

ВЛИЯНИЕ БОРНОЙ НЕДОСТАТОЧНОСТИ НА ВКЛЮЧЕНИЕ C¹⁴-ПРОЛИНА В БЕЛКИ КЛЕТОЧНЫХ СТЕНОК ОРГАНОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА И ГОРОХА

В литературе имеются данные о влиянии бора на биосинтез белков и нуклеиновых кислот, изучаемый с помощью меченых предшественников. Е. Шерстнев и Г. Куриленок [3] обнаружили увеличение содержания свободных аминокислот в безборном варианте и снижение включения C¹⁴-тирозина в суммарные белки гомогенатов первичных листьев бордефицитного подсолнечника. Н. Тимашовым и В. Волковой [2] показано, что недостаток бора приводит к снижению включения S³⁵-метионина в суммарные белки хлоропластов и митохондрий органов подсолнечника. Борный дефицит также вызывает задержку синтеза белка в рибосомах и не затрагивает активацию аминокислот и переноса их на транспортные РНК [1], хотя, по данным Р. Хайнда [4], при дефиците бора снижается и первый этап биосинтеза белка—активизация аминокислот. Включение меченых аминокислот в белки клеточных стенок бордефицитных растений исследовано слабо.

Одна из гипотез о специфической роли бора в растениях основывается на его комплекснообразующей способности и, в частности, на возможном участии бора в образовании компонентов клеточных стенок [6]. Биосинтезу компонентов клеточной стенки конусов роста и стебля придается большое значение в связи с расшифровкой механизмов роста клеток высших растений.

Основным симптомом борного голодания растений является раннее отмирание конусов роста корня и стебля и, как следствие этого — гибель растения, поэтому важно изучить роль бора в биосинтезе компонентов клеточных стенок, с которыми непосредственно связан механизм роста корня и стебля.

Одним из показателей особенностей биогенеза клеточных стенок корня и стебля в норме и при дефиците бора в питательной среде нами был взят биосинтез белков клеточных стенок, изучаемый по включению меченой аминокислоты (C¹⁴-пролина). Выбор C¹⁴-пролина основывался на специфичном участии его в построении белков клеточных стенок — гликопротеидов.

Включение C¹⁴-пролина в белки клеточных стенок и растворимые белки цитоплазмы, отрезков корней и первичных листьев подсолнечника и гороха изучали методом М. Гизена [5] с некоторыми изменениями. Семена подсолнечника (сорт ВНИИМК-6540) и семена гороха (сорт Рамонский-77) проращивали во влажном песке. Трехсуточные проростки переносили на полный питательный раствор [2]. По истечении 3 сут питательный раствор меняли на свежеприготовленный. У опытных растений исключали бор. Контрольными растениями использовали растения, выращенные на полном питательном растворе. Для опытов брали растущую часть кончика корня

(0—5 см) при начальной недостаточности бора (5 сут у гороха, 24 ч у подсолнечника) и первичные листья подсолнечника с 3 сут недостаточностью. Одинаковые навески — обычно 5—10 г отрезков корней — в норме и при дефиците бора погружали в инкубационную среду: трис-буфер pH 7,4 + C^{14} -пролин с конечной активностью 0,2 μ Ci/мл. Инкубацию отрезков корней с C^{14} -пролином проводили 3,5—4 ч при встряхивании. Затем материал промывали охлажденным трис-буфером pH 7,4 три раза для удаления C^{14} -пролина с поверхности отрезков корней замораживали жидким азотом.

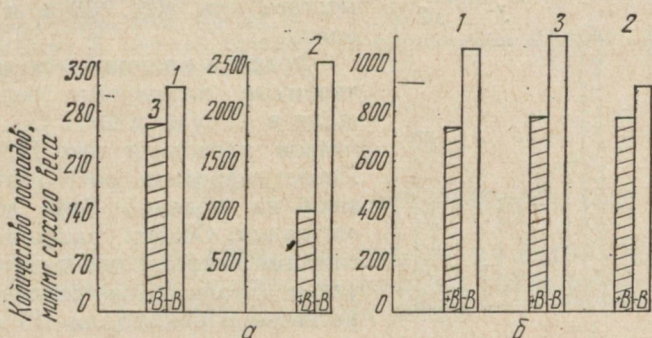


Рис. 1. Включение C^{14} -пролина в растворимые белки (1) и белки клеточных стенок (2) отрезков корней (0—5 см) гороха, (б) подсолнечника, выращенных на полной питательной среде и при дефиците бора (5 сут недостаточность у гороха и 48 ч у подсолнечника); остаток на капроне (3).

Введение C^{14} -пролина в межклеточное пространство первичных листьев подсолнечника проводили методом вакуум-инфильтрации. После инфильтрации меченого раствора листья промывали трис-буфером pH 7,4 три раза для удаления C^{14} -пролина с поверхности листа и листья помещали во влажную камеру на 4,5—5 ч с последующим замораживанием их жидким азотом. Замороженный материал растирали с трис-буфером pH 7,4 и отжимали через три слоя капрона. Таким образом получали две фракции клеточных стенок: фракцию, прошедшую через три слоя капрона (фракция I) и фракцию, оставшуюся на капроне (фракция II). Первую фракцию клеточных стенок и остаток на капроне (гомогенизировали в трис-буфере) осаждали на центрифуге ЦРЛ-1 при 900g в течение 10 мин. Надосадочную жидкость собирали, осадки промывали трис-буфером и снова центрифугировали при 900g 10 мин. Затем еще два раза повторяли промывание осадков с последующим центрифугированием при 3000g в продолжение 15 мин.

Осадки (I фракция и II фракция) высушивали в термостате при 70°C 24 ч, а затем взвешивали. Надосадочную жидкость с объединенными промывными водами смешивали с двумя объемами этанола и ставили при 4°C на 24 ч до полного осаждения растворимых в спирте цитоплазматических белков. Осадки цитоплазматичес-

ких белков собирали центрифугированием при 3000g 15 мин, три раза промывали небольшими количествами спирта с последующим центрифугированием 15 мин при 3000g и высушивали в термостате при 50°C 12—18 ч. Осадок клеточных стенок и остаток на капроне освобождали от возможных примесей, растворимых плазменных белков выдерживанием с 98% муравьиной кислотой 1 ч при 100°C с последующим осаждением клеточных стенок 15 мин при 3000g. Осадки клеточных стенок промывали 3 раза муравьиной кислотой. Промывные жидкости присоединяли к растворимым цитоплазматическим белкам, а осадки клеточных стенок высушивали в термостате при 50°C 36 ч и взвешивали.

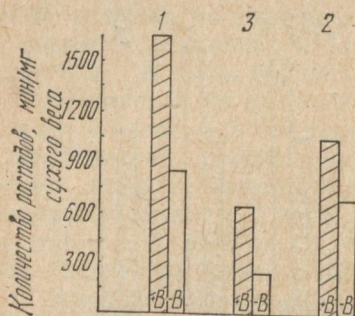


Рис. 2. Включение C^{14} -пролина в растворимые белки (1) и белки клеточных стенок (2) первичных листьев подсолнечника, выращенных на полной питательной среде и при дефиците бора (72 ч недостаточность); остаток на капроне (3).

Фракции клеточных стенок и растворимые плазменные белки помещали в ампулы с 6N HCl, гидролиз белков проводили при 110°C 24 ч. После гидролиза растворы выпаривали на водяной бане до сухого состояния. Осадки растворяли 70% спиртом и осветляли активированным углем. Брели 0,5 мл радиоактивного раствора и прибавляли 15 мл сцинтилляционной жидкости (5 г PPO + 250 мг PPOP + 100 г нафталина, сублимированного в 1 л диоксана). Подсчет проводили на счетчике Nuclear Chicago, эффективность счета 80—90%.

Нами была поставлена серия опытов по включению C^{14} -пролина в белки клеточных стенок и растворимые белки отрезков корней (0—5 см) гороха и подсолнечника, выращенных на полной питательной среде и при дефиците бора — 5 сут у гороха и 48 ч у подсолнечника (рис. 1, позиция а, б). Показано, что недостаток бора в питательной среде стимулирует включения C^{14} -пролина в белки клеточных стенок и в растворимые белки цитоплазмы корней подсолнечника, сорт ВНИИМК-6540 и гороха, сорт Рамонский-77. Это может быть связано с патологически ускоренной дифференциацией тканей корня.

Из данных о влиянии недостатка бора (3 сут) на включение C^{14} -пролина в белки двух фракций клеточных стенок и растворимые белки первичных листьев подсолнечника (рис. 2) видно, что в листьях боробеспеченных растений наблюдается увеличение включения C^{14} -пролина в белки двух фракций клеточных стенок, а также и в растворимые белки цитоплазмы по сравнению с растениями, голодающими по бору.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Борщенко Г. П., Шерстнев Е. А. Образование аминокислот-т-РНК и синтез белка в корнях гороха при борном голодании. — «Физиология растений», 1968, т. 15, с. 165.

2. Тимашов Н. Д., Волкова В. С. Влияние недостатка бора на включение S^{35} -метионина в белки цитоплазматических структур подсолнечника. — «Науч. докл. высш. школы. Биол. науки», 1967, т. 4, с. 93—96.
3. Шерстнев Е. А., Куриленок Г. В. Влияние бора на качественный состав и количественное содержание свободных аминокислот и включение C^{14} -тирозина в белки у подсолнечника. — В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Киев, 1963, с. 83—86.
4. Hinde R. W., Finch L. R., S. Cory. Amino acid — dependent atp — pyrophosphate exchange in normal and boron deficient bean poots. — «Phytochemistry», 1966, vol. 5, p. 609—618.
5. Giesen M., Klämbt D. Untersuchungen zur Beeinflussung des Prolin Einbaues in Proteine durch Auxin und Hydroxyprolin in Weizen — koleoptilcy-linder. — «Planta», 1969, Bd. 85, H. 1, s. 73—84.
6. Schmucker T. Bor als physiologisch entscheidehdes Element. — «Naturwissenschaften», 1932, vol. 20, p. 839.

УДК 581.133

В. А. ЗАХАРЧИШИНА, канд. биол. наук

ВЛИЯНИЕ РИБОФЛАВИНА И АУКСИНА НА АКТИВНОСТЬ КАРБОАНГИДРАЗЫ В ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ СТРУКТУРАХ ЯЧМЕНЯ ПРИ ДЕФИЦИТЕ ЦИНКА

Согласно данным [9, 10, 12] при недостатке цинка у растений происходят изменения в ряде звеньев биохимических реакций: в фосфорном, белковом обмене, в окислительно-восстановительных процессах клетки, в биосинтезе ауксинов. Вероятно, на указанные звенья метаболизма цинк действует не прямо, а косвенно. Главная же физиологическая роль цинка во многом определяется его наличием в составе металлоферментов и участием в металлоферментных белковых комплексах.

Нами показано снижение активности карбоангидразы [2] у цинк-дефицитных растений ячменя. Представляло интерес изучить условия, способствующие активности этого цинксодержащего фермента карбоангидразы. Так, исследования А. В. Сруогините [7] свидетельствуют об активирующем действии на карбоангидразную активность флавоновых соединений, в частности рибофлавина и синтезируемой с участием цинка индолилуксусной кислоты (ИУК) [1, 11]. Данные о влиянии рибофлавина и фитогормона ауксина на активность карбоангидразы (4,2.1.1) ячменя при недостатке Zn в литературе нами не обнаружены.

Влияние недостатка цинка на активность фермента карбоангидразы изучалось в гомогенатах, хлоропластах и митохондриях листьев ячменя, выращенного в присутствии рибофлавина и ИУК в питательной среде. Растения выращивали в лабораторных условиях на водной питательной среде по методике [3], опытный вариант — Zn, контроль +Zn. Материалом для исследований служили листья ячменя, выращенного при 20-дневной цинковой недостаточности и в норме (+Zn).

Цитоплазматические структуры выделяли методом дифференциального центрифугирования [5]. Активность карбоангидразы определяли по реакции гидратации CO_2 фотоэлектрометрическим методом [6]

и выражали в условных единицах А по формуле $A = (R_0 - R) : R$, где R_0 , R — продолжительность контрольной и катализируемой карбоангидразной реакции, *сек.* Действие рибофлавина $9 \cdot 10^{-5}$ М и ИУК $2,5 \cdot 10^{-6}$ М испытывалось при раздельном и совместном введении их в питательный раствор. Данные табл. 1 показывают, что рибофлавин $9 \cdot 10^{-5}$ М и ИУК $2,5 \cdot 10^{-6}$ М, введенные в питательную смесь за 2,5 сут до фиксации опыта, повышают карбоангидразную активность хлоропластов в большей мере у цинкобеспеченных растений.

Таблица 1

Влияние рибофлавина и ауксина на активность карбоангидразы хлоропластов листьев ячменя, выращиваемых при 20-дневной цинковой недостаточности

Условия опытов	Активность карбоангидразы в условных единицах по реакции гидратации CO_2			
	Zn	%	—Zn	%
Питательная смесь (п. с.)	$0,55 \pm 0,02$	100	$0,34 \pm 0,02$	100
П. с. + рибофлавин $9 \cdot 10^{-5}$ М	$0,95 \pm 0,04$	175	$0,46 \pm 0,03$	136
П. с. + ИУК $2,5 \cdot 10^{-6}$ М	$0,72 \pm 0,03$	131	$0,42 \pm 0,02$	123

Результаты исследований (табл. 1, 2) статистически достоверны $P < 0,01$.

Увеличение активности карбоангидразы с прибавлением рибофлавина и ИУК при недостатке цинка обнаружено также у митохондрий исследуемых растений (табл. 2).

Таблица 2

Действие рибофлавина и ауксина на активность карбоангидразы митохондрий листьев ячменя, выращиваемых при 20-дневной цинковой недостаточности

Условия опытов	Активность карбоангидразы в условных единицах по реакции гидратации CO_2			
	Zn	%	—Zn	%
Питательная смесь (п. с.)				
П. с. + рибофлавин $9 \cdot 10^{-5}$ М	$0,69 \pm 0,03$	100	$0,32 \pm 0,02$	100
П. с. + ИУК $2,5 \cdot 10^{-6}$ М	$1,14 \pm 0,05$	164	$0,43 \pm 0,03$	134
П. с. + ИУК $2,5 \cdot 10^{-6}$ М	$0,98 \pm 0,03$	142	$0,39 \pm 0,02$	121

Следует отметить, что у митохондрий, как и у хлоропластов, рибофлавин в условиях нашего опыта в большей степени активизирует карбоангидразу, чем ауксин. Результаты испытаний действия рибофлавина $9 \cdot 10^{-5}$ М и ИУК $2,5 \cdot 10^{-6}$ М при раздельном и совместном введении в питательный раствор (табл. 3) свидетельствуют о том, что рибофлавин и ауксин повышали активность карбоангидразы листьев ячменя обоих вариантов (+Zn и —Zn), в большей степени при введении их раздельно.

Приведенные в табл. 3 значения статистически достоверны $P < 0,001$. Наши исследования подтверждают данные [2] о снижении активности карбоангидразы при дефиците цинка и согласуются с выводами [7] о параллелизме активности карбоангидразы и количества рибофлавина.

Сопоставление изложенных фактов с имеющимися в литературе данными о функциональной роли карбоангидразы в процессе фотосинтеза [13] и участии рибофлавина в кислородном звене фотосинтеза [8] указывают на косвенное участие цинка в процессе фотосинтеза.

Таблица 3

Раздельное и совместное действие рибофлавина и ауксина на активность карбоангидразы листьев ячменя, выращенного при 20-дневной цинковой недостаточности

Условия опытов	Активность карбоангидразы в условных единицах по реакции гидратации CO_2			
	Zn	%	-Zn	%
Питательная смесь (п. с.)	$0,31 \pm 0,03$	100	$0,22 \pm 0,02$	100
П. с. + рибофлавин $9 \cdot 10^{-5}$ М	$0,54 \pm 0,04$	174	$0,29 \pm 0,03$	131
П. с. + ИУК $2,5 \cdot 10^{-6}$ М	$0,47 \pm 0,04$	151	$0,27 \pm 0,02$	118
П. с. + рибофлавин $9 \cdot 10^{-5}$ М + ИУК $2,5 \cdot 10^{-6}$ М	$0,40 \pm 0,03$	129	$0,25 \pm 0,02$	113

Повышение активности карбоангидразы при добавлении ИУК по видимому, объясняется усилением проницаемости клеток для воды и растворимых солей и увеличением адсорбционной поверхности корня [4].

Установлено, что рибофлавин $9 \cdot 10^{-5}$ М и ИУК $2,5 \cdot 10^{-6}$ М, введенные в питательную смесь за 2,5 сут до фиксации опыта, повышали активность карбоангидразы в исследуемых объектах (листьях, хлоропластах и митохондриях) ячменя в большей мере у цинкобеспеченных растений по сравнению с цинкдефицитными.

Рибофлавин $9 \cdot 10^{-5}$ М и ИУК $2,5 \cdot 10^{-6}$ М в условиях нашего опыта активируют карбоангидразу цитоплазматических структур листьев ячменя в большей степени при раздельном введении их в питательную смесь по сравнению с совместным.

Результаты наших исследований, показавшие снижение активности фермента карбоангидразы листьев ячменя при дефиците цинка, и сведения ряда авторов об участии карбоангидразы в процессах фотосинтеза указывают на возможность повышения продуктивности растений путем обеспечения их цинксодержащими удобрениями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Власюк П. А., Каракис К. Д., Рудакова Э. В. Влияние отдельных предшественников ИУК на ее ферментативный синтез в ранние периоды цинковой недостаточности у кукурузы. — «Физиол. и биохим. культ. растений», 1973, т. 5, вып. 1, с. 13—19.

