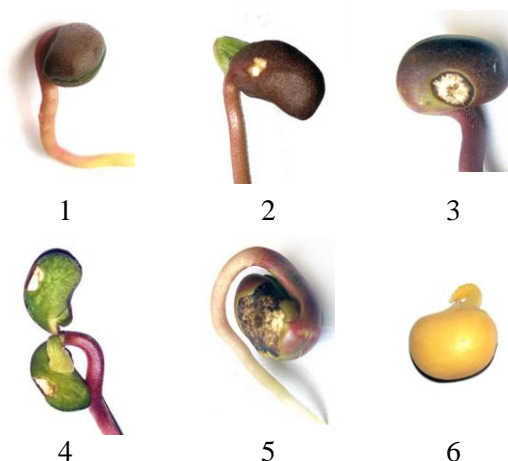


Рисунок 10 – Некрозы на семядолях проростков люпина узколистного, образовавшиеся после вторичного увлажнения (ориг.):
1 – здоровые семядоли; 2–6 – семядоли с различной степенью разрушения тканей

Видовой состав патогенной микрофлоры в некротических участках семядолей изучаемых зернобобовых культур в данном эксперименте не определяли. Однако внешний вид некрозов семядолей, вызванных вторичным увлажнением, и симптомы семядольного бактериоза у семян зернобобовых практически идентичны.

В целом, проведённые исследования позволяют сделать заключение, что общей первичной причиной образования некротических пятен и язв на поверхности семядолей, в дальнейшем квалифицируемых как семядольный бактериоз, независимо от ботанического вида зернобобовых культур, сорта и эколого-географических зон выращивания, является вторичное (дождевое и росяное) увлажнение созревших сухих семян.

Многokrатно описанное в отечественных и зарубежных публикациях выделение в некротических участках семядолей патогенных бактериальных возбудителей, принадлежащих к разным видам и семействам, может быть объяснено вторичным инфицированием уже отмерших тканей. Поэтому патогенная бактериальная микрофлора, выделяемая из отмерших участков семядолей, в каждом конкретном случае будет определяться видовым составом бактерий, присутствующих в окружающей среде (на поверхности почвы и растений, в жатках, бункерах и шнеках комбайнов, на токах, в складах, в семяочистительных комплексах, в упаковочной таре и т.п.).

При этом вполне очевидно, что из вегетативных частей растений (побеги и листья), а также из створок бобов с признаками поражения бактериозом будут выделяться конкретные патогенные виды бактерий, являющиеся именно первичными возбудителями болезни.

Неоднозначность первичных причин бактериоза зернобобовых культур ограничивает и затрудняет эффективную борьбу с этой болезнью. В настоящее время наиболее распространённые во всём мире меры контроля семядольного бактериоза у зернобобовых культур основаны на протравливании семян бактерицидными препаратами перед посевом. Однако полученные в наших исследованиях результаты, ставят под сомнение способ-

ность бактерицидных протравителей каким-то образом положительно повлиять перед посевом на ранее уже отмершие вследствие вторичного увлажнения ткани семядолей, за исключением обеззараживания семян.

Для оценки их влияния на частоту встречаемости семядольного бактериоза был проведён полевой эксперимент с протравливанием бактерицидным препаратом на основе д.в. тирам семян сорта сои Вилана из забракованной по посевным качествам партии с низкой (< 50 %) лабораторной всхожестью (табл. 5–6).

Таблица 5

Влияние бактерицидного протравителя на основе д.в. тирам на полевую всхожесть семян сои с низкими посевными качествами, сорт сои Вилана

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2020 г.

Вариант	Полевая всхожесть семян, %			Дисперсия, s^2	Стандартное отклонение, s
	среднее	мин.	макс.		
Контроль (без обработки)	39,3 ± 2,8	28,0	47,1	46,45	6,82
Протравливание бактерицидом на основе д.в. тирам	37,6 ± 2,3	30,7	47,6	30,59	5,53
НСР ₀₅	10,7	–	–	–	–

Как следует из представленных в таблице 5 данных, полевая всхожесть необработанных семян на контрольном варианте составила 39,3 ± 2,8 % при стандартном отклонении $s = 6,82$. Полевая всхожесть обработанных бактерицидным протравителем семян оказалась практически аналогичной и составила 37,6 ± 2,3 % при $s = 5,53$. При НСР₀₅ = 10,7 % статистически достоверная разница между вариантами по полевой всхожести не выявлена.