2. Захарчишина В. А. Влияние недостатка цинка на активность карбоангидразы в цитоплазматических структурах ячменя.— «Вестн. Харьк. ун-та, Биология», 1975, вып. 7, с. 92—95.
3. Захарчишина В. А., Ключко О. М. Фотосинтетичне фосфорилування в хлоропластах ячменю, вирощуваного в умовах нестачі цинку.— «Вісн. Харьк. ун-ту, Біологія», 1971, вып. 3, с. 66—69.
4. Дагис И. К., Канцевичюте Э. А., Бобелите Г. А. Влияние гетероауксина и гибберелловой кислоты на осмотическую силу и адсорбционную способность корней пшеницы и гороха.— «Физиология растений», 1970, т. 17, вып. 6, с. 1198—1204.
5. Сисакян Н. Н., Кобякова А. М., Филиппович И. И. АТФ-аза протоплазматических структур растений.— «Биохимия», 1963, т. 28, № 6, с. 1011—1017.
6. Сруогините А. В., Шпокене А. П. Определение активности карбоангидразы фотоэлектротрическим методом.— «Тр. АН. Лит. ССР», 1967, т. 344, сер. В, с. 139—146.
7. Сруогините А. В. О параллельности карбоангидразной активности и количества флавоновых соединений в листьях различных растений.— «Физиология растений», 1970, т. 17, № 5, с. 1089—1091.
8. Литвиненко Л. Г. Об участии рибофлавина в кислородном звене фотосинтеза.— «Физиол. и биохимия культ. растений», 1975, т. 7, № 3, с. 283—285.
9. Школьник М. Я., Парибок Т. А., Давыдов В. Н. Физиологическая роль цинка у растений.— «Агрохимия», 1967, № 5, с. 133—147.
10. Школьник М. Я. Микроэлементы в жизни растений. Л., «Наука», 1974. 324 с.
11. Школьник М. Я., Давыдова В. Н., Моченят К. И. Влияние цинка на содержание гиббереллоподобных веществ в листьях фасоли.— «Физиология растений», 1975, т. 22, вып. 5, с. 1021—1024.
12. Hewitt J. E. The essential nutrient elements: requirements and interactions in plants.— «Plant physiology. A Treatise», 1963, с. 111—137.
13. Nelson E. B., Cenedella A., Tolbert N. E. Carbonic anhydrase levels in Chlamydomonas.— «Phytochemistry», 1969, vol. 8, № 12, p. 2305—2306.

УДК 581.132.035

Л. А. КРАСИЛЬНИКОВА, канд. биол. наук,
Т. В. БРУК

ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ НЕДОСТАТКА АЗОТА, ФОСФОРА, КАЛИЯ НА ФРАКЦИОННЫЙ СОСТАВ ЛАМЕЛЛЯРНЫХ БЕЛКОВ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ

В ряде работ [1, 4, 5] обнаружено значительное влияние условий минерального питания на ультраструктуру хлоропластов. При недостатке минеральных элементов наблюдаются нарушения внутренней организации зеленых пластин: уменьшение числа гран и тилакоидов в гранах, нарушение связи между ними и, наконец, деструкция ламеллярной системы. Причем характер и глубина изменений ультраструктуры определяется недостатком того или иного макроэлемента в питательной среде [4, 5]. Нарушение внутренней структуры хлоропластов сопровождается снижением уровня их фотосинтетической активности [1, 4]. Структурные и функциональные изменения ламеллярных систем, зависящие от условий минерального питания, по всей вероятности, обусловлены прежде всего изменениями в составе их основных молекулярных компонентов — белков и липидов.

Настоящая работа посвящена изучению ламеллярных белков хлоропластов в зависимости от условий питания растений азотом, фосфором и калием. Объектами исследования были листья 7-дневных проростков пшеницы сорта Харьковская 46, выращенных на свету в водной культуре на полной питательной смеси Кнопа (вариант NPK) и с исключением N, P или K (варианты PK, NK и NP). Выделение хлоропластов, получение их ламеллярной фракции и солюбилизацию их ламеллярных белков 1%-ным раствором Тритона X-100 с последующим разделением их электрофорезом в ПААГе проводили, как описано А. Курсановым и др. [3].

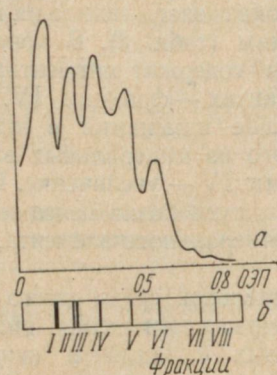


Схема электрофореграммы (а) и денситограммы (б) ламеллярных белков хлоропластов пшеницы контрольного варианта.

Таблица 1
Относительная электрофоретическая подвижность и молекулярный вес отдельных фракций ламеллярных белков

Номер фракции	ОЭП	Молекулярный вес, дальтон
I	0,13	98500
II	0,21	75000
III	0,22	75000
IV	0,39	55000
V	0,44	33100
VI	0,55	25000
VII	0,71	—
VIII	0,77	—

Проявленные гелевые столбики с фракциями ламеллярных белков подвергали денситометрическому анализу, расчет относительного содержания белка во фракциях производили на основе измерения пиков на денситограммах. Выявляли относительную электрофоретическую подвижность (ОЭП) белковых фракций [6] и их молекулярный вес [7, 9]. Хлорофилл из пигментированных фракций, замороженных жидким азотом, извлекали 80%-ным ацетоном, определяли спектрофотометрически и рассчитывали по формуле Арнона. Статистическую обработку данных проводили по методу Стьюдента-Фишера. Достоверность различий (P) рассчитывали между контролем и каждым из вариантов опыта.

Электрофореграммы ламеллярных белков из контрольных растений показали наличие восьми белковых фракций (рисунок, позиция а). Три первые фракции на проявленных гелевых столбиках имели зеленую окраску, т. е. оказались хлорофиллсодержащими. Полученные белковые фракции характеризовали по относительной электрофоретической подвижности и молекулярному весу (табл. 1). Электрофореграммы белков из опытных растений были сходны с контрольными

как по числу фракций, так и по их ОЭП и молекулярному весу белковых субъединиц.

Для оценки относительного содержания белка во фракциях гелевые столбики подвергали денситометрическому анализу. Однако не все визуально наблюдаемые на электрофореграммах белковые фракции получили четкое выражение на денситограммах (рис. 1, позиция б). Фракции II и III, имеющие минимальную разницу в величинах ОЭП, дали на денситограммах один пик. Фракции VII и VIII совсем не дали пиков. Это, очевидно, связано с очень малым содержанием в них белка. Поэтому в дальнейшем мы характеризовали пять фракций: I, II + III, IV, V, VI.

Расчеты относительного содержания белка показали, что недостаток в питательной среде N, P или K оказывает влияние на количественное распределение белка по фракциям (табл. 2). В контрольном варианте наибольшее количество белка содержит пигментированная фракция I, а во всех опытных вариантах — фракция IV. В этих же фракциях обнаружены и наибольшие изменения в содержании белка в зависимости от дефицита одного из минеральных элементов: во фракции I — уменьшение, во фракции IV — увеличение. В остальных трех фракциях колебания в содержании белка менее значительны, и направленность их зависит от минерального элемента, находящегося в дефиците.

Таким образом, исключение из питательной среды одного из основных макроэлементов приводит к изменению соотношения пигментированных и непигментированных белковых фракций в направлении увеличения доли последних. Одной из причин таких изменений является ослабление в ламеллярных белках хлорофилл-белковых связей и увеличение в тилакоидах количества свободных пигментов. Это подтверждается данными табл. 3, в которой представлены результаты определения количества несвязанного с белками хлорофилла, остающегося после электрофоретического разделения ламеллярных белков в зоне старта на границе гелевых столбиков. Как видно из таблицы, недостаток минеральных элементов приводит к увеличению количества свободных пигментов, задерживающихся в зоне старта. Эти наши данные согласуются с данными [2] об ослаблении связи пигментов с белками и липидами в листьях озимой пшеницы при недостаточном питании макроэлементами.

Высказывается мнение о том, что пигментированные электрофоретические фракции являются хлорофилл-белковыми комплексами фотосистем I и II [8]. Определение отношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* в полученных нами пигментированных фракциях показало, что во фракции I оно близко к трем, во фракции II + III — равно единице и не зависит от условий минерального питания растений (табл. 3). Величина отношений хлорофиллов *a/b*, а также сравнение молекулярных весов белковых субъединиц этих фракций с [8] позволили сделать вывод о том, что фракция I содержит хлорофилл-белковые комплексы фотосистем I и II, а фракция II + III — фотосистемы II. Принимая это во внимание, а также учитывая существенное снижение количества белка во фракции I при малой изменчивости фракции II + III у опы-

ных растений (табл. 2), можно заключить, что фотосистема I более чувствительна к недостатку в питании N, P и K, чем фотосистема II.

Таблица 2
Влияние элементов минерального питания на относительное содержание ламеллярного белка в различных фракциях, %

Варианты опыта	Фракции									
	I	P	II+III	P	IV	P	V	P	VI	P
NPK	25,7 ±0,09		21,9 ±0,30		22,4 ±0,03		16,6 ±0,40		13,2 ±0,30	
PK	16,7 ±0,10	<0,01	23,9 ±0,60	<0,05	31,4 ±0,70	<0,02	16,6 ±0,50	>0,05	11,1 ±0,40	<0,05
NK	16,0 ±0,50	<0,01	21,7 ±0,15	>0,05	29,5 ±0,60	<0,01	19,6 ±0,15	<0,02	12,8 ±0,30	>0,05
NP	23,2 ±0,10	<0,05	18,3 ±0,03	<0,02	26,8 ±0,01	<0,02	17,0 ±0,15	>0,05	13,7 ±0,12	>0,05

Таблица 3
Содержание хлорофилла в зоне старта и отношение хлорофиллов a/b в пигментированных фракциях ламеллярных белков

Варианты опыта	Содержание хлорофилла в зоне старта, %	Отношение хлорофиллов, a/b	
		фракция I	фракция II + III
NPK	23,9	2,87 ± 0,03	0,99 ± 0,09
PK	31,3	2,81 ± 0,12	0,97 ± 0,03
NK	24,8	3,10 ± 0,04	0,99 ± 0,05
NP	29,3	3,10 ± 0,09	1,00 ± 0,07

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Влияние уровня минерального питания и светового режима на активность и структуру фотосинтетического аппарата. — В кн: Регуляция роста и питания растений. Минск, 1972, с. 423—470. Авт.: Г. Д. Губарь, О. Э. Крейдберг, М. П. Селга и др.
2. Дорохов Б. Л., Марахинец С. И. Состояние хлорофилл-белок-липидного комплекса в листьях озимой пшеницы при разных условиях минерального питания. — «Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук», 1969, № 6, с. 62—67.
3. Сравнительное изучение белков хлоропластов методом электрофореза в полиакриламидном геле. — В кн: Функциональная биохимия клеточных структур. М., 1970, с. 143—153. Авт.: А. А. Курсанов, В. И. Сафонов, С. С. Чайнов, М. В. Сафонова.
4. Лебедев С. И., Ларин А. П., Литвиненко Л. Г. Влияние минерального питания и освещения на структуру хлоропластов и продуктивность фотосинтеза сельскохозяйственных растений. — В кн.: Фотосинтез и пигменты как факторы урожая. Киев, 1965, с. 72—92.
5. Влияние недостатка макроэлементов на структуру хлоропластов и продуктивность фотосинтеза у растений кукурузы. — «Физиология растений», 1971, т. 18, вып. 6, с. 1107—1112. Авт.: И. Репка, М. Сарич, И. Марек, М. Зима.

6. Besemer J., Clauss H. Disc — Elektrophorese von löslichen Pflanzenproteinen. — *«Z. Naturforschung»*, 1968, H 25 b, H. 5, S. 707—712.
7. Menke W. Molecular weight of Polypeptides of the Thylakoid Membrane. — *«Z. Naturforschung»*, 1970, H 25 b, S. 849—854.
8. Menke W. Proteins of the thylakoid membrane properties and functions. — *«Physiol. etget.»*, 1973, vol. 11, 2, p. 231—235.
9. Shapiro A. Z., Venuela S., Maije I J., V. Molecular weight of membrane proteins. — *«Biochem. Biophys. Res. Commun»*, 1967, vol. 8, p. 815—819.

УДК 581.132

А. П. КРАВЧЕНКО

РАСТВОРИМЫЕ БЕЛКИ ХЛОРОПЛАСТОВ И ФОТОСИНТЕЗ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ ПРИ РАЗЛИЧНОМ МИНЕРАЛЬНОМ ПИТАНИИ

Физиология растений располагает довольно обширными сведениями о влиянии минерального питания на фотосинтез. Представляют интерес исследования по установлению причин изменения фотосинтетической деятельности. Показана тесная корреляция уровня плато световой кривой фотосинтеза с количеством белка фракции I для растений, выросших на различном фоне азотного питания и при разных условиях освещения [1, 2], а также у гетерозистых гибридов [4]. Изменение его количества и активности является одним из способов регуляции фотосинтетического процесса в онтогенезе растений при воздействии на него различных факторов внешней среды.

Мы проследили за соотношением указанных показателей у сортов пшеницы при различном уровне минерального питания растений. Поскольку основная масса растворимого белка приходится на белок фракции I, изменение его количества — косвенный показатель изменений белка фракции I.

Опытные объекты — сорта озимой пшеницы Кавказ, Миrowsкая 808 и Украинка. Растения выращивали в полевых условиях на обычном слабосытом черноземе, гумус [по Тюрину] 4,1—4,2, $pH_{\text{сол}}$ 6,5—6,8. Удобрения — аммиачную селитру суперфосфат и 40%-ную калийную соль вносили под зяблевую вспашку из расчета 30, 90, 160 и 200 кг/га действующего вещества. Для анализа брали листья первого яруса [сверху] в фазе колошения. Интенсивность фотосинтеза определяли по накоплению углерода в листьях [по Бородулиной], хлоропласты и растворимые белки выделяли по схеме, описанной в [3]. Количество растворимых белков хлоропластов определяли методом Лоури.

Результаты исследований показали, что интенсивность фотосинтеза озимой пшеницы по контролю (без удобрений) была наименьшей и различий по сортам почти не наблюдалось (табл. 1). С улучшением условий питания растений $(NPK)_{30}$ процесс фотосинтеза осуществлялся более интенсивно. Наибольшая прибавка характерна для сорта Украинка. При внесении $(NPK)_{90}$ максимальная интенсивность процесса вновь наблюдается у этого же сорта. Однако более высокие дозы действующих веществ у сорта Украинка вызвали снижение фотосинтетической деятельности, у сорта Кавказ она продолжала возрастать.

Наиболее высокая фотосинтетическая активность листьев сорта Мироновская 808 наблюдалась при внесении (NPK)₁₆₀.

Таблица 1
Интенсивность фотосинтеза листьев пшеницы, мг С/дм² · ч
Полевые опыты 1972 г.

Варианты опыта	Сорт		
	Кавказ	Мироновская 808	Украинка
Без удобрений			
— контроль	2,95 ± 0,11	3,08 ± 0,13	3,15 ± 0,13
(NPK) ₃₀	3,46 ± 0,15	3,62 ± 0,14	3,99 ± 0,17
(NPK) ₉₀	4,61 ± 0,20	4,42 ± 0,20	4,93 ± 0,23
(NPK) ₁₆₀	5,86 ± 0,25	5,44 ± 0,17	3,86 ± 0,14
(NPK) ₂₀₀	6,67 ± 0,29	4,65 ± 0,19	3,58 ± 0,11

Предполагаем, что уровень минерального питания сказывается прежде всего на темновых энзиматических реакциях фотосинтетического усвоения углерода, которые происходят в водорастворимой части хлоропласта — строме. Так, растения, обладающие наиболее низким фотосинтезом (контроль), характеризуются наличием хлоропластов с наименьшим содержанием растворимых белков (табл. 2).

Таблица 2
Содержание растворимых белков в хлоропластах листьев пшеницы, мг/дм²

Варианты опыта	Сорт		
	Кавказ	Мироновская 808	Украинка
Без удобрений			
— контроль	30,4 ± 2,2	37,8 ± 2,4	39,8 ± 2,9
(NPK) ₃₀	42,5 ± 3,1	46,2 ± 2,9	50,2 ± 3,3
(NPK) ₉₀	55,2 ± 4,2	54,9 ± 3,8	61,6 ± 3,9
(NPK) ₁₆₀	67,0 ± 4,9	64,1 ± 4,2	59,3 ± 3,5
(NPK) ₂₀₀	78,4 ± 5,3	63,0 ± 4,0	51,6 ± 3,0

При увеличении уровня минерального питания (30 и 90 кг/га) резко возрастает количество белков стромы. Наиболее усиленное образование белка в условиях (NPK)₉₀ наблюдалось у растений сорта Украинка. Дозы 160 и 200 кг/га действующего вещества воздействовали на синтез белковых соединений по-разному. Так, у сорта Украинка происходило снижение скорости биосинтеза белков стромы, у сорта интенсивного типа Кавказ количество белка продолжало увеличиваться.

Таким образом, чем выше скорость биосинтеза белков стромы, тем выше активность фотосинтетического аппарата, тем больше увеличивается ассимиляция углерода ферментативными системами растворимых белков. Повышение дозы элементов минерального питания не обеспе-

чивает растениям сорта Украинка усиленного синтеза растворимых белков в хлоропластах. По-видимому, в этих условиях более интенсивно синтезируются структурные белки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреева Т. Ф., Авдеева Т. А. Белок «фракции I» и фотосинтетическая активность листьев. — «Физиология растений», 1970, т. 17, в. 2, с. 225—233.
2. Влияние азотного питания растений на структуру и функцию фотосинтетического аппарата. — «Физиология растений», 1971, т. 18, в. 4, с. 701—707. Авт.: Т. Ф. Андреева, Т. А. Авдеева, М. П. Власова, Нгхен-Тхыу-Тхыок, А. А. Ничипорович.
3. Сравнительное изучение белков хлоропластов методом электрофореза в полиакриламидном геле. — В кн.: Функциональная биохимия клеточных структур. М., 1970, с. 143—153. Авт.: А. Л. Курсанов, В. И. Сафонов, С. С. Чаянова, М. В. Сафонова.
4. Филатов Г. В. О причинах повышения фотосинтетической деятельности у гетерозистых гибридов. — «Сельскохозяйственная биология», 1973, т. VIII, № 5, с. 15—17.