При учёте растений с поражёнными бактериозом семядолями было установлено, что частота встречаемости семядольного бактериоза на контрольных растениях составила 28,1 ± 2,7 % при стандартном отклонении $s = 6,71$ (табл. 6).

Таблица 6

Влияние бактерицидного протравителя на основе д.в. тирам на частоту встречаемости бактериоза на семядольных листьях растений сои, выращенных из семян с низкими посевными качествами, сорт сои Вилана

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2020 г.

Вариант	Частота встречаемости поражённых семядольным бактериозом семян, %			Дисперсия, s^2	Стандартное отклонение, s
	среднее	мин.	макс.		
Контроль (без обработки)	28,1 ± 2,7	17,1	35,9	45,08	6,71
Протравливание бактерицидом на основе д.в. тирам	29,3 ± 3,1	21,2	40,0	57,22	7,56
НСР ₀₅	12,0	–	–	–	–

Этот же показатель у растений сои, выращенных из семян, обработанных бактерицидным протравителем, составил $29,3 \pm 3,1$ % при $s = 7,56$. При $НСР_{05} = 12,0$ % статистически существенная разница между вариантами также не была выявлена.

В целом, данный эксперимент показал, что увеличения полевой всхожести, равно как и снижения частоты встречаемости семядольного бактериоза, при протравливании семян сои бактерицидным препаратом, не достигается.

В качестве наиболее вероятной причины отсутствия эффективности бактерицидной обработки можно предположить, что семена сои ещё до протравливания имели некротические участки тканей на семядолях.

Выводы. Литературный анализ показывает, что симптомы семядольного бактериоза на семенах различных зернобобовых культур во многом подобны и представляют собой некротические распадающиеся пятна или язвы на внешней или внутренней поверхности семядолей. При этом из поражённых с идентичной симптоматикой участков семян могут выделяться различные патогенные виды бактерий.

На незрелых семенах здоровых растений сои в фазах полного налива и начала

физиологического созревания семядольный бактериоз не был отмечен. В отечественной и зарубежной научной литературе также отсутствуют сведения о фактах обнаружения семядольного бактериоза на незрелых влажных семенах сои и других зернобобовых культур.

Увеличение интенсивности и продолжительности вторичного увлажнения зрелых семян с последующим их подсушиванием до влажности хранения приводит к увеличению частоты встречаемости семядольных некрозов в пределах переувлажнённых участков семядолей и к снижению всхожести семян у всех изучаемых зернобобовых культур.

Поражённая площадь и глубина некроза тканей семядолей зрелых семян зернобобовых культур возрастают с увеличением продолжительности и интенсивности вторичного увлажнения.

Симптомы некротического поражения семядолей при вторичном увлажнении зрелых семян и семядольного бактериоза у всех зернобобовых культур практически идентичны.

Наиболее вероятной первичной причиной образования некротических пятен и язв на поверхности семядолей, в дальнейшем квалифицируемых как семядольный бактериоз, независимо от ботанического вида зернобобовых культур, сорта и эколого-географических зон выращивания, является вторичное (дождевое) увлажнение созревших семян.

Список литературы

1. ФАОСТАТ – Сельскохозяйственные культуры, 2020: [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.fao.org/faostat/ru/#data/QC> (дата обращения: 04.01.2021).
2. ГОСТ Р 52325-2005 Семена сельскохозяйственных растений. Сортовые и посевные качества. Общие технические условия. – М.: Стандартинформ, 2005. – 24 с.
3. Germination standards for vegetable seeds in interstate. 7 CFR §. 201.31 commerce // In: U.S. Federal Seed Act – Cornell Low School, 1994. – P. 359: [Электронный ресурс]. – Режим доступа:

http://www.webgrower.com/information/fsa_regs_97.pdf (дата обращения: 06.02.2021).

4. Gaur P.M., Tripathi S., Gowda C.L.L., Ranga Rao G.V., Sharma H.C., Pande S., Sharma M. Chickpea Seed Production Manual. – Patancheru, Andhra Pradesh, India: International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics, 2010. – 28 p.

5. Горленко М.В. Бактериальные болезни растений (Основы учения о бактериозах растений). – М.: Высшая школа, 1966. – С. 198–203.

6. ГОСТ 12044-93 Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения зараженности болезнями. – М.: Стандартинформ, 2011. – С. 170–173.

7. Каримова Е.В., Игнатъева И.М. Бактериозы – возбудители болезней зернобобовых культур и разработка методов их диагностики // Карантин растений. Наука и практика. – 2018. – № 4 (26). – С. 28–34.

8. Кузьмина В.Г. Фитоэкспертиза семян сои в Хабаровском крае. – ФГБНУ «Россельхозцентр», 2017: [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://rosselhocenter.com/index.php/rosselkhoztsentr-glavnaya-4/724-regiony/dalnevostochnyj-federalnyj-okrug/khabarovskij-kraj/otdel-zashchity-rastenij/8734-fitoekspertiza-semyan-soi-v-khabarovskom-krae> (дата обращения: 07.02.2021).

9. TCOM-P-09. Procedure Seedling evaluation of *Glycine max*. – International Seed Testing Association (ISTA), CH-Switzerland, 2017. – P. 5; 7; 17: [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.seedtest.org/upload/cms/user/TCOM-P-09SeedlingevaluationofGlycinemaxV1.0.pdf> (дата обращения: 02.02.2021).

10. Compendium of Soybean Diseases and Pests / Ed. by G.L. Hartman, J.C. Rupe, E.J. Sikora, L.L. Domier, K.L. Steffey and J.A. Davis. – The American Phytopathological Society (APS), 2015. – P. 17–25.

11. Hartman G.L. Diseases of Soybean (*Glycine max* [L.] Merr.). – The American Phytopathological Society (APS), 2015: [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.apsnet.org/edcenter/resources/commonnames/Pages/Soybean.aspx> (дата обращения: 30.01.2021).

12. Belete T., Bastas K.K. Common Bacterial Blight (*Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*) of Beans with Special Focus on Ethiopian Condition // Journal of Plant Pathology & Microbiology. – 2017. – Vol 8. – Is. 3. DOI: 10.4172/2157-7471.1000403.

13. Dillard H.R., Legard D.E. Bacterial diseases of beans // Department of Plant Pathology, NYS, Agricultural Experiment Station at Geneva, Cornell University, 1991: [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://vegetablemendonline.ppath.cornell.edu/factsheets/Beans Bacterial.htm> (дата обращения: 07.02.2021).

<http://vegetablemendonline.ppath.cornell.edu/factsheets/Beans Bacterial.htm> (дата обращения: 07.02.2021).

14. Chen W. Diseases of Chickpea (*Cicer arietinum* L.). – The American Phytopathological Society (APS), 2016: [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.apsnet.org/edcenter/resources/commonnames/Pages/Chickpea.aspx> (дата обращения: 30.01.2021).

15. Golubev A.A., Kurlovich B.S. Diseases and pests // In: Lupins. Geography, classification, genetic resources and breeding / Ed. by B.S. Kurlovich. – St-Peterburg, Publishing house “Intan”, 2002. – P. 287–304.

16. Ambayeba Muimba-Kankolongo. Leguminous Crops. Common Bacteria Blight // In: Food Crop Production by Smallholder Farmers in Southern Africa. – Academic Press, Elsevier Inc., 2018. – P. 173–203.