УДК 581.132

А. П. КРАВЧЕНКО

ФОТОСИНТЕЗ И ПРОДУКТИВНОСТЬ СОРТОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ РАЗЛИЧНОМ МИНЕРАЛЬНОМ ПИТАНИИ

В ряде почвенно-климатических зон внедряются в производство новые интенсивного типа сорта озимой пшеницы. Имеются данные [2, 3], свидетельствующие о том, что сорта такого типа могут использовать более высокие дозы элементов минерального питания.

Сравнительное изучение влияния разного уровня минерального питания на фотосинтез и продуктивность озимой пшеницы сортов Кавказ, Мироновская 808 и Украинка проводили в течение 1972—1974 гг. на опытном участке Харьковского ботанического сада и в колхозе им. Кирова. Почва опытных участков в колхозе — обычный слабосмытый чернозем, гумус (по Тюрину) 4,1—4,4% гидролизующий азот (по Тюрину и Кононовой) 12,3—18,0 мг, подвижный фосфор (по Труочу) 11,8—12,9, подвижный калий (по Бровкиной) 7—11 мг/100 г почвы, $pH_{\text{сол.}}$ 6,5—6,8. Учетная площадь делянки 50 м², повторность опыта — 4-кратная. Удобрения вносили под зяблевую вспашку. Азотные удобрения применяли в виде аммиачной селитры, фосфорные — суперфосфата, калийные — 40%-ной калийной соли.

Варианты опыта: без удобрений (контроль), внесения различных доз азота, фосфора и калия — 30, 45, 90, 120, 160 и 200 кг/га действующего вещества. Интенсивность фотосинтеза определяли по накоплению углерода [1] в фазе колошения в листьях первого яруса (сверху). Данные табл. 1 свидетельствуют о том, что интенсивность фотосинтеза у различных сортов пшеницы без удобрений находится примерно на одинаковом уровне.

Таблица 1

Интенсивность фотосинтеза листьев пшеницы, мг С/дм² · ч
Полевые опыты 1973 г.

Варианты опыта	Сорт		
	Кавказ	Мироновская 808	Украинка
Без удобрений			
— контроль	2,62 ± 0,08	2,57 ± 0,06	2,61 ± 0,05
(NPK) ₃₀	3,15 ± 0,11	3,19 ± 0,13	3,25 ± 0,15
(NPK) ₄₅	3,48 ± 0,13	3,65 ± 0,18	4,00 ± 0,14
(NPK) ₉₀	4,22 ± 0,16	4,02 ± 0,15	4,38 ± 0,11
(NPK) ₁₂₀	4,70 ± 0,18	4,45 ± 0,17	3,81 ± 0,10
(NPK) ₁₆₀	5,26 ± 0,17	4,92 ± 0,19	3,61 ± 0,08
(NPK) ₂₀₀	5,84 ± 0,20	4,18 ± 0,16	3,44 ± 0,09

Внесение удобрений оказывает существенное влияние на интенсивность фотосинтеза. Доза 30 кг/га действующих веществ повысила интенсивность фотосинтеза у сортов Кавказ на 20%, Мироновской 808 — 24 и у Украинки — на 26%. Увеличение дозы до 45 кг/га действующих веществ привело к еще большему повышению интенсивности. Особенно эта разница заметна у сортов Украинка. Однако при обеспечении растений более высокой дозой удобрений (90 кг/га) интенсивность фотосинтеза продолжала существенно возрастать только у сортов Кавказ и Мироновская 808. Последующее увеличение доз удобрений вызвало у сорта Украинка депрессию фотосинтеза. Наиболее высокие показатели интенсивности фотосинтеза установлены для сортов Кавказ при внесении 200 кг/га, Мироновской 808 — 160 и для Украинки — 90 кг/га действующих веществ.

Таблица 2

Влияние удобрений на урожай пшеницы, ц/га

Варианты опыта	Сорт		
	Кавказ	Мироновская 808	Украинка
Без удобрений			
— контроль	28,2 ± 0,5	27,4 ± 0,4	23,1 ± 0,6
(NPK) ₃₀	29,6 ± 0,6	29,2 ± 0,5	25,8 ± 0,5
(NPK) ₄₅	30,7 ± 0,9	30,5 ± 0,4	28,6 ± 0,7
(NPK) ₉₀	36,3 ± 1,5	34,1 ± 1,6	28,8 ± 0,7
(NPK) ₁₂₀	42,6 ± 1,2	38,5 ± 1,3	28,8 ± 0,6
(NPK) ₁₆₀	46,8 ± 1,4	41,4 ± 1,1	28,2 ± 0,4
(NPK) ₂₀₀	50,6 ± 2,0	41,1 ± 1,3	27,0 ± 0,3

Сортовые различия интенсивности фотосинтеза под влиянием различных доз удобрений в значительной степени определяют продуктивность растений (табл. 2). Величина прибавок урожая зерна зависит не только от дозы удобрения, но и от биологических особенностей сорта. Так, сорт Кавказ давал в контроле 28,2 ц/га, а по варианту (NPK)₄₅ — 30 ц/га (прибавка 5%), Украинка — соответственно 23,1 и 28,6 ц/га (прибавка 23%). При дозе (NPK)₁₆₀ урожай сорта Кавказ увеличивался на 65%, Мироновская 808 — 51 и сорта Украин-

ка — на 23%. Наибольший урожай у сорта Кавказ был при внесении 200 кг/га действующих веществ, Мироновской 808 — 160, Украинка — 90 кг/га.

Таким образом, для достижения наибольшего урожая зерна озимой пшеницы необходимо принимать во внимание генотипические реакции растений на уровне корневого питания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бородулина Ф. З., Колобаева Л. Г. Учет фотосинтеза по накоплению углерода в листьях. — «Докл. АН СССР», 1953, т. 90, № 5, с. 913—916.
2. Вертий С. А., Веретеников В. Г. Влияние подкормок азотом в условиях богары и орошения на урожай и качество зерна озимой пшеницы сорта Кавказ. — «Химия в сельском хозяйстве», 1975, № 1, с. 12—14.
3. Овчаренко Б. П. Реакція високопродуктивних сортів озимої пшениці на способи внесення підвищених доз мінеральних добрив. — «Вісн. сільськогосп. науки», 1974, № 4, с. 47—50.

УДК 581.144

Ф. И. ПЕДАШ, канд. биол. наук

РИТМ РАЗВИТИЯ И ДИНАМИКА НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ В ЛИСТЬЯХ ДРЕВЕСНЫХ ЭКЗОТОВ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ВОСТОКА УКРАИНЫ

Годичный цикл развития древесных растений в условиях умеренного климата состоит из морфофизиологических периодов: периода активного роста, скрытого роста, глубокого покоя и вынужденного покоя [1]. Сроки прохождения и продолжительность морфофизиологических периодов у интродуцированных растений связаны с динамикой морфогенеза и физиолого-биохимическими процессами, от которых зависит степень адаптации растений к почвенно-климатическим условиям данного района [2].

О ритмах развития и обмене нуклеиновых кислот у древесных экзотов в условиях Харькова опубликованных работ нет. Целью нашей работы было изучение ритма развития и сезонной динамики нуклеиновых кислот в листьях 10 видов интродуцированных растений в условиях Харькова в связи с их адаптацией (табл. 1).

У зимостойких видов — лиственницы европейской и лиственницы японской, ореха маньчжурского, ореха грецкого, бархата амурского — период активного роста протекает интенсивно, в сжатые сроки и заканчивается в середине июня, в то время как у менее зимостойких видов — тиса ягодного и метасеквойи рост протекает медленно и растянут во времени более чем на месяц по сравнению с зимостойкими видами. Липа войлочная и липа американская, бундук канадский занимают среднее положение по интенсивности и продолжительности ростовых процессов.

В период скрытого роста лиственница европейская и лиственница японская, орех маньчжурский и орех грецкий, бархат амурский вступают в первой декаде июля, он длится до конца августа и

переходит в период глубокого покоя. У тиса ягодного и метасеквойи в это время продолжается активный рост.

Таблица 1

Рост боковых побегов, см

Название растений	24/V	30/V	18/VI	5/VII	1/VIII	13/IX	Годич- ный при- рост
Тис ягодный	3,5	9,5	14,0	15,0	16,0	0	16,0
Лиственница японская	11,2	18,0	23,2	0	0	0	23,2
Лиственница европейская	12,5	20,2	26,0	0	0	0	26,0
Метасеквойя	10,2	11,5	18,5	25,3	28,0	0	28,0
Бархат амурский	5,5	6,0	10,2	0	0	0	10,2
Бундук канадский	12,8	18,0	24,5	30,5	0	0	30,5
Липа американская	15,0	20,0	30,0	32,0	0	0	32,0
Липа войлочная	13,0	22,0	23,0	25,0	0	0	25,0
Орех грецкий	11,5	15,0	17,0	0	0	0	17,0
Орех маньчжурский	9,5	15,0	19,0	0	0	0	19,0

Таким образом, ритмы роста и покоя у более адаптированных видов растений в большей степени коррелируют с сезонными ритмами климата данного района. В основе коррелятивной связи между ритмами развития и сезонными климатическими условиями лежит обмен веществ, важным звеном которого является обмен нуклеиновых кислот. Сезонное накопление нуклеиновых кислот (ДНК и РНК) в листьях мы определяли по опубликованным методикам [3].

Из данных табл. 2 видно, что у всех изучаемых видов растений наиболее высокое содержание РНК в листьях приходится на период активного роста побегов (май — июнь). В период скрытого роста (июль — август) накопление нуклеиновых кислот происходит у разных видов по-разному, а в период глубокого покоя содержание РНК снижается от полутора до двух раз, что особенно характерно для незимостойких видов.

Содержание ДНК в период вегетации растений более стабильно по сравнению с РНК. Максимум ДНК в листьях у всех видов растений отмечен в конце периода активного и в период скрытого роста (табл. 2), что видимо, связано с эмбриогенезом вегетативных и генеративных почек побегов. В период глубокого покоя содержание ДНК несколько снижается, что отражает физиологическое состояние растений.

Повышение содержания НК у всех видов растений совпадает с максимумом прироста побегов и обусловлено тем, что в период активного роста синтез НК опережает синтез других органических веществ. Уровень оводненности листьев (табл. 2) в значительной степени отражается на синтезе НК: высок уровень накопления фосфора НК у всех видов при самом высоком содержании воды в листьях. Максимум содержания НК приурочен к оводненности 74—75%.

Из приведенных данных следует, что в сезонном цикле развития закономерно изменяются оводненность листьев и содержание фосфора нуклеиновых кислот. Наиболее значительные изменения происходят в период активного и скрытого роста.

Таблица 2

Содержание воды в листьях (%) и фосфора — РНК и ДНК, мг/г сух. вещества*

Название растений	Май		Июль		Сентябрь	
	РНК	ДНК	РНК	ДНК	РНК	ДНК
Тис ягодный	73,8	73,8	74,6	74,6	68,2	68,2
	1,33	0,82	1,22	0,84	0,97	0,88
Лиственница японская	74,6	74,6	74,8	74,8	68,7	68,7
	1,35	0,95	0,94	0,99	0,88	0,92
Лиственница европейская	74,8	74,8	74,7	74,7	72,3	72,3
	1,96	0,96	1,93	0,99	0,81	0,94
Метасеквойя	75,1	75,1	74,8	74,8	73,2	73,2
	1,19	0,86	1,21	0,88	0,69	0,82
Бархат амурский	75,2	75,2	75,0	75,0	74,1	74,1
	1,30	0,73	1,23	0,71	0,96	0,76
Бундук канадский	75,4	75,4	75,2	75,2	74,4	74,4
	1,74	0,83	1,02	0,84	0,91	0,93
Липа американская	75,8	75,8	75,3	75,3	74,2	74,2
	1,71	0,84	1,52	0,86	0,99	0,82
Липа войлочная	75,4	75,4	75,2	75,2	74,1	74,1
	1,60	0,76	1,29	0,74	0,52	0,68
Орех грецкий	75,6	75,6	75,4	75,4	74,6	74,6
	1,12	0,89	0,84	0,95	0,84	0,82
Орех маньчжурский	75,8	75,8	75,5	75,5	74,3	74,3
	1,57	0,81	0,92	0,89	0,84	0,82

* В числителе — содержание воды, в знаменателе — содержание фосфора — РНК и ДНК.

Синтез РНК и ДНК, как и оводненность листьев, очень чувствительны к изменениям условий среды и активно регулируются, динамически поддерживаются уровнем жизнедеятельности организма. Обмен нуклеиновых кислот является важным показателем, по которому можно судить об устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды и прогнозировать продуктивность растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сергеева К. А. Физиологические и биохимические основы зимостойкости древесных растений. М., «Наука», 1971. 171 с.
2. Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. М., «Высш. школа», 1959. 326 с.
3. Конарев В. Г., Тютюрев С. Л. Методы биохимии и цитохимии нуклеиновых кислот растений. Л., «Колос», 1970. 204 с.

РИТМ РАЗВИТИЯ И ОБМЕН СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ
У ДРЕВЕСНЫХ ЭКЗОТОВ В УСЛОВИЯХ ХАРЬКОВА

Годичный цикл развития как у аборигенов, так и у интродуцированных древесных растений в условиях умеренного климата проявляется в морфофизиологических периодах (период активного и скрытого роста, глубокого и вынужденного покоя), сроки и продолжительность которых зависят от уровня корреляции физиолого-биохимических процессов с сезонными ритмами климатических факторов данного района [1].

Свободные аминокислоты играют важную роль в азотном обмене растительного организма. Они не только служат основными источниками запаса азота для синтеза белка в период ростовых процессов, но и влияют на стабилизацию структурных особенностей протоплазмы клеток в экстремальных условиях [1, 2].

Опубликованных работ о ритме развития и обмене свободных аминокислот и белкового азота у древесных экзотов в условиях Харькова не имеется. Рассмотрим особенности обмена свободных аминокислот (САК) и белкового азота в листьях в период вегетации у интродуцированных растений в условиях северо-востока Украины. В изучение было включено пять видов древесных экзотов (таблица). Содержание свободных аминокислот определяли методом распределительной нисходящей хроматографии на бумаге по опубликованной методике [3].

Динамика содержания свободных аминокислот и белкового азота
в листьях древесных экзотов, мг/г сух. вещества

Наименование аминокислот	Название растений и даты взятия проб											
	Тис ягодный			Бархат амурский			Бундук канадский			Липа войлочная		
	20.5	16.7	14.9	20.5	16.7	14.9	20.5	16.7	14.9	20.5	16.7	14.9
Цистеин	—	—	13,5	9,5	—	—	14,5	—	—	4,7	—	7,0
Лизин	3,0	2,0	—	2,7	0,7	0,7	6,0	4,5	—	4,6	—	—
Гистидин	3,5	—	3,0	—	2,0	1,5	8,5	5,2	1,7	—	1,5	3,0
Аспарагин	2,0	—	2,3	1,4	—	—	8,5	5,2	1,7	1,6	—	—
Аргинин	—	—	—	4,7	1,8	2,5	11,0	—	1,5	5,2	1,3	2,4
Аспарагиновая к-та+се- рин	3,0	1,2	1,6	5,0	1,2	1,5	13,0	10,0	3,0	5,2	1,3	2,4
Аланин	5,8	2,6	2,3	3,5	4,0	3,0	5,5	6,2	4,0	3,7	2,3	1,5
Глютам. к-та+треонин	0,8	—	—	1,5	—	—	—	4,5	—	5,2	—	—
Тирозин	2,5	—	3,3	0,8	1,5	—	1,6	3,6	2,6	1,1	—	1,5
Валин	—	—	1,3	—	—	1,5	—	—	1,7	0,6	—	—
Триптофан	—	—	5,6	—	—	5,0	4,1	—	2,5	—	2,5	2,5
Сумма САК	20,6	5,8	32,9	29,1	11,2	15,9	72,7	38,2	18,7	26,9	8,9	20,3
Число САК	7	3	8	8	6	7	9	7	8	9	5	7
Белковый азот	15,6	0,44	0,62	1,92	0,66	2,64	1,01	0,80	1,82	1,57	0,77	3,04

Изучение обмена свободных аминокислот и белкового азота в листьях древесных экзотов в течение периода вегетации позволило установить сезонные изменения их как в количественном, так и в качественном отношении. Как видно из таблицы, в период активного роста происходит интенсивный синтез белка, что подтверждается высоким уровнем накопления белкового азота, количеством и качеством свободных аминокислот. В период скрытого роста (июль) значительно снижается содержание суммы и числа свободных аминокислот и белкового азота, что связано с активным процессом передвижения их в побеги, формирующиеся вегетативные и генеративные почки. В этот период набор свободных аминокислот уменьшается. У тиса ягодного исчезают гистидин, аспарагин, глутаминовая к-та и тирозин; у бархата амурского — цистеин, аспарагин, глутаминовая к-та и треонин; у бундука канадского — цистеин, аргинин и триптофан; у липы войлочной — цистеин, лизин, аспарагин, глутаминовая к-та, тирозин и валин.

В период перехода растений к глубокому покою у незимостойких видов (тис ягодный) значительно возрастает общая сумма свободных аминокислот и несколько увеличивается количество белкового азота, в то время как у зимостойких видов уровень накопления белкового азота повышается по сравнению с накоплением в предыдущем периоде у бархата амурского и липы войлочной — в четыре раза, у бундука канадского — в два раза, а в накоплении некоторых свободных аминокислот наблюдается тенденция к снижению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфофизиология периодичности и зимостойкости древесных растений. Уфа, Изд-во Башкирск. филиала АН СССР, 1961. 233 с.
2. Сергеев К. А. Физиологические и биохимические основы зимостойкости древесных растений. М., «Наука», 1971. 121 с.
3. Окунцов М. М. Спецпрактикум по биохимии и физиологии растений. Томск, Изд-во Томск. ун-та, 1966. 103 с.

УДК 581.2

Т. В. ЯРОШЕНКО, д-р биол. наук,
В. А. КАЛИНИЧЕНКО, канд. биол. наук

ХАРАКТЕР УСТОЙЧИВОСТИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ К FOMITOPSIS ANNOSA (FR.) KARST

Иммунологические реакции растений на внедрение патогена в ткани достаточно хорошо изучены в отношении многих заболеваний сельскохозяйственных растений. Согласно [2, 5, 9—11] возбудитель заболевания в тканях питающего растения под влиянием реакций физиологического иммунитета дегенеративно изменяется, вплоть до полного лизиса, вследствие этого зараженные растения с возрастом перестают проявлять признаки угнетения и дают нормальный урожай.