17. Kubilay Kurtulus Bastas, Fikrettin Sahin. Evaluation of seed borne bacterial pathogens on common bean cultivars grown in central Anatolia region, Turkey // European Journal of Plant Pathology. – 2017. – Vol. 147. – P. 239–253. DOI 10.1007/s10658-016-0995-6: [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10658-016-0995-6> (дата обращения: 02.02.2021).

18. Wohleb C.H., Du Toit L.J. Common Bacterial Blight and Halo Blight-Two Bacterial Diseases of Phytosanitary Significance for Bean Crops in Washington State. – Washington State University Extension and the U.S. Department of Agriculture, 2011. – 5 p.: [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://mtvernon.wsu.edu/path_team/FS038E-Common BacterialBlightAndHaloBlight.pdf (дата обращения: 07.02.2021).

19. Deloushe S.C. Physiological changes during storage that affect soybean seed quality // Seed Science and Technology. – 1990. – Vol. 18. – P. 57–66.

20. Овчаров К.Е. Физиология формирования и прорастания семян. – М.: Колос, 1976. – 256 с.

21. Строна И.Г. Общее семеноведение полевых культур. – М.: Колос, 1966. – 464 с.

22. McDonald M.B.Js., Vertucci C.W., Roos E.E. Seed coat regulation of soybean seed imbibition // Crop Science. – 1988. – Vol. 28. – No 6. – P. 987–992.

23. Viability of seeds / Ed. by E.N. Roberts. – London, Chapman & Hall, 1982. – P. 1–58.

24. Аскооченская Н.А. Водный режим семян // В кн.: Физиология семян. – М.: Наука, 1982. – С. 184–218.

25. Обручева Н.В. Прорастание семян // В кн.: Физиология семян. – М.: Наука, 1982. – С. 223–267.

26. Ali A.S., Elozeiri A.A. Metabolic Processes during Seed Germination // In: Advances in Seed Biology / Ed. by Jose C. Jimenez-Lopez. – IntechOpen, 2017. – DOI: 10.5772/intechopen.70653: [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.intechopen.com/books/advances-in-seed-biology/metabolic-processes-during-seed-germination> (дата обращения: 19.01.2021).

27. Parish D.L., Leopold A.C. Transient changes during soybean imbibition // Plant Physiology. – 1977. – Vol. 59. – P. 1111–1115.

28. Зеленцов С.В. Формирование посевных качеств семян в зависимости от биологических особенностей растений и условий внешней среды: автореф. ... канд. с.-х. наук. – Краснодар: Кубанский гос. аграрн. у-нт, 1995. – 24 с.

29. Кочегура А.В., Зеленцов С.В. Влияние периодического увлажнения созревших семян на их всхожесть при перестое // Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 1995. – Вып. 116. – С. 63–65.

30. Анохина В.С., Каминская Л.Н., Цибульская И.Ю. Алкалоиды люпина и их фунгицидные эффекты // Молекулярная и прикладная генетика. – Минск, 2008. – Т. 8. – С. 138–142.

31. Tyski S., Markiewicz M. The effect of lupine alkaloids and ethanol extracts from seeds of *Lupinus angustifolius* on selected bacterial strains // J. Plant Physiology. – 1988. – Vol. 133. – P. 240–242.

References

1. FAOSTAT – Sel'skokhozyaystvennyye kul'tury, 2020: [Elektronnyy resurs]. – Rezhim dostupa: <http://www.fao.org/faostat/ru/#data/QC> (data obrashcheniya: 04.01.2021).

2. GOST R 52325-2005 Semena sel'skokhozyaystvennykh rasteniy. Sortovye i posevnye kachestva. Obshchie tekhnicheskie usloviya. – M.: Standartinform, 2005. – 24 s.

3. Germination standards for vegetable seeds in interstate. 7 CFR §. 201.31 commerce // In: U.S. Federal Seed Act – Cornell Low School, 1994. – P. 359: [Elektronnyy resurs]. – Rezhim dostupa: http://www.webgrower.com/information/fsa_regs_97.pdf (data obrashcheniya: 06.02.2021).

4. Gaur P.M., Tripathi S., Gowda C.L.L., Ranga Rao G.V., Sharma H.C., Pande S., Sharma M. Chickpea Seed Production Manual. – Patancheru, Andhra Pradesh, India: International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics, 2010. – 28 p.

5. Gorlenko M.V. Bakterial'nye bolezni rasteniy (Osnovy ucheniya o bakteriozakh rasteniy). – M.: Vysshaya shkola, 1966. – S. 198–203.

6. GOST 12044-93 Semena sel'skokhozyaystvennykh kul'tur. Metody opredeleniya zarazhennosti boleznyami. – M.: Standartinform, 2011. – S. 170–173.

7. Karimova E.V., Ignat'eva I.M. Bakteriozy – vzbuditeli bolezney zernobobovykh kul'tur i razrabotka metodov ikh diagnostiki // Karantin rasteniy. Nauka i praktika. – 2018. – № 4 (26). – S. 28–34.

8. Kuz'mina V.G. Fitoekspertiza semyan soi v Khabarovskom krae. – FGBNU «Rossel'khoztsestr», 2017: [Elektronnyy resurs]. – Rezhim dostupa: <https://rosselhocenter.com/index.php/rosselkhoztsestr-glavnaya-4/724-regiony/dalnevostochnyj-federalnyj-okrug/khabarovskij-kraj/otdel-zashchityrastenij/8734-fitoekspertiza-semyan-soi-v-khabarovskom-krae> (data obrashcheniya: 07.02.2021).

9. TCOM-P-09. Procedure Seedling evaluation of Glycine max. – International Seed Testing Association (ISTA), CH-Switzerland, 2017. – P. 5; 7; 17: [Elektronnyy resurs]. – Rezhim dostupa: <https://www.seedtest.org/upload/cms/user/TCOM-P-09SeedlingevaluationofGlycinemaxV1.0.pdf> (data obrashcheniya: 02.02.2021).

10. Compendium of Soybean Diseases and Pests / Ed. by G.L. Hartman, J.C. Rupe, E.J. Sikora, L.L. Domier, K.L. Steffey and J.A. Davis. – The American Phytopathological Society (APS), 2015. – P. 17–25.

11. Hartman G.L. Diseases of Soybean (Glycine max [L.] Merr.). – The American Phytopathological Society (APS), 2015: [Elektronnyy resurs]. – Rezhim dostupa: <https://www.apsnet.org/edcenter/resources/commonnames/Pages/Soybean.aspx> (data obrashcheniya: 30.01.2021).

12. Belete T., Bastas K.K. Common Bacterial Blight (*Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*) of Beans with Special Focus on Ethiopian Condition // Journal of Plant Pathology & Microbiology. – 2017. – Vol 8. – Is. 3. DOI: 10.4172/2157-7471.1000403.

13. Dillard H.R., Legard D.E. Bacterial diseases of beans // Department of Plant Pathology, NYS, Agricultural Experiment Station at Geneva, Cornell University, 1991: [Elektronnyy resurs]. – Rezhim dostupa: http://vegetablemdonline.ppath.cornell.edu/factsheets/Beans_Bacterial.htm (data obrashcheniya: 07.02.2021).

14. Chen W. Diseases of Chickpea (*Cicer arietinum* L.). – The American Phytopathological Society (APS), 2016: [Elektronnyy resurs]. – Rezhim dostupa: <https://www.apsnet.org/edcenter/resources/commonnames/Pages/Chickpea.aspx> (data obrashcheniya: 30.01.2021).

15. Golubev A.A., Kurlovich B.S. Diseases and pests // In: Lupins. Geography, classification, genetic resources and breeding / Ed. by B.S. Kurlovich. – St-Peterburg, Publishing house “Intan”, 2002. – P. 287–304.

16. Ambayeba Muimba-Kankolongo. Leguminous Crops. Common Bacteria Blight // In: Food Crop Production by Smallholder Farmers in Southern Africa. – Academic Press, Elsevier Inc., 2018. – P. 173–203.