Защитные реакции растений многообразны [2, 7]. Однако иммунологические реакции слабо изучены в отношении заболеваний древесных растений, особенно разрушающих древесину. Почти нет работ об устойчивости сосны к корневой губке.

Разрушающие лигнин грибы, к которым относится и возбудитель корневой губки — *Fomitopsis annosa*, — вызывают коррозионную или белую гниль древесины. Процесс разложения ткани протекает не одинаково в связи с тем, что окислительные и гидролитические ферменты этих грибов действуют на питающее растение с различной скоростью и интенсивностью в зависимости от условий среды и их видовой принадлежности. Поэтому механизмы защитных приспособлений также могут быть различными.

Анатомические исследования [13] выяснили лишь изменения в древесине и в стенках клеточных оболочек под влиянием патологического процесса, вызванного лигниноразрушающими грибами. Эти работы не внесли ясности в вопросы устойчивости сосны к возбудителю корневой губки.

Е. Ладейщикова и А. Побегайло [4] установили, что пораженные в результате рубки корни сосны содержат большее количество смолы, чем здоровые. Другими авторами [1, 4, 8] показано, что не только смола, но и большая толщина стенок трахеид в ствольной части древесины по сравнению с древесиной корневой системы служат препятствием для продвижения мицелия гриба из корней в ствол. Эти исследования интересны, но не дают представления о защитных реакциях и о состоянии возбудителя корневой губки в тканях сосны.

Современные исследования явлений иммунитета и болезнеустойчивости растений позволяют предполагать более тонкие механизмы иммунологических реакций, чем морфолого-анатомические особенности растений. Нами проведено сравнительное исследование характера взаимоотношений возбудителя корневой губки — *Fomitopsis apposa* — с тканями корней сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) с различной степенью поражения в целях защитных реакций.

Взятые для гистологических исследований камбиальная часть и первичная древесина корня пораженной сосны фиксировались в абсолютном спирте. Для большей достоверности были зафиксированы корни сосны, произрастающей в различных выделах (1 и 6) 34 квартала Золотоношского лесхоза. Таксационная характеристика 34 квартала следующая: лесная площадь 32,7 га; общий запас растущего леса 582 м³; возраст деревьев — 30—35 лет; бонитет — свежая дубово-сосновая суборь В₂; рельеф — левый берег Днепра; почва дерновая, слабо подзолистая, супесчаная; полнота 0,6 (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Выде- лы	Площадь	Состав	Высота	Класс	Возраст	Диаметр	Тип леса	Полнота
1	9,2	10 с	14	4	32	14	А 1,2	0,9
6	2,0	10 с	15	4	32	16	В—2	0,8

Корни сосны, взятые для гистологического анализа из каждого выдела 34 квартала Золотоношского лесхоза и пораженные корневой губкой в различной степени, характеризуются следующими чертами:

- 1) корни твердые, сильно смолистые, камбий состоит из жизнедеятельных клеток, с плотной первичной древесиной;
- 2) корни твердые, слабо смолистые, с живой камбиальной и первичной древесинной тканью;
- 3) корень менее твердый вследствие развивающейся гнили. Без смолы. Камбиальный слой, а также первичная древесина местами разрушены гнилью;

- 4) корень мягкий вследствие сильного развития гнили, без смолы. Кое-где сохраняются островки живого камбия и первичной древесины.

Толщина срезов 10—12 мк. Количество срезов не менее 50 по каждому варианту. Для срезов брали участки корня в камбиальном слое и в первичной древесине центрального цилиндра корня. Окрашивали 2%-ным воднорастворимым анилиновым синим и хлопчатобумажной синей в молочной кислоте. Изучение проводилось под микроскопом системы МБИ-3 и МБИ-11. Гистологические картины отражались в микрофотографиях.

В клетках камбиального слоя и в первичной древесине центрального корня гифы возбудителя корневой губки были длинные, разветвленные и без ветвления. В среднем диаметр гиф отмечен от 2,3 до 4,7 мк. Различие в толщине мицелия, по данным [1, 8], в тканях сосны обыкновенной бывает двух видов: тонкие гифы и толстые.

По данным [1], тонкие гифы свойственны ранним стадиям развития гриба, а позже появляются и толстые гифы.

Наши данные позволяют сделать заключение, что величина диаметра мицелия зависит от условий развития гриба и защитных реакций растений. В тканях смолистых корней гифы возбудителя корневой губки значительно тоньше — 2,3—2,7 мк, чем в варианте, где эти вещества отсутствовали — 3,7—4,8 мк (табл. 2,3). Очевидно, смола, содержащая многие вещества (терпены, фенолы, смоляная кислота и др.), обладает активными фитонцидными свойствами, угнетающими развитие возбудителя в тканях. В то же время жизнедеятельные клетки камбия, по-видимому, также имеют какие-то, пока не выясненной природы защитные механизмы, приводящие гриб к регрессивным процессам.

Таблица 2

Состояние возбудителя корневой губки в тканях сосны.
Выдел I, 34 квартала Золотоношского лесхоза

Варианты типов поражения корней	Участок анализируемой ткани	Количество срезов	Количество гиф	Диаметр мицелия, мк		Состояние плазмы гиф гриба					
				M ± m		Гомогенизировавшая	Мелкозернистая	Крупнозернистая	Комковатая	Вакуолизированная	Лизированная
1	Камбий	50	0,0	—	—	—	—	—	—	—	—
	Древесина	50	0,0	—	—	—	—	—	—	—	
2	Камбий	50	42	2,6	0,064	0,0 0,0	15 35,7	16 38,0	0 0,0	10 23,8	1 2,3
	Древесина	50	35	2,2	0,076	5 14,3	6 17,0	1 3,1	8 22,8	12 34,0	3 8,5
3	Камбий	50	73	2,9	0,045	10 13,7	10 13,7	33 45,2	5 6,8	14 19,0	0 0,0
	Древесина	50	45	2,6	0,04	25 55,5	20 44,5	0 0,0	0 0,0	0 0,0	0 0,0
4	Камбий	50	70	4,8	0,070	5 7,1	14 20,0	36 51,4	3 4,3	12 17,0	0 0,0
	Древесина	—	—	—	—	19 36,5	22 41,5	11 20,7	0 0,0	0 0,0	0 0,0

В работах [10—12] показаны последовательно этапы регрессивных изменений возбудителя в тканях питающих растений: гипоплазия, т. е. изменения, выражающиеся в прекращении ветвления гиф, уменьшении их диаметра, отсутствие гаусторий. Дегенеративные процессы в плазме проходят следующим образом: начинаются они с мелкозернистости, затем крупнозернистости, комковатости, вакуолизации, завершаются полным лизисом стенок клеток. Аналогичные

явления нами впервые обнаружены и у возбудителя корневой губки. По-видимому, эти процессы свойственны многим грибам [12].

В тканях корней, характеризующихся обильным образованием смолы, с живыми новообразующимися клетками камбия и плотной первичной древесиной, мицелий не был обнаружен (табл. 2, дробь в числителе — количество гиф, в знаменателе — процент к общему числу).

Во втором варианте, где смолы в древесине меньше, но слой камбия жизнеспособен, мицелия обнаружено довольно много. В камбиальном слое 42 гифы и в древесинной части — 35. Однако состояние плазмы гиф различно. В клетках камбия нормального, т. е. с гомогенной плазмой, мицелия не было, и все 42 гифы были в различной стадии дегенерации (рис. 1, здесь и далее в рисунках увеличение в 900 раз). В клетках древесины в сравнении с камби-

Таблица 3

Состояние возбудителя корневой губки в тканях сосны.
Выдел 6, 34 квартала Золотоношского лесхоза

Варианты типов поражения корней	Участок анализируемой ткани	Количество срезов	Количество гиф	Диаметр мицелия, мк	Состояние плазмы гиф гриба					
				$M \pm m$	Гомогенная	Мелкозернистая	Крупнозернистая	Комковатая	Вакуолизированная	Лизированная
1	Камбий	50	0,0	— —	—	—	—	—	—	—
	Древесина	50	0,0	— —	—	—	—	—	—	—
2	Камбий	50	47	2,9 0,038	$\frac{0,0}{6,3}$	$\frac{7}{15}$	$\frac{18}{38,3}$	$\frac{5}{10,6}$	$\frac{14}{29,7}$	$\frac{0}{0,0}$
	Древесина	50	22	2,3 0,068	$\frac{5}{22,7}$	$\frac{5}{22,7}$	$\frac{9}{40,9}$	$\frac{1}{4,5}$	$\frac{2}{9,0}$	$\frac{0}{0,0}$
3	Камбий	50	73	2,7 0,068	$\frac{3}{4,1}$	$\frac{20}{27,4}$	$\frac{21}{28,7}$	$\frac{10}{13,7}$	$\frac{17}{23,3}$	$\frac{4}{5,4}$
	Древесина	50	45	2,4 0,043	$\frac{25}{55,5}$	$\frac{17}{38,0}$	$\frac{3}{6,5}$	$\frac{0}{0,0}$	$\frac{0}{0,0}$	$\frac{0}{0,0}$
4	Камбий	50	72	4,5 0,052	$\frac{4}{5,5}$	$\frac{8}{11,1}$	$\frac{42}{58,3}$	$\frac{5}{6,9}$	$\frac{12}{16,6}$	$\frac{0}{0,0}$
	Древесина	50	43	3,7 0,037	$\frac{10}{23,2}$	$\frac{21}{50,0}$	$\frac{12}{27,8}$	$\frac{0}{0,0}$	$\frac{0}{0,0}$	$\frac{0}{0,0}$

альным слоем, несмотря на наличие нормального мицелия — 14%, процессы дегенерации и лизиса интенсивнее. В состоянии дегенерации, с частичным растворением стенок клеток, было 34% гиф против 23,8%, найденных в камбии, в состоянии полного лизиса — 8,5% против 2,3% гиф в камбиальном слое (рис. 2).

Мы предполагаем, что причиной регрессивных изменений возбудителя в тканях древесины сосны является действие фенолов, терпенов и других веществ, содержащихся в смоле.

В третьем варианте, характеризующемся частичным разрушением камбиального слоя и первичной древесины, лишенной смолы, мицелия больше, чем в предыдущем варианте. Так, в камбии 73 гифы и 45 — в древесине. Нормального мицелия с гомогенной плазмой значительно больше — 55,5%. О том, что гриб все же испытывает угнетение со стороны клеток растения, можно судить по величине диаметра мицелия (2,6 мк) и по содержанию гиф в начальной стадии дегенерации — 44,5%. В камбиальном слое защитные реакции ярче выражены, чем в древесине. Нормального вирулентного мицелия всего 13,7%. Остальной мицелий находится в различных стадиях дегенерации. Вакуолизированных, с частичным растворением стенок гиф — 19%.

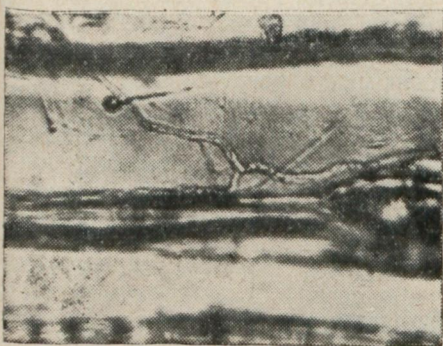


Рис. 1. Разветвленная гифа *Fomitopsis apposa* в камбии, плазма гиф в состоянии вакуолизации.

Рис. 2. В древесинных клетках гифа в стадии дегенерации и лизиса.

В четвертом варианте камбиальный слой и древесина сильно поражены гнилью, что сказалось на консистенции корня (мягкий), смолистые вещества полностью отсутствуют. Мицелия много. В камбиальном слое и в древесине у найденного мицелия имеются некоторые признаки дегенерации плазмы — зернистость и вакуолизация. Однако лизиса не наблюдалось. Объяснять эти явления как следствие защитных реакций мы не можем, так как жизнедеятельной ткани нет. По-видимому, мицелий, находящийся в более глубоко лежащих тканях (в камбии) и не принимающий участия в образовании плодового тела, испытывает угнетение от недостатка питательных веществ, что и сказывается на его состоянии, которое можно считать биологическим старением. Т. Страхов [5] указывал, что регрессивные изменения патогена в тканях могут быть вызваны различными причинами, но в основе их морфологического проявления лежат общие закономерности, т. е. угнетение вследствие неблагоприятных для его развития условий.

Аналогичная картина состояния мицелия возбудителя корневой губки в тканях (камбий, древесина) наблюдается и в корнях сосны, произрастающей в выделе 6, 34 квартала лесничества. Во всех случаях мы находили в камбиальном слое большее количество гиф гриба, чем в первичной древесине. Возможно, что мицелию легче внедряться в тонкие стенки клеток камбия, чем в толстые древесинные клетки. В этих же клетках гриб подвергается процессу дегенерации. Даже в случае сильного развития гнили оставшиеся не пораженными участки камбиального слоя продолжают сопротивляться возбудителю. В то же время сильное развитие гнили и разрушение живой ткани мешают возбудителю получать полноценное питание и он подвергается естественному старению, что морфологически сходно с угнетением под влиянием защитных реакций.

Таким образом, дереворазрушающие грибы, в частности *Fomitopsis annosa*, так же, как и другие патогенные грибы [12], в случае неблагоприятных условий для развития, связанных с возникновением защитных реакций, подчиняются общим биологическим закономерностям, выражающимся морфологически в регрессивных изменениях в тканях. Сосна обыкновенная обладает защитными веществами, препятствующими развитию гриба в тканях. В клетках древесины фактором, способствующим дегенерации возбудителя, являются фитонцидные свойства смолы. При сильном развитии гнили корня в таких деформированных тканях гриб не получает условий для развития, быстро стареет и разрушается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вакин А. Т. Достижения науки в лесном хозяйстве СССР за 40 лет. М., Сельхозгиз, 1957. 18 с.
2. Дуненко М. А. Устойчивость сортов и образцов ячменя к пыльной головне. Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. Л., 1971. 21 с.
3. Ключник П. И. Корневая губка и меры борьбы с ней. М., Изд-во ГЛБИ, 1962. 65 с.
4. Ладейщикова Е. И., Побегайло А. И. Биохимические показатели сосны в связи с устойчивостью и против корневой губки. — «Тр. Харьк. с.-х. ин-та», вып. 6, т. XXXXIII. (Киев), 1966, с. 135—143.
5. Страхов Т. Д. О механизме физиологического иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. Изд-во Харьк. с.-х. ин-та, 1959. 65 с.
6. Сухоруков К. Т. Физиология иммунитета растений. М. Изд-во АН СССР, 1952. 127 с.
7. Сухоруков К. Т. Активные реакции растения при инфекционных заболеваниях. Итоги IV Всесоюз. совещ. по иммунитету с.-х. растений. Кишинев, 1966, с. 133—136.
8. Черных А. Г. Сравнительные исследования устойчивости и пораженности корневой губкой сосновых деревьев. Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук, Киев, 1964. 18 с.
9. Ярошенко Т. В., Зубко И. Я. Регрессивные изменения возбудителя твердой головни в тканях пшениц полиплоидного ряда. — «Генетика», 1966, № 6, с. 157—164.
10. Ярошенко Т. В. Закономерности регрессивных изменений головневых грибов в тканях питающих растений. — «Микология и фитопатология», 1968, № 2, с. 133—140.
11. Ярошенко Т. В. Закономерности формирования иммунитета растений у

- зерновых культур под влиянием микроэлементов. Автореф. дис. на соиск. учен. степени д-ра биол. наук, Харьков, 1969. 56 с.
12. Ярошенко Т. В., Гребенчук Е. А., Никитина А. В., Кузичева В. В. Иммуитет растений к возбудителям различной паразитической природы. — «Микология и фитопатология», Л., 1972, № 2, с. 235—240.
13. Meier H. Werkstoff Krankheit die Pinus silvestris L. Bd. 13. 1955, S. 16.

УДК 582.285.1

И. Я. ЗУБКО, канд. биол. наук,
А. И. СОБОЛЕВСКАЯ

АНТИБИОТИКИ В БОРЬБЕ С ПЫЛЬНОЙ ГОЛОВНЕЙ ПШЕНИЦЫ

Биологические меры борьбы с болезнями и вредителями растений приобретают все большее значение. В числе многих биологических средств защиты антибиотики играют значительную роль. О благоприятном влиянии антибиотиков на развитие и повышении устойчивости растений к паразитам указывают ряд авторов [1, 4—6]. Задачей нашего исследования являлось выяснение влияния антибиотических культуральных жидкостей грибов из рода *Penicillium* на устойчивость яровой пшеницы к пыльной головне.

Опыты проводились на опытном участке лаборатории микологии и фитопатологии ХГУ в течение трех лет (1969, 1973, 1974). Объектом исследования являлись сорта пшеницы, устойчивые к пыльной головне (Отечественная, Народная), среднеустойчивые (Артемовка) и восприимчивые (Лютесценс-62). Сорта пшеницы были искусственно заражены головневым грибом *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. ручным способом [3]. Посев ручной, рядковый, в 4-х повторностях. Перед посевом зерно обрабатывалось культуральными жидкостями грибов из рода *Penicillium*, предложенными Институтом микробиологии и вирусологии АН УССР. Варианты опыта были следующие: в 1969 г. семена замачивались (до 33% от их первоначального веса) культуральными жидкостями грибов *P. cyclopium* и *P. multicolor*, в 1973 г. — *P. Bilai*, *P. cyclopium* и *P. specium*, в 1974 г. — *P. Bilai* и *P. cyclopium*. Контролем служили семена, замоченные в дистиллированной воде.

Энергию прорастания определяли путем подсчета взошедших семян в течение 3-х дней с момента их появления. Учитывалась также полная всхожесть пшеницы. Все показатели пересчитывались в процентном отношении. Измерялась высота и учитывалась кустистость растений по фазам вегетации. Фиксация материала для гистологических исследований проводилась по методу Н. А. Наумова. [2] Учет поражения растений пыльной головней был произведен в период уборки урожая по общепринятой методике.