17. Kubilay Kurtulus Bastas, Fikrettin Sahin. Evaluation of seed borne bacterial pathogens on common bean cultivars grown in central Anatolia region, Turkey // European Journal of Plant Pathology. – 2017. – Vol. 147. – P. 239–253. DOI 10.1007/s10658-016-0995-6: [Elektronnyy resurs]. – Rezhim dostupa: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10658-016-0995-6> (data obrashcheniya: 02.02.2021).

18. Wohleb C.H., Du Toit L.J. Common Bacterial Blight and Halo Blight—Two Bacterial Diseases of Phytosanitary Significance for Bean Crops in Washington State. – Washington State University Extension and the U.S. Department of Agriculture, 2011. – 5 p.: [Elektronnyy resurs]. – Rezhim dostupa: http://mtvernon.wsu.edu/path_team/FS038E-CommonBacterialBlightAndHaloBlight.pdf (data obrashcheniya: 07.02.2021).

19. Deloushe S.C. Physiological changes during storage that affect soybean seed quality // Seed Science and Technology. – 1990. – Vol. 18. – P. 57–66.

20. Ovcharov K.E. Fiziologiya formirovaniya i prorastaniya semyan. – M.: Kolos, 1976. – 256 s.

21. Strona I.G. Obshee semenovedenie polevykh kul'tur. – M.: Kolos, 1966. – 464 s.

22. McDonald M.B.Js., Vertucci C.W., Roos E.E. Seed coat regulation of soybean seed imbibition // Crop Science. – 1988. – Vol. 28. – No 6. – P. 987–992.

23. Viability of seeds / Ed. by E.N. Roberts. – London, Chapman & Hall, 1982. – P. 1–58.

24. Askochenskaya N.A. Vodnyy rezhim semyan // V kn.: Fiziologiya semyan. – M.: Nauka, 1982. – S. 184–218.

25. Obrucheva N.V. Prorastanie semyan // V kn.: Fiziologiya semyan. – M.: Nauka, 1982. – S. 223–267.

26. Ali A.S., Elozeiri A.A. Metabolic Processes during Seed Germination // In: Advances in Seed Biology / Ed. by Jose C. Jimenez-Lopez. – IntechOpen, 2017. – DOI: 10.5772/intechopen.70653: [Elektronnyy resurs]. – Rezhim dostupa: [https://www.intechopen.com/books/advances-in-seed-](https://www.intechopen.com/books/advances-in-seed-biology/metabolic-processes-during-seed-germination)

[biology/metabolic-processes-during-seed-germination](https://www.intechopen.com/books/advances-in-seed-biology/metabolic-processes-during-seed-germination) (data obrashcheniya: 19.01.2021).

27. Parish D.L., Leopold A.C. Transient changes during soybean imbibition // Plant Physiology. – 1977. – Vol. 59. – P. 1111–1115.

28. Zelentsov S.V. Formirovanie posevnykh kachestv semyan v zavisimosti ot biologicheskikh osobennostey rasteniy i usloviy vneshey sredy: avtoref. ... kand. s.-kh. nauk. – Krasnodar: Kubanskiy gos. agrarn. u-nt, 1995. – 24 s.

29. Kochegura A.V., Zelentsov S.V. Vliyanie periodicheskogo uvlazhneniya sozrevshikh semyan na ikh vskhozhest' pri perestoe // Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 1995. – Vyp. 116. – S. 63–65.

30. Anokhina V.S., Kaminskaya L.N., Tsibul'skaya I.Yu. Alkaloidy lyupina i ikh fungitsidnye efekty // Molekulyarnaya i prikladnaya genetika. – Minsk, 2008. – T. 8. – S. 138–142.

31. Tyski S., Markiewicz M. The effect of lupine alkaloids and ethanol extracts from seeds of *Lupinus angustifolius* on selected bacterial strains // J. Plant Physiology. – 1988. – Vol. 133. – P. 240–242.

Получено/Received

24.02.2021

Получено после рецензии/Manuscript peer-reviewed

15.03.2021

Получено после доработки/Manuscript revised

16.03.2021

Принято/Accepted

25.03.2021

Manuscript on-line