Опыты показали, что обработка семян пшеницы сортов Народная, Отечественная, Артемовка и Лютесценс-62 метаболитами грибов из рода *Penicillium* не только способствовала снижению пораженности растений пыльной головней, но также благоприятно влияла на развитие растений (табл. 1, 2).

Таблица 1

Влияние культуральных жидкостей грибов из рода *Penicillium*
на всхожесть пшеницы, зараженной *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. (1969)

Варианты опыта	Энергия всхожести, %			Полная всхожесть, %
	1-й день	2-й день	3-й день	
Народная				
Контроль (NPK)	33,1	45,0	52,8	58,1
<i>P. cyclopium</i> + NPK	35,8	52,3	53,0	60,1
<i>P. multicolor</i> + NPK	41,3	55,1	57,8	61,0
Отечественная				
Контроль (NPK)	35,0	53,5	61,0	64,0
<i>P. cyclopium</i> + NPK	39,6	53,5	62,7	66,3
<i>P. multicolor</i> + NPK	64,0	65,0	66,3	70,1
Лютесценс 62				
Контроль (NPK)	42,1	54,5	61,0	64,8
<i>P. cyclopium</i> + NPK	45,8	60,1	62,5	70,0
<i>P. multicolor</i> + NPK	44,6	64,3	64,8	76,0

Из табл. 1 видно, что энергия всхожести по вариантам опыта была выше, чем на контроле, независимо от устойчивости сорта к головне. Например, по сорту Отечественная на контроле процент взошедших растений на первый день составлял 35,0, а по вариантам с обработкой растений метаболитами грибов *Penicillium cyclopium* и *P. multicolor* — 39,6; 64,0. Подобную закономерность мы наблюдали на 2-й и 3-й день по всем взятым сортам. Обработка зерна Лютесценс-62 (восприимчивый сорт) культуральной жидкостью гриба *P. multicolor* оказала наиболее положительное действие. Если на контроле полная всхожесть составляла 64,8%, то по указанному выше варианту — 76,0%.

Результаты, представленные в табл. 2, свидетельствуют о том что культуральная жидкость положительно влияет на кустистость пшеницы, зараженной *Ustilago tritici* (Pers.) Jens.

Высота растений в фазе проростков, кущения и восковой спелости, обработанных культуральными жидкостями, была выше по сравнению с контролем. В фазе кущения (табл. 2) влияние культуральной жидкости грибов на рост наиболее ярко заметно по восприимчивому сорту. В фазе восковой спелости самыми высокими были растения сорта Народная по варианту *P. cyclopium* (88 см, 1969), а Отечественная (108,2; 107,0 см, 1974) — по вариантам *P. cyclopium* и *P. Bilai*. Стимулирующее действие оказывали культуральные жидкости и на кустистость яровой пшеницы.

Полученные результаты согласуются с данными С. Н. Харченко [4], которая указывает, что стимулирующее влияние культуральных жидкостей определяется скоростью прорастания, высотой ростков и площадью листовых пластинок.

Обработка семян яровой пшеницы метаболитами грибов способствовала повышению устойчивости растений к пыльной головне независимо от метеорологических условий года. Так, в условиях 1969 г. растения сорта Отечественная, обработанные культуральной жидкостью гриба *P. multicolor*, в 4 раза меньше были поражены головней, чем контрольные, а в варианте с *P. cyclospium* головня совсем не проявилась.

Таблица 2

Влияние культуральных жидкостей грибов из рода *Penicillium* на развитие яровой пшеницы, зараженной *Ustilago tritici* (Pers.) Jens.

Варианты опыта	Кустистость, фаза кущения		Высота растений, см; фазы развития				Вес 1000 зерен, г
			кущение		восковая спелость		
	1969	1974	1969	1974	1969	1974	
Народная							
Контроль (NPK)	1,2	—	22,7	—	72,0	—	34,4
P. cyclopium + NPK	1,3	—	24,8	—	88,0	—	35,7
P. multicolor + NPK	1,6	—	23,8	—	75,5	—	36,9
Отечественная							
Контроль (NPK)	1,3	1,5	29,5	42,0	78,5	100,5	32,7
P. cyclopium + NPK	1,4	1,0	30,9	43,9	82,5	108,2	33,1
P. multicolor + NPK	1,3	—	30,5	—	84,0	—	32,7
P. Bilai + NPK	—	1,5	—	48,5	—	107,0	—
Артемовка							
Контроль (NPK)	—	1,0	—	37,3	—	91,2	—
P. cyclopium + NPK	—	1,0	—	40,6	—	97,5	—
P. Bilai + NPK	—	1,0	—	42,7	—	91,2	—
Лютесценс-62							
Контроль (NPK)	1,4	1,5	27,3	44,2	69,8	102,3	31,6
P. cyclopium + NPK	1,5	1,2	29,6	43,8	71,2	83,2	32,3
P. multicolor + NPK	1,5	—	31,3	—	86,0	—	32,3
P. Bilai + NPK	—	1,2	—	49,5	—	103,8	—

В 1973 г. по сорту Отечественная в варианте с *P. cyclospium* наблюдалась такая же закономерность, как и в условиях 1969 г. Не были поражены головней и растения в варианте с *P. Bilai* (табл.3). Благоприятное влияние культуральных жидкостей *P. Bilai* и *P. cyclospium* сказалось и на растениях восприимчивого сорта Лютесценс-62, которые были в 2,4—3,4 раза меньше поражены головней, чем контрольные.

В условиях 1974 г. обработка зерна сорта Артемовка культуральными жидкостями снижала процент поражения растений головней в 1,5 раза.

Несмотря на то, что по сорту Народная (устойчивому) головня в полевых опытах совсем не проявилась, гистологический анализ указал на заражение растений грибом *Ustilago tritici* (Pers.) Jeps. (табл. 3—5). Различия в состоянии мицелиальных образований гриба, находящегося в тканях сорта Народная, обнаружили уже в фазе проростков, особенно по вариантам, обработанным культуральными жидкостями грибов из рода *Penicillium*. Плазма мицелия была в основном в состоянии вакуолизации, наблюдалось много

Таблица 3

Влияние культуральных жидкостей грибов из рода *Penicillium*
на пораженность пшеницы пыльной головней

Варианты опыта	1969		1973		1974	
	Поражен- ность, %	К конт- ролю, %	Поражен- ность, %	К конт- ролю, %	Поражен- ность, %	В % к контролю
Народная						
Контроль (NPK)	0,0	0,0	—	—	—	—
<i>P. cyclopium</i> + NPK	0,0	0,0	—	—	—	—
<i>P. multicolor</i> + NPK	0,0	0,0	—	—	—	—
Отечественная						
Контроль (NPK)	0,4	100,0	3,4	100,0	14,1	100,0
<i>P. cyclopium</i> + NPK	0,0	0,0	0,0	0,0	12,8	90,7
<i>P. multicolor</i> + NPK	0,1	5,0	—	—	—	—
<i>P. Bilai</i> + NPK	—	—	0,0	0,0	13,6	96,4
<i>P. specium</i> + NPK	—	—	3,2	94,1	—	—
Артемовка						
Контроль (NPK)	—	—	—	—	15,3	100,0
<i>P. cyclopium</i> + NPK	—	—	—	—	10,3	67,3
<i>P. Bilai</i> + NPK	—	—	—	—	10,1	66,0
Лютесценс-62						
Контроль (NPK)	8,0	100,0	17,8	100,0	—	—
<i>P. cyclopium</i> + NPK	7,4	92,7	7,4	41,5	—	—
<i>P. multicolor</i> + NPK	5,1	63,7	—	—	—	—
<i>P. Bilai</i> + NPK	—	—	5,1	28,6	—	—
<i>P. specium</i> + NPK	—	—	15,7	88,2	—	—

лизированных гиф (табл. 4). Гифы гриба располагались по межклетникам, как и в тканях устойчивого сорта Отечественная, в отличие от восприимчивого Лютесценс-62, где мицелий был сосредоточен внутриклеточно. Резких различий в диаметре мицелия не было обнаружено ни по одному из вариантов опыта (фаза проростков). В отличие от сорта Народная в состоянии плазмы мицелия головного гриба, находящегося в проростках сорта Отечественная (устойчивого), различий между вариантами опыта не было. По сорту Лютесценс-62 (восприимчивому) состояние гиф в тканях контрольных растений резко отличалось от состояния гиф гриба, развивающихся

в тканях растений, обработанных *P. cyclospium* и *P. multicolor*, где лизированного мицелия было в 3—5 раз больше, чем на контроле (табл. 4).

Таблица 4

Влияние культуральных жидкостей грибов из рода *Penicillium* на регрессивные изменения мицелия *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. в тканях яровой пшеницы (фаза проростков)

Варианты опыта	Диаметр мицелия, мкм	Количество мицелия с различным состоянием плазмы, %				
		гомогенной	мелкозернистой	крупнозернистой	вакуолизированной	лизированного мицелия

Народная

Контроль (NPK)	3,0	23,0	5,0	5,0	41,7	25,0
<i>P. cyclospium</i> + NPK	2,9	4,8	4,6	15,4	40,2	35,0
<i>P. multicolor</i> + NPK	2,9	5,0	5,0	29,0	41,7	32,0

Отечественная

Контроль (NPK)	3,4	25,8	0,5	3,2	32,3	31,3
<i>P. cyclospium</i> + NPK	3,2	32,0	0,0	0,0	35,0	33,0
<i>P. multicolor</i> + NPK	3,2	37,7	10,0	3,2	30,3	18,8

Лютесценс-62

Контроль (NPK)	3,4	31,0	31,0	20,7	10,3	6,9
<i>P. cyclospium</i> + NPK	3,1	31,0	0,5	0,0	36,0	32,5
<i>P. multicolor</i> + NPK	3,2	36,7	12,1	4,0	29,9	17,3

В восприимчивом сорте в фазе кушения сколько-нибудь заметных изменений в плазме мицелия не наступает. Так, из табл. 5 видно, что в фазе проростков у восприимчивого сорта Лютесценс-62 по варианту с обработкой семян культуральной жидкостью *P. cyclospium* мицелия в состоянии дегенерации и лизиса — 68,5%, а в фазе кушения — 66,0%. Нитей мицелия с гомогенной плазмой до 30%. Немного уменьшается количество мицелия. Располагается гриб по межклетникам и внутриклеточно. Диаметр остается тот же, т. е. 3,1—3,2 мкм.

Данные табл. 5 показывают, что в устойчивом сорте Отечественная в фазе кушения по сравнению с проростками резко уменьшается средний диаметр мицелия с 3,4 до 2,8 мкм, увеличивается процент гиф с вакуолизированной плазмой. Если в фазе проростков у устойчивого сорта Отечественная по варианту с обработкой растений *P. cyclospium* в состоянии дегенерации и лизиса 68% мицелия, а с гомогенной плазмой — 32,0%, то в фазе кушения в состоянии дегенерации и лизиса находится 92,0% мицелия, а с гомогенной плазмой — 5,0%. Располагается мицелий только по межклетникам.

Результаты, представленные в табл. 5, свидетельствуют о том, что в тканях контрольных растений, выращенных без обработки культуральными жидкостями, мицелий вполне жизнеспособный, имеет

нормальный вид, процессы дегенерации наблюдаются слабее. Диаметр его меняется только с возрастными изменениями с 3,4 до 3,2 мкм.

Таблица 5

Влияние культуральных жидкостей грибов из рода *Penicillium* на регрессивные изменения мицелия *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. в тканях яровой пшеницы (фаза кушения)

Варианты опыта	Диаметр мицелия, мкм	Количество мицелия с различным состоянием плазмы, %				
		гомогенной	мелкозернистой	крупнозернистой	вакуолизированной	лизированного мицелия
Народная						
Контроль (NPK)	2,8	39,0	12,0	4,2	20,4	18,4
P. cyclospium + NPK	2,7	15,0	9,0	13,0	19,0	44,0
P. multicolor + NPK	2,7	3,6	6,0	4,0	24,7	58,7
Отечественная						
Контроль (NPK)	3,8	11,8	0,0	11,8	23,5	52,9
P. cyclospium + NPK	2,75	5,0	0,5	8,3	40,5	43,7
P. multicolor + NPK	2,45	4,0	3,2	12,8	39,0	41,0
Лютесценс-62						
Контроль (NPK)	3,2	30,0	5,0	20,0	15,0	30,0
P. cyclospium + NPK	3,0	30,0	1,0	0,0	35,5	30,5
P. multicolor + NPK	3,2	35,0	10,5	5,5	30,0	20,0

Иное состояние мицелия в тканях Лютесценс-62, выращенного на той же почве, что и контрольные растения, только с обработкой семян метаболитами грибов из рода *Penicillium*. Сравнительное гистологическое исследование в фазе кушения контрольных растений по вариантам с обработкой семян *P. cyclospium* и *P. multicolor* показало, что в растениях, обработанных культуральными жидкостями, уменьшается средний диаметр с 3,2 до 2,7 мкм, уменьшается количество нитей мицелия, в плазме совершаются процессы дегенерации, иногда заканчивающиеся полным лизисом мицелия. Так, у сорта Народная в тканях контрольных растений мицелия в состоянии дегенерации и лизиса было 42,0%, а с гомогенной плазмой — 57,3%, тогда как по варианту, обработанному *P. cyclospium*, мицелия с гомогенной плазмой было 15,0%, а в состоянии дегенерации и лизиса — 85,0%

ВЫВОДЫ

1. Предпосевная обработка семян яровой пшеницы антибиотиками *P. Vilai*, *P. cyclospium*, *P. multicolor* оказала положительное влияние на развитие растений и устойчивость пшеницы к пыльной головне. Снижение пораженности растений сорта Лютесценс-62 (восприимчивого) по вариантам *P. Vilai* и *P. cyclospium* наблюдалось в 2,4—3,4 раза, а сорта Артемовка (среднеустойчивого) — в 1,5 раза.

2. Гистологические анализы показали, что обработка семян пшеницы культуральными жидкостями грибов из рода *Penicillium* оказала неблагоприятное влияние на развитие мицелия *Ustilago tritici* (Pers) Jens. в тканях растений, что выражалось в гипоплазии и дегенерации мицелиальных образований головного гриба.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Мирзабекян Р. О. Применение антибиотиков в фитопатологии. — «Защита растений», 1956, № 5, с. 33—36.
2. Наумов Н. А. Методы микроскопических исследований в фитопатологии, М.—Л., Госиздат с.-х. и колхоз.-кооп. лит., 1932. 218 с.
3. Фиалковская Е. А. Пыльная головня пшеницы. Киев, Госсельхозиздат УССР, 1963. 222 с.
4. Харченко С. М. Стимулюючий вплив культуральної рідини *Penicillium* на проростання насіння бавовнику і пшениці. — «Мікробіол. журн.», 1964, т. 26, вип. 1, с. 240—243.
5. Харченко С. М., Федосієва З. М. Види *Penicillium* у боротьбі з сажкою та борошнистою росою огірків. — «Мікробіол. журн.», 1970, т. 32, вип. 3, с. 370—373.
6. Van Assche C. Bestrijdig van planten Ziektenmet antibiotica speciale Zaadbehanbeling tegen *Ustilago tritici* medel. — «Zandbombhogeschoolen. Opzochingsstaat. Staatgengt», 1957 Bd. 22, № 3, S. 15—20.

УДК 582.1

А. В. НИКИТИНА, канд. биол. наук,
В. А. ДЫМОВИЧ, канд. биол. наук,
С. Н. ХАРЧЕНКО, канд. биол. наук

АНТИБИОТИКИ В БОРЬБЕ С ПУЗЫРЧАТОЙ ГОЛОВНЕЙ КУКУРУЗЫ

Многие антибиотики и микробные препараты стимулируют рост и развитие растений, способствуют повышению урожайности [7, 10]. Имеется большой фактический материал о перспективности использования грибов-антагонистов и антибиотиков в борьбе с пузырчатой головней кукурузы [1, 2, 5, 11—15], а также исследования взаимоотношений мицелия гриба *N. zeae* с тканями кукурузы [4, 8, 9].

Данная работа по изучению влияния 13 штаммов следующих грибов из рода *Penicillium* (*P. sp.* 1962, *P. funiculosum* 1823, *P. canescens* 1410, 2230, *P. implicatum* 7677, *P. rubrum* 20024—787, *P. expansum* 50 251, 4827, RCA BKMF, *P. cyclopium* 56 253, *P. purpurogenum* 974M, *P. frequentans* 1975, *P. martensii* t^o) и грибов-антагонистов на рост, развитие и пораженность кукурузы пузырчатой головней, а также на состояние возбудителя в тканях проводилась на протяжении пяти лет.

Культуральные жидкости были получены из отдела физиологии грибов НИИ микробиологии и вирусологии АН УССР, из Украинской с.-х. академии. Опыты проводились в элитном хозяйстве Украинского НИИ селекции, генетики и растениеводства. Семена кукурузы сорта Харьковская Белая Зубовидная (ХБЗ), восприимчивого к пузырчатой головне, замачивали в течение 24 ч в растворах культуральных жидкостей и в водных вытяжках грибов *Trichoderma lignorum* (Tode) Harz, и *Aspergillus repens* (Corda), Sacc из расчета 1 г культуры на 100 мл воды).

Посев кукурузы производился в 6-кратной повторности, гнездовой, на делянках по 10 м², в каждый вариант включалось по 50 растений. Семена высевались по 2—3 шт. в лунку, расстояние меж-

ду гнездами 70×70 см. Растения кукурузы в фазе 6—7 листьев искусственно заражались возбудителем пузырчатой головни. Для этого 10-ти дневную культуру споридий вводили медицинским шприцом в листовую трубку. Початки заражали в фазе зеленых рылец путем введения 0,1%-ной водной суспензии хламидоспор пузырчатой головни под обертку. Учет пораженности проводился на 10-й день после искусственного заражения растений. Через неделю после заражения в растения кукурузы вводились культуральные жидкости и водные вытяжки грибов *Tr. lignorum*, *A. repens* (в фазе 6—7 листьев в листовую трубку и в початки под обертку.)

В ходе опыта проводились фенологические наблюдения: учет энергии и полной всхожести семян, высота растений, учет пораженности кукурузы пузырчатой головней [3]. Математическая обработка данных проводилась по методу А. С. Молостова [6].

Во время уборки урожая проводился анализ продуктивности початков кукурузы — длина початка в см, количество рядков в початке, количество зерен в рядке, вес початка, вес 1000 зерен (табл. 1). Результаты полевых опытов позволили выяснить, что обработка семян и растений водными вытяжками грибов *Tr. lignorum* и *A. repens*, культуральными жидкостями *Penicillium implicatum* 7677, *P. funiculosum* 1823, *P. sp.* 1962, *P. cyclopium* 56253, *P. canescens* 1410, 2230, *P. rubrum* 20024—787, *P. expansum* 50251 способствовали росту и развитию кукурузы.

Таблица 1

Влияние антибиотиков на рост, развитие и устойчивость растений кукурузы к пузырчатой головне

Варианты опыта	Среднее из 50 растений				
	Полная всхо- жесть, %	Высота расте- ний, см	Пораженность растений кукурузы		
			%	Р. %	балл им- мунности
Контроль ХБЗ	74,0	132,8	16,0	1,06	2,72
<i>P. implicatum</i> 7677	97,0	144,3	7,0	1,20	3,33
<i>P. funiculosum</i> 1823	100,0	149,2	9,0	1,93	3,16
<i>P. sp.</i> 1962	100,0	146,9	5,0	0,31	3,80
<i>P. canescens</i> 1410	97,0	145,9	6,0	0,25	3,73
<i>P. expansum</i> RCA ВКМФ	90,0	128,1	10,0	0,28	3,00
<i>P. rubrum</i> 20 024—787	95,7	152,3	5,3	0,81	3,79
<i>P. expansum</i> 50 251	95,7	145,1	5,0	0,58	3,80
<i>P. cyclopium</i> 56 253	100,0	159,0	5,3	0,21	3,79
<i>P. canescens</i> 2230	100,0	150,4	5,0	0,92	3,80
<i>P. purpurogenum</i> 974М	93,0	128,9	14,0	1,82	2,96
<i>P. expansum</i> 4827	94,0	129,1	10,0	0,51	3,00
<i>P. frequentans</i> 1975	90,0	128,7	5,0	1,72	3,80
<i>P. martensii</i> t°	84,0	128,0	10,0	1,23	3,00
<i>Trichoderma lignorum</i>	100,0	144,1	5,6	0,31	3,74
<i>Aspergillus repens</i>	100,0	149,7	5,3	0,76	3,79

Под влиянием *P. implicatum* 7677, *P. sp.* 1962, *P. funiculosum* 1823, *P. rubrum* 20 024—787, *P. expansum* 50 251, *P. cyclopium* 56 253 и *P. canescens* 1410, 2230 полевая устойчивость кукурузы к указанному заболеванию повышалась в 1,5—3 раза по сравнению с контролем. Как видно из табл. 2, на продуктивность растений кукурузы положительное влияние оказали варианты с применением *P. funiculosum* 1823, *P. expansum* RCA ВКМФ, *P. martensii* t° и гриба — антагониста *Tr. lignorum*.

Таблица 2

Влияние антибиотиков и грибов-антагонистов на продуктивность растений кукурузы

Варианты опыта	Среднее из 50 растений						
	Початки, %		Вес, кг	Длина початка, см	Вес 1 початка, г	Вес 1000 зерен, г	Количество рядков
	здоровые	больные					
Контроль ХБЗ	78,1	21,9	8,2	18,5	164,6	337,2	10
<i>P. implicatum</i> 7677	90,0	10,0	7,3	18,2	172,0	341,4	11
<i>P. funiculosum</i> 1823	94,4	5,6	13,4	19,1	226,5	339,8	10
<i>P. sp.</i> 1962	97,9	2,1	9,9	18,6	206,9	368,0	10
<i>P. canescens</i> 1410	90,5	9,5	7,2	19,7	168,0	359,0	10
<i>P. expansum</i> RCA ВКМФ	82,1	17,9	13,2	20,0	245,0	322,7	13
<i>P. rubrum</i> 20 024—787	60,0	40,0	7,4	16,0	210,0	337,3	14
<i>P. expansum</i> 50251	70,5	29,5	7,6	16,0	194,0	325,1	14
<i>P. cyclopium</i> 56 253	95,7	4,3	7,2	19,4	165,1	348,2	11
<i>P. canescens</i> 2230	95,7	4,3	7,2	18,4	166,1	349,0	11
<i>P. purpureogenum</i> 974М	91,5	8,5	8,1	19,5	164,1	327,0	14
<i>P. expansum</i> 4827	87,5	12,5	10,4	14,5	167,7	323,3	14
<i>P. frequentans</i> 1975	88,3	11,5	10,8	23,0	162,4	323,0	13
<i>P. martensii</i> t°	97,9	2,1	12,7	20,5	168,3	322,7	14
<i>Trichoderma lignorum</i>	70,1	29,9	16,0	19,0	184,0	334,0	13
<i>Aspergillus repens</i>	73,2	26,8	8,8	20,0	214,0	357,5	14

Для установления механизма действия антибиотических веществ и грибов-антагонистов на развитие растений были выполнены гистологические исследования, показавшие, что мицелий *Ustilago zeae* беспрепятственно проникает в растение, заражает его и распространяется в тканях. Однако диаметр гиф, а также состояние плазмы в гифах в зависимости от обработки семян культуральными жидкостями или грибами-антагонистами были различны. В контрольном варианте в фазе проростков сорта ХБЗ мицелий почти не ветвился. Гифы имели диаметр 3,1 мк (табл. 3). Плазма в гифах была гомогенна.

Обработка семян и растений кукурузы грибами *Tr. lignorum* и *A. repens*, а также культуральными жидкостями *P. implicatum* 7677, *P. funiculosum* 1823, *P. canescens* 1410, 2230, *P. rubrum* 20024—787, *P. expansum* 50251 *P. cyclopium* 56 253 вызывала угнетение и частичную гибель возбудителя пузырчатой головни, находящегося в тканях опытных растений.

Таблица 3
Регрессивные изменения гриба И. zeae в тканях кукурузы под влиянием антибиотиков и грибов-антагонистов

Варианты опыта	Фаза проростков							длина вздутий, см
	количе- ство срезов	Мицелий, мк		количес- тво нитей	Количество мицелия с соотношением плазмы		распадаю- щейся	
		диаметр	длина		гомеоген- ной	вакцинизи- рованной		
Контроль ХБЗ	70	3,1±0,18	19,5±1,72	45	76,7	—	23,4	8—10
P. implicatum 7677	70	2,7±0,47	18,9±1,56	20	31,4	18,6	50,0	2—3
P. funiculosum 1823	70	2,5±0,99	18,2±2,00	26	41,2	23,8	35,0	5—7
P. sp. 1962	70	2,7±1,22	18,9±1,96	15	57,0	—	43,0	5—7
P. canescens 1410	70	2,5±0,91	16,7±1,63	17	50,0	—	50,0	1—2
P. expansum RCA BKM F	70	3,1±0,85	16,3±1,54	33	45,0	25,0	30,0	2—3
P. rubrum 20024—787	70	2,7±0,64	16,2±1,80	16	35,0	11,1	38,9	1—2
P. expansum 50251	70	2,9±0,45	15,9±1,23	15	50,0	—	50,0	1—2
P. cyclopium 56253	70	2,7±0,95	14,8±0,94	18	43,8	25,0	31,2	2—3
P. canescens 2230	70	2,5±0,90	16,1±0,46	14	50,0	11,1	38,9	1—2
P. purpurogenum 974M	70	3,1±0,87	18,5±0,28	39	51,6	26,4	22,0	5—7
P. expansum 4827	70	2,4±0,45	16,1±1,52	34	66,2	—	33,8	5—7
P. frequentans 1975	70	3,1±1,07	16,2±1,86	15	55,0	—	45,0	1—2
P. martensii f°	70	3,1±0,54	18,1±1,45	34	55,2	11,1	33,7	5—7
Trichoderma lignorum	70	2,3±0,45	16,3±1,39	19	23,8	23,1	53,1	2—3
Aspergillus repens	70	2,7±0,37	14,2±0,78	17	46,7	—	53,3	2—3

Таким образом, культуральные жидкости грибов из рода пенициллов влияют не только на степень проявления заболевания, но они вызывают и дегенеративные изменения возбудителя пузырчатой головни в тканях растений. Введение их в питание изменяет биохимические свойства растений-хозяев, повышает их иммунологические свойства, что создает неблагоприятные условия для развития гриба *I. zeae*, ускоряя процесс распада мицелия.

ВЫВОДЫ

1. Обработка семян растений кукурузы водными вытяжками грибов *Tr. lig-nosum* и *A. repens*, а также культурными жидкостями *P. implicatum* 7677, *P. funiculosum* 1823, *P. sp* 1962, *P. cyclospium* 56 253, *P. canescens* 1410, 2230 способствовали росту и развитию кукурузы.

2. Обработка семян и растений кукурузы грибами *Tr. lignorum* и *A. repens* и культуральными жидкостями *Penicillium implicatum* 7677, *P. funiculosum* 1823, *P. rubrum* 20 024—787, *P. cyclospium* 56253, *P. expansum* 50251, *P. canescens* 1410 и 2230 вызывала угнетение и частичную гибель возбудителя пузырчатой головни, находящегося в тканях растений, что проявлялось в повышении в 1,5—3 раза полевой устойчивости кукурузы к указанному заболеванию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дымович В. А. Действие летучих антибиотиков культур разных видов *Trichoderma* на фитопатогенные бактерии и грибы. — «Микробиол. журн.», 1969, т. 22, № 6, с. 32—33.
2. Мещерякова Р. И. Новый антагонист пузырчатой головни кукурузы. — «Бюллетень Укр. НИИ растениеводства, селекции и генетики», Харьков, 1958, № 3, с. 102—105.
3. Мещерякова Р. И. К методике учета пораженности кукурузы пузырчатой головней. Харьков, Изд-во Харьк. ун-та, 1963. 27 с.
4. Мещерякова Р. И. Гистология взаимоотношения возбудителя пузырчатой головни и тканей кукурузы в условиях различного питания. — «Применение микроэлементов, полимеров и радиоактивных изотопов в сельском хозяйстве». Киев, Госсельхозгиз УССР, 1962, с. 144—146.
5. Московец С. Н., Сергеев Л. А. Значение гриба *Trichoderma Koningi* Oud в борьбе с болезнями растений. Применение антибиотиков в растениеводстве. — «Тр. I Всесоюз. конф. по изучению и применению антибиотиков в растениеводстве». Ереван, изд-во Арм. ССР, 1961, с. 5—10.
6. Молостов А. С. Элементы вариационной статистики. Учебное пособие для агрофак. с.-х. вузов. Киев, «Урожай», 1965. 215 с.
7. Петрухина М. Т. Антибиотики и грибы-антагонисты как средство борьбы с болезнями растений. — В кн: V съезд Всесоюз. микробиол. о-ва, Ереван. 1975, с. 47—49.
8. Салунська Н. І., Руденко Л. П. Гістологічні показники стійкості кукурудзи проти пухирчастої сажки. — «Захист рослин», Киев, 1969, № 8, с. 48—52.
9. Слепян Э. И., Каратыгин И. В. Взаимоотношения гриба *I. maydis* (DC) Sda и ткани листьев кукурузы в процессе формирования волнообразной формы пузырчатой головни. — «Микология и фитопатология», 1968, № 2, с. 49—53.
10. Ульянова О. М. Использование почвенных микроорганизмов для защиты с.-х. культур от болезней. — «Сельское хозяйство за рубежом», 1972, т. 10, с. 48—50.
11. Федосеева З. Н. Микроорганизмы-антагонисты к *Ustilago zeae* Unger. — «Микробиология», 1962, т. 31, вып. 34, с. 499—501.

12. Харченко С. Н., Надводнюк Ю. Н., Кучма М. Ф. Грибы из рода *Penicillium* в борьбе с пузырчатой головней кукурузы. — Науч. зап. Белоцерковского с.-х. ин-та. Белая Церковь, 1967, с. 16—21.
13. Яковлева Н. П. Физиологически активные вещества, продуцируемые грибами и их роль в биологическом методе борьбы с болезнями. — «Тр. Всесоюз. НИИ заочн. образования», 1968, вып. 2, с. 27—33.
14. Bamberg K. H. Bacteria antibiotic to *Ustilago zeae*. «Phytopathology», vol. 7, 1931, p. 21.
15. Johnson D. E. The antibiosis of certain bacteria to smuts and some other fungi. «Phytopathology», 1931, vol. 9, p. 21.

УДК 581.2

Е. А. ГРЕБЕНЧУК, канд. биол. наук,
Н. В. ПАЩЕНКО,
Л. Л. ШЕВЧЕНКО

ВЛИЯНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА ФОСФОРНЫЙ ОБМЕН И УСТОЙЧИВОСТЬ ЯЧМЕНЯ К МУЧНИСТОЙ РОСЕ

Мучнистая роса является распространенным и вредоносным заболеванием ячменя во всех зонах его возделывания. Патоген, развиваясь на листьях, листовых влагалищах и стеблях, дезорганизует обмен веществ больного растения. Это и является причиной задержки роста, развития и образования щуплых семян с низкой всхожестью. Раннее и сильное поражение ярового ячменя мучнистой росой уменьшает также количество корней, число побегов с колосьями, размер колосьев и величину зерна [11]. Все это ведет к значительной потере урожая [1, 12, 13]. Вред, причиняемый мучнистой росой, привлекает внимание исследователей и заставляет постоянно искать эффективные средства защиты растений от болезни. Наиболее распространен химический метод борьбы. Так, положительные результаты в борьбе с мучнистой росой злаков дают фунгициды морестан, бенлат, имуган, каликсин, тридеморф [13—15]. Однако фунгициды эффективны непродолжительное время, к тому же вредно их остаточное действие.

Встречаются единичные работы, результаты которых свидетельствуют о перспективности биологического метода борьбы путем применения гиперпаразитов [6] и антибиотиков [4, 7, 9].

Накоплен большой фактический материал, указывающий на важную роль микроэлементов в жизнедеятельности растений [2, 3, 10]. Последнее связано с тем, что микроэлементы входят в состав самых различных ферментов, витаминов и других необходимых растений соединений. Этим также объясняется роль микроэлементов в повышении устойчивости растений к болезням.

Нами было изучено влияние микроэлементов марганца и меди на фосфорный и нуклеиновый обмены, а также на устойчивость ячменя к мучнистой росе. Полевые опыты ставились на экспериментальном участке лаборатории микологии и фитопатологии Харьковского государственного университета, на темно-серой оподзоленной почве. Анализ почвы, проведенный в 1960 г., выявил наличие

следов железа, другие микроэлементы не обнаружены. Перед посевом на всю площадь участка вносилось основное минеральное удобрение из расчета действующего начала на 1 га: суперфосфата и хлористого калия — 50 кг, сульфат аммония — 30 кг. Микроэлементы марганец и медь использовались в виде сернокислых солей. Для опыта растворы солей указанных микроэлементов готовили из расчета действующего начала на 1 л: марганца — 2 г, меди — 1 г, соответственно соли — $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ — 4 г, MnSO_4 — 10 г. Семена сорта Верхняцкий-8 замачивали в растворах солей микроэлементов и дистиллированной воде (контроль) до прибавки в весе на 33% от первоначального веса, просушивали и высевали. Посев ручной, мелкоделовой, величина каждой делянки — 2 м², повторность опыта — 4-кратная. В онтогенезе растений (в фазах кушения, колошения и молочной спелости) определяли пораженность мучнистой росой по шкале Т. Д. Страхова [8]; обеспеченность различными фосфорными соединениями и нуклеиновыми кислотами по методу В. Г. Конарева и С. Л. Тютерева [5].

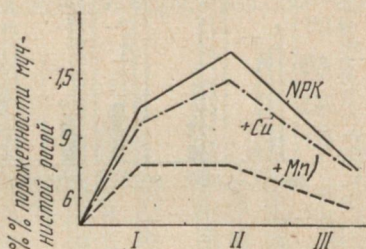


Рис. 1. Пораженность ячменя (сорт Верхняцкий-8) мучнистой росой в онтогенезе.

При изучении динамики развития возбудителя мучнистой росы ячменя установлено (рис. 1), что первые признаки болезни появились в фазе кушения; в этот период пораженность растений составляла 11,8%. С возрастом распространенность гриба увеличилась. Так, в фазе колошения поверхностный мицелий патогена занимал почти 20% площади листа питающего растения. В фазе молочной спелости общий процент пораженности растений снижался, так как к этому времени все листья нижнего яруса и большинство листьев среднего яруса усохли; преждевременная гибель листьев, по-видимому, частично связана с губительной деятельностью возбудителя болезни. В связи с этим изучалось влияние патогена на фосфорный и нуклеиновый обмен больных растений.

Результаты исследований (рис. 2) свидетельствуют о том, что возбудитель болезни, проникая в эпидермальные клетки питающего растения (фаза кушения), нарушает фосфорный обмен последнего. Нарушение проявлялось в снижении на 40% содержания кислоторастворимого фосфора за счет органической и минеральной фракций. Снижение фосфорных соединений в больном растении, по-видимому, связано с интенсивным ростом и размножением патогена, которое осуществляется только за счет питающего растения. В следующей фазе онтогенеза больного растения, когда патоген продолжал расти и развиваться, наблюдалась дальнейшая убыль кислоторастворимых фосфатов. Однако в этот период, несмотря на усиление пораженности растений мучнистой росой, снижение фосфорных соединений происходило в меньшей степени, чем в фазе кушения, т. е. на первых этапах патологического процесса. Развитие мучнисто-росяного гриба сказалось и на нуклеи-

новом обмене питающего растения (рис. 3). Под влиянием инфекции падает содержание нуклеиновых кислот, особенно рибонуклеиновой. Дезоксирибонуклеиновая кислота затрагивается инфекцией в меньшей степени. На основании полученных данных можно сделать вывод о том, что *Erysiphe graminis* D.C.f.s. *hordei* Marchal вызывает изменения в фосфорном и нуклеиновом обмене питающего растения.

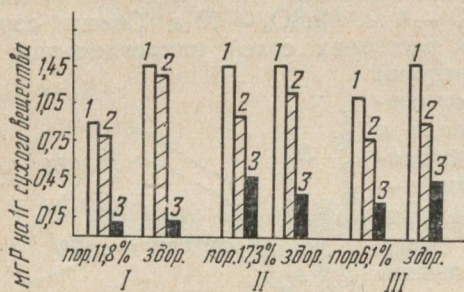


Рис. 2. Влияние мучнисто-росяной инфекции на содержание форм фосфора кислоторастворимой фракции (1 — общего, 2 — минерального, 3 — органического) в онтогенезе ячменя (I — фаза кущения, II — колошения, III — молочной спелости). Сорт Верхняцкий-8.

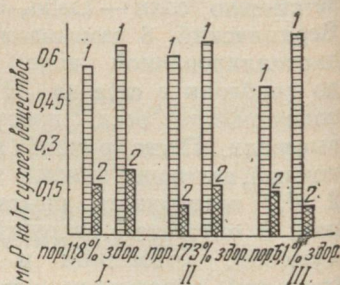


Рис. 3. Влияние мучнисто-росяной инфекции на содержание нуклеиновых кислот (1 — РНК, 2 — ДНК) в онтогенезе ячменя (I — фаза кущения, II — колошения, III — молочной спелости). Сорт Верхняцкий-8.

Большую роль в восстановлении обмена веществ, нарушенного патогеном, а следовательно, и в повышении болезнеустойчивости растений играют микроэлементы. Полученные нами данные свидетельствуют о повышении устойчивости растений к мучнистой росе под влиянием микроэлементов марганца и меди. Так, предпосевная обработка семян раствором марганца в 2 раза повышала устойчивость растений на первых этапах патогенеза. Повышенная устойчивость растений к мучнистой росе сохранялась в течение всего периода вегетации. Таким образом, микроэлемент марганец в сочетании с основным минеральным удобрением способствовал повышению устойчивости ячменя к мучнистой росе в онтогенезе. Введение в питание растений меди способствовало повышению устойчивости всего на 11—16% по сравнению с контролем. Полученные данные вызвали необходимость изучить биохимизм устойчивости, в частности влияние микроэлементов марганца и меди на фосфорный и нуклеиновый обмен пораженных растений.

Роль микроэлементов в повышении болезнеустойчивости объясняется их участием во многих биосинтетических процессах; способствуя изменению обмена веществ, микроэлементы тем самым нарушают эволюционно-сложившиеся отношения между патогеном и питающим растением в сторону, неблагоприятную для возбудителя, вызывая угне-

тение и гибель патогена, что внешне проявляется в повышенной устойчивости.

Введение в питание растений сорта Верхнячский-8 микроэлементов в сочетании с основным минеральным удобрением являлось, по-видимому, одной из причин изменения фосфорного обмена растения-хозяина. Так, марганец, повысивший в 2—3 раза устойчивость ячменя к мучнистой росе, стимулировал приток фосфорных соединений в больные листья (рис. 4). Повышенное содержание кислоторастворимых фосфатов и особенно неорганических можно, по-видимому, объяснить тем, что марганец, активируя окислительное фосфорилирование через

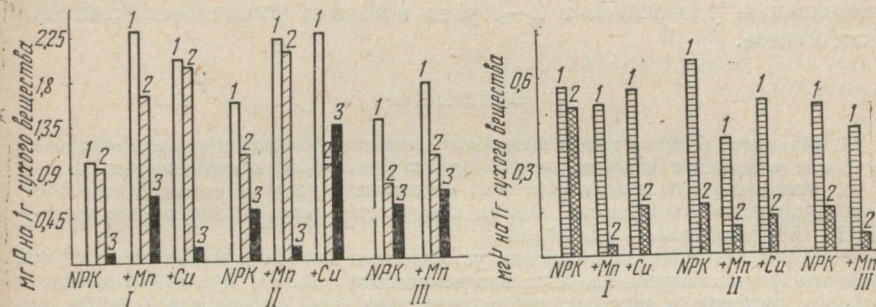


Рис. 4. Влияние микроэлементов марганца и меди на содержание форм фосфора кислоторастворимой фракции (1 — общего, 2 — минерального, 3 — органического) в онтогенезе ячменя (I — фаза кушения, II — колошения, III — молочной спелости). Сорт Верхнячский-8.

Рис. 5. Влияние микроэлементов марганца и меди на содержание нуклеиновых кислот (1 — РНК, 2 — ДНК) в онтогенезе ячменя (I — фаза кушения, II — колошения, III — молочной спелости). Сорт Верхнячский-8.

цепь реакций, вызывает накопление неорганического фосфора. Эта закономерность, установленная в фазе кушения, при появлении первых признаков заражения патогеном, сохранялась и на последующих этапах онтогенеза ячменя.

Под влиянием марганца изменяется и нуклеиновый обмен больного растения, что проявляется в снижении содержания рибонуклеиновой и дезоксирибонуклеиновой кислот. Однако величина отношения РНК/ДНК указывает на большую активность ядерной ДНК растений, в питание которых введен микроэлемент марганец, по сравнению с контрольными растениями. Таким образом, введение марганца вызвало изменение обменных процессов, которое сохранялось в течение всего периода вегетации.

Влияние микроэлемента меди на фосфорный и нуклеиновый обмен больных растений выражено слабее, чем действие марганца. Присутствие меди, так же как и марганца, изменяло фосфорный обмен пораженного растения в сторону повышения неорганической фракции (рис. 4). Так, в фазе кушения, в период интенсивного роста патогена, содержание неорганического фосфора в пораженных растениях увеличивается вдвое по сравнению с контролем. В фазе колошения выяв-

ленная закономерность сохранялась, но в меньшей степени. Медь, так же как и марганец, оказывала определенное влияние на нуклеиновый обмен больных растений ячменя, что выразилось в снижении содержания рибонуклеиновой кислоты; активность ядерной ДНК почти соответствует активности ядерной ДНК контрольных растений (рис. 5). Таким образом медь в меньшей степени, чем марганец, восстанавливает обмен веществ, нарушенный патогеном, что проявляется в незначительном повышении устойчивости по сравнению с контролем. Следовательно, наиболее эффективным в борьбе с мучнистой росой ячменя является микроэлемент марганец, который в сочетании с основным минеральным удобрением в 2—3 раза повышал устойчивость растений в онтогенезе.

ВЫВОДЫ

1. Мучнисто-росяные грибы вызывают изменения в обмене веществ питающих растений: снижается содержание фосфорных соединений и нуклеиновых кислот.
2. Микроэлементы медь и марганец, введенные в питание растений, способствуют повышению устойчивости ячменя к мучнистой росе, соответственно медь — на 11—16%, марганец — в 2—3 раза.
3. Одной из причин повышения устойчивости ячменя к мучнистой росе под влиянием микроэлементов является изменение фосфорного и нуклеинового обмена больного растения в сторону, неблагоприятную для возбудителя болезни, что вызывает угнетение и гибель патогена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Апраксин В. Н. Потери урожая ячменя при поражении мучнистой росой и выведение сортов устойчивых к ней. — «Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство». 1973, № 9, с. 45—47.
2. Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. — Тезисы докл. VI Всесоюз. совещания. Л., 1970, т. 2, с. 487.
3. Биологическая роль и практическое применение микроэлементов. — Тезисы докл. VII Всесоюз. совещания. Рига, 1975, т. I, с. 177.
4. Гребенчук Е. А. Влияние микроорганизмов-антагонистов на пораженность ячменя мучнистой росой. — «Вестн. Харьк. ун-та. Биология», 1965, вып. I, с. 53—56.
5. Конарев В. Г. Тютюрев С. Л. Методы биохимии и цитологии нуклеиновых кислот растений. — «Науч. тр. Всесоюз. ин-та растениеводства». Л., «Колос», 1970, с. 27—32.
6. Натальина О. Б. О перспективах биологического метода борьбы с болезнями растений в условиях Краснодарского края. — «Тр. Кубанского с.-х. ин-та», 1973, 47 (57), с. 63—67.
7. Пыжикова Г. В., Саломе А. С. Мучнистая роса зерновых культур и способы борьбы с ней. — «Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство». 1973, № 12, с. 44—48.
8. Страхов Т. Д. Инструкция для наблюдательных пунктов по болезням полевых, огородных и садовых культур. — Материалы по службе учетов вредителей и болезней, 1929, с. 30—33.
9. Федоринчик Н. С. Для микробиологической защиты растений от вредителей и болезней. — «Защита растений», 1972, № 9, с. 22—26.
10. Школьник М. Я. Микроэлементы в жизни растений. Л., «Наука», 1974, с. 329.
11. Brooks D. H. Observation on the effects of mildew *Erysiphe graminis* on growth of spring and winter barley. — «Ann. Appl. Biol.», 1972, vol. 70, № 2, pp. 149—156.

12. Doling D. A., Saunders P. J. W. and Doodson J. K. Seasonal and geographical variation of powdery mildew on susceptible cereal cultivars.— «Ann. Appl. Biol.», 1971, vol. 67 (1), pp. 1—11.
13. Kaspers H., Kolbe W.—Zur Frage der lebensweise, wirtschaftlichen Bedeutung und Bekämpfung der Getreidemehltau Erysiphe graminis D. C.— «Pflanzenschutz — Nachr. Bayer», 1972, vol. 24, № 2, pp. 330—366.
14. Mundy E., Pagee R. Use of fungicides to control powdery mildew on spring barley.— «Exper. Husbandry», 1973, vol. 24, pp. 94—104.
15. Pathak M., Joshi L. Chemical control of powdery mildew of wheat.— «Indian Phytopathology», 1972, vol. 25, № 1, pp. 139—141.

УДК 582.282.11

Л. М. БАЛЫКИНА,
Е. А. ГРЕБЕНЧУК, канд. биол. наук,
А. П. ДУРАКОВА,

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ МУЧНИСТО-РОСЯНЫХ ГРИБОВ НА КУЛЬТУРНЫХ ЗЛАКАХ В ХАРЬКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Мучнисто-росяные грибы широко представлены в Харьковской области и встречаются на дикорастущих и культурных растениях, в том числе и на злаках, вызывая одно из вредоноснейших заболеваний. Представители семейства Erysiphaceae, развиваясь на листьях, листовых влагалищах и стеблях, вызывают нарушение физиологических функций питающего растения. На всех пораженных органах образуются сероватые, впоследствии буреющие подушечки гриба. Позднее они сливаются вместе, образуя сплошной войлочный налет. Растения, на которых развиваются указанные грибы, отстают в росте, зачастую наблюдается их преждевременная гибель.

Цикл развития возбудителей мучнистой росы злаков в различных климатических зонах рассмотрен в работах [1,3—7,9]. Данные о биологии мучнисто-росяных грибов Харьковской области немногочисленны, в частности описан цикл развития *Erysiphe graminis* DC f. sp. *tritici* Marchal [2].

В результате исследований, проведенных нами в 1972—1975 гг. в Харьковской области, изучены: 1) роль конидиальной и сумчатой стадий в цикле развития возбудителей мучнистой росы злаков; 2) динамика образования и созревания бесполого и полового плононошений в зависимости от метеорологических условий и биологических особенностей питающих растений.

Необходимость подобных исследований диктуется тем, что мучнисто-росяные грибы являются облигатными паразитами, жизнедеятельность которых полностью зависит от питающего растения. Развитие патогенов изучено нами на пяти сортах пшеницы (озимой и яровой) и ржи. Злаки выращивали на опытном участке лаборатории микологии и фитопатологии Харьковского университета и на полях опытного хозяйства «Элитное» Украинского НИИ растениеводства, селекции и генетики. Наблюдения за характером и интенсивностью роста и развития изучаемых грибов на озимых и яровых злаках проводили в течение всего календарного года.

В результате исследований установлено, что мучнисто-росяные грибы на растениях озимой пшеницы и ржи появляются ранней весной (апрель — май) в виде белого пушистого налета, состоящего из мицелия и конидиального спороношения. В 1973—1974 гг. первые признаки развития гриба обнаружены в конце мая; в 1975 г. в связи с ранней и жаркой весной — в последних числах апреля. Эти отклонения во времени появления гриба приурочены к вегетации питающего растения, вне связи с которым патоген не существует. Зависимость весеннего возобновления *Erysiphe graminis* от питающего растения обусловлена, по-видимому, тем, что питательных веществ самих конидий достаточно только для прорастания и образования ростковых трубок. Ростковые трубки вне растения-хозяина не могут дать начало инфекционным гифам, так как не способны самостоятельно синтезировать протеины и нуклеиновые кислоты, необходимые для дальнейшего развития патогена [8].

На яровых злаках мучнистая роса проявляется в конце мая — начале июня, что также связано с вегетацией растений. Обычно гриб появляется в стадии кушения злака. В мае — июне на яровых и озимых наблюдается обильное формирование конидиального спороношения. Образование плодовых тел происходит на озимых культурах в конце мая (1975 г.) — второй декаде июня (1972—1974 г.), несколько позднее, в конце июня — на яровой пшенице. В отдельных случаях клейстокарпии не образуются. Такое явление наблюдалось в июле 1972 г., когда на мицелии *Erysiphe graminis*, растущем на яровой пшенице, появлялся серый пушистый налет. В местах распространения налета плодовые тела возбудителя мучнистой росы не найдены. Микроскопический просмотр показал, что внутри гиф *Erysiphe graminis* закладываются пикниды несовершенного гриба *Cicinnobolus cesatii* ДВ, который подавляет рост, развитие, а следовательно и образование клейстокарпиев.

Закладка и формирование плодовых тел сопряжены с ослаблением бесполого спороношения. Эти изменения в цикле развития мучнисто-росяных грибов, по-видимому, вызваны оттоком питательных веществ из вегетативных к формирующимся репродуктивным органам растения-хозяина. Систематические наблюдения за созреванием плодовых тел показали, что содержимое клейстокарпиев, вначале гомогенное, дифференцируется с образованием сумок (июнь — июль). С августа в сумках закладываются аскоспоры.

Для постоянного наблюдения за созреванием аскоспор, оставшихся на стерне озимых и яровых злаков, производился посев озимых культур, в результате чего установлено, что период созревания и выбрасывания аскоспор растянут и продолжается в течение августа — октября. В ноябре — декабре клейстокарпии, оставшиеся на стерне, пусты. Таким образом, назначение плодовых тел — сохранять мучнисто-росяные грибы, паразитирующие на культурных злаках, в период между уборкой яровых и посевом озимых.

С осени озимые злаки заражаются конидиями и аскоспорами. Наблюдениями за состоянием гриба, зимующего на злаках, обнаружено, что мицелиальные подушечки компактны и окрашены темнее,

чем подушечки, развивающиеся в период вегетации питающего растения. Поверхностный зимующий мицелий имеет более частые перегородки, чем летний. Микроскопическим просмотром выявили наличие цепочек конидий, единичных проросших конидий, сформированные ростковые трубки и гаустории. Вокруг зимующих куртин гриба отчетливо заметна зеленая зона на общем фоне хлоротичного листа. Это свидетельствует о том, что патоген усиливает метаболическую активность в тканях растения-хозяина, окружающих точку инфекции. Таким образом, в условиях Харьковской области мучнисто-росяные грибы, паразитирующие на культурных злаках, зимуют в форме мицелия и конидий.

Весной, в апреле — мае, перезимовавшая грибница дает начало новому мицелию, а затем и конидиальному спороношению, являясь источником возобновления мучнистой росы на озимых и яровых злаках. Сравнительный анализ конидиальных спороношений, образующихся в период вегетации питающего растения и в зимнее время, выявил их полную морфологическую и инфекционную идентичность.

В результате проведенных исследований цикл развития мучнисто-росяных грибов, поражающих яровые и озимые культурные злаки в Харьковской области, можно представить следующим образом: апрель — развитие бесполого спороношения на мицелии, перезимовавшем на озимых; май — июнь — прорастание конидий гриба на всходах яровых и образование (как и на зараженных с осени озимых) мицелиальных подушечек и многочисленных генераций конидий, закладка и формирование плодовых тел; июль — формирование сумок; август — октябрь — созревание и выбрасывание аскоспор, которые, проростая на озимых, дают начало мицелию и бесполому спороношению. С сентября по апрель мучнисто-росяные грибы сохраняются на озимых в форме мицелия и конидий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров И. Н. Различия в цикле развития *Erysiphe graminis* DC. — «Микология и фитопатология», 1973, т. 7, вып. 3, с. 167—171.
2. Аття М. Ф. Мучнистая роса пшеницы и некоторые приемы повышения устойчивости растений к ней в условиях Харьковской области. Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук, Харьков, 1973. 26 с.
3. Горленко М. В. Болезни растений и внешняя среда. М., «Моск. о-во испытателей природы», 1950, с. 108.
4. Картошкина Н. Ф. Специализация форм *Erysiphe graminis* DC в Ленинградской области, их субстратная (физиологическая) изменчивость и критерии. — «Тр. ВИЗР». Л., 1964, ч. 2, вып. 21, с. 3—12.
5. Кривченко В. И., Череведова М. А. Особенности биологии мучнистой росы ячменя на юго-западе СССР. — «Сельскохозяйственная биология», 1972, т. 4, № 4, с. 587—590.
6. Тронь С. О. Біологічні особливості збудника борошнистої роси пшениці в умовах України. — «Захист рослин», 1969, вип. 7, с. 24—29.
7. Гурсумбаев А. Мучнистая роса пшеницы на юго-востоке Казахстана и меры борьбы с ней. Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. Алма-Ата, 1972. 19 с.
8. Brian P. W. Obligate parasitism in fungi. — «Proc. Roy. Soc.», 1967, B 168, № 1011, p. 101—118.
9. Smiljaković H. Prilog proučavanju prezimljavanja *Erysiphe graminis* DC f. sp. tritici Marchal. — «Zborn. Rad. Zav. str. Zita Kraguj», 1967, Bd 2, № 2, p. 149—157.

СОДЕРЖАНИЕ

Флористика и биосистематика

Жупаненко Р. П., Полторак О. А. Альгофлора водоемов планируемого Готвальдовского природного парка в Харьковской области . . .	3
Догадина Т. В., Вовченко Л. А. Санитарно-биологическая характеристика р. Ворсклы в районе г. Полтавы . . .	7
Мещерякова Р. И. Влияние факторов среды на рост и развитие водных фикомицетов . . .	12
Ермоленко Е. Д., Горелова Л. Н., Рогов В. Г. Некоторые особенности растительности Задонецкого бора Готвальдовского района Харьковской области . . .	14
Горелова Л. Н. К характеристике типов дубрав Готвальдовского природного парка . . .	17
Верниченко Ю. В. К динамике состава злаков в пределах лесного пояса Украинских Карпат . . .	21
Прокудин Ю. Н., Тверетина В. В. К вопросу о семенном размножении пырея ползучего (<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski) . . .	24
Петрова О. А. О новом гибриде в роде <i>Elytrigia</i> Desv . . .	27
Вовк А. Г. Анатомическая структура листа видов лисохвоста (<i>Alopecurus</i> L.) флоры Украины . . .	29
Калениченко М. Г. О зерновках некоторых видов тонконога (<i>Koeleria</i> Pers.) . . .	33

Физиология питания растений

Тимашов Н. Д. Влияние недостатка бора на включение C^{14} -глюкозы во фракции полисахаридов клеточных стенок органов подсолнечника . . .	36
Пилипенко Т. И. Влияние цинка на поглощение фосфатных ионов на фоне некоторых ингибиторов и связь этого процесса с активностью АТФ-азы у фасоли . . .	38
Илющенко В. П., Тимашов Н. Д. Влияние бора на функционирование аппарата поглощения у растений гороха . . .	42
Романцов А. П. Влияние недостатка бора на активность глутаматдегидрогеназы и глутаминсинтетазы в различных органах подсолнечника . . .	46
Ключко А. Н. Влияние борной недостаточности на включение C^{14} -пролина в белки клеточных стенок органов подсолнечника и гороха . . .	50
Захарчишина В. А. Влияние рибофлавина и ауксина на активность карбоангидразы в цитоплазматических структурах ячменя при дефиците цинка . . .	53
Красильникова Л. А., Брук Т. В. Изучение влияния недостатка азота, фосфора, калия на фракционный состав ламеллярных белков растений пшеницы . . .	56
Кравченко А. П. Растворимые белки хлоропластов и фотосинтез сортов пшеницы при различном минеральном питании . . .	60
Кравченко А. П. Фотосинтез и продуктивность сортов озимой пшеницы при различном минеральном питании . . .	62

Педаш Ф. И. Ритм развития и динамика нуклеиновых кислот в листьях древесных экзотов в условиях северо-востока Украины	64
Педаш Ф. И., Середа В. П. Ритм развития и обмен свободных аминокислот у древесных экзотов в условиях Харькова	67

Иммунитет растений

Ярошенко Т. В., Калиниченко В. А. Характер устойчивости сосны обыкновенной к <i>Fomitopsis annosa</i> (Fr.) Karst	69
Зубко И. Я., Соболевская А. И. Антибиотики в борьбе с пыльной головней пшеницы	75
Никитина А. В., Дымович В. А., Харченко С. Н. Антибиотики в борьбе с пузырчатой головней кукурузы	81
Гребенчук Е. А., Пашенко Н. В., Шевченко Л. Л. Влияние микроэлементов на фосфорный обмен и устойчивость ячменя к мучнистой росе	86
Балыкина Л. М., Гребенчук Е. А., Дуракова А. П. Некоторые особенности развития мучнисто-росяных грибов на культурных злаках в Харьковской области	91

Министерство высшего и среднего
специального образования УССР

ВЕСТНИК ХАРЬКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА № 158

Проблемы флористики и биосистематики,
физиологии питания и иммунитета растений

Редакторы А. Г. Роскопыт, А. Л. Алиева
Художественный редактор А. С. Романова
Технический редактор Л. Т. Момот
Корректоры А. В. Евлахова, Л. А. Федоренко

Информ. бланк № 1901

Сдано в набор 16. 08 1976 г. Подписано в печать 5. 03 1977 г.
Формат 60×90¹/₁₆. Бумага типографская № 2. 6,25 усл. печ. л.
7,9 уч.-изд. л. Тираж 1000 экз. Зак. 6-418. Изд. № 409.
БЦ 50034. Цена 1 р. 19 к.

Издательство при Харьковском государственном университете
издательского объединения «Вища школа», 310003, Харьков, 3,
Университетская, 16.

Харьковская книжная фабрика «Коммунист» республиканского
производственного объединения «Полиграфкнига» Госкомиздата
УССР. 310012, Харьков, 12, Энгельса, 11.

РЕФЕРАТЫ

УДК 582.26 477.54

Альгофлора водоемов планируемого Готвальдовского природного парка в Харьковской области. Жупаненко Р. П., Полторак О. А. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 3—7.

Исследован видовой состав альгофлоры, численность и биомасса фитопланктона пяти водоемов, расположенных на территории планируемого природного парка. Определено санитарно-биологическое состояние водоемов.

Табл. 2. Список лит. 5 назв.

УДК 628.39 : 577.472 (28:477.53)

Санитарно-биологическая характеристика р. Ворсклы в районе г. Полтавы. Догадина Т. В., Вовченко Л. А. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 7—11.

На основании стационарных годовичных исследований делается заключение о влиянии сброса городских стоков на состояние реки. Сравнение полученных данных с результатами предыдущих исследований показывает ухудшение санитарного состояния реки на исследуемом участке за последние 30 лет.

Ил. 6. Табл. 1. Список лит. 3 назв.

УДК 582.281.12

Влияние факторов среды на рост и развитие водных фикомицетов. Мещерякова Р. И. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 12—14.

Приведенный в работе экспериментальный материал свидетельствует о том, что водные фикомицеты весьма чувствительны к условиям окружающей среды и амплитуда их жизнедеятельности стоит в прямой зависимости от внешней обстановки, в которой они находятся. Среди факторов, оказывающих влияние на рост и развитие водных фикомицетов, в первую очередь следует отметить температуру, реакцию среды и различные по спектральной характеристике источники света.

Список лит. 7 назв.

УДК 581.526.427 (447.54)

Некоторые особенности растительности Задонецкого бора Готвальдовского района Харьковской области. Ермоленко Е. Д., Горелова Л. Н., Рогов В. Г. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 14—17.

Приводится общая характеристика флоры и основные формации растительности Задонецкого бора. Описаны наиболее типичные, широко распространенные и оригинальные ассоциации.

Список лит. 5 назв.

УДК 581.526.427 (477.54)

К характеристике типов дубрав Готвальдовского природного парка. Горелова Л. Н. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 17—21.

Дается краткая характеристика типов дубрав на территории Коробовского и Гомольшанского лесничеств Харьковской области, приводятся наиболее характерные для каждого типа ассоциации.

Список лит. 6 назв.

УДК 581.55

К динамике состава злаков в пределах лесного пояса Украинских Карпат. В е р н и ч е н к о Ю. В. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 21—23. Анализируется состав злаков и его зависимость от хозяйственной деятельности человека на вырубаемых участках леса.

Табл. 1. Список лит. 2 назв.

УДК 633.281 : 581.162

К вопросу о семенном размножении пырея ползучего (*Elytrigia repens* (L.) Nevski). Прокудин Ю. Н., Тверетина В. В. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 24—27.

Проверена эффективность семенного размножения некоторых популяций пырея ползучего — *Elytrigia repens* (L.) Nevski. в сравнении с бескорневищным «пыреем» — *Roegneria trachycaulon* (Link) Nevski. Определена семенная продуктивность (потенциальная и фактическая), процент фертильности, проверена всхожесть и энергия прорастания завязавшихся зерновок.

Табл. 1. Список лит. 2 назв.

УДК 582.542.1 : 575.127

О новом гибриде в роде *Elytrigia* Desv. Петрова О. А. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 27—30.

Обнаружен гибрид, относящийся к роду *Elytrigia* Desv., который по морфологическим признакам близок к пырею ползучему и пырею подовому. Гибрид является, абсолютно стерильным и размножается исключительно вегетативно. Благодаря, видимо, гетерозису успешно произрастает в природе наравне с видами, размножающимися половым путем.

Ил. 2. Список лит. 2 назв.

УДК 581.8

Анатомическая структура листа видов лисохвоста (*Alopecurus* L.) флоры Украины. Вовк А. Г. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 29—33.

Проведено сравнительно-анатомическое изучение семи видов лисохвоста флоры Украины. Сделаны полные описания анатомического строения листа этих видов. Выявлены общие и отличительные признаки для их изучения.

Список лит. 6 назв.

УДК 582.542.1 : 581.48

О зерновках некоторых видов тонконога (*Koeleria* Pers.). Калениченко М. Г. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 33—35.

Приведены результаты морфологического изучения зерновок семи видов р. тонконог (*Koeleria* Pers.). Изучены размеры, форма и окраска зерновок, а также консистенция их эндосперма. Эти признаки имеют таксономическое значение.

Табл. 2. Ил. 1. Список лит. 7 назв.

УДК 581.133

Влияние недостатка бора на включение C^{14} -глюкозы во фракции полисахаридов клеточных стенок органов подсолнечника. Тимашов Н. Д. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 36—38.

Установлено, что у бордефицитных кончиков корней повышено включение меченой глюкозы в пектин и гемицеллюлозу. У проростков подсолнечника, голодающе-

го по бору, повышена скорость транслокации глюкозы из корней в листья и включение во фракции углеводов клеточных стенок органов.

Табл. 2. Список лит. 6 назв.

УДК 581.133

Влияние цинка на поглощение фосфатных ионов на фоне некоторых ингибиторов и связь этого процесса с активностью АТФ-азы у фасоли. Пилипенко Т. И. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 38—42.

Обнаружено стимулирующее действие NaF ($0,5 \cdot 10^{-3} \text{M}$) и хлорамфеникола (50 мг/л) на поглощение фосфатных ионов у фасоли, особенно в безцинковом варианте. $2,4 \text{ ДНФ}$ ($1 \cdot 10^{-5} \text{M}$) в варианте ($-\text{Zn}$) тормозил этот процесс. Возросшее поглощение ионов фосфора при дефиците цинка коррелировало с увеличением АТФ-азной активности во фракциях клеточных стенок и надосаочной жидкости корней.

Табл. 4. Список лит. 12 назв.

УДК 581.133.5

Влияние бора на функционирование аппарата поглощения у растений гороха. Илющенко В. П., Тимашов Н. Д. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 42—46.

Изучена активность K , Na , Ca -зависимой и строфантин- K -чувствительной АТФ-азы в растущей части кончиков корней гороха, испытывающих депрессию роста при борном голодании. Результаты исследований не подтвердили существования сопряженного K , Na -«насоса» (судя по активности K , Na -зависимой АТФ-азы) или потребности этого растения в ионах натрия и калия. Обсуждается связь полученных данных с процессом адсорбции P^{32} при борном голодании.

Табл. 4. Ил. 1. Список лит. 15 назв.

УДК 588.133.8 : 577.07

Влияние недостатка бора на активность глутаматдегидрогеназы и глутаминсинтазы в различных органах подсолнечника. Романцов А. П. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 46—49.

Активность глутаматдегидрогеназы в первичных листьях с точкой роста и в корнях бордефицитного подсолнечника значительно повышается по сравнению с контрольными боробеспеченными растениями. В семядолях отмечено снижение активности этого фермента. Глутаминсинтазная активность при борной недостаточности значительно повышается в первичных листьях и корнях. Количество свободного аммиака в подсолнечнике, голодающем по бору, повышается в первичных листьях, в корнях и семядолях — на уровне с контрольными растениями.

Табл. 3. Список лит. 12 назв.

УДК 581.176 : 547.965

Влияние борной недостаточности на включение C^{14} -пролина в белки клеточных стенок органов подсолнечника и гороха. Ключко А. Н. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 50—53.

Установлено, что при дефиците бора усиливается включение C^{14} -пролина в белки клеточных стенок и цитоплазматические белки отрезков корней гороха и подсолнечника, тогда как в первичных листьях наблюдается обратная зависимость.

Ил. 2. Список лит. 6 назв.

УДК 581.133

Влияние рибофлавина и ауксина на активность карбоангидразы в цитоплазматических структурах ячменя при дефиците цинка. Захарчишина В. А. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 53—56.

Изучалось действие рибофлавина и ауксина на активность карбоангидразы в гомогенатах, хлоропластах и митохондриях листьев ячменя, выращенного при 20-дневной цинковой недостаточности в водной культуре. Установлено, что рибофлавин $9 \cdot 10^{-5}$ М и ИУК $2.5 \cdot 10^{-6}$ М, введенные в питательную смесь, повышали активность карбоангидразы в исследуемых объектах в большей мере у цинкобеспеченных растений.

Табл. 3. Список лит. 13 назв.

УДК 581.132.035

Изучение влияния недостатка азота, фосфора, калия на фракционный состав ламеллярных белков растений пшеницы. Красильникова Л. А., Брук Т. В. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 56—60.

Изучено влияние недостатка в питательной среде N, P или K на фракционный состав ламеллярных белков из листьев пшеницы, полученных путем разделения их методом электрофореза в ПААГе. Установлено, что дефицит элементов минерального питания оказывает влияние на характер распределения белка по фракциям: у опытных растений уменьшается содержание белка в пигментированных фракциях, особенно во фракции I и увеличивается во фракциях, не содержащих пигментов. Показано также, что хлорофилл-белковые комплексы фотосистемы I, содержащейся во фракции I, более чувствительны к недостатку минеральных элементов, чем фотосистемы II, входящей во фракцию II + III.

Ил. 1. Табл. 3. Список лит. 9 назв.

УДК 581.132

Растворимые белки хлоропластов и фотосинтез сортов пшеницы при различном минеральном питании. Кравченко А. П. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 60—62.

Исследовано содержание белков стромы хлоропластов у сортов озимой пшеницы, обладающих различной фотосинтетической активностью при повышенных дозах минеральных удобрений. Показана тесная корреляция интенсивности фотосинтеза с количеством растворимых белков.

Табл. 2. Список лит. 4 назв.

УДК 581.132

Фотосинтез и продуктивность сортов озимой пшеницы при различном минеральном питании. Кравченко А. П. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 62—64. Установлено, что максимальный фотосинтез и урожай зерна у разных сортов пшеницы возможен при различных уровнях корневого питания.

Табл. 2. Список лит. 3 назв.

УДК 581.144

Ритм развития и динамика нуклеиновых кислот в листьях древесных экзотов в условиях северо-востока Украины. Педаш Ф. И. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 64—66.

У 10 видов интродуцированных растений установлена связь между морфо-физиологическими периодами развития, оводненностью листьев, динамикой накопления нуклеиновых кислот и морозостойкостью растений в условиях Харьковской области.

Табл. 2. Список лит. 3 назв.

УДК 581.144

Ритм развития и обмен свободных аминокислот у древесных экзотов в условиях Харькова. Педаш Ф. И., Середа В. П. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 67—68.

У пяти видов интродуцированных растений установлена связь между обменом свободных аминокислот, динамикой накопления белкового азота и морозоустойчивостью растений в условиях Харьковской области.

Табл. 1. Список лит. 3 назв.

УДК 581.2

Характер устойчивости сосны обыкновенной к *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. Ярошенко Т. В., Калининченко В. А. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 69—75.

Выявлены регрессивные изменения возбудителя корневой губки в тканях сосны обыкновенной в древесинной части и камбии под влиянием защитных реакций.

Табл. 3. Ил. 2. Список лит. 13 назв.

УДК 582.285.1

Антибиотики в борьбе с пыльной головней пшеницы. Зубко И. Я., Соболевская А. И. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания иммунитета растений», 1977, № 158, с. 75—81.

Излагаются экспериментальные данные по биологическим мерам борьбы с пыльной головней пшеницы путем использования культуральных жидкостей грибов из рода *Penicillium*. Выявлено, что обработка семян яровой пшеницы культуральными жидкостями грибов *P. bila*, *P. cyclospium* и *P. multicolor* оказала положительное влияние на развитие растений и устойчивость к пыльной головне.

Табл. 5. Список лит. 6 назв.

УДК 582.1

Антибиотики в борьбе с пузырчатой головней кукурузы. Никитина А. В., Дымович В. А., Харченко С. Н. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 81—86.

Изучено влияние культуральных жидкостей 13 штаммов грибов из рода *Penicillium* и антагонистов *Trichoderma lignorum* и *Aspergillus gerys* на рост, развитие и пораженность кукурузы пузырчатой головней. Выявлено, что антибиотические вещества указанных грибов изменяют в тканях условия для развития возбудителя, в результате он подвергается дегенерации и распаду.

Табл. 3. Список лит. 15 назв.

УДК 581.2

Влияние микроэлементов на фосфорный обмен и устойчивость ячменя к мучнистой росе. Гребенчук Е. А., Пашенко Н. В., Шевченко Л. Л. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 86—91.

Установлено, что мучнисто-росяные грибы вызывают глубокие изменения в обмене веществ питающих растений. Изменения проявляются в снижении содержания фосфорных соединений и нуклеиновых кислот. Микроэлементы марганец и медь, введенные в питание растений, восстанавливают обмен веществ, нарушенный патогеном, и тем самым способствуют повышению устойчивости ячменя к мучнистой росе.

Ил. 5. Список лит. 15 назв.

УДК 582.282.11(477.54)

Некоторые особенности развития мучнисто-росяных грибов на культурных злаках в Харьковской области. Балыкина Л. М., Гребенчук Е. А., Дуракова А. П. «Вестн. Харьк. ун-та. Проблемы флористики и биосистематики, физиологии питания и иммунитета растений», 1977, № 158, с. 91—93.

В результате исследований, проведенных в 1972—1975 гг., изучен цикл развития мучнисто-росяных грибов, поражающих яровые и озимые культурные злаки в Харьковской области.

Список лит. 9 назв.